



**ANA LUIZA DE OLIVEIRA VILELA**

**CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS E DE  
CRESCIMENTO DE PLANTAS DE *Hymenaea  
courbaril* L. e *Handroanthus impetiginosus* (MART.  
EX DC) MATTOS SUBMETIDAS AO ALUMÍNIO**

**LAVRAS-MG**

**2016**

**ANA LUIZA DE OLIVEIRA VILELA**

**CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS E DE CRESCIMENTO DE  
PLANTAS DE *Hymenaea courbaril* L. e *Handroanthus impetiginosus*  
(MART. EX DC) MATTOS SUBMETIDAS AO ALUMÍNIO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa  
Orientador

**LAVRAS-MG**

**2016**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Vilela, Ana Luiza de Oliveira.

Características fotossintéticas e de crescimento de plantas de  
*Hymenaea courbaril* L. e *Handroanthus impetiginosus* (MART. EX  
DC) Mattos submetidas ao alumínio/ Ana Luiza de Oliveira Vilela. –  
Lavras : UFLA, 2016.  
65 p. : il.

Dissertação(mestrado acadêmico)–Universidade Federal de  
Lavras, 2016.

Orientador: João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa.  
Bibliografia.

1. Ipê roxo. 2. Jatobá. 3. Toxicidade. I. Universidade Federal de  
Lavras. II. Título.

**ANA LUIZA DE OLIVEIRA VILELA**

**CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS E DE CRESCIMENTO DE  
PLANTAS DE *Hymenaea courbaril* L. e *Handroanthus impetiginosus*  
(MART. EX DC) MATTOS SUBMETIDAS AO ALUMÍNIO**

**PHOTOSYNTHETIC AND GROWTH FEATURES OF *Hymenaea*  
*courbaril* L. AND *Handroanthus impetiginosus* (MART. EX DC)  
MATTOS PLANTS SUBMITTED TO ALUMINUM**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 30 de agosto de 2016.

Prof. Dr. Luiz Edson Mota de Oliveira UFLA

Prof. Dra. Fernanda Carlota Nery UFSJ

Prof. Dr. Jean Marcel de Souza Lira UFLA

Prof. Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa  
Orientador

**LAVRAS – MG**

**2016**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por me amparar nos momentos difíceis, me dar força interior para superar as dificuldades, que não foram poucas, mostrar os caminhos nas horas incertas e me suprir em todas as minhas necessidades.

Ao meu orientador Professor Doutor João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa por acreditar e não desistir de mim, mas me mostrar o caminho da ciência, e principalmente por ser exemplo de profissional. Aos amigos de laboratório, sem os quais esse trabalho não seria viável pela grande mão de obra requerida, agradeço também pela orientação necessária nas análises, pela amizade e apoio moral nos momentos difíceis, pelo companheirismo nos momentos alegres. Com certeza não fiz apenas colegas durante esses três anos trabalhando no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, mas fiz grandes amigos que vou levar para a vida toda, muito obrigada Nayara, Suelen, Vanessa, Jean, Geovanni, Débora, Maira, Mário, Ane Marcela e tantos outros que passaram por lá também.

Aos meus pais e minha família que me apoiaram e incentivaram mesmo não entendendo bem o porquê das minhas escolhas.

Aos colegas de outros laboratórios que me ajudaram a montar o projeto Cleber Rodas, nas análises enzimáticas Kamila Dázio, nas análises de alumínio Jaqueline e Márcio, e Lisa pelas dicas em todo o projeto. Ao laboratorista Tanhan que sempre me socorria nas minhas dúvidas.

Durante esse dois anos de mestrado só tenho a agradecer a todos que passaram pelo meu caminho e que com certeza deixaram um pouco de si. Os momentos de alegria serviram para me permitir acreditar na beleza da vida, e os de sofrimento, serviram para um crescimento pessoal único. É muito difícil transformar sentimentos em palavras, mas serei eternamente grata a vocês, pessoas imprescindíveis para a realização e conclusão deste trabalho.

## RESUMO

A área sob vegetação de Cerrado no Brasil ocupa aproximadamente 23% da área total do país. A maioria dos solos desta região constitui-se de Latossolos, altamente intemperizados e Podzólicos, com sérias limitações à vegetação, devido à baixa fertilidade natural, apresentam solos ácidos e altas quantidades de alumínio. Com isso, objetivou-se avaliar as diferentes respostas fisiológicas e de crescimento vegetativo inicial de duas espécies nativas do Cerrado e de fitofisionomias diferentes, o jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) e o ipê roxo (*Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos), em diferentes concentrações de  $Al^{3+}$ . O experimento foi realizado, em casa de vegetação, no período de julho de 2015 a maio de 2016. Quatro meses após a emergência, foram selecionados 54 indivíduos de cada espécie, e foram transplantadas para baldes de seis litros contendo a solução nutritiva (SN) Hoagland e Arnon para aclimação por 44 dias. Para a imposição dos tratamentos foram adicionadas quatro concentrações diferentes de  $Al^{3+}$  na forma de sulfato de alumínio hidratado ( $Al_2(SO_4)_3 \cdot 14H_2O$ ), nas concentrações 0, 1, 2 e 4mM por um período de 40 dias. Foi encontrado um aumento no acúmulo de  $Al^{3+}$  nas folhas conforme maiores quantidades de  $Al^{3+}$  nas SN. Valores de K, N e Fe diminuíram à medida que houve aumento das doses de  $Al^{3+}$  na SN. Foi observado um maior decréscimo da taxa fotossintética ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ) e de transpiração ( $E$ ), conforme maior concentração de  $Al^{3+}$  na SN, sugerindo que a toxicidade do alumínio foi determinante na inibição da atividade fotossintética das duas espécies. Para o jatobá, a velocidade de carboxilação ( $V_c$ ) e taxa de transporte de elétrons ( $J$ ) apresentaram decréscimo, diferentemente do ipê onde a concentração de 1mM apresentou maiores  $V_c$  e  $J$ , porém na concentração de 2mM apresentou um acentuado decréscimo. Os teores de clorofila no jatobá nos tratamentos controle e 1mM de  $Al^{3+}$  apresentaram-se estáveis, no entanto houve um decréscimo acentuado nos outros tratamentos. Já para o ipê, os teores de clorofila nos tratamentos controle, 1mM e 2mM aumentaram progressivamente e somente o tratamento 4mM de  $Al^{3+}$  apresentou estável, mas abaixo dos outros tratamentos. As diferentes concentrações de  $Al^{3+}$  na SN não resultaram em efeito significativo sobre o crescimento da parte aérea, do jatobá. Porém, o crescimento da parte aérea do ipê se mostrou muito afetado no tratamento de 4mM. O jatobá não apresentou diferenças de MS em folha, caule, raiz e peso total. O ipê mostrou tendência de aumento para massa seca de folhas, raiz e total até o tratamento de 1mM e decaindo nos outros tratamentos. Portanto para o jatobá o alumínio não interferiu de forma significativa em seu crescimento, diferentemente do ipê que propiciou maior crescimento no tratamento de 1mM e diminuição em 4mM, mostrando-se sensível a essa concentração.

**Palavras-chave:** Ipê roxo. Jatobá. Toxidez.

## ABSTRACT

Cerrado vegetation in Brazil occupies approximately 23% of the total area of the country. Most soils of this region consists of Latosols, highly weathered, and Podzolics with severe limitations on vegetation due to low natural fertility of acidic soils and high amount of aluminum. The purpose of this study was to evaluate the different physiological responses and initial vegetative growth of two native species of the Cerrado from different vegetation types, jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) and purple ipê (*Handroanthus impetiginosus* (Mart. Ex DC.) Mattos) at different  $Al^{3+}$  concentrations. The experiment was conducted in a greenhouse from July 2015 to May 2016 at UFLA Plant Physiology Division. Four months after emergence, 54 individuals of each species were selected and transplanted into six-liter buckets containing the nutrient solution (NS) Hoagland and Arnon for acclimation during 44 days. For the imposition of the treatments were added four different  $Al^{3+}$  concentrations in hydrated aluminum sulphate ( $Al_2(SO_4)_3 \cdot 14H_2O$ ) form at concentrations of 0, 1, 2, and 4 mM throughout 40 days. Aluminum accumulation in leaves increased as larger amounts of  $Al^{3+}$  in the NS, while values of K, N, Fe decreased. A decline in photosynthetic rate (A), stomatal conductance (gs), and transpiration (E) was observed as a higher concentration of  $Al^{3+}$  in the NS, suggesting that aluminum toxicity was determinant in the inhibition of photosynthetic activity of the two species. In jatobá, carboxylation rate (Vc) and electron transport rate (J) showed a decrease, unlike ipê with higher Vc and J at 1mM treatment, but a marked decline at 2 mM. Jatobá chlorophyll in control and 1mM  $Al^{3+}$  were stable, though there was a decrease in other treatments. As observed in ipê, the chlorophyll in the control, 1 mM, and 2 mM concentrations increased gradually whereas at 4 mM the values were stable but below the other treatments. The different concentrations of  $Al^{3+}$  in NS resulted in no significant effect on shoot growth, in jatobá. However, the growth of the aerial part of ipê was greatly affected by the treatment of 4 mM. Jatobá showed no differences for dry mass in leaf, stem, root, and total weight, while in ipê the dry mass of leaves, root, and total weight showed increased tendency at 1mM and a decline in other treatments. So, in jatobá, aluminum did not interfere significantly in their growth, unlike ipê that provided greater growth at 1 mM treatment and decreased at 4 mM, being sensitive to this concentration.

**Keywords:** Purple ipê. Jatobá. Toxicity.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>9</b>
<b>2</b>	<b>REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....	<b>11</b>
<b>2.1</b>	<b>O Cerrado</b> .....	<b>11</b>
<b>2.2</b>	<b>O solo do Cerrado</b> .....	<b>11</b>
<b>2.3</b>	<b>A Fitotoxicidade do alumínio para as plantas</b> .....	<b>13</b>
<b>2.4</b>	<b>Descrição das espécies estudadas</b> .....	<b>17</b>
<b>3</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>21</b>
<b>3.1</b>	<b>Local de estudo, material vegetal e ambiente de cultivo</b> .....	<b>21</b>
<b>3.2</b>	<b>Teores de alumínio na solução nutritiva</b> .....	<b>22</b>
<b>3.3</b>	<b>Monitoramento das condições da casa de vegetação</b> .....	<b>22</b>
<b>3.4</b>	<b>Avaliações</b> .....	<b>24</b>
<b>3.4.1</b>	<b>Análise mineral foliar</b> .....	<b>24</b>
<b>3.4.2</b>	<b>Trocas gasosas</b> .....	<b>24</b>
<b>3.4.3</b>	<b>Teor de clorofila</b> .....	<b>25</b>
<b>3.4.4</b>	<b>Análises bioquímicas</b> .....	<b>25</b>
<b>3.4.5</b>	<b>Análises de crescimento</b> .....	<b>27</b>
<b>3.5</b>	<b>Análise de dados</b> .....	<b>28</b>
<b>4</b>	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	<b>29</b>
<b>4.1</b>	<b>Teor de alumínio foliar</b> .....	<b>29</b>
<b>4.2</b>	<b>Análise mineral foliar</b> .....	<b>30</b>
<b>4.3</b>	<b>Trocas gasosas</b> .....	<b>32</b>
<b>4.4</b>	<b>Velocidade de carboxilação (V<sub>c</sub>) e taxa de transporte de elétrons (J)</b> .....	<b>38</b>
<b>4.5</b>	<b>Teores de Clorofila</b> .....	<b>39</b>
<b>4.6</b>	<b>Análises bioquímicas</b> .....	<b>40</b>
<b>4.7</b>	<b>Crescimento e acúmulo de Massa Seca</b> .....	<b>44</b>
<b>5</b>	<b>CONCLUSÃO</b> .....	<b>53</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>55</b>

## 1 INTRODUÇÃO

A área sob vegetação de Cerrado no Brasil ocupa, aproximadamente, dois milhões de quilômetros quadrados, ou seja, 23% da área total do país (COUTINHO, 1990). O domínio do Cerrado é composto por fitofisionomias diferentes que compreendem em formações campestres, savânicas e florestais. Nessas formações, os fatores edáficos, como perfil do solo, variam em relação à profundidade efetiva, aos diferentes materiais de origem, à proximidade do lençol freático com a superfície, drenagem e fertilidade, e estão entre os fatores mais importantes e determinantes da composição florística, estrutural e da produtividade da vegetação nativa (HARIDASAN, 2000).

Segundo Santos et al. (2013), a maioria dos solos dessa região constitui-se de Latossolos, altamente intemperizados e Podzólicos, com sérias limitações à produção de alimentos, devido à baixa fertilidade natural, apresentam solos ácidos, com baixa disponibilidade de nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio, magnésio, zinco, boro e cobre e altas quantidades de alumínio.

A toxicidade por alumínio ( $Al^{3+}$ ) em plantações é um tópico de grande discussão pela comunidade científica, por ser um dos fatores limitantes do crescimento e da produção de grandes culturas em solos ácidos, principalmente em pH abaixo de 5,0, típico de áreas de Cerrado (HARIDASAN, 2008).

Porém, apesar dos fatores limitantes, com os avanços tecnológicos, um grande desenvolvimento agrícola foi observado nessa região durante as últimas décadas, principalmente em relação às culturas produtoras de soja, milho, cana-de-açúcar, pastagens (CARNEIRO et al., 2009). O avanço das fronteiras agrícolas no Brasil, principalmente no Cerrado, contribuiu com a retirada da cobertura vegetacional e o uso contínuo de defensivos têm provocado a degradação e desequilíbrio físico-químico desses solos (HARIDASAN, 2008).

No entanto, apesar de grande investimento para a produção agrícola em solo do Cerrado, estudos com espécies nativas que são resistentes ou até mesmo

acumuladoras de alumínio são escassos. Dois exemplos de espécies desse ambiente pouco estudadas quanto ao seu desenvolvimento em solos com altas quantidades de alumínio são jatobá (*Hymenaea courbaril*) e ipê (*Handroanthus impetiginosus*). A espécie *H. courbaril* é de ampla distribuição no Brasil e geralmente está relacionada a formações florestais como mata ciliar. Já a espécie *H. impetiginosus* é muito utilizada para arborização urbana, é normalmente encontrado em áreas savânicas presentes no Cerrado. Tais pesquisas científicas podem auxiliar no fornecimento de informações sobre os processos e mecanismos fisiológicos de espécies do Cerrado em detrimento da disponibilidade, absorção e uso do alumínio.

Portanto, apesar da grande biodiversidade encontrada no Cerrado, este bioma vem sendo ameaçado pelo intenso processo de fragmentação, principalmente de origem antrópica. Estes eventos de degradação podem, por sua vez, modificar os padrões de formações vegetais até hoje existentes (OLIVEIRA; MARQUIS, 2002). Desta forma, é essencial conhecer mecanismos de ajuste fisiológicos e morfológicos, que possibilitem a ocupação e distribuição das espécies vegetais nesse ambiente tão diversificado e ameaçado.

Diante do exposto, objetivou-se avaliar as diferentes respostas fisiológicas e de crescimento vegetativo inicial de jatobá (*Hymenaea courbaril*) e ipê roxo (*Handroanthus impetiginosus*), em diferentes concentrações de  $Al^{3+}$  cultivados em solução nutritiva. Foi testada a seguinte hipótese: As espécies seriam resistentes a todas as concentrações de  $Al^{3+}$  testadas já que são valores comumente observados para o solo do Cerrado. Portanto o alumínio não seria fator limitante no estabelecimento dessas espécies nas diferentes fitofisionomias, mas sim outros fatores edáficos.

## **2 REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1 O Cerrado**

O Cerrado, também conhecido como savana brasileira, é caracterizado pela topografia bastante variável (entre 300 e 1.600m). De acordo com a classificação de Köppen (1948), o clima é do tipo Aw (tropical sazonal com inverno seco). Em áreas de clima mais ameno, que ocorrem ao Sul do domínio, é caracterizado como Cwa (clima subtropical com inverno seco e verão quente) (RIBEIRO; WALTER, 2008).

O clima também tem influência temporal na origem da vegetação, pois as chuvas, ao longo do tempo geológico, intemperizaram os solos deixando-os pobres em nutrientes essenciais (WALTER, 2006), propiciando a formação de um complexo de biomas, cujas fitofisionomias variam de florestais, savânicas e campestres (COUTINHO, 1978).

As formações florestais estão intimamente ligadas aos cursos de água, ocasionando assim menor variação na disponibilidade hídrica ao longo do ano, quando comparada às formações savânicas e campestres, que são influenciadas por estas variações durante as estações do ano (RIBEIRO; WALTER, 1998; ROSSATO et al., 2012). Já dentre as formações savânicas podemos citar o Cerrado denso, típico e o ralo que são diferenciados pela densidade do estrato lenhoso. Além de paisagens florestais e savânicas, ainda podem ser encontradas fitofisionomias campestres que englobam campo sujo, campo limpo e o campo rupestre (RIBEIRO; WALTER, 2008).

### **2.2 O solo do Cerrado**

No Cerrado as características físicas e químicas do solo estão entre os principais fatores que condicionam o desenvolvimento da vegetação, isso corresponde à ocorrência natural de diferentes formações, mesmo em regiões

homogêneas em relação aos demais fatores ambientais, como a disponibilidade hídrica e radiação (HARIDASAN, 2008).

Dentre os tipos de solos presentes no Cerrado, predominam os Latossolos que cobrem 48% da área do domínio. São encontrados também os Neossolos Quartzarênicos (14,4%), Argissolos (13,6%) e os Neossolos Litólicos (7,6%). O restante (16,6%) está distribuído em outras classes em menores proporções (RIBEIRO; WALTER, 2008).

Os solos são geralmente profundos e bem drenados, camadas superficiais do solo secam durante a estação seca que se estende de maio a setembro, enquanto que as camadas mais profundas do solo exibem um grau muito maior de constância de água durante todo o ano (BUCCI et al., 2006).

Em relação às características químicas, eles são bastante ácidos, com pH que pode variar de menos de 4 a pouco mais de 5. Esta alta acidez é ocasionada em boa parte pelos altos níveis de  $Al^{3+}$ , o que torna os solos aluminotóxicos para a maioria das plantas agrícolas. Baixa capacidade de troca catiônica, baixa soma de bases e alta saturação por  $Al^{3+}$  caracterizam estes solos profundamente distróficos e, por isto, impróprios para a agricultura sem um manejo adequado (COUTINHO, 2002).

Relacionado a isso, os óxidos de  $Al^{3+}$  estão representados principalmente pela gibbsita, e sua presença é devida ao intemperismo intenso, favorecido pelas altas temperaturas e circulação intensa de água, permitindo a saída de sílica e bases do sistema (GOMES et al., 2004). Dependendo do valor do pH do solo, os óxidos de  $Al^{3+}$  participam diretamente da retenção de ânions e cátions, sendo um dos minerais que mais adsorvem o fósforo, deixando-o indisponível para a absorção radicular (EBERHARDT et al., 2008).

O Al se hidrolisa em solução, de tal modo que a espécie de Al trivalente,  $Al^{3+}$ , predomina em condições ácidas ( $pH < 5$ ), enquanto que a espécie  $Al(OH)_2$  são é formada quando o pH aumenta. Em pH próximo a neutralidade, ocorre a

fase sólida;  $\text{Al}(\text{OH})_3$  e o  $\text{Al}(\text{OH})_4$  predominam em condições alcalinas. Muitos desses cátions de Al monoméricos ligam-se a ligantes orgânicos e inorgânicos como  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{SO}_4$ ,  $\text{F}^-$ , ácidos orgânicos, proteínas e lipídios (DELHAIZE;RYAN, 1995).

Em análise de solo realizada por Monteiro (2014) na Reserva Biológica Unilavras-Boqueirão(RBUB), no município de Ingaí-MG, foi encontrado valores de  $1,1 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3}$  de alumínio. A área possui cerca de 160 ha, podendo ser encontrados diferentes trechos decampo (rupestre, limpo e sujo), Cerrado *stricto sensu* e formações florestais (ALEXANRE JÚNIOR; SOARES JÚNIOR, 2009).

Já Andrade et al. (2011), em uma região do Distrito Federal, em duas reservas naturais da Embrapa Cerrado e Estação Biológica de Água Emendadas, encontraram  $1,4 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3}$  de  $\text{Al}^{3+}$  em área de Mata de Galeria. Já Haridasan (2008), em típico latossolo da região Central do Brasil, associado à vegetação do Cerrado *strictu sensu* encontrou valores de até  $1,97 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3}$ .

A absorção e acumulação de alumínio por plantas têm sido descrita para algumas espécies no Cerrado. Devido à alta concentração de  $\text{Al}^{3+}$  nestas espécies, estudos têm sugerido efeitos benéficos do  $\text{Al}^{3+}$  no desenvolvimento dessas espécies, tais efeitos incluem a estimulação do crescimento e aumento da absorção de alguns elementos nutritivos na presença de  $\text{Al}^{3+}$  (HARIDASAN, 2008).

### **2.3 A Fitotoxicidade do alumínio para as plantas**

De modo geral, as espécies do Cerrado brasileiro, absorvem grande quantidade de alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ ) pelo sistema radicular, sendo este elemento parcialmente transportado e acumulado nas folhas e sementes (ANDRADE et al., 2011). Algumas espécies são consideradas resistentes ao  $\text{Al}^{3+}$ , por não apresentarem nem um tipo de dano causado por esse elemento. Existem ainda

espécies deste domínio dependentes de  $Al^{3+}$  no solo para sobrevivência e podem ser chamadas de plantas acumuladoras de  $Al^{3+}$ , mas ainda não existe conhecimento da funcionalidade deste elemento no metabolismo dessas plantas (HARIDASAN, 2008).

As espécies de Cerrado podem desenvolver órgãos de reserva ou raízes profundas capazes de absorver água nas camadas mais inferiores do solo, como meio de adaptação à baixa disponibilidade hídrica (GOLDSTEIN et al., 2008). Porém em solos com elevada concentração de  $Al^{3+}$ , o sistema radicular se caracteriza pelo engrossamento das extremidades, as raízes laterais tornam-se quebradiças e ocorre inibição no alongamento do eixo principal, apresentando poucas ramificações laterais e baixa funcionalidade (FOY, 1974). Os danos causados ao sistema radicular resultam em menor exploração do solo pelas plantas, o que provoca prejuízos na absorção de nutrientes e no aproveitamento da água no solo (BRACCINI et al., 1998).

Porém muitas plantas consideradas resistentes ao alumínio são denominadas excludentes porque geralmente restringem o  $Al^{3+}$  via simplástica nas células da raiz, e, portanto evitam a acumulação de tecido acima do solo (menos de  $0,1 \text{ mg } Al^{3+} \text{ kg}^{-1} \text{ MS}$ ). Os mecanismos fisiológicos para este recurso estão, sobretudo relacionados com exsudação de ácidos orgânicos (malato, citrato), que apresentam uma elevada afinidade para a ligação com  $Al^{3+}$  no apoplasto na célula raiz ou na rizosfera (MA; RYAN; DELHAIZE, 2001). No entanto, os níveis de resistência ao  $Al^{3+}$  em algumas espécies, geralmente espécies agrônômicas, são relativamente baixos quando comparados com os níveis observados em espécies selvagens que se originam de solos com altos níveis de  $Al^{3+}$  solúvel (BRANQUINHO et al., 2007).

O  $Al^{3+}$  também pode comprometer o crescimento da parte aérea de plantas não resistentes. A redução do crescimento é resultante da diminuição da atividade fotossintética, que pode estar relacionada com fatores estruturais e

funcionais dos estômatos foliares. Estudos observaram que a toxidez do  $\text{Al}^{3+}$  pode causar queda na condutância estomática e nas reações de fixação de carbono ( $\text{CO}_2$ ) (AKAYA; TAKENAKA, 2001; LINDON et al., 1999; PEIXOTO; MATTA; CAMBRAIA, 2002). O  $\text{Al}^{3+}$ , em altas concentrações no solo, também pode causar danos na formação e na função dos cloroplastos (MOUSTAKA; OUZOUNIDOU; LANNOYER, 1995), afetar o transporte de elétrons nas membranas dos tilacoides interferindo de forma direta na taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$  (MOUSTAKA; OUZOUNIDOU; LANNOYER, 1995; PEIXOTO; MATTA; CAMBRAIA, 2002).

Em diversas espécies, em função do grau de resistência, verificaram-se diferentes respostas na taxa de assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  e de variação relacionadas à fluorescência da clorofila (PEIXOTO; MATTA; CAMBRAIA, 2002). Em geral a fotossíntese é menos afetada em espécies consideradas resistentes, porém, este padrão pode ser modificado em função da concentração de  $\text{Al}^{3+}$  no solo (ANDRADE et al., 2011).

Constata-se que o  $\text{Al}^{3+}$ , o mais tóxico das formas solúveis de alumínio (PARKER; KINRADE; ZELAZNY, 1988), induz ao estresse oxidativo, uma vez que este íon está envolvido em vários processos, incluindo um aumento na atividade de enzimas (SOD e APX) relacionadas com EROS e peroxidação lipídica em soja (*Glycinemax*) (CAKMAK; HORST, 1991).

O excesso de  $\text{Al}^{3+}$  provoca grandes alterações nos padrões de expressão de genes, alguns dos quais são importantes na resposta ao estresse oxidativo (MARON et al., 2008; RICHARDS et al., 1998; WATT, 2003). No entanto, a exposição das plantas ao  $\text{Al}^{3+}$  induz a produção de espécies reativas de oxigênio (EROS), que podem causar dano oxidativo aos componentes celulares se as defesas antioxidantes estiverem sobrecarregadas ou deficientes (BOSCOLO; MENOSSEI; JORGE, 2003; CAKMAK; STRBAC; MARSCHNER, 1993; DARKÓ et al., 2004; SHARMA; DUBEY, 2012) levando à oxidação de

biomoléculas (lipídeos, proteínas e DNA, por exemplo) (RICHTER; SCHWEITZER, 1997) ou até mesmo à morte celular (BUCKNER; JOHAL; JANICK-BUCKNER, 2000; JONES, 2000). Portanto, a capacidade para manter a integridade da membrana celular e diminuir o estresse oxidativo têm sido propostas como bons indicadores de resistência nas plantas (ZHANG et al., 2007).

Plantas nativas de savanas e florestas tropicais são ricas em espécies que desenvolveram e herdaram estratégias de sobrevivência para lidar com as condições edáficas restritivas, como a elevada acidez do solo, alta saturação de  $Al^{3+}$  e baixa disponibilidade de nutrientes. Entre essas comunidades, algumas espécies (normalmente lenhosas e perenes) desenvolveram características de alta acumulação de  $Al^{3+}$  nas folhas, com níveis superiores a  $1g\ Al^{3+}\ kg^{-1}\ MS$ . Estas espécies também são chamadas de hiperacumuladoras de  $Al^{3+}$  e elas são frequentes na Euphorbiaceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Melastomataceae e famílias Vochysiaceae (CUENCA; HERRERA; MÉRIDA, 1991; JANSEN et al., 2002; JANSEN; WATANABE; SMETS, 2002). Recentemente, Olivares et al. (2009) relataram espécies acumuladoras em samambaias das famílias Lycopodiaceae, Gleicheniaceae e Cyatheaceae, nativas em solos ácidos na região Neotropical da Venezuela.

Nesse sentido, devido à grande variação de ambientes e recursos dentro do Cerrado, há uma grande necessidade das espécies características desse domínio se adaptarem, sendo sua resistência ao  $Al^{3+}$  de extrema importância para sua sobrevivência nesse ambiente. A resistência pode ser definida como a capacidade da planta em suportar o desenvolvimento, sem apresentar redução significativa no crescimento (SCHÄFER, 2011), sendo particularmente importante pelo seu modo de vida sésil (NOVOPLANSKY, 2002). Podem ocorrer que alterações de caráter morfológico, em que há modificações de caráter estrutural e anatômico, além do fisiológico, que compreende as

mudanças em nível de processo, e ambos os tipos contribuem para o ajuste da planta à disponibilidade de recursos (GARNIER, 2004).

Não existem relatos na literatura sobre a resistência e funcionalidade do jatobá (*Hymenaea courbaril*) e ipê (*Handroanthus impetiginosus*) sobre aspectos fisiológicos frente às diferentes concentrações de alumínio no solo do Cerrado. Esse conhecimento pode fornecer subsídios para a compreensão de mecanismos adaptativos destas espécies, aliado ao seu estabelecimento e ocupação na Savana Brasileira, visando sua conservação e propagação diante dos cenários atuais de fragmentação e expansão agrícola.

#### 2.4 Descrição das espécies estudadas

- *Hymenaea courbaril*

*Hymenaea courbaril* L., Fabaceae Caesalpinaceae, conhecida popularmente como Jatobá, tem sua distribuição ocorrente em quase todos os estados brasileiros. A árvore do jatobá (*Hymenaea* spp.) pode chegar a 20m de altura por 4 a 8m de diâmetro, e além do uso alimentício e medicinal, é ornamental e tem uso industrial (madeira e resina). A polpa do legume é comestível e muito nutritiva. É usada como alimento também pela fauna (LORENZI, 2009).

*H. courbaril* é uma espécie característica de áreas florestais, preferencialmente, da mata ciliar (DURIGAN et al., 1997). É encontrada em altitudes de até 900m acima do nível do mar, em solos arenosos e argilosos, bem drenados, de terra firme e em várzeas altas, mas raramente em campos abertos. Cresce bem em zonas úmidas com precipitação anual entre 1.500 mm a 3.000 mm, entretanto sua deficiência hídrica não deve passar de 100 mm. Um exemplo é que aproximadamente 69% do Estado do Espírito Santo são inaptos ao cultivo do jatobá, principalmente devido à ocorrência de déficit hídrico maior que 100 mm/ano (KLITZKE; BATISTA; SAVIOLI, 2008).

É considerada uma espécie secundária tardia a clímax em florestas tropicais. Aceita sombreamento na fase juvenil, não sendo tolerante ao frio. Pode ser considerada uma espécie rara, pois ocorre naturalmente em baixas densidades (geralmente, densidade < 1 indiv/ha) (AIDAR et al., 2001).

- *Handroanthus impetiginosus*

O Ipê-roxo [*Handroanthus impetiginosus* (Mart. Ex DC) Mattos], recentemente incluído no gênero *Handroanthus*, é uma espécie arbórea pertencente à família Bignoniaceae (GROSE; OLMSTEAD, 2007), podendo ser comumente encontrado em áreas de vegetação nativa do Nordeste e Sudeste brasileiro.

Conhecida pela utilização medicinal e como madeira de lei. Seus nomes populares mais conhecidos são: piúva, pau-d'arco, piúna, ipê-roxo-de-bola, ipê-una, ipê-roxo-grande, ipê-de-minas, piúna-roxa. A árvore é muito utilizada em arborização urbana no Sudeste e Centro-oeste do Brasil. A madeira apresenta boa durabilidade e resistência contra organismos que dela se alimentam (xilófagos), sendo difícil de serrar ou pregar. Utilizada na construção civil, currais, acabamentos internos e instrumentos musicais. Da casca, são extraídos os ácidos tânico e lapáchico, sais alcalinos e corantes que são utilizados para tingir algodão e seda (LORENZI, 2009). Essa espécie foi intensamente explorada nas regiões de ocorrência natural, restando poucas árvores isoladas, justificando sua inclusão em trabalhos de restauração de ecossistemas florestais e de paisagismo (GEMEQUE; DAVEDE; FARIA, 2002).

O *H. impetiginosus* é uma árvore grande que pode chegar até 30 metros de altura, atinge um diâmetro de tronco de 95 cm, casca com espessura de até 3 cm, apresenta desrama natural e boa cicatrização. É normalmente encontrada em áreas savânicas como no Cerrado típico, portanto, pode ser cultivado a pleno sol, sendo considerada uma espécie secundária tardia a clímax, longeva e heliófila.

Apresenta tolerância ao sombreamento moderado na fase de desenvolvimento inicial (fase jovem), e é medianamente tolerante ao frio (LORENZI, 2009).



### **3 MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1 Local de estudo, material vegetal e ambiente de cultivo**

O experimento foi conduzido, em casa de vegetação, no período de julho de 2015 a maio de 2016, na área experimental do Setor de Fisiologia Vegetal da UFLA. As análises do material vegetal foram realizadas no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, Laboratório de Bioquímica e Fisiologia Molecular de Plantas e Laboratório de Nutrição e Metabolismo de Plantas, situados no Departamento de Biologia, na Universidade Federal de Lavras (UFLA), município de Lavras (21°13'40''S e 44°57'50''W GRW), região Sul do estado de Minas Gerais.

Para condução dos experimentos, foram utilizadas sementes de jatobá e ipê; coletadas no mês de julho de 2015 no campus da UFLA. As sementes foram desinfetadas em álcool 70%, durante 60 segundos, e em hipoclorito de sódio com 2% de cloro ativo durante 10 minutos, e lavadas em água destilada. Posteriormente, foram colocadas três sementes para germinar em cada citropote plástico, contendo areia lavada, como substrato e alocadas na casa de vegetação.

Quatro meses após a emergência, foram selecionados indivíduos quanto à sua homogeneidade, sendo transplantadas para baldes de seis litros contendo a solução nutritiva Hoagland e Arnon (1950) a  $\frac{1}{4}$  de força durante os primeiros sete dias. Em seguida, as plantas foram submetidas a uma solução nutritiva a  $\frac{1}{2}$  força por mais sete dias. Após esse período, as plantas foram mantidas em solução nutritiva completa por 30 dias, sendo essa solução trocada quinzenalmente. Após esse período de aclimação, as plantas de jatobá apresentaram altura média de 30 cm, diâmetro de 4mm, e 6 folhas, já o ipê apresentou valores médios de altura 10cm, diâmetro de 2mm e 8 folhas, e então foram induzidos os tratamentos com diferentes concentrações de alumínio.

A solução nutritiva foi mantida sob aeração constante, sendo o pH monitorado a cada dois dias e ajustado entre 5,5 e 6,5, utilizando NaOH ou HCl 0,1 ML<sup>-1</sup> na fase de aclimação. A condutividade elétrica da solução foi medida com o auxílio de um condutivímetro a fim de se obter valores para troca da solução nutritiva, devendo a troca ser realizada antes que a condutividade da solução atingisse 30% do valor inicial.

### **3.2 Teores de alumínio na solução nutritiva**

Para a imposição dos tratamentos, foram adicionadas quatro concentrações diferentes de alumínio na forma de sulfato de alumínio hidratado (Al<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub>.14H<sub>2</sub>O), nas concentrações 0, 1, 2, 4mM. Essas concentrações foram escolhidas após pesquisa bibliográfica de análises de solo do Cerrado (ANDRADE et al., 2011; HARIDASAN, 2008; MONTEIRO, 2014), em que foi encontrado um maior valor estimado de 4mM de ocorrência para esse ambiente.

Como a fonte escolhida para a indução dos tratamentos foi o sulfato de alumínio, a fim de se padronizar as quantidades de sulfato, foi feita uma adaptação na solução de Hoagland e Arnon (1950). O pH da solução foi ajustado em 4,0 ± 0,5, e mantido mediante ajustes diários com solução ácida (HCl 0,1 mol L<sup>-1</sup>) ou básica (NaOH 1N) para minimizar as precipitações do alumínio, durante o período de 46 dias. O volume da solução nos baldes foi conservado pela adição diária de água destilada. As soluções foram mantidas sob aeração constante e trocadas a cada 15 dias.

### **3.3 Monitoramento das condições da casa de vegetação**

Durante o período experimental monitorou-se a cada 30 minutos a temperatura (T °C) e umidade relativa do ar (UR %) de cada ambiente, com o auxílio de um termo-higrômetro Extech Instruments, modelo RHT10. A partir desses dados, calculou-se o déficit de pressão de vapor do ar (DPV-kPa)

conforme o método proposto por Jones (1992), expresso através das seguintes equações:

$$DPV = es - ea \quad (1)$$

Em que  $es$  é a pressão de saturação do vapor e  $ea$  pressão parcial de vapor estimados em função da temperatura do ar.

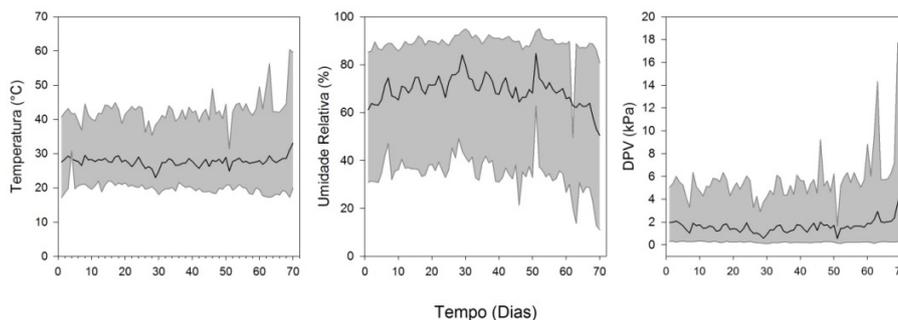
$$es = 0,61078e^{\frac{[17,269Ta]}{[Ta+23,3]}} \quad (2)$$

$$ea = \frac{UR.es}{100} \quad (3)$$

Sendo  $Ta$  a temperatura média do ar ( $^{\circ}C$ ) e  $UR$  umidade relativa do ar (%).

De forma geral, o valor médio para a temperatura foi de  $30^{\circ}C$  ao longo do experimento, já a umidade relativa foi de 70% e o déficit de pressão de vapor (DPV) 2kPa (Figura 1).

Figura 1- Temperatura, umidade relativa e DPV da casa de vegetação do período de aclimação ao final do experimento (média no dia representada pela linha preta contínua, variação durante o dia representada pela área cinza).



### 3.4 Avaliações

Foram feitas avaliações químicas, bioquímicas, fisiológicas e de crescimento nas duas espécies estudadas.

#### 3.4.1 Análise mineral foliar

Para análise mineral foliar, foram coletadas quatro amostras de cada tratamento ao fim do experimento. Todas as folhas da planta escolhida foram colocadas em estufa de ventilação forçada a 70 °C até obter peso constante, posteriormente foram trituradas em moinho tipo *willey* e levadas para avaliação mineral no Laboratório de Análise Foliar do Departamento de Química da UFLA, para quantificação dos seguintes minerais: N, P, K, Ca, Mg, S, B, Cu, Mn, Zn, Fe.

O produto da digestão nitroperclórica feita para as análises anteriormente citadas foi utilizado posteriormente para análise de teor de  $Al^{3+}$  com o método de Aluminona no Laboratório de Nutrição e Metabolismo de Plantas da UFLA.

#### 3.4.2 Trocas gasosas

Foram feitas três avaliações de trocas gasosas, a primeira foi feita antes da indução do tratamento, a segunda aos 22 dias e a terceira aos 44 dias após a indução. Foram selecionadas cinco plantas de cada tratamento por espécie, com o cuidado de escolher as últimas folhas completamente expandidas, sem injúrias ou sinais de patógenos, sendo essas marcadas para as avaliações posteriores. A determinação instantânea da taxa de assimilação de  $CO_2(A)$ , transpiração ( $E$ ) e condutância estomática ( $gs$ ) foi feita com um analisador de gases a infravermelho (IRGA) Li-6400 XT (Licor Inc., Nebraska, USA). As seguintes condições foram empregadas nas avaliações: saturação luminosa ( $1.200 \mu mol \text{ fóton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), a 25 °C e  $400 \mu mol \text{ mol}^{-1}$  de  $CO_2$  no período das 9 às 11 horas.

Para obter uma melhor compreensão do efeito do alumínio sobre a fotossíntese, foram construídas curvas de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $A$ ), em resposta ao aumento de CO<sub>2</sub> interno ( $C_i$ ), ou seja  $A/C_i$  e de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $A$ ) em resposta ao aumento dos níveis de luz ( $Q$ ), portanto  $A/Q$ . As curvas foram realizadas para todos os tratamentos com auxílio do IRGA (LICOR LI 6400XT). Para as curvas  $A/Q$ , a intensidade da luz variou 0-2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e foi automaticamente ajustada por uma fonte de vermelho / azul claro (LI-6400-02B); foi usada uma concentração constante de CO<sub>2</sub> de 400  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ . Já para as curvas  $A/C_i$ , as concentrações de  $C_i$  aumentaram 50-2000  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$  a uma intensidade de luz constante de 700  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Todas as análises foram realizadas a  $40\% \pm 5\%$  de umidade ambiente, com um intervalo de aclimatação. Os parâmetros analisados a partir das curvas incluiu a velocidade de carboxilação ( $V_c$ ) e taxa de transporte de elétrons ( $J$ ).

### 3.4.3 Teor de clorofila

Foram feitas três análises do teor de clorofila, as medições foram realizadas antes da indução dos tratamentos, aos 22 dias e aos 44 dias depois da indução. As avaliações foram realizadas nos mesmos indivíduos e folhas que foram realizadas as análises de trocas gasosas.

O teor de clorofila total foi determinado com o auxílio de um clorofilômetro portátil atLEAF+, sendo os valores convertidos em  $\text{mg.cm}^{-2}$ .

### 3.4.4 Análises bioquímicas

Ao final do experimento, para as análises bioquímicas, foram utilizadas folhas completamente expandidas, sem injúrias ou sinais de patógenos e ápice das raízes, que foram acondicionadas em nitrogênio líquido e armazenadas em ultrafreezer a  $-80^\circ\text{C}$ .

#### 3.4.4.1 Peroxidação lipídica

A peroxidação lipídica foi determinada por meio da quantificação de espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico, conforme descrito por Buege e Aust (1978). Duzentos miligramas de folha e raiz foram maceradas em nitrogênio líquido, acrescido de 20% de PVPP e homogeneizado com TCA 0,1%, centrifugado 1.000 g por 10 minutos, a 4 °C. Alíquotas (250µL) do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação [0,5% de ácido tiobarbitúrico (TBA) e 10% de TCA], incubados e, em seguida, a 95 °C, por 30 minutos. A reação foi paralisada com o resfriamento rápido em gelo e as leituras foram realizadas a 535 nm e a 600 nm. O TBA forma complexo de cor avermelhada, com aldeídos de baixa massa molecular, como o malondialdeído (MDA), produto secundário do processo de peroxidação lipídica. A concentração do complexo MDA/TBA foi calculada pela seguinte equação:  $[MDA] = (A_{535} - A_{600}) / (\xi \cdot b)$ , em que:  $\xi$  (coeficiente de extinção =  $1,56 \times 10^{-5} \text{ cm}^{-1}$ ), b (comprimento ótico = 1).

#### 3.4.4.2 Atividade das enzimas do sistema antioxidante

Para a determinação da atividade das enzimas do sistema antioxidante, o extrato enzimático foi obtido pela maceração em nitrogênio líquido de 100 mg de folha e de raízes com PVPP. Posteriormente, aplicou-se o protocolo de extração segundo Biemelt, Keetman e Albrecht (1998). Os sobrenadantes coletados foram utilizados nas análises enzimáticas da dismutase do superóxido (SOD- $\text{Ug}^{-1} \text{ MF}$ ), catalase (CAT- $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ mim}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ MF}$ ) e peroxidase do ascorbato (APX-  $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ mim}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ MF}$ ).

A atividade da SOD foi avaliada pela capacidade da enzima em inibir a fotorredução do azul de nitrotetrazólio (NBT), proposto por Giannopolitis e Ries (1977). Alíquotas de 5µL do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação de incubação, contendo tampão fosfato de potássio 100 mM e pH 7,8, metionina

70 mM, NBT 1 mM, Riboflavina 0,2 mM e água. Os tubos, contendo o meio de incubação e a amostra ou somente o meio de incubação com água (branco), foram iluminados com lâmpada fluorescente de 20 W por 7 minutos.

As leituras foram realizadas a 560 nm. Uma unidade da SOD corresponde à quantidade de enzima necessária para inibir em 50% a fotorredução do NBT nas condições de ensaio.

A CAT foi avaliada segundo Havir e McHale (1987). Alíquotas de 6µL do sobrenadante foram adicionadas ao meio de incubação, contendo tampão fosfato de potássio 200 mM e pH 7,0, peróxido de hidrogênio 250 mM e água, incubado a 28°C. A atividade dessa enzima foi determinada pelo decréscimo na absorbância a 240 nm, a cada 15 segundos, por 3 minutos, monitorado pelo consumo de peróxido de hidrogênio. O coeficiente de extinção molar utilizado foi de 18 mM<sup>-1</sup> cm<sup>-1</sup>.

A atividade da APX foi determinada pelo acompanhamento da taxa de oxidação do ascorbato a 290 nm, a cada 15 segundos, por 3 minutos (NAKANO; ASADA, 1981). Para isso, alíquotas de 1µL para o jatobá e 6µL para o ipê do sobrenadante foram adicionadas ao meio de incubação, contendo tampão fosfato de potássio 200 mM e pH 7,0, ácido ascórbico 10 mM, peróxido de hidrogênio 2 mM e água. O coeficiente de extinção molar utilizado foi 2,8 mM<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>.

#### **3.4.5 Análises de crescimento**

Foram feitas três coletas de dados de crescimento, onde a primeira foi feita no primeiro dia após a indução dos tratamentos, aos 22 dias e aos 44 dias. Para monitorar o crescimento vegetativo das duas espécies, foi aferida a altura de todas as plantas, tendo como referência o colo do caule até o ápice na inserção da última folha. O diâmetro do colo do caule foi medido com o auxílio de um paquímetro digital INSIZE modelo IP54 e feita a contagem do número total de folhas.

Ao final do período experimental, folhas, caules e raízes foram levados para estufa de circulação forçada a 70°C até atingir massa constante. Avaliou-se peso da matéria seca das folhas (MSF), do caule (MSC), da raiz (MSR) e total (MST).

### **3.5 Análise de dados**

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, constituído de quatro tratamentos com sete repetições por tratamento e dois indivíduos por repetição, o que correspondeu a um total de 56 plantas por espécie.

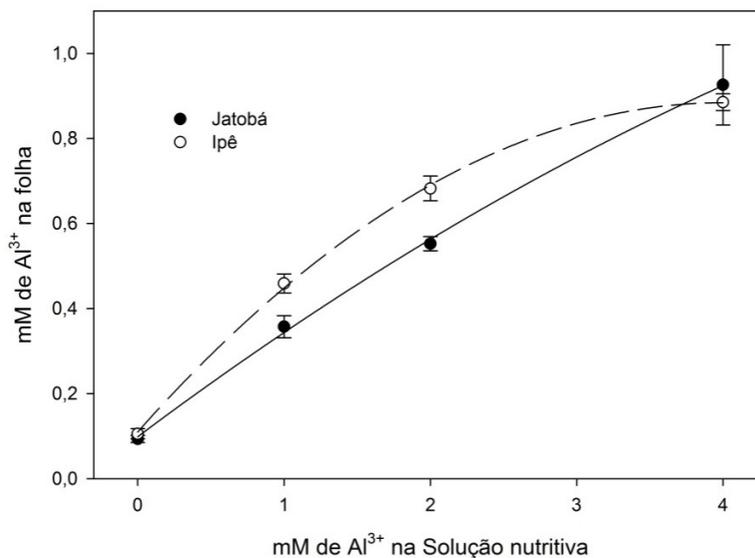
Os dados foram testados quanto à sua normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk, as variáveis submetidas à Análise de Variância (ANAVA) no programa Sisvar versão 5.3, utilizando como fontes de variação as diferentes concentrações de  $Al^{3+}$ .

## 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1 Teor de alumínio foliar

Em relação ao alumínio presente na folha, houve um aumento no acúmulo deste conforme foram maiores as quantidades de  $Al^{3+}$  presentes nas soluções nutritivas (Figura 2) nas duas espécies estudadas. O que pode indicar uma menor eficiência na seletividade de absorção de alumínio na raiz, que acarreta certa alocação desse elemento na parte aérea. O valor máximo de  $Al^{3+}$  foliar foi de 0,93mM de  $Al^{3+} g^{-1}$  MS para jatobá e 0,89mM de  $Al^{3+} g^{-1}$  MS para o Ipê. Jansen et al. (2002) e Jansen, Watanabe e Smets (2002) sugerem que apesar de todas as espécies vegetais nativas de regiões com solos ácidos (pH em torno de 4) serem resistentes aos efeitos fitotóxicos causados pelo  $Al^{3+}$  edáfico, as espécies savânicas e florestais podem ser agrupadas em dois grupos funcionais distintos em relação à acumulação de  $Al^{3+}$  na folha: espécies acumuladoras e não acumuladoras. As espécies acumuladoras ou hiperacumuladoras são capazes de acumular concentrações altíssimas de  $Al^{3+}$  foliar podendo alcançar valores de 1.000 mg a 10.000 mg  $kg^{-1}$  de  $Al^{3+}$  na matéria seca. Já as espécies não acumuladoras de  $Al^{3+}$  são capazes de acumular até 1.000 mg  $kg^{-1}$  de  $Al^{3+}$  foliar (HARIDASAN, 2000; JANSEN et al., 2002; JANSEN; WATANABE; SMETS, 2002; SOUZA; HABERMANN, 2012). Portanto, segundo essa classificação, as espécies estudadas neste trabalho, *H. courbaril* e *H. impetiginosus* poderiam ser então classificadas como espécies não acumuladoras de alumínio, já que obtiveram valor máximo de  $Al^{3+}$  foliar de 23 mg  $kg^{-1}$  e 25 mg  $kg^{-1}$  respectivamente.

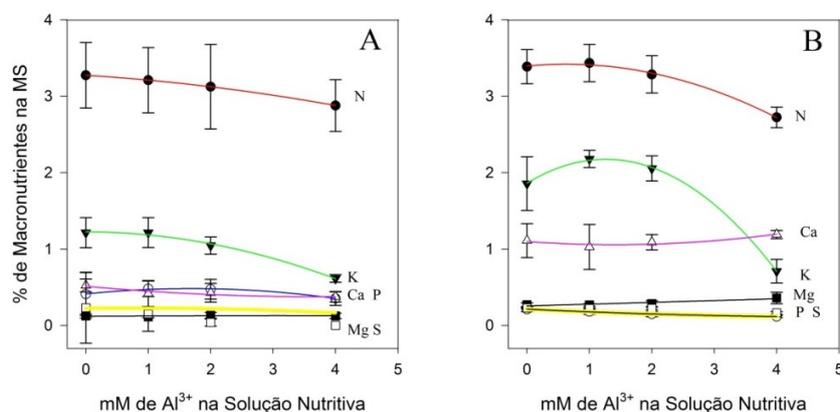
Figura 2– Valores médios e  $\pm$  erro padrão das variáveis de alumínio foliar encontrados em jatobá (*Hymenaea courbaril*,  $r^2$ : 0,717;  $p$ : 0,001) e ipê (*Handroanthus impetiginosus*,  $r^2$ : 0,937;  $p$ : 0,001) nos diferentes tratamentos.



#### 4.2 Análise mineral foliar

Para as duas espécies, tanto o potássio quanto o nitrogênio diminuíram à medida que houve aumento das doses de alumínio na solução nutritiva (Figura 3A, B). Para o ipê, o potássio teve um decréscimo acentuado na concentração de 4mM de Al<sup>3+</sup> na solução nutritiva. Porém não houve tendência de aumento ou decréscimo entre os tratamentos para os valores foliares de cálcio, magnésio e fósforo para as duas espécies, mas de forma geral se apresentaram um pouco baixos, o que pode ter sido ocasionado pelo pH baixo mantido na solução nutritiva que diminuiria sua a disponibilidade para absorção pelas plantas por precipitação.

Figura 3-Análise mineral foliar: valores médios e  $\pm$  erro padrão das variáveis porcentagem de macronutrientes: **(A)**Jatobá N ( $r^2=0,533$ ;  $p=0,395$ ); P ( $r^2=0,109$ ;  $p=0,472$ ); K ( $r^2=0,693$ ;  $p=0,005$ ); Ca ( $r^2=0,196$ ;  $p=0,2429$ ); Mg ( $r^2=0,012$ ;  $p=0,926$ ); S ( $r^2=0,141$ ;  $p=0,373$ ); **(B)** Ipê N ( $r^2=0,696$ ;  $p=0,004$ ); P ( $r^2=0,662$ ;  $p=0,009$ ); K ( $r^2=0,906$ ;  $p=0,001$ ); Ca ( $r^2=0,093$ ;  $p=0,527$ ); Mg ( $r^2=0,483$ ;  $p=0,013$ ); S ( $r^2=0,872$ ;  $p=0,001$ ).



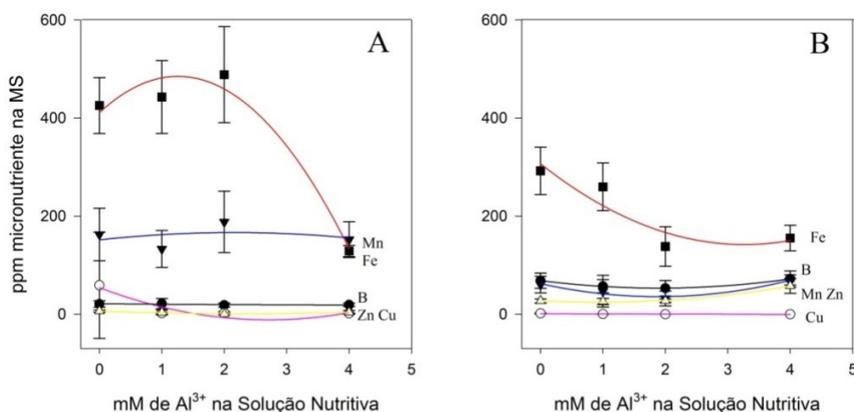
O Al<sup>3+</sup> induz alterações funcionais nas raízes, reduzindo a absorção de cátions causada por competição de sítios de troca na superfície da raiz (OENE, 1998) e de efluxo de prótons (MATSUMOTO, 2000). Em vista disso, o Al<sup>3+</sup> induz perturbações no transporte transmembrana de íons de nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio e magnésio em raízes de plantas (KOCHAN, 1995), tornando-se indiretamente responsável pela insuficiência do transporte da raiz para o caule e em processos metabólicos na parte aérea (MIHAILOVIC; DRAZIC; VUCINIC, 2008).

No entanto, segundo Baligar e Fageria (2005), a eficiência de utilização de nutrientes, especialmente de fósforo e cálcio, é a principal característica de resistência à toxicidade de Al<sup>3+</sup> que permite às plantas se adaptarem a solos

ácidos o que, apesar dos valores um pouco baixos, pode ser evidenciado no presente trabalho (Figura 3).

Houve decréscimo também para o  $\text{Fe}^{3+}$  nas duas espécies, conforme o aumento da dose de  $\text{Al}^{3+}$  (Figura 4). Semelhante ao magnésio, deficiência de ferro causada por estresse de alumínio restringe a síntese de clorofila e eficiência fotoquímica do PSII (BALAKRISHNAN; RAJENDRAN; KULANDAIVELU, 2001; WANG; CHU, 1999). E segundo Jones e Kochian (1997), ocorre a substituição de  $\text{Fe}^{3+}$  por  $\text{Al}^{3+}$  em reações celulares, acarretando interferências na transdução de sinais.

Figura 4— Análise mineral foliar: valores médios e  $\pm$  erro padrão das variáveis ppm de micronutrientes: (A) Jatobá  $B(r^2=0,021; p= 0,871)$ ;  $\text{Cu}(r^2=0,218; p=0,201)$ ;  $\text{Mn}(r^2=0,015; p=0,906)$ ;  $\text{Zn}(r^2=0,303; p=0,096)$ ;  $\text{Fe}(r^2=0,824; p=0,192)$ ; e (B) Ipê  $B(r^2=0,255; p=0,146)$ ;  $\text{Cu}(r^2=0,604; p=0,002)$ ;  $\text{Mn}(r^2=0,371; p= 0,048)$ ;  $\text{Zn}(r^2=0,758; p= 0,001)$ ;  $\text{Fe}(r^2=0,164; p= 0,318)$ .



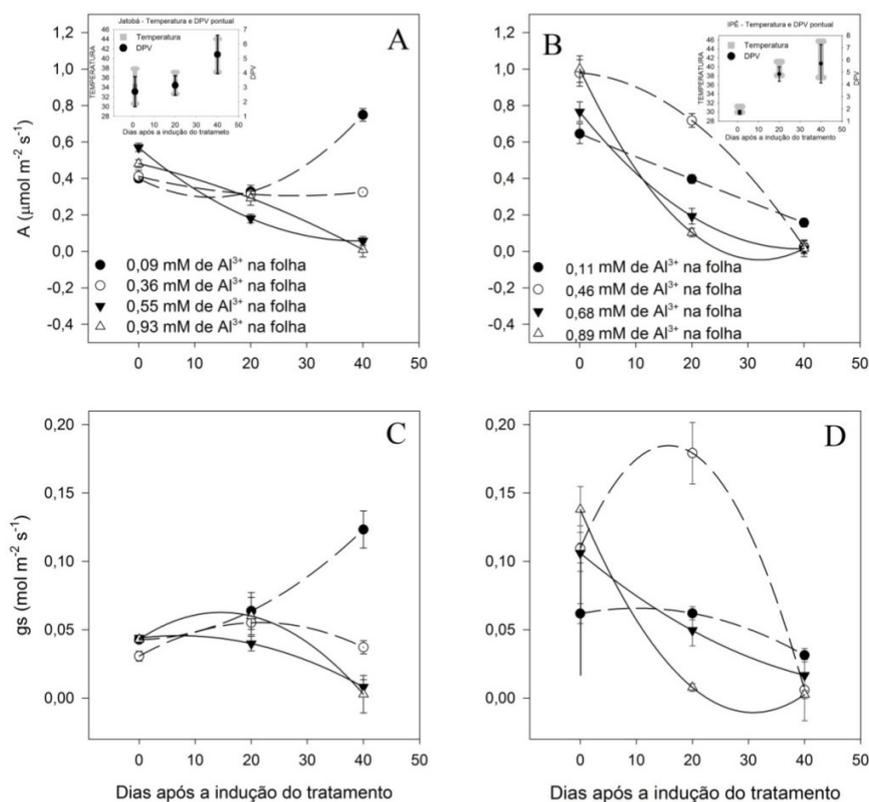
### 4.3 Trocas gasosas

As altas temperaturas e DPV encontrados na casa de vegetação onde o experimento foi instalado podem estar relacionados com as baixas taxas fotossintéticas e abertura estomática encontradas no presente estudo para as duas

espécies. No entanto, foi observado um maior decréscimo da taxa fotossintética ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ) (Figura 5) e de transpiração ( $E$ ) (Figura 6A e B) de acordo com o aumento na concentração de alumínio na solução nutritiva, sugerindo que a toxicidade do alumínio foi determinante na inibição da atividade fotossintética das duas espécies.

O único tratamento que apresentou aumento da fotossíntese e condutância estomática foi o controle do jatobá (Figura 5A). Já para o ipê, de modo geral, houve queda de  $A$  e  $g_s$  (Figura 5B e D), possivelmente relacionada às altas temperaturas e DPV ocorridos na casa de vegetação que podem ter acarretado o fechamento estomático, porém o tratamento controle apresentou uma queda menos acentuada se comparado aos outros tratamentos.

Figura 5– Valores médios e  $\pm$  erro padrão das variáveis de Temperatura e DPV no momento da avaliação. **(A)** Fotossíntese ( $A$ ) para Jatobá 0,09 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,676$ ;  $p=0,197$ ), 0,36 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,241$ ;  $p=0,03$ ), 0,55 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,781$ ;  $p=0,01$ ), 0,93 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,642$ ;  $p=0,07$ ) e **(B)** Ipê 0,11 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,879$ ;  $p=0,001$ ), 0,46 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,768$ ;  $p=0,093$ ), 0,68 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,735$ ;  $p=0,098$ ) 0,89 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,697$ ;  $p=0,101$ ); Condutância estomática ( $gs$ ) **(C)** Jatobá 0,09 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,791$ ;  $p=0,125$ ), 0,36 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,279$ ;  $p=0,379$ ), 0,55 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,345$ ;  $p=0,197$ ), 0,93 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,257$ ;  $p=0,251$ ) e **(D)** Ipê 0,11 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,139$ ;  $p=0,971$ ), 0,46 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,276$ ;  $p=0,147$ ), 0,68 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,238$ ;  $p=0,196$ ), 0,89 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,312$ ;  $p=0,214$ ).



Relacionado ao alumínio, um número de fatores são reconhecidos que agem sobre a fotossíntese da planta, que podem ser divididos em fatores

estomáticos e não estomáticos. Portanto, uma diminuição dos parâmetros fotossintéticos pode ser resultado de múltiplos fatores. O parâmetro estomático é um dos principais fatores que limitam fotossíntese, pois qualquer estresse que proporcione sua redução pode implicar em diminuição nos valores de fotossíntese, porque se reduz o influxo de CO<sub>2</sub> desde a atmosfera até as cavidades subestomáticas (FLEXAS et al., 2008).

Estudos anteriores demonstraram que estresse pelo Al<sup>3+</sup> induz o fechamento dos estômatos, Smirnov et al. (2014) relataram que, em cultivares de soja resistentes, sob 0,05 mM Al<sup>3+</sup> já foram observadas alterações na forma dos estômatos, que diretamente está relacionado com o seu fechamento. Possivelmente, um dos fatores que contribui para um mau funcionamento dos estômatos seria a deficiência de potássio induzida pelo alumínio, sendo que o potássio está intimamente ligado ao sistema de abertura e fechamento estomático.

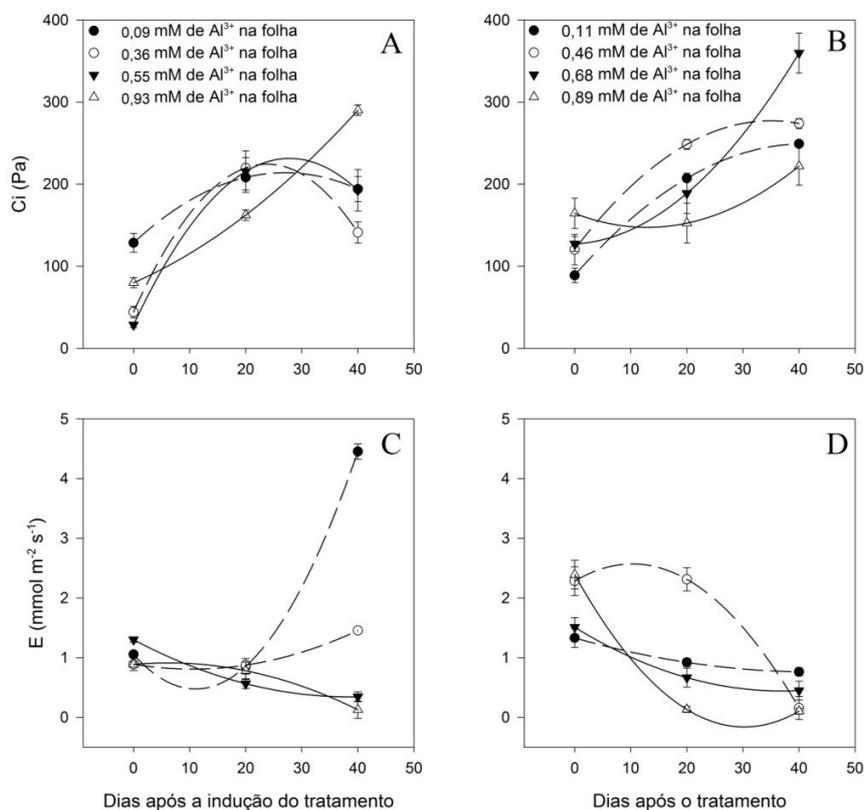
Outro fator de diminuição da fotossíntese, mas de origem não estomática relacionada ao estresse por alumínio é a inativação de muitas enzimas cloroplásticas, tais como ribulose 1, 5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (RuBisCO) (BENGTSSON, 1992), o qual pode ser induzida por estresse oxidativo ou também pela deficiência de ferro, já que seu transporte dentro da planta é prejudicado na presença do alumínio (JONES; KOCHIAN, 1997).

O carbono interno (*C<sub>i</sub>*) nas folhas de jatobá no tratamento controle permaneceu relativamente estável nos 40 dias de tratamento. Já no tratamento de 4mM de Al<sup>3+</sup>, houve um aumento progressivo com o passar do tempo, provavelmente ocasionado por danos na abertura estomática (Figura 6A). No entanto para o ipê, nos diferentes tratamentos estudados, apresentou aumento do *C<sub>i</sub>*(Figura 6B).

A transpiração, para o jatobá no tratamento controle, demonstrou tendência de aumento ao longo do tempo de avaliação, seguido do tratamento

1mM de  $Al^{3+}$  que apresentou acréscimo; já para os outros tratamentos, observou-se redução da transpiração (Figura 6C). Enquanto que para o ipê, a transpiração diminuiu para todos os tratamentos (Figura 6D).

Figura 6-Valores médios e  $\pm$  erro padrão das variáveis: Carbono interno ( $C_i$ ) de Jatobá (A) 0,09 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,293$ ;  $p=0,186$ ), 0,36 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,856$ ;  $p=0,098$ ), 0,55 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,879$ ;  $p=0,121$ ), 0,93 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,753$ ;  $p=0,211$ ) e (B) Ipê 0,11 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,285$ ;  $p=0,124$ ), 0,46 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,375$ ;  $p=0,245$ ), 0,68 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,217$ ;  $p=0,171$ ) 0,89 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,681$ ;  $p=0,01$ ); Transpiração ( $E$ ) de Jatobá (C) 0,09 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,928$ ;  $p=0,012$ ), 0,36 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,175$ ;  $p=0,246$ ), 0,55 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,289$ ;  $p=0,341$ ), 0,93 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,241$ ;  $p=0,298$ ) e (D) Ipê 0,11 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,157$ ;  $p=0,201$ ), 0,46 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,342$ ;  $p=0,102$ ), 0,68 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,478$ ;  $p=0,099$ ) 0,89 mM de  $Al^{3+}$  ( $r^2=0,142$ ;  $p=0,351$ ).

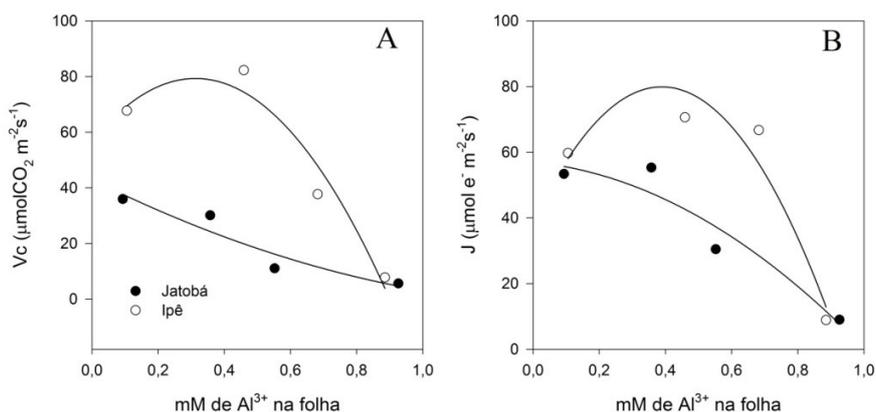


Relacionado a isso, outros estudos indicaram que a transpiração inibida foi contribuída pelo efeito do alumínio sobre o crescimento das plantas (HAMEL; BRETON; HOUDE, 1998; KRUGER; SUCOFF, 1989), a diminuição da transpiração foi encontrada em *Hordeum*, *Scutellaria* e *Populus* (ALI et al., 2011; LI et al., 2011, 2012; YANG et al., 2015), também Pereira et al. (2000) obtiveram similares resultados em porta-enxertos de citros sob estresse de  $Al^{3+}$ .

#### 4.4 Velocidade de carboxilação (Vc) e taxa de transporte de elétrons (J)

Para o jatobá, velocidade de carboxilação (Vc) e taxa de transporte de elétrons (J) apresentaram pequeno decréscimo nos valores em relação ao controle para a concentração de 1mM de  $Al^{3+}$ , e um decréscimo maior conforme as maiores doses de  $Al^{3+}$  (Figura 7). Quanto ao ipê, a concentração de 1M apresentou maiores Vc e J, porém na concentração de 2mM houve um acentuado decréscimo seguido pelo tratamento de 4mM (Figura 7). As reduções nos valores de Vc e J, para as plantas estudadas, indicam a ocorrência de forte limitação bioquímica à fotossíntese (CAEMMERER, 2000).

Figura 7—(A) Velocidade de carboxilação (Vc) e (B) taxa de transporte de elétrons (J) de jatobá e ipê.



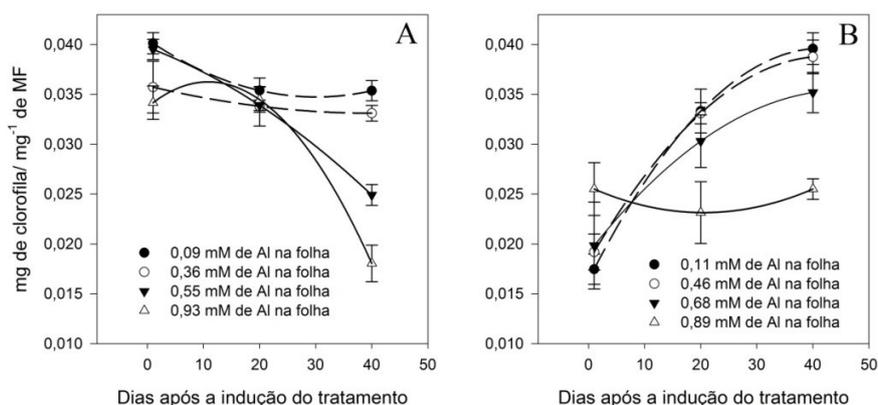
Como mencionado anteriormente, a redução da fotossíntese pelo estresse de alumínio também está relacionada com a inativação de muitas enzimas cloroplastídicas, tais como a RuBisCO (BENGTSSON et al., 1992), a qual pode ter sido induzida por estresse oxidativo ou também pela deficiência de ferro, já que seu transporte dentro da planta é prejudicado na presença do alumínio (JONES; KOCHIAN, 1997).

Os efeitos negativos do alumínio sobre a taxa fotossintética podem ser explicados por mudanças no fotossistema I (PSI) e II (PSII). Em seu trabalho, Chen et al. (2005) relataram que o transporte de elétrons em PSII foi inibido em mudas de *Citrus reshni* Hort. Além disso, os principais locais de geração de EROS (espécies reativas de oxigênio) são os centros de reação do PSI e PSII nos tilacoides (ASADA, 2006), como resultado, o estresse oxidativo produzido por  $Al^{3+}$  causa danos de aparato fotossintético.

#### **4.5 Teores de Clorofila**

De forma geral os valores de clorofila não sofreram alterações nas duas primeiras avaliações entre os tratamentos e nas duas espécies. No entanto, para o jatobá na terceira avaliação, nos tratamentos controle e 1 mM de  $Al^{3+}$ , os teores de clorofila se apresentaram estáveis, mas houve um decréscimo acentuado nos outros tratamentos (Figura 8A) o que confirma o decréscimo nos valores de J e Vc encontrados. Em contrapartida, para o ipê, os tratamentos controle, 1 mM e 2mM, aumentaram progressivamente e somente o tratamento 4mM de  $Al^{3+}$  se apresentou estável com o tempo, mas ficou abaixo dos valores dos outros tratamentos (Figura 8B).

Figura 8– Valores médios e  $\pm$  erro padrão da variável clorofila ao longo do experimento nos diferentes tratamentos em jatobá (A) (0,09 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,238$ ,  $p=0,196$ ; 0,36 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,025$ ,  $p=0,8593$ ; 0,55 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,781$ ,  $p=0,001$ ; 0,93 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,641$ ,  $p=0,002$ ) e ipê (B) (0,11 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,679$ ,  $p=0,001$ ; 0,46 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,688$ ,  $p=0,009$ ; 0,68 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,242$ ,  $p=0,169$ ; 0,89 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,276$ ,  $p=0,144$ ).



O teor de clorofila pode ser inibido indiretamente através da adição de alumínio, porque o  $\text{Al}^{3+}$  pode competir com o ferro, que participa da cadeia transportadora de elétrons na formação da proteína ferredoxina, além de se ligar à membrana plasmática das raízes, interferindo com a absorção e o transporte de ferro (ALI et al., 2011). Além disso, as espécies arbóreas em estado inicial de desenvolvimento e que estão em rápido crescimento têm uma demanda imediata de macro e micro nutrientes em geral (MITCHELL; SMETHURST, 2009).

#### 4.6 Análises bioquímicas

Em relação ao estresse oxidativo, a peroxidação lipídica no jatobá não mostrou diferença nos valores para a raiz, porém as análises para a folha apresentaram tendência de aumento conforme a concentração de alumínio (Figura 9A). Já para o ipê, tanto folha quanto raiz apresentaram padrões

similares, mostrando aumento dos valores até a concentração de 2mM de  $Al^{3+}$  e diminuição na maior concentração (Figura 9A).

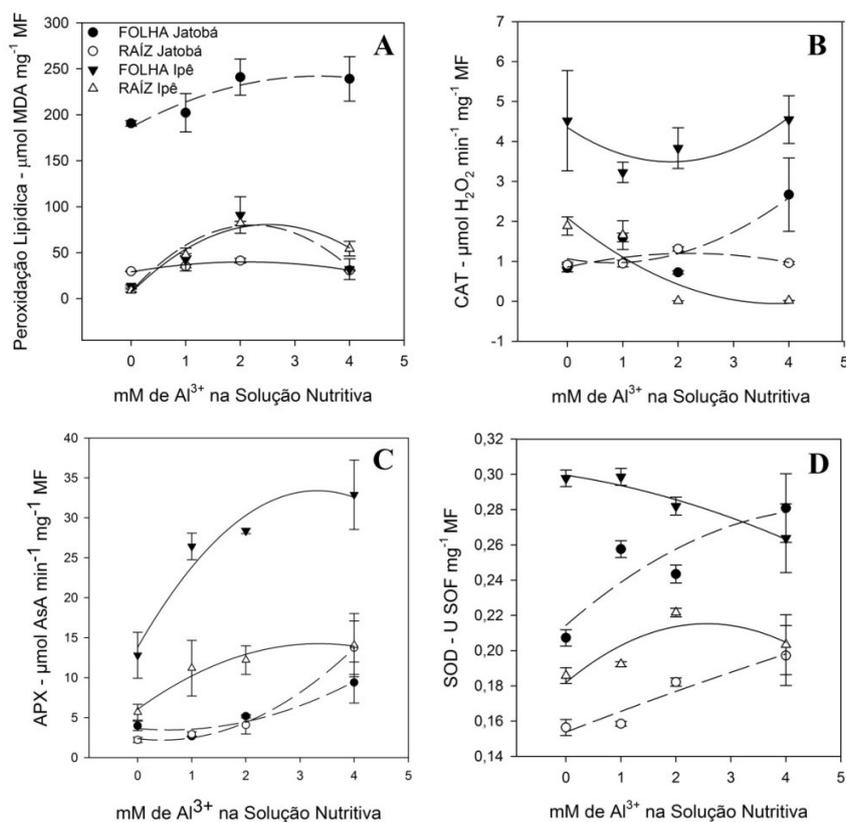
Estudos bioquímicos indicam que os íons de  $Al^{3+}$  têm uma forte afinidade para as biomembranas (AKESON; MUNNS; BURAU, 1989; JONES; KOCHIAN, 1997) e faz com que ocorra um endurecimento das membranas, o que parece facilitar as reações em cadeia de radicais (DELEERS; SERVAIS; WULFERT, 1986) mediados por íons de ferro e aumentam a peroxidação de lipídios. A peroxidação dos lipídios é o sintoma mais proeminente de estresse oxidativo.

Relacionado às enzimas antioxidantes, para a CAT no jatobá, o aumento na maior concentração de alumínio na solução nutritiva, mostra que a atividade da CAT foi propiciada pela alta concentração de alumínio, o que pode evidenciar potencial de combate ao estresse oxidativo produzido. Porém na raiz, permaneceu estável em todos os tratamentos (Figura 9B).

De forma geral, os maiores valores da atividade de CAT foram encontrados nas folhas de ipê, onde ocorreu um decréscimo no tratamento 2mM de  $Al^{3+}$ , seguido por um aumento nos outros tratamentos, mostrando controle do estresse oxidativo ocasionado pelo alumínio. Enquanto que nas raízes apresentou decréscimo contínuo segundo o aumento das concentrações de  $Al^{3+}$  (Figura 9B), o que pode mostrar que a atividade da CAT nas raízes de ipê é prejudicada na presença de  $Al^{3+}$ .

Já para os resultados da enzima antioxidante APX, no jatobá, houve um aumento na atividade de APX conforme o aumento na concentração de  $Al^{3+}$ , sendo que folha e raiz apresentaram o mesmo padrão de aumento (Figura 9C). Para a folha do ipê, foram registrados os maiores valores e aumentos de acordo com a concentração do  $Al^{3+}$  (Figura 9C).

Figura 9— Valores médios e  $\pm$  erro padrão das variáveis: **(A)** Peroxidação lipídica jatobá folha ( $r^2=0,08$ ;  $p=0,6886$ ) e raiz ( $r^2=0,394$ ;  $p=0,1049$ ), ipê folha ( $r^2=0,190$ ;  $p=0,3885$ ) e raiz ( $r^2=0,683$ ;  $p=0,0057$ ). Enzimas antioxidantes **(B)** CAT jatobá folha ( $r^2=0,146$ ;  $p=0,4915$ ) e raiz ( $r^2=0,198$ ;  $p=0,3699$ ), ipê folha ( $r^2=0,195$ ;  $p=0,3758$ ) e raiz ( $r^2=0,513$ ;  $p=0,0391$ ); **(C)** APX jatobá folha ( $r^2=0,244$ ;  $p=0,2833$ ) e raiz ( $r^2=0,391$ ;  $p=0,107$ ), ipê folha ( $r^2=0,403$ ;  $p=0,097$ ) e raiz ( $r^2=0,101$ ;  $p=0,619$ ); **(D)** SOD jatobá folha ( $r^2=0,306$ ;  $p=0,1926$ ) e raiz ( $r^2=0,405$ ;  $p=0,096$ ), ipê folha ( $r^2=0,300$ ;  $p=0,209$ ) e raiz ( $r^2=0,415$ ;  $p=0,089$ ).



Para a espécie jatobá, a enzima SOD apresentou valores tanto para a raiz quanto para a folha, aumento de acordo com as concentrações de  $Al^{3+}$ , no entanto, houve maior acúmulo de SOD na folha (Figura 9D). A espécie ipê mostrou valores da atividade de SOD na raiz de acordo com o padrão de aumento da raiz de jatobá. Porém, para a folha, houve um decréscimo de SOD, seguindo padrão inverso do ocorrido na raiz (Figura 9D), isso pode ter ocorrido devido ao alumínio prejudicar a síntese da SOD na raiz assim como pode ter ocorrido para a CAT (Figura 9B).

Constata-se que o  $Al^{3+}$ , o mais tóxico das formas solúveis de alumínio (PARKER; KINRADE; ZELAZNY, 1988), induz o estresse oxidativo, uma vez que este íon está envolvido em vários processos, incluindo um aumento na atividade de enzimas (SOD e APX) relacionada com EROS e peroxidação lipídica em soja (*Glycinemax*) (CAKMAK; HORST, 1991), ervilhas (*Pisum sativum*) e plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) (ONO et al., 1995; IKEGAWA; YAMAMOTO; MATSUMOTO, 2000; YAMAMOTO; HACHIYA; MATSUMOTO, 1997; YAMAMOTO; KOBAYASHI; MATSUMOTO, 2001), bem como as alterações na expressão de vários genes induzidos por  $Al^{3+}$  em Arabidopsis (RICHARDS et al., 1998; SUGIMOTO; SAKAMOTO, 1997), tabaco (EZAKI et al., 2000) e trigo (*Triticum aestivum* L.) (CRUZ-ORTEGA; CUSHMAN; OWNBY, 1997; HAMEL; BRETON; HOUDE, 1998; SNOWDEN; GARDNER, 1993). O estresse oxidativo provocado por  $Al^{3+}$  também pode induzir à morte celular, como tem sido observado nas pontas de raízes de cevada (PAN; ZHU; CHEN, 2001) e trigo (DESLILE; CHAMPOUX; HOUDE, 2001), e diminuição do crescimento das raízes como observado no presente estudo para o ipê (Figura 14 B, e15).

Porém, a implicação do estresse oxidativo como um mecanismo primário do  $Al^{3+}$  ainda é controversa. Vários autores têm associado toxicidade  $Al^{3+}$  com a indução de estresse oxidativo (EZAKI et al., 2000; RICHARDS et

al., 1998; SHARMA; DUBEY, 2012), ao passo que outros propuseram que a oxidação dos lipídios ou proteínas (marcadores de estresse oxidativo) não é diretamente responsável pela inibição do alongamento da raiz provocado por  $Al^{3+}$  (BOSCOLO; MENOSSEI; JORGE, 2003; CAKMAK; HORST, 1991; YAMAMOTO; KOBAYASHI; MATSUMOTO, 2001).

#### **4.7 Crescimento e acúmulo de Massa Seca**

O aumento da concentração de alumínio na solução nutritiva não resultou em efeito significativo sobre o crescimento da parte aérea, do jatobá (Figura 10A). Em contrapartida, o crescimento da parte aérea do ipê se mostrou afetado, podendo ser observado visualmente no tratamento de 4mM (Figura 10B; Figura 11). Já o diâmetro não diferiu nem entre os tratamentos nem entre as espécies (Figura 12).

Figura 10—Valores médios e  $\pm$  erro padrão da variável altura nos diferentes tratamentos para **(A)** jatobá (0 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2$  0,673,  $p$  0,001; 1 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2$  0,599  $p$  0,001; 2 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2$  0,683  $p$  0,001; 4 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2$  0,649  $p$  0,001) e **(B)** ipê (0 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2$  0,829  $p$  0,001; 1 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2$  0,843  $p$  0,001; 2 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2$  0,837  $p$  0,001; 4 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2$  0,898  $p$  0,001).

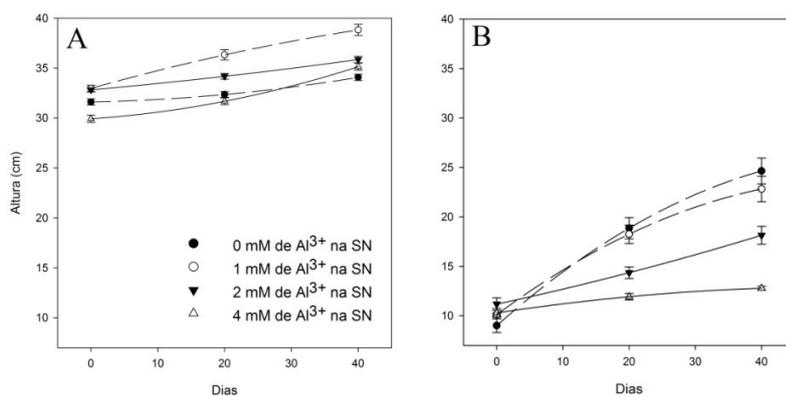


Figura 11– Parte aérea ao final do experimento de Ipê tratamento(A) controle e (B)4mM, e Jatobá tratamento (C) controle e (D) 4mM.

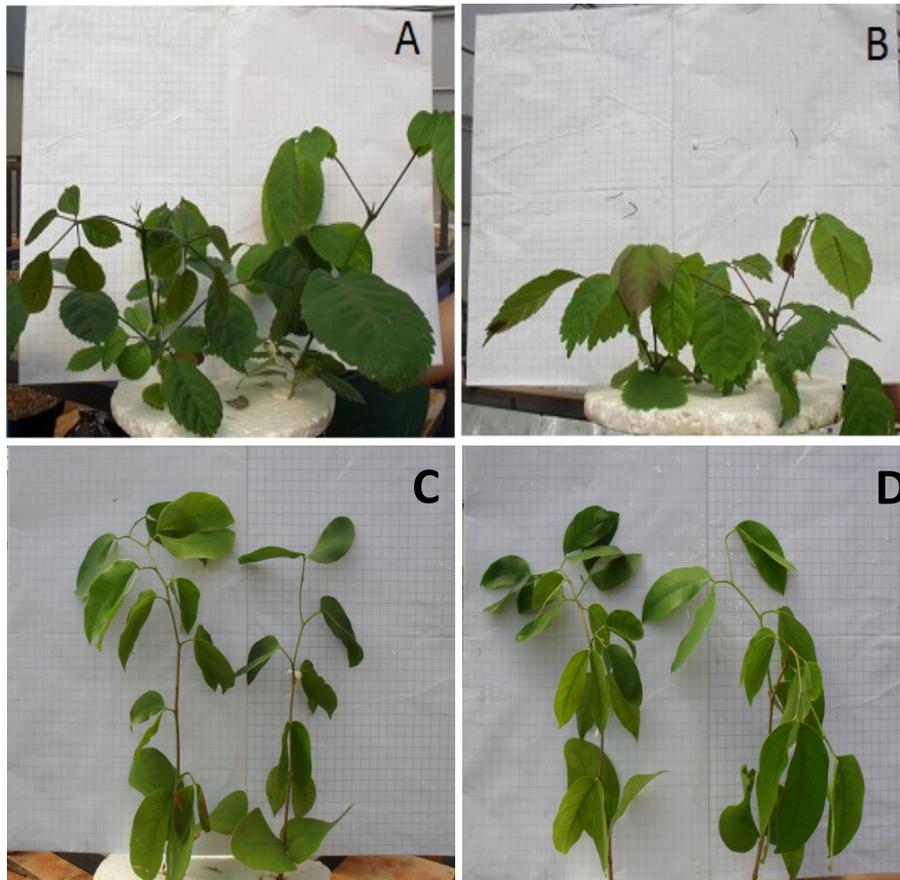
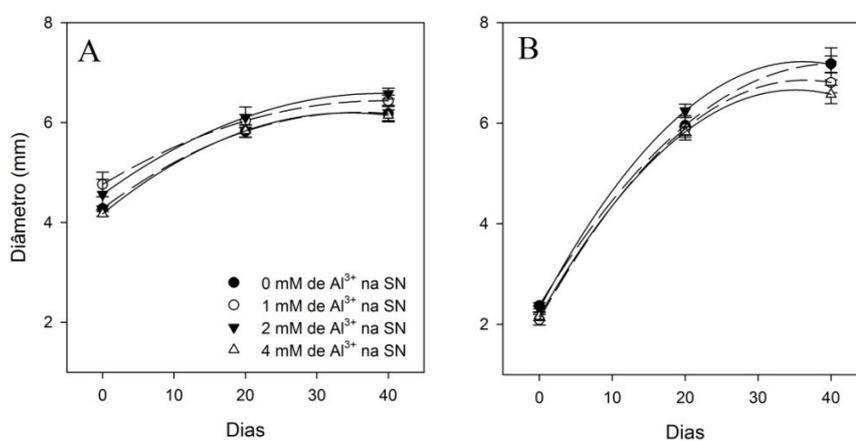
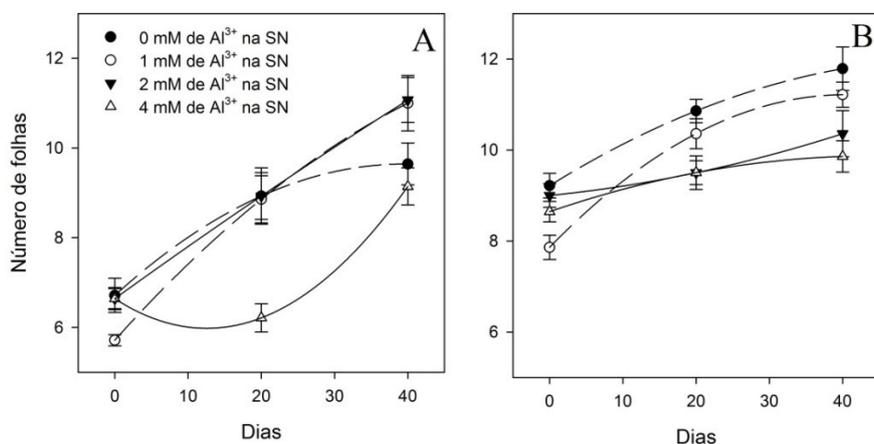


Figura 12- Valores médios e  $\pm$  erro padrão da variável diâmetro do caule nos diferentes tratamentos **(A)** jatobá (0 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,846$ ,  $p=0,0001$ ; 1 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,660$ ,  $p=0,001$ ; 2 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,407$ ,  $p=0,014$ ; 4 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,872$ ,  $p=0,001$ ) e **(B)** ipê (0 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,839$ ,  $p=0,001$ ; 1 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,830$ ,  $p=0,001$ ; 2 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,861$ ,  $p=0,001$ ; 4 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,847$ ,  $p=0,001$ ).



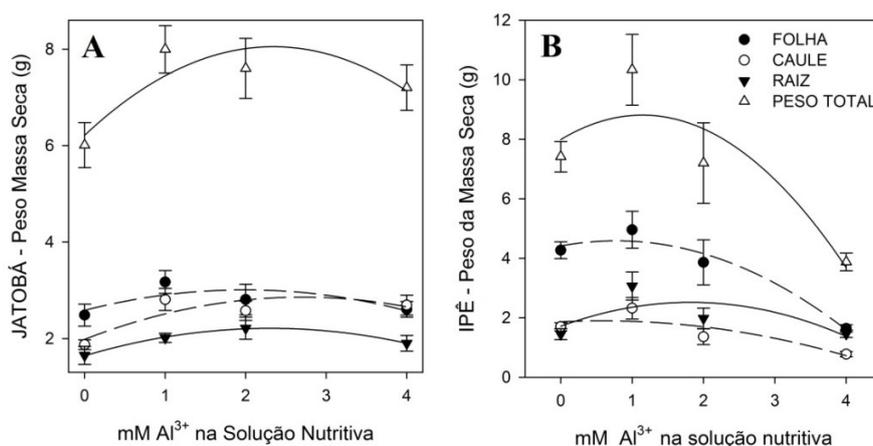
No jatobá houve um aumento de número de folhas em todos os tratamentos, porém os tratamentos 1 mM e 2 mM obtiveram um aumento quando comparado ao controle e ao tratamento 4mM (Figura 13A). A espécie ipê obteve um comportamento similar ao jatobá, todos os tratamentos tiveram aumento no número de folhas com o tempo, mas o controle e o tratamento 1 mM tiveram um maior aumento (Figura 13B).

Figura 13- Valores médios e  $\pm$  erro padrão da variável número de folhas nos diferentes tratamentos **(A)** jatobá (0 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,407$ ,  $p=0,0015$ ; 1 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,623$ ,  $p=0,001$ ; 2 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,591$ ,  $p=0,001$ ; 4 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,439$ ,  $p=0,007$ ) e **(B)** ipê (0 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,765$ ,  $p=0,001$ ; 1 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,779$ ,  $p=0,001$ ; 2 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,622$ ,  $p=0,001$ ; 4 mM de  $\text{Al}^{3+}$ :  $r^2=0,720$ ,  $p=0,001$ ).



Para as medições de matéria seca, o jatobá apresentou pouca diferença para os parâmetros como folha, caule, raiz e peso total mesmo apresentando alguma diferença em número de folhas (Figura 14). No entanto, o ipê mostrou tendência de aumento para massa seca de folhas, raiz e total até o tratamento de 1 mM e decaindo depois, somente a matéria seca do caule permaneceu estável em todos os tratamentos (Figura 14).

Figura 14- Valores médios e  $\pm$  erro padrão nos diferentes tratamentos das variáveis: Peso da matéria seca de jatobá (A) folha ( $r^2=0,048$ ;  $p=0,3677$ ), caule ( $r^2=0,160$ ;  $p=0,0279$ ), raiz ( $r^2=0,083$ ,  $p=0,167$ ), peso total ( $r^2=0,0106$ ,  $p=0,101$ ); e ipê(B) folha ( $r^2=0,562$ ;  $p=0,001$ ), caule ( $r^2=0,202$ ;  $p=0,008$ ), raiz ( $r^2=0,406$ ,  $p=0,0248$ ), peso total ( $r^2=0,545$ ,  $p=0,007$ ).



Igualmente ao caso do jatobá, a ausência de alterações no comprimento e no peso da matéria fresca e seca e da parte aérea de plântulas tratadas com alumínio é bastante frequente na literatura (FAGERIA; ZIMMERMANN, 1979; MASCARENHAS; CAMARGO; FALIVENE, 1984; RHUE; GROGAN, 1977), especialmente nas condições utilizadas neste experimento, no qual o período de tratamento foi relativamente curto (40 dias) e as concentrações de alumínio não foram muito elevadas (no máximo 4mM). Mas principalmente pode indicar junto com outros parâmetros aqui descritos, que a espécie jatobá pode ser resistente às concentrações de Al<sup>3+</sup> testadas neste experimento.

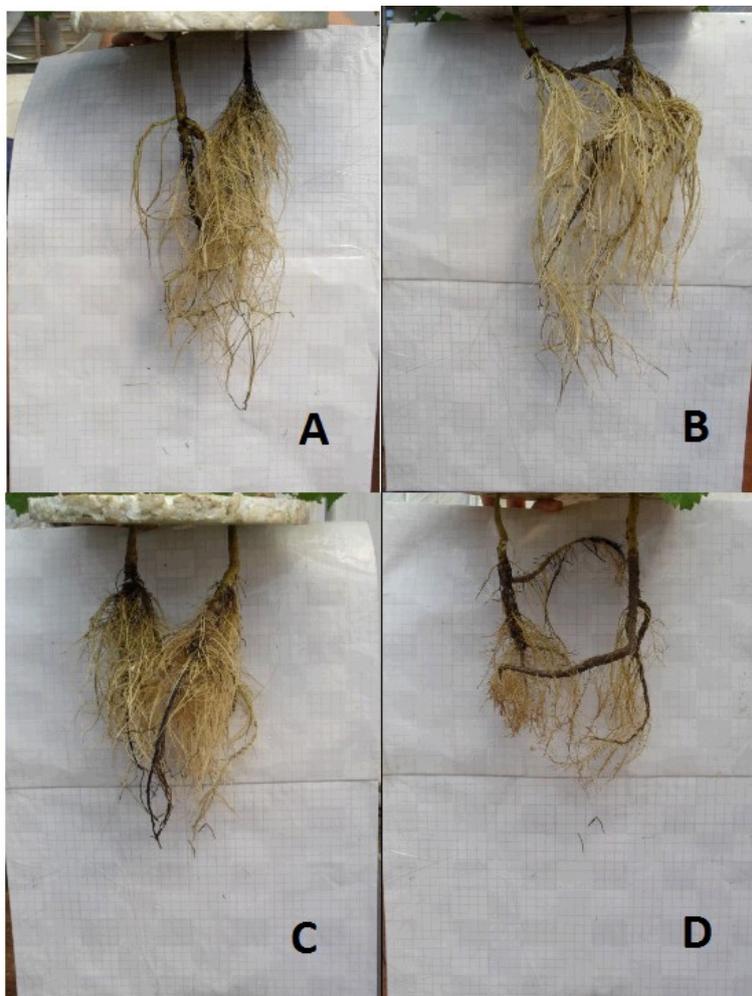
O alumínio acumula-se principalmente no sistema radicular, sendo pequena a quantidade translocada para a parte aérea (KOLLMEIR; FELLE; HORST, 2000; YAMAMOTO; KOBAYASHI; MATSUMOTO, 2001)

corroborando com o trabalho em questão. Isso faz com que os efeitos do alumínio se pronunciem de forma mais intensa no sistema radicular do que na parte aérea, que é afetada mais tarde e de forma indireta. Isso pode ser evidenciado visualmente para o ipê (Figura 16), mas não para o jatobá (Figura 15).

Figura 15- Raiz de jatobá ao final do experimento nos tratamentos (A) controle e (B) 1mM, (C) 2mM e (D) 4mM.



Figura 16 - Raiz de ipê ao final do experimento nos tratamentos (A) controle, (B) 1mM, (C) 2mM e (D) 4mM.



Na ausência do alumínio, o ipê apresentou maior desenvolvimento radicular, expresso tanto visualmente quanto em valores de matéria seca, embora o tratamento com 1 mM de  $\text{Al}^{3+}$  tenha resultado em maior desenvolvimento de raiz, acúmulo de matéria seca e número de folhas (Figura 16B). Em maiores

concentrações, o alumínio provocou redução progressiva da produção de matéria seca das raízes de ipê. Na concentração mais elevada (4 mM), observou-se redução de 50%, na produção média de matéria seca se comparado com o tratamento 1mM. Esses valores podem demonstrar que para o ipê, uma pequena concentração de alumínio (1 mM) pode ser benéfica ao seu desenvolvimento, mas acima desse valor (2 mM) acarreta alguns danos, mas sem grandes perdas no desenvolvimento. Porém valores ainda maiores como o do tratamento 4 mM, ocasionam danos no seu desenvolvimento e pode ser assim considerada como não resistente para essa concentração.

## 5 CONCLUSÃO

A espécie Jatobá (*Hymenaea courbaril*) pode ser considerada uma espécie não acumuladora de alumínio pelas baixas quantidades encontradas em suas folhas. Os resultados demonstram que essa espécie apresenta grande potencial de adaptação a diferentes concentrações de alumínio no ambiente Cerrado. Podemos inferir que a disponibilidade de alumínio no solo do Cerrado não é um fator que altera seu estabelecimento. Portanto, pode então ser classificada como resistente ao  $Al^{3+}$ .

A espécie Ipê (*Handroanthus impetiginosus*) também pode ser considerada uma espécie não acumuladora de alumínio. No entanto, demonstrou aumento de crescimento na concentração de 1mM de  $Al^{3+}$  na solução nutritiva, podendo indicar que nesta concentração promove um melhor crescimento. Porém o comportamento do ipê na concentração de 4 mM de  $Al^{3+}$  na solução nutritiva foi de diminuição no acúmulo de massa seca, mostrando-se prejudicial ao seu desenvolvimento. Portanto o Ipê é não resistente à concentração de 4mM de  $Al^{3+}$ . Dessa forma, pode-se dizer que a concentração de alumínio no solo é fator limitante para o estabelecimento da espécie nesse ambiente.



## REFERÊNCIAS

- AIDAR, M. P. M. et al. Atlantic Forest succession over calcareous soil, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, PETAR, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, n. 4, p. 455-469, 2001.
- AKAYA, M.; TAKENAKA, C. Effects of aluminum stress on photosynthesis of *Quercus glauca* Thurb. **Plant and Soil**, London, v. 237, p. 137-146, 2001.
- AKESON, M. A.; MUNNS, D. N.; BURAU, R. G. Adsorption of Al<sup>3+</sup> to phosphatidylcholine vesicles. **Biochimica et Biophysica Acta**, Alberta, v. 986, p. 33-40, 1989.
- ALEXANRE JÚNIOR, W. R.; SOARES JÚNIOR, F. S. Ecologia das populações de *Roupala Montana* Aubl. em um trecho de Cerrado stricto sensu na Reserva Biológica do Boqueirão, Ingai, MG. **Revista Pesquisa Botânica**, Porto Alegre, n. 60, p. 300-314, set. 2009.
- ALI, S. et al. The effect of chromium and aluminum on growth, root morphology, photosynthetic parameters and transpiration of the two barley cultivars. **Biologia Plantarum**, Copenhagen, v. 55, n. 2, p. 291-296, May 2011.
- ANDRADE, L. R. M. et al. Al-hyperaccumulator Vochysiaceae from the Brazilian Cerrado store aluminum in their chloroplasts without apparent damage. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 70, n. 1, p. 37-42, Jan. 2011.
- ASADA, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 141, p. 391-396, 2006.
- BALAKRISHNAN, K.; RAJENDRAN, C.; KULANDAIVELU, G. Differential responses of iron, magnesium, and zinc deficiency on pigment composition, nutrient content, and photosynthetic activity in tropical fruit crops. **Photosynthetica**, Prague, v. 38, p. 477-479, 2001.
- BALIGAR, V. C.; FAGERIA, N. K. Aluminum influence on growth and uptake of micronutrients by cacao. **Journal of Food, Agriculture and Environment**, Helsinki, v. 3, p. 173-177, 2005.

BENGTSSON, B. Influence of aluminium and nitrogen on uptake and distribution of minerals in beech roots (*Fagus sylvatica*). **Vegetatio**, The Hague, v. 101, p. 35-41, 1992.

BIEMELT, S.; KEETMAN, U.; ALBRECHT, G. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. **Plant Physiology**, Rockville, v. 116, p. 651-658, Feb. 1998.

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

BRACCINI, M. C. L. et al. Tolerância de genótipos de cafeeiro ao Al em solução nutritiva: I., crescimento e desenvolvimento da parte aérea e sistema radicular. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, Campinas, v. 22, p. 435-442, 1998.

BRANQUINHO, C. et al. Revisiting the plant hyperaccumulation criterion: are plants and earth abundant elements. **Environmental Pollution**, Barking, v. 146, p. 437-443, 2007.

BUCCI, S. J. et al. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 29, n. 12, p. 2153-2167, 2006.

BUCKNER, B.; JOHAL, G. S.; JANICK-BUCKNER, D. Cell death in maize. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 108, p. 231-239, 2000.

BUEGE, J. A.; AUST, S. D. Microsomal lipid peroxidation. **Methods in Enzymology**, San Diego, v. 52, p. 302-310, Feb. 1978.

BUSTAMANTE, M. M. C. Potential impacts of climate on biogeochemical functions of Cerrado ecosystems. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 72, n. 3, p. 655-671, Aug. 2012.

CAEMMERER, S. von. **Biochemical models of leaf photosynthesis**. Collingwood: CSIRO, 2000. 176 p.

CAKMAK, I.; HORST, W. J. Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 83, p. 463-468, 1991.

CAKMAK, I.; STRBAC, D.; MARSCHNER, H. Activities of hydrogen peroxide-scavenging enzymes in germination wheat seeds. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 44, n. 260, p. 127-132, Mar. 1993.

CARNEIRO, M. A. C. et al. Atributos físicos, químicos e biológicos de solo de Cerrado sob diferentes sistemas de uso e manejo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, MG, v. 33, p. 147-157, 2009.

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

COUTINHO, L. M. O bioma do cerrado. In: KLEIN, A. L. (Ed.). **Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois**. São Paulo: Ed. UNESP, 2002. p. 77-91.

COUTINHO, L. M. O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 1, p. 17-23, 1978.

COUTINHO, L. M. Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. In: GOLDAMMER, J. G. (Ed.). **Fire in the tropical biota: ecosystem processes and global challenges**. Berlin: Springer-Verlag, 1990. chap. 6, p. 82-103.

CRUZ-ORTEGA, R.; CUSHMAN, J. C.; OWNBY, J. D. cDNA clones encoding 1,3-b-glucanase and a fimbrim-like cytoskeletal protein are induced by Al toxicity in wheat roots. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 114, p. 1453-1460, 1997.

CUENCA, G.; HERRERA, R.; MÉRIDA, T. Distribution of aluminium in accumulator plants by X-ray microanalysis in *Richeriagrandis* Vahl leaves from a cloud forest in Venezuela. **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 14, p. 437-441, 1991.

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

DELEERS, M.; SERVAIS, J. P.; WULFERT, E. Neurotoxic cations induce membrane rigidification and membrane fusion at micromolar concentrations. **Biochimica et Biophysica Acta**, Alberta, v. 855, p. 271-276, 1986.

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

DESLILE, G.; CHAMPOUX, M.; HOUDE, M. Characterization of oxalate oxidase and cell death in Al-sensitive and tolerant wheat roots. **Plant and Cell Physiology**, Alberta, v. 42, p. 324-333, 2001.

DUBEY, R. S. Metal toxicity oxidative stress and antioxidative defense system in plants. In: GUPTA, S. D. (Ed.). **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: Science, 2011. chap. 9, p. 178-203.

DURIGAN, G. et al. **Sementes e mudas de árvores tropicais**. São Paulo: Páginas e Letras, 1997. 65 p.

EBERHARDT, D. N. et al. Influência da granulometria e da mineralogia sobre a retenção de fósforo em Latossolos sob pastagens no Cerrado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, MG, v. 32, n. 3, p. 1009-1016, 2008.

EZAKI, B. et al. Expression of aluminum-induced genes in transgenic Arabidopsis plants can ameliorate aluminum stress and/or oxidative stress. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 122, p. 657-665, 2000.

FAGERIA, N. K.; ZIMMERMANN, F. J. P. Seleção de cultivares de arroz para tolerância a toxicidade de alumínio em solução nutritiva. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 14, p. 141-147, 1979.

FLEXAS, J. et al. Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub>: current knowledge and future prospects. **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 31, p. 602-612, 2008.

FOY, C. D. Physiological effects of hydrogen, aluminum and manganese toxicities in acid soils. In: ADAMS, M. (Ed.). **Soil acidity and liming**. Madison: American Society of Agronomy, 1984. p. 57-97.

FOY, C. D. Plant adaptation to acid aluminum-toxic soils. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 19, p. 959-987, 1974.

GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, Durham, v. 85, p. 2630-2637, 2004.

GEMEQUE, R. C. R.; DAVEDE, A. C.; FARIA, J. M. R. Indicadores de maturidade fisiológica de sementes de ipê-roxo (*Tabebuia impetiginosa* (Mart.) Standl.). **Cerne**, Lavras, v. 8, n. 2, p. 84-91, 2002.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxidedismutases: I., occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 59, p. 309-314, 1977.

GOLDSTEIN, G. et al. Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. **Tree Physiology**, Victoria, v. 28, p. 395-404, 2008.

GOMES, J. B. V. et al. Análise de componentes principais de atributos físicos, químicos e mineralógicos de solos do bioma cerrado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, MG, v. 28, n. 1, p. 137-153, 2004.

GROSE, S. O.; OLMSTEAD, R. G. Taxonomic revisions in the polyphyletic Genus *Tabebuia* s. l. (Bignoniaceae). **Systematic Botany**, Kent, v. 32, n. 3, p. 660-670, 2007.

HAMEL, F.; BRETON, C.; HOUDE, M. Isolation and characterization of wheat aluminum-regulated genes: possible involvement of aluminum as a pathogenesis response elicitor. **Planta**, Berlin, v. 205, p. 531-538, 1998.

HARIDASAN, M. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v. 12, p. 54-64, 2000.

HARIDASAN, M. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal Plant Physiology**, Campos dos Goytacases, v. 20, n. 3, p. 183-195, 2008.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 84, p. 450-455, 1987.

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. **The water culture method for growing plants without soils**. Berkeley: California Agricultural Experimental Station, 1950. 347 p.

IKEGAWA, H.; YAMAMOTO, Y.; MATSUMOTO, H. Responses to aluminum of suspension-cultured tobacco cells in a simple calcium solution. **Soil Science & Plant Nutrition**, Tokyo, v. 46, p. 503-514, 2000.

JANSEN, S. et al. Aluminum hyperaccumulation in Angiosperms: a review of its phylogenetic significance. **Botanical Review**, Bronx, v. 68, p. 235-269, 2002.

JANSEN, S.; WATANABE, T.; SMETS, E. Aluminium accumulation in leaves of 127 species in Melastomataceae, with comments on the Order Myrtales. **Annals of Botany**, London, v. 90, p. 53-64, 2002.

JONES, A. Does the plant mitochondrion integrate cellular stress and regulate programmed cell death? **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 5, p. 273-278, 2000.

JONES, D. L.; KOCHIAN, L. V. Aluminum interaction with plasma membrane lipids and enzyme metal binding sites and its potential role in aluminum cytotoxicity. **FEBS Letters**, Amsterdam, v. 400, p. 51-57, 1997.

JONES, H. G. **Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology**. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge: Cambridge: University Press, 1992. 85 p.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, São Paulo, v. 1, n. 1, p. 147-155, 2005.

KLITZKE, R. J.; BATISTA, D. C.; SAVIOLI, D. L. Caracterização das propriedades do cerne e alburno da madeira de jatobá (*Hymenaea* sp) e seu comportamento na secagem. In: ENCONTRO BRASILEIRO EM MADEIRA E ESTRUTURAS DE MADEIRA, 11., 2008, Londrina. **Anais...**Londrina, 2008.1 CD-ROM.

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

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

KÖPPEN, W. **Climatologia**. Mexico City: Fondo Cultura Economica, 1948.

KRUGER, E.; SUCOFF, E. Aluminium and the hydraulic conductivity of *Quercus rubra* L. root systems. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 40, p. 659-665, 1989.

LI, J. Y. et al. Effects of aluminum stress on ecophysiological characteristics of male and female *Populus cathayana* seedlings. **The Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 23, n. 1, p. 45-50, Jan. 2012.

LI, Y. M. et al. Effects of aluminum stress on the stomata characteristics and photosynthesis of *Scutellaria baicalensis* Georgi seedlings. **Medicinal Plant**, Taiwan, v. 48, n. 2, p. 435-444, Apr. 2011.

LINDON, F. C. et al. Modulation of photosystem 2 reactions mediated by aluminium toxicity in *Zea mays*. **Photosynthetica**, Prague, v. 34, p. 151-156, 1999.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2009. v. 3, 384 p.

MA, J. F.; RYAN, P. R.; DELHAIZE, E. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 6, p. 273-278, 2001.

MARON, L. G. et al. Transcriptional profiling of aluminum toxicity and tolerance responses in maize roots. **New Phytologist**, Cambridge, v. 179, p. 116-128, 2008.

MASCARENHAS, H. A. A.; CAMARGO, C. E. O.; FALIVENE, S. M. P. Tolerância de cultivares de soja a dois níveis de alumínio em soluções nutritivas em diferentes concentrações salinas. **Bragantia**, Campinas, v. 43, p. 459-466, 1984.

MATSUMOTO, H. Cell biology of aluminum toxicity and tolerance in higher plants. **International Review of Cytology**, New York, v. 200, p. 1-46, 2000.

MENDONÇA, A. M. C. **Plasticidade morfofisiológica de duas espécies lenhosas ocorrentes em diferentes fitofisionomias de cerrado a disponibilidade de luz e água**. 2013. 74 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal)-Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2013.

MIHAJLOVIC, N.; DRAZIC, G.; VUCINIC, Z. Effects of aluminium on photosynthetic performance in Al-sensitive and Al-tolerant maize inbred lines. **Photosynthetica**, Prague, v. 46, p. 476-480, 2008.

MITCHELL, A. D.; SMETHURST, P. J. Magnesium and potassium deficiency induced in glasshouse-grown *Eucalyptus globulus*. **Tasforests**, Hobart, v. 8, p. 131-143, 2009.

MONTEIRO, V. F. C. **Crescimento radial e resposta ecofisiológica de *Vochysia thyrsoidea* (Pohl.) às condições ambientais do cerrado rupestre.** 2014. 84 p. Dissertação (Mestrado em Botânica Aplicada)-Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2014.

MOUSTAKA, M.; OUZOUNIDOU, G.; LANNOYER, R. Aluminum effects on photosynthesis and elemental uptake in an aluminum-tolerant and non-tolerant wheat cultivar. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 18, p. 669-683, 1995.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, p. 853-858, 2000.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant Cell Physiology**, Oxford, v. 22, n. 5, p. 867-880, 1981.

NOVOPLANSKY, A. Developmental plasticity in plants implications of non-cognitive behavior. **Evolutionary Ecology**, Dordrecht, v. 166, n. 3, p. 189-211, Sept. 2002.

OENE, H. van. A mechanistic model for the inhibiting effects of aluminium on the uptake of cations. **Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde**, Göttingen, v. 161, p. 661-670, 1998.

OLIVARES, E. et al. Aluminum accumulation and its relationship with mineral plant nutrients in 12 pteridophytes from Venezuela. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 65, p. 132-141, 2009.

OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. **The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna.** New York: Columbia University Press, 2002. 368 p.

ONO, K. et al. Synergistic inhibition of growth by Aluminum and iron of tobacco (*Nicotianatabacum* L.) cells in suspension culture. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v. 36, p. 115-125, 1995.

- PAN, J. W.; ZHU, M. Y.; CHEN, H. Aluminum-induced cell death in root-tip cells of barley. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 46, p. 71-79, 2001.
- PARKER, D. R.; KINRADE, T. B.; ZELAZNY, L. W. Aluminum speciation and phytotoxicity in dilute hydroxy-aluminum solutions. **Soil Science of Society America Journal**, Madison, v. 52, p. 438-444, 1988.
- PEIXOTO, P. H. P.; MATTA, F. M. da; CAMBRAIA, J. Responses of the photosynthetic apparatus to aluminum stress in two sorghum cultivars. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 25, p. 821-832, 2002.
- PEREIRA, W. E. et al. Gas exchange and chlorophyll fluorescence in four citrus rootstocks under aluminium stress. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 157, p. 513-520, 2000.
- RHUE, R. D.; GROGAN, C. O. Screening corn for Al tolerance using different Ca and Mg concentration. **Agronomy Journal**, Madison, v. 69, p. 755-760, 1977.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P. (Ed.). **Cerrado: ambiente e flora**. Brasília, DF: EMBRAPA Cerrados, 1998. p. 87-166.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P.; RIBEIRO, J. F. (Ed.). **Ecologia e flora**. Brasília, DF: EMBRAPA, 2008. v. 1, p. 152-212.
- RICHARDS, K. D. et al. Aluminum induces oxidative stress genes in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 116, p. 409-418, 1998.
- RICHTER, C.; SCHWEIZER, M. Oxidative stress in mitochondria. In: SCANDALIOS, J. G. (Ed.). **Oxidative stress and the molecular biology of antioxidant defenses**. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1997. p. 169-200. (Monograph Series, 34).
- ROSSATO, D. R. et al. Depth of water uptake in woody plants relates to groundwater level and vegetation structure along a topographic gradient in a neotropical savanna. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 77, p. 259-266, Apr. 2012.

RUGGIERO, P. G. C. et al. Soil-vegetation relationships in Cerrado (Brazilian savanna) and Semideciduous Forest, Southeastern Brazil. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 160, n. 1, p. 1-16, 2002.

SANTOS, H. G. et al. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 3. ed. Brasília, DF: EMBRAPA, 2013. 353 p.

SCHÄFER, K. V. R. Canopy stomatal conductance following drought, disturbance, and death in an upland oak/pine forest of the New Jersey Pine Barrens, USA. **Frontiers in Plant Science: Functional Plant Ecology**, Lausanne, v. 15, n. 2, p. 1-7, 2011.

SHARMA, P.; DUBEY, R. S. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, London, v. 2012, n. 1, p. 1-26, Feb. 2012.

SMIRNOVO, O. E. et al. Buckwheat stomatal traits under aluminium toxicity. **Modern Phytomorphology**, Lviv-Ukraine, v. 6, p. 15-18, Apr. 2014.

SNOWDEN, K. C.; GARDNER, R. C. Five genes induced by aluminum in wheat (*Triticum aestivum*) roots. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 103, p. 855-861, 1993.

SOUZA, M. C.; HABERMANN, G. Towards a new ecophysiological approach to understand citrus crop yield under abiotic stresses mirroring in the Brazilian savanna genetic resources. In: RAHMAN, I. M. M.; HASEGAWA, H. (Ed.). **Water stress**. Rijeka: InTech, 2012. p. 152-164.

SUGIMOTO, M.; SAKAMOTO, W. Putative phospholipid hydroperoxide glutathione peroxidase gene from *Arabidopsis thaliana* induced by oxidative stress. **Genes & Genetic Systems**, Shizuoka, v. 72, p. 311-316, 1997.

WALTER, B. M. T. **Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas**. 2006. 373 p. Tese (Doutorado em Ecologia)-Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, DF, 2006.

WANG, H.; CHU, T. D. The progress of study on magnesium nutrition in plants. **Chinese Bulletin of Botany**, Beijing, v. 16, p. 245-250, 1999.

WATT, D. A. Aluminium-responsive genes in sugarcane: identification and analysis of expression under oxidative stress. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 54, p. 1163-1174, 2003.

XIAO, X. et al. Effect of aluminum stress on the photosynthesis of longan seedlings. **Chinese Journal of Tropical Crops**, Beijing, v. 26, p. 63-69, 2004.

YAMAMOTO, Y.; HACHIYA, A.; MATSUMOTO, H. Oxidative damage to membrane by a combination of aluminum and iron in suspension- cultured tobacco cells. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 38, p. 1333-1339, 1997.

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

YANG, M. et al. Effect of low pH and aluminum toxicity on the photosynthetic characteristics of different fast-growing eucalyptus vegetatively propagated clones. **PloSOne**, San Francisco, June 2015. Disponível em: <<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371%2Fjournal.pone.0130963>>. Acesso em: 10 mar. 2016.

YING, X. F.; LIU, P. Effects of aluminum stress on photosynthetic characters of soybean. **Chinese Journal of Applied Ecology**, Shenyang, v. 16, p. 166-170, 2005.

ZHANG, X. B. et al. Effect of Al in soil on photosynthesis and related morphological and physiological characteristics of two soybean genotypes. **Botanical Studies**, Minneapolis, v. 48, p. 435-444, 2007.