
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BIOLOGIA VEGETAL

**Distribuição do alumínio (Al) em folhas de espécies
acumuladoras de Al do Cerrado**

MATHEUS ARMELIN NOGUEIRA

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Agosto - 2018

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
RIO CLARO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BIOLOGIA VEGETAL

Distribuição do alumínio (Al) em folhas de espécies acumuladoras
de Al do Cerrado

MATHEUS ARMELIN NOGUEIRA

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências do Câmpus
de Rio Claro, Universidade
Estadual Paulista, como parte dos
requisitos para obtenção do título
de Mestre em Ciências Biológicas
(Biologia Vegetal).

Orientador: Prof.Dr. Gustavo Habermann

Agosto - 2018

N778d Nogueira, Matheus
Distribuição do alumínio (Al) em folhas de espécies acumuladoras de Al do Cerrado / Matheus Nogueira. -- Rio Claro, 2018
34 p. : il., tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Rio Claro
Orientador: Gustavo Habermann

1. Botânica. 2. Fisiologia Vegetal. 3. Ecofisiologia. 4. Anatomia Vegetal. 5. Alumínio. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Distribuição do alumínio (Al) em folhas de espécies acumuladoras de Al do Cerrado

AUTOR: MATHEUS ARMELIN NOGUEIRA

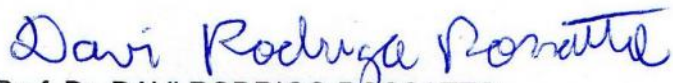
ORIENTADOR: GUSTAVO HABERMANN

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), área: BIOLOGIA VEGETAL pela Comissão Examinadora:



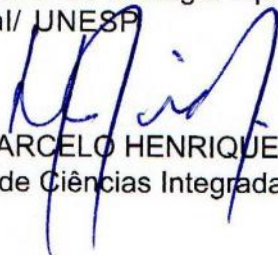
Prof. Dr. GUSTAVO HABERMANN

Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. DAVI RODRIGO ROSSATTO

Departamento de Biologia Aplicada a Agropecuária / Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal/ UNESP



Prof. Dr. MARCELO HENRIQUE ONGARO PINHEIRO

Faculdade de Ciências Integradas do Pontal / UFU/Ituitaba

Rio Claro, 30 de agosto de 2018

*“A saudade é uma estrada longa
Nem é boa e nem é ruim
Vou seguindo sempre adiante
Nunca volto, Eu sou mesmo assim”*

- Almir Sater

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Regina e José, agradeço de coração pelo amor e esforço imensurável que foi me ajudar a chegar onde estou agora. Com vocês pude sonhar e conseguir trilhar o meu caminho. Obrigado!

A toda minha família que também sempre desejou o meu bem e fez de tudo para que eu um dia conseguisse um lugar ao sol.

A minha companheira, Juliana, a quem amo partilhar a vida, por ter me ajudado em praticamente todos os aspectos dessa jornada, por estar sempre ao meu lado e por me fazer uma pessoa melhor. Te amo!

Ao meu orientador Prof. Dr. Gustavo Habermann. Mais do que um orientador, um exemplo de pessoa. Obrigado pelos ensinamentos, por confiar em mim, por compartilhar suas experiências de vida comigo e pela sua grande amizade. Vou levar tudo o que aprendi de você por toda minha vida.

As amigas do grupo de pesquisa, Anna, Brenda, Carol, Giselle, Lorena, Mariana e Marina, por todo o apoio. Obrigado pela amizade e respeito.

A minha amiga e mentora Anna, por me ajudar demais nos trabalhos, sempre atenciosa e disposta a me ensinar. Obrigado pelas conversas sobre a vida e pelo companheirismo.

A todos meus amigos que de alguma forma me ajudaram (e ainda ajudam) na minha formação: Caio Araújo, Caio Zamuner, Carol, Felipe, Fernando, Karina, Marina Silveira, Marina Abreu, Rafaela, Renan, Thiago e Vitor.

Ao Prof. Dr. Marcelo Pinheiro pela grande ajuda em campo, por toda sua disponibilidade e atenção.

Aos integrantes da banca avaliadora por aceitar o convite e pelo comprometimento com a avaliação desse trabalho.

Ao Instituto de Biociência da Unesp de Rio Claro pelo apoio e infraestrutura.

A CAPES pelo apoio e auxílio financeiro.

Sumário

Resumo	6
Abstract	7
1. Introdução	8
2. Material e métodos.....	12
<i>Área de estudo.....</i>	<i>12</i>
<i>Material vegetal.....</i>	<i>12</i>
<i>Características dos solos.....</i>	<i>15</i>
<i>Área foliar específica (AFE) e conteúdo de Al na folha</i>	<i>15</i>
<i>Estudos anatômicos.....</i>	<i>15</i>
<i>Análise dos dados.....</i>	<i>16</i>
3. Resultados	16
4. Discussão	27
5. Considerações finais.....	30
6. Referências	30

DISTRIBUIÇÃO DO ALUMÍNIO (AL) EM FOLHAS DE ESPÉCIES ACUMULADORAS DE AL DO CERRADO

Resumo

As espécies arbóreas do Cerrado podem ser divididas em acumuladoras de alumínio (Al) e não-acumuladoras. Ambos os grupos crescem bem em solos distróficos que são ácidos e ricos em Al. Não há evidências do papel fisiológico do Al nessas plantas, diferentemente do que é conhecido sobre a maioria das plantas cultivadas.

Nós comparamos a área foliar específica (AFE) e os conteúdos foliares de Ca e Al de duas espécies acumuladoras de Al (*Qualea grandiflora* Mart. e *Qualea. Parviflora* Mart.) que crescem em dois tipos de solos distintos. Um desses, foi distrófico típico do Cerrado, e o outro, de características únicas, calcário, com alta disponibilidade de Ca e baixa saturação de Al. As folhas também foram separadas em limbo e nervura foliar.

A AFE foi similar para plantas da mesma espécie, independentemente do solo em que cresceram, indicando que o Al não influencia neste parâmetro. O conteúdo de Ca na folha refletiu sua disponibilidade entre os tipos de solo e foi mais acumulado nas nervuras foliares. No entanto, o acúmulo de Al foi independente de sua disponibilidade nos diferentes tipos de solos e sua concentração foi maior no limbo foliar de ambas as espécies, o que foi confirmado por análises químicas e histoquímicas.

Concluimos que Ca e Al não parecem competir em espécies acumuladoras de Al e o padrão da distribuição e alocação de Al nas folhas merece novos estudos.

Palavras-chave: Alumínio, cálcio, limbo foliar, *Qualea sp.*

Abstract

The wood species of Cerrado can be classified in Al-accumulators and non-accumulators. Both groups grow well on acidic and Al rich dystrophic soils. There is no evidence of physiological role for Al in these plants, regardless of what is known in cultivated plants.

We compared the specific leaf area (SLA), Ca and Al contents in leaves of two Al-accumulating species (*Qualea grandiflora* and *Q. parviflora*) growing in two distinct soil types. One from a typical dystrophic cerrado soil, and another one with unique features, a calcareous soil with high Ca and low Al availabilities. The leaves were also divided into leaf blade and leaf veins.

The SLA was similar in the same plant species, regardless of the soil in which they grew, indicating that this parameter is not affected by Al. The leaf Ca content reflected its availability between the soil types, and was higher in the leaf veins when compared to the leaf blade. However, the Al accumulation was independent of its availability between the different soil types, and Al concentration was higher in the leaf blade of both species, which was confirmed by chemical and histochemical analyses.

We concluded that Ca and Al do not seem to compete in Al-accumulating species and the distribution pattern and Al allocation in the leaves deserve further studies.

Key words: Al, Calcium, Leaf blade, *Qualea sp.*

1. Introdução

A disponibilidade de nutrientes e as características do solo normalmente são fatores que influenciam as condições morfofisiológicas das plantas (Haridasan, 2001; Haridasan & Araújo 2005). Uma alta fertilidade do solo pode refletir, por exemplo, na concentração de nutrientes nas folhas dos vegetais (Rossatto et al., 2015), assim garantindo uma serapilheira com maior qualidade química que pode estimular um maior desempenho de microrganismos (Seastadt, 1984). No passado, a expansão da agricultura em áreas ocupadas principalmente por vegetações nativas implicou, na maioria dos casos, em correções do solo (aplicação de calcário) e o uso de fertilizantes (Ratter et al., 1997; Habermann & Bressan-Smith, 2013). Contudo, conceitos relacionados à deficiência de nutrientes, toxicidade e pH do solo, os quais são bem estabelecidos para plantas cultivadas, em plantas nativas não são considerados apropriados (Haridasan, 2008).

Solos ácidos representam 30% dos solos do planeta, somando 50% das terras cultiváveis (Kochian et al., 2004). O alumínio (Al) é o terceiro elemento químico mais abundante da crosta terrestre e, em solos ácidos ($\text{pH} < 5,0$), é encontrado na forma solúvel (Al^{3+}), o que o torna disponível para as plantas (Matsumoto, 2000; Vardar & Ünal, 2007). O alumínio edáfico (Al^{3+}) diminui a taxa de crescimento das raízes, além de causar necrose em plantas cultivadas em solos ácidos (Kochian, 1995), e isso tem sido apontado como um dos principais fatores limitantes da produtividade de culturas nesses tipos de solos. Por ser uma forma altamente reagente, o Al interage com diferentes sítios do simplasto e apoplasto das células e pode ser acumulado nas paredes celulares dos ápices radiculares e induzir à inibição do crescimento nessa região (Delhaize & Ryan, 1995; Matsumoto, 2000).

Por outro lado, plantas pertencentes à comunidades nativas de savanas (como por exemplo o Cerrado) e florestas tropicais, que se desenvolvem em solos naturalmente ácidos e com alto teor de Al, possuem estratégias que podem tolerar os efeitos tóxicos deste elemento (Ma, et al, 2001; Haridasan, 2008). Certas espécies são consideradas “excludentes” e classificadas como não acumuladoras, podendo impedir o transporte de Al para o interior de seus tecidos. Esses mecanismos de exclusão estão relacionados à liberação de ácidos orgânicos pelos ápices radiculares como, malato, oxalato e citrato, que quelam e detoxificam o Al formando compostos estáveis ainda na rizosfera limitando sua absorção simplástica (Ryan, 2011). Outras apresentam mecanismos de tolerância interna e são capazes de imobilizar e fixar o Al que adentra o simplasto em sítios como parede celular e vacúolos. (Brunner & Sperisen, 2013).

Dentre as espécies tolerantes, contudo, existem aquelas classificadas como acumuladoras, que são capazes de acumular elevadas concentrações de Al, principalmente em seus tecidos nas partes aéreas e até mesmo em frutos e sementes, sem prejudicar, aparentemente, suas estruturas internas ou externas (Haridasan, 1982; Scalon, 2010). A maioria das plantas que acumulam Al têm sua distribuição pelos trópicos úmidos e savanas, onde os solos são ácidos e a disponibilidade de Al é alta, sendo que algumas destas espécies são nativas da vegetação do Cerrado e foram descritas pela primeira vez por Haridasan (1982). Desde então, o estudo da relação de plantas acumuladoras de Al com seu ambiente tem se intensificado.

Estratégias de resistência parecem ser frequentes em plantas que foram selecionadas, cresceram e se desenvolveram onde a capacidade de resistência ao Al é crucial para a sobrevivência, como nos trópicos e mais especificamente no Cerrado (Ryan & Delhaize, 2011). A vegetação do Cerrado na América do Sul, amplamente conhecida como ‘savana brasileira’, apresenta entre 1000 e 2000 espécies vegetais arbóreas por ha e é o segundo maior bioma brasileiro (Coutinho, 2002), sendo superado em área apenas pela Amazônia, ocupando 21% do território nacional (Klink & Machado, 2005). Devido a sua alta riqueza de espécies vegetais, alto grau de endemismo e seu estado de conservação atual, o cerrado é considerado um dos “hotspots” de biodiversidade mundial (Myers et al., 2000). Além disso, sua flora se estabelece bem em solos que são ácidos [pH (em CaCl₂) < 5], pobres em P e saturação de bases e com alta saturação de Al (m% > 70%) (Haridasan, 2008; Andrade et al., 2011; Habermann & Bressan, 2011; Souza et al., 2015; Bressan et al., 2016).

O Cerrado é considerado um mosaico de fisionomias vegetais incluindo florestas, formações savânicas (campo sujo, campo cerrado) e formas campestres bem abertas (campo limpo), que juntas são referidas como Cerrado *sensu lato* (Oliveira & Ratter, 2002). Espécies lenhosas são distribuídas em fisionomias mais densas, florestais, como é o caso do ‘Cerradão’. Já no cerrado *sensu strictu* (*s. str.*) as espécies constituem um tipo de fisionomia savânica contendo uma vegetação mais arbustiva e árvores de sub-bosque, com alta irradiância ao nível do solo (Ribeiro & Walter, 2008; Kissmann et al., 2012). Estas formações vegetacionais são influenciadas não apenas pelo clima (sazonalidade), mas também por fatores edáficos (Pinheiro & Monteiro, 2010). As espécies vegetais do Cerrado, tanto as acumuladoras quanto as não acumuladoras, crescem naturalmente em solos distróficos e ricos em Al, sem danos aparente em suas estruturas (Andrade et al., 2011; Souza et al., 2015).

Das 1000-2000 espécies vegetais por ha no Cerrado (Ratter et al., 2003), somente poucas espécies de poucas famílias são acumuladoras de Al, embora todas cresçam nos solos distróficos deste bioma. Essas espécies acumuladoras pertencem principalmente às famílias Melastomataceae, Rubiaceae, Simplicaceae e Vochysiaceae (Haridasan, 1982; Andrade et al., 2011; Souza et al., 2015; Malta et al., 2016). Em geral, plantas que apresentam mais de 1000 mg de Al por kg de massa seca são classificadas como acumuladoras de Al (Chenery, 1948; Jansen et al., 2002). No entanto, no Cerrado, espécies acumuladoras de Al podem exibir entre 4000 e 20.000 mg de Al por kg de massa seca e são classificadas como hiperacumuladoras (Haridasan, 1982; Haridasan & Araújo, 1988).

A relevância das espécies acumuladoras de Al nas fitofisionomias do cerrado foi demonstrada em estudos anteriores de Haridasan (1987) e Haridasan & Araújo (1988). Em tais estudos, espécies acumuladoras de Al chegaram a atingir números acima de 40% de índice de valor de importância (IVI), que é a soma da densidade, dominância e frequência da espécie em uma determinada área. Ainda, os mesmos autores obtiveram um IVI acima de 11% em regiões com solos calcários, o que indica que algumas espécies acumuladoras de Al também ocorrem em solos de pH elevado, e ainda assim conseguem acumular grandes quantidades de Al em seus tecidos.

Espécies como *Miconia albicans* (Sw.) Steud. e *Vochysia thyrsoidea* Pohl, típicas do cerrado, demonstraram pouca eficiência quando colocadas em tratamentos com baixos teores de Al (Haridasan et al., 1988, Machado, 1985). Isso garantiu o aparecimento de sintomas de deficiência nutricional quando submetidas a um substrato calcário, com pH alcalino. Tais autores observaram que, quando transplantadas para solos ácidos, as mudas tiveram uma certa recuperação de seu crescimento e notou-se diferenças entre suas concentrações foliares de Al

Em um estudo com uma espécie de trigo considerada acumuladora (*Fagopyrum esculentum* Moench. Cv. Jianxi), Shen & Ma (2001) demonstraram que o Al em solução nutritiva é mais acumulado em folhas mais velhas do que folhas jovens e que, após a transferência das plantas para solução isenta de Al, a concentração de Al permaneceu baixa nas folhas jovens, mas continuou a aumentar nas folhas mais velhas. Esses autores concluíram que o acúmulo contínuo nas folhas velhas pareceu ser proveniente do Al remanescente nas raízes e que o Al é pouco mobilizado entre esses órgãos vegetais.

Não há evidências do porquê essas plantas acumulam altas concentrações de Al em suas folhas. Estudos anteriores demonstraram deposições de Al em tecidos vegetais

não lignificados no mesófilo de espécies acumuladoras de Al do Cerrado, assim como o floema, colênquima e parênquima clorofiliano (Haridasan et al., 1986; Andrade et al., 2011; Malta et al., 2016). Isso levanta a possibilidade de que o Al poderia estar envolvido em processos fotossintéticos nessas espécies. No entanto, o Al também foi encontrado em associação com grânulos presentes na nervura central dessas plantas (Bressan et al., 2016), criando a hipótese de que haja uma atribuição mais estrutural para esse elemento nesse contexto. Portanto, o Al poderia estar também associado com tecidos metabolicamente ativos da folha como os parênquimas paliádico (limbo foliar) e esponjoso, ou com componentes não fotossintéticos, isto é, a estrutura da folha (nervuras).

No presente estudo, nós reconhecemos um remanescente de cerrado *s. str.* com características singulares que se encontra sobre um solo calcário com pH (em CaCl₂) = 5.0, com alto teor de Ca (16.4 mmol/dm³) e baixas concentrações de Al disponível (m% = 3.6%) em relação à média dos solos comumente encontrados no Cerrado. O fragmento é composto por um estrato arbóreo-arbustivo, o qual não forma um dossel fechado, além disso encontram-se espécies típicas do Cerrado como *Qualea grandiflora* Mart. e *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae), duas espécies de plantas acumuladoras de Al.

Para este estudo, nós apontamos a área foliar específica (AFE), os conteúdos foliares de Ca e Al, assim como a presença de Al nas folhas por meio de reações histoquímicas dessas duas espécies e as comparamos com outras das mesmas espécies, as quais foram encontradas em um solo de Cerrado distrófico. O solo coletado possuía características ácidas pH (em CaCl₂) = 4.0, apresentava baixo teor de Ca (3.4 mmol/dm³) e alta disponibilidade de Al (m% = 63%). Nós utilizamos folhas inteiras para medir a quantidade de Al. No entanto, também fizemos uma separação do limbo e nervura foliar a fim de verificar se a disposição de Al diferia entre tecidos estruturais e metabolicamente ativos. Neste trabalho nós testamos a hipótese de que o acúmulo de Al nas folhas de plantas que crescem em solos ácidos seria maior do que aquelas que crescem em solo calcário.

2. Material e métodos

Área de estudo

O estudo de campo foi realizado em duas áreas contendo fragmentos de cerrado *sensu. stricto.* com características de solos contrastantes, onde duas espécies acumuladoras de alumínio (*Qualea grandiflora* Mart. e *Q. parviflora*) ocorrem naturalmente. *Qualea grandiflora* consegue acumular entre 4000 e 6000 mg de Al por Kg de massa seca, enquanto *Q. parviflora*, por volta de 10.000 mg de Al por kg de massa seca (Haridasan, 1982; Bressan et al., 2016).

A primeira área se encontra nas dependências da fazenda São Vicente (19° 10' 39" S e 49° 42' 60" W; 680 m de altitude) localizada no município de Ituiutaba, no estado Minas Gerais (MG), sudeste do Brasil. Uma característica marcante dessa área foi a presença do mineral calcita em afloramentos rochosos, distribuídos esparsamente ao longo do terreno, evidenciado pela coloração da rocha (esbranquiçada) e pela reação de efervescência com ácido clorídrico diluído, como também observado por Alves et al. (2018) em um estudo realizado em um remanescente de Cerrado semelhante, próximo a área experimental. O perfil do solo foi considerado raso (~ 50-60 cm de profundidade) e classificado como neossolo calcário, aqui denominado "solo calcário" (Fig. 1C).

A segunda área, está localizada na fazenda Campininha (22° 15' 19" S e 47° 09' 30" W; 680 m de altitude), a qual vem sendo preservada em suas condições naturais desde 1950 e se encontra dentro da Reserva Biológica de Mogi Guaçu, no município de Mogi Guaçu, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Nesta área, o perfil do solo foi considerado profundo e classificado como latosolo, aqui denominado "solo ácido" (Fig. 1D).

Material vegetal

Cinco árvores adultas de *Qualea grandiflora* e *Q. parviflora* (Vochysiaceae), ambas espécies consideradas típicas acumuladoras de Al (Haridasan, 1982; Bressan et al., 2016), foram avaliadas em março de 2017 nas duas áreas experimentais. Na área contendo o solo calcário (Ituiutaba, MG) as plantas dessas espécies apresentavam de 2 a 3 m de altura e mostravam copas de 2 a 3 m de diâmetro (Fig. 1E, F), configurando uma estrutura de vegetação mais esparsa (Fig. 1A). Já na área de cerrado contendo solo ácido (Mogi Guaçu), essas plantas apresentavam mais de 7 m de altura e copas com 2 a 3m de diâmetro (Fig. 1G, H), configurando uma estrutura mais densa da vegetação (Fig. 1B).

A espécie *Q. grandiflora*, popularmente conhecida como pau-terra ou pau-terra-do-cerrado, é uma espécie decídua, com distribuição na Amazônia, São Paulo, Minas

Gerais, Goiás, e Mato Grosso do Sul, sempre associada à vegetação do tipo Cerrado ou campo cerrado. Essa espécie pode apresentar de 7 a 12 m de altura, tronco de 30 a 40 cm de diâmetro, folhas simples, opostas, rígidas e tomentosas na face abaxial. Esta espécie floresce durante os meses de novembro a janeiro e seus frutos amadurecem de agosto a setembro (Lorenzi, 1992). A espécie *Q. parviflora*, popularmente conhecida como pau-terra-mirim, é uma espécie decídua ou semidecídua e ocorre nos estados da Bahia, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul e São Paulo, sempre associada a áreas de Cerrado. Essa espécie pode apresentar de 6 a 10 m de altura, tronco de 20 a 30 cm de diâmetro, folhas simples, glabras e brilhantes. Esta espécie floresce durante os meses de novembro e dezembro e seus frutos amadurecem de setembro a outubro (Lorenzi, 1992).

Em cada uma das áreas, amostras de solo e de folhas foram coletadas. O solo foi coletado a 20-40 cm de profundidade, e foram medidos os parâmetros físicos (Tabela 1) e de fertilidade (Tabela 2), assim como a saturação de Al (m%) para confirmar as características contrastantes entre os solos calcário e o ácido. A copa dos indivíduos de ambas as espécies foi dividida em quatro quadrantes (N, S, L, O) e a coleta das folhas foi feita em cada um desses quadrantes. As folhas foram usadas para medir a área foliar específica (AFE) e o conteúdo de cálcio (Ca) e Al. Para a medição dos últimos dois elementos, as folhas foram divididas em folhas inteiras, limbo e nervura foliar afim de identificar o órgão que apresenta maior quantidade desses componentes armazenados. A presença de Al nos tecidos foliares foi verificada por meio de testes histoquímicos com chromo azurol S, um indicador de presença de Al (Kukachka & Miller, 1980; Bressan et al., 2016). Tais elementos foram escolhidos para análise devido ao maior contraste entre as áreas estudadas (Tabela 2).

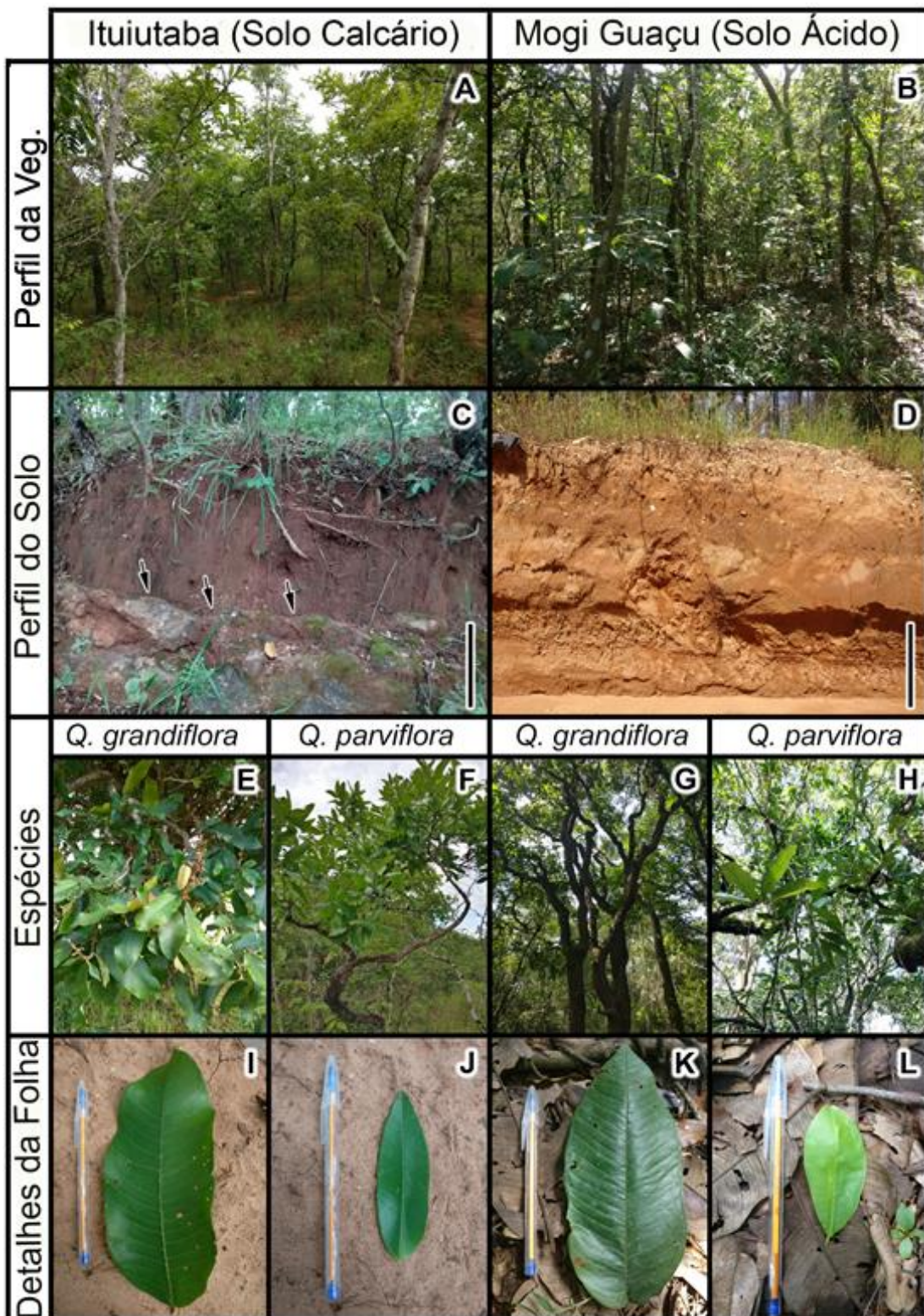


Fig. 1 Estrutura da vegetação dos remanescentes de cerrado sensu stricto (**A, B**) crescendo em solo calcário (**C**; detalhes do perfil do solo) e em solo ácido (**D**; detalhes do perfil do solo). Indivíduos (**E-H**) e detalhes das folhas (**I-L**) de *Qualea grandiflora* (**E, G, I, K**) e *Q. parviflora* (**F, H, J, L**). As setas indicam a superfície das rochas no perfil do solo calcário. (**C**). Barras: 0.5 m (**C**), 1 m (**D**).

Características dos solos

Cinco amostras de solo foram coletadas a aproximadamente 1 a 2 metros de distância de cada um dos cinco indivíduos em ambas as áreas e levadas ao Laboratório de Ciência do Solo da Universidade de São Paulo (Esalq, USP, Piracicaba, SP) para análise física de rotina (segundo [Embrapa, 1997](#)) e químicas (fertilidade), incluindo pH do solo (em CaCl₂). Os procedimentos para a análise química foram realizados de acordo com [van Raij et al. \(2001\)](#).

Área foliar específica (AFE) e conteúdo de Al na folha

Cinco folhas por planta de cada espécie em ambas as áreas foram utilizadas para a obtenção de um disco foliar com área pré-determinada (2 cm em diâmetro). A AFE foi calculada como a razão entre a área foliar (cm²) e a massa seca da folha (g).

As amostras de folhas (\pm 50 folhas por árvore) foram separadas em folhas inteiras, limbo e nervura foliar com o auxílio de uma lâmina de barbear, e posteriormente levadas ao Laboratório de Nutrição Vegetal no Instituto Agronômico de Campinas (IAC) para análises de concentração de Al. As folhas foram secas em estufa de circulação forçada de ar à 60°C até massa constante. Em seguida foram secas, moídas e digeridas em solução de ácidos sulfúrico:nítrico:perclórico (1:10:2, v/v/v). Após a digestão, as concentrações de Al foram determinadas pelo método de espectrofotômetro de absorção atômica ([Sarruge & Haag 1974](#)) e expresso em mg de Al por kg de folhas secas.

Estudos anatômicos

Amostras da nervura central e limbo foliar de todas as plantas coletadas foram fixadas em FAA 50% (37% formaldeído, ácido acético glacial e etanol 50%; 1:1:18 v/v/v) e preservadas em etanol 70% ([Johansen, 1940](#)), de acordo com [Bressan et al. \(2016\)](#). Tais amostras foram seccionadas consecutivamente, do mesmo fragmento foliar, à mão livre, utilizando-se lâminas de barbear, e coradas com solução 0,5% de chromo azurol S (CAS) (3''sulpho-2'',6''-dichloro-3,3'-dimethyl-4hydroxyfuchson-5,5'-dicarboxylic acid).

Os cortes ficaram imersos na solução de corante por 40 minutos e, posteriormente, foram lavados em água destilada por três vezes (5 minutos cada), até que não saísse mais excesso de corante das amostras. Testes realizados anteriormente mostraram que não havia diferença na reação histoquímica após 30 minutos, sendo o resultado o mesmo em 30, 40, 50 e 60 minutos após o contato com o corante ([Bressan et al., 2016](#)).

A solução de 0,5% de chromo azurol S (CAS) foi preparada dissolvendo-se 0,5 g de chromo azurol S e 5,0 g de acetato de sódio (tampão) em 80 mL de água destilada. Após a dissolução, completou-se o volume para 100 mL com água destilada (Kukachka & Miller, 1980), obtendo-se assim uma concentração final de 8.3 mM (5 g/L) (pH = 4.76 ± 0.01).

Foram confeccionadas lâminas histológicas com água destilada, as quais foram observadas em microscópio de luz (DMLB, Leica Microsystems, Wetzlar, Germany). As imagens foram capturadas com câmera digital (DFC-290, Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) acoplada ao DMLB.

Análise dos dados

Foi utilizado o teste estatístico Student t-test ($\alpha = 0.05$) para diferenciar os parâmetros físicos e químicos entre os solos calcário e ácido. Uma análise de variância bidirecional (two-way ANOVA) foi conduzida usando o fator solo (solos calcário e ácido) e o fator espécie (*Qualea grandiflora* e *Q. parviflora*) para verificar possíveis diferenças entre as medidas de AFE. De forma a testar os conteúdos foliares de Ca e Al nós utilizamos uma análise fatorial de três fatores (three-way ANOVA) também considerando os fatores “folha inteira”, “limbo” e “nervura”. O teste de Tukey ($P < 0,05$) foi utilizado para realizar comparações a posteriori para determinar a diferença significativa entre os resultados médios dos conteúdos foliares de Ca e Al.

3. Resultados

Embora a análise física dos solos de ambas as áreas tenha apresentado características semelhantes (Tabela 1), a fertilidade entre tais solos foi significativamente diferente. O solo calcário apresentou pH 5,0, m% de 3.6% ($< 2 \text{ mmolc dm}^{-3}$) e 53.3 mmolc dm^{-3} de CTC, enquanto que o solo ácido exibiu pH 4,0, m% de 63% ($7.8 \pm 0.5 \text{ mmolc dm}^{-3}$) e 33.7 mmolc dm^{-3} de CTC. Entretanto, as concentrações de P e S foram as mesmas entre os solos de ambas as áreas. O solo calcário apresentou saturação de bases 85% maior do que o solo ácido, e as disponibilidades de K, Ca e Mg foram 60%, 80% e 93% maiores no solo calcário em relação ao solo ácido, respectivamente (Tabela 2).

Tabela 1. Valores médios ($n = 5 \pm \text{s.e.}$) dos parâmetros físicos dos solos calcáreo e ácido dos remanescentes de cerrado *sensu stricto* do município de Ituiutaba, MG (calcáreo) e Mogi Guaçu, SP (ácido), no sudeste do Brasil. Diferentes letras representam as diferenças significativas entre os tipos de solo pelo teste *t*-Student

Tipo de solo	Total de Areia	Argila (in H₂O)	Argila (in NaOH)	Silt	Floculação
	----- g kg ⁻¹ -----				%
Calcáreo	780.6 ± 9.52 a	25 ± 0 a	135 ± 12.74 b	84.2 ± 6.99 a	80.8 ± 1.82 a
Ácido	692.6 ± 13.48 b	30 ± 5 a	224.8 ± 13.69 a	82.4 ± 4.90 a	86.6 ± 2.27 a

Tabela 2. Parâmetros de fertilidade, conteúdo de macro e micronutrientes dos solos calcáreo e ácido dos remanescentes de cerrado *sensu stricto* do município de Ituiutaba, MG (calcáreo) e Mogi Guaçu, SP (ácido), no sudeste do Brasil. BS = Saturação de Base = K+Ca+Mg; CTC = Capacidade de troca catiónica. Diferentes letras representam as diferenças significativas entre os tipos de solo pelo teste *t*-Student

Solos	pH (in CaCl ₂)	P -----mg dm ⁻³ -----	S	K	Ca	Mg	Al -----mmolc.dm ⁻³ -----	BS	CTC
Calcáreo	5 ± 0.05 a	4 ± 0 a	8.6 ± 0.67 a	2.16 ± 0.13 a	16.4 ± 1.02 a	15.4 ± 1.07 a	< 2 b	33.96 ± 1.93 a	53.36 ± 1.42 a
Ácido	4.08 ± 0.03 b	4 ± 0 a	10.6 ± 0.87 a	0.9 ± 0 b	3.4 ± 0.24 b	1 ± 0 b	7.8 ± 0.5 a	4.56 ± 0.26 b	33.76 ± 3.18 b

Solos	Cu	Fe	Mn	Zn	Al (m%)
	-----mg dm ⁻³ -----				%
Calcáreo	0.96 ± 0.07 a	44 ± 1.73 a	5.32 ± 0.20 a	0.2 ± 0 a	3.6 ± 0.87 b
Ácido	0.48 ± 0.04 b	54.2 ± 8.44 a	1.6 ± 0.14 b	0.2 ± 0 a	63 ± 2.64 a

A área foliar específica foi similar para as plantas da mesma espécie, independentemente da área a qual elas foram coletadas (Fig. 2, Tabela S1). *Qualea grandiflora* e *Q. parviflora* demonstraram maior conteúdo foliar de Ca ($P < 0.001$ para ambas espécies) em plantas que cresceram em solo calcário em relação àquelas que cresceram em solo ácido (Fig. 3). O conteúdo foliar de Ca foi maior nas nervuras em relação ao limbo e à folha inteira para ambas as espécies em solo calcário (Fig. 3, Tabela S2). Para as plantas em solo ácido, a nervura foliar apresentou maior conteúdo foliar de Ca em relação ao limbo, ao passo que a folha inteira apresentou valores intermediários (Fig. 3).

Qualea grandiflora e *Q. parviflora* apresentaram a mesma concentração de Al nas folhas nas duas áreas estudadas ($P = 0.91$ e $P = 0.88$, respectivamente). A concentração de Al nas folhas inteiras e no limbo foliar foi maior do que nas nervuras (Fig. 4), independentemente da espécie e da área estudada (Tabela S. 3).

O padrão de acúmulo de Al foi similar para ambas as espécies em ambas as áreas (Tabela 3). Testes histoquímicos com chromo azurol S demonstraram a presença de Al em tecidos não lignificados nas nervuras centrais (Fig. 5A, 5C, 5E e 5G) e no parênquima clorofiliano (Fig. 5B, 5D, 5F e 5H).

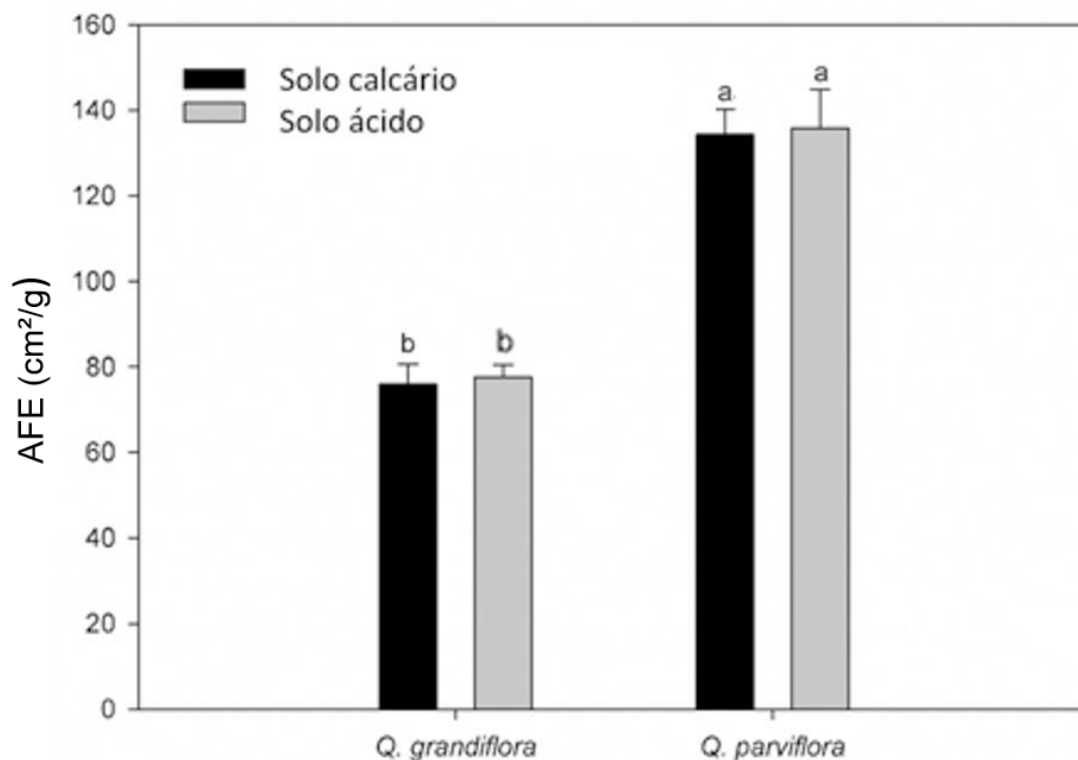


Fig. 2 Área foliar específica (AFE) de plantas adultas de *Qualea grandiflora* e *Q. parviflora* crescendo em solo calcário e ácido em remanescentes de cerrado *sensu stricto* nos municípios de Ituiutaba (MG) e Mogi Guaçu (SP), sudeste do Brasil. Para cada espécie, mesmas letras foram indicadas para representar a ausência de diferença significativa entre os tipos de solos pelo teste *t*-Student.

Tabela S1. Resultado da análise de variância bidirecional (two-way analysis ANOVA) entre os tipos de solo, espécies e região foliar para área foliar específica (AFE) em *Qualea grandiflora* e *Q. parviflora*.

Fatores	Valores de P
Tipo de solo	0.846
Espécies	< 0.001
Tipo de solo x Espécies	0.999

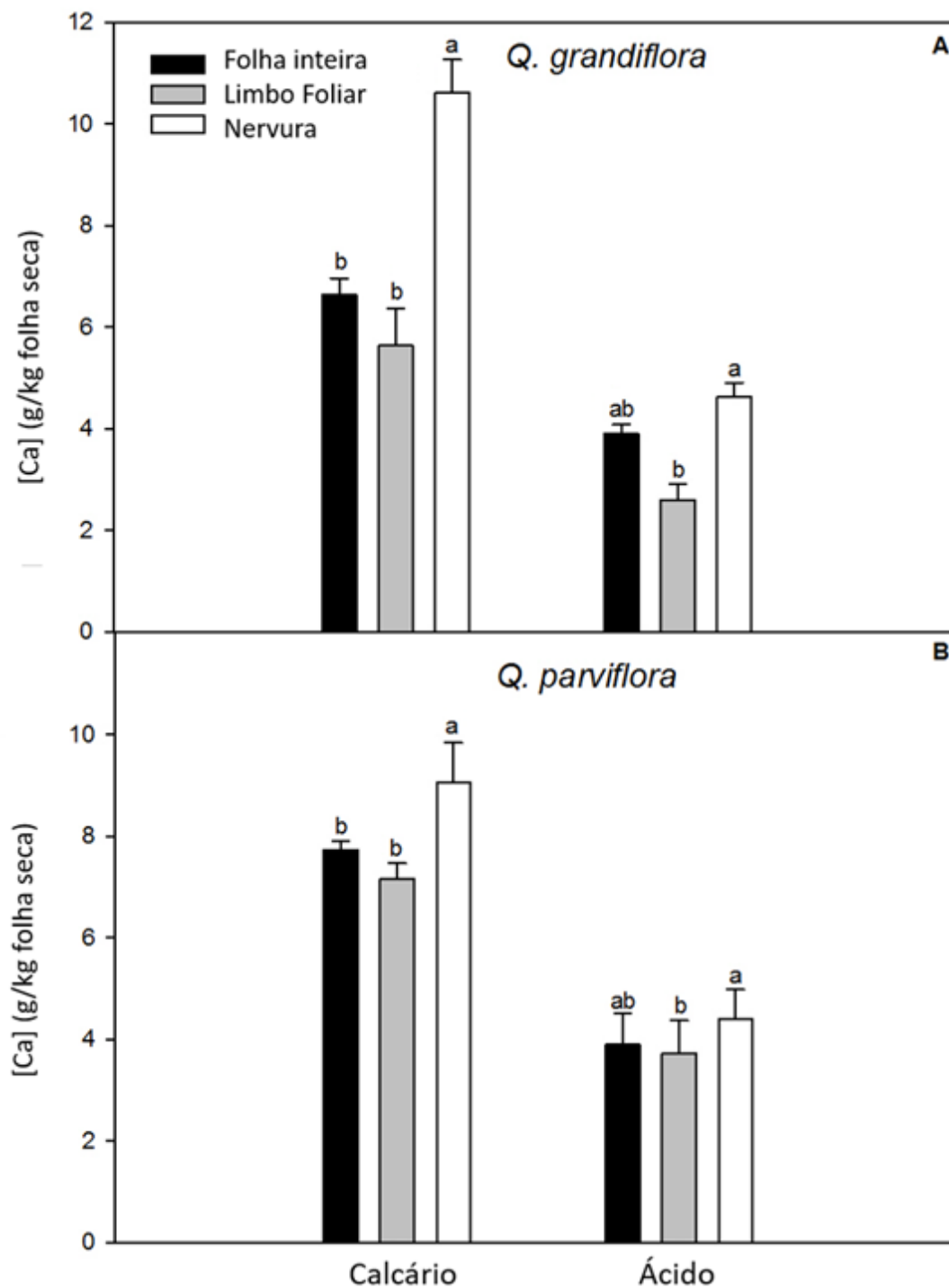


Fig. 3 Conteúdo de cálcio (Ca) contido no limbo foliar, nervuras e de folhas inteira de indivíduos adultos de *Qualea grandiflora* (A) e *Q. parviflora* (B) crescendo em solo calcário e ácido em remanescentes de cerrado *sensu stricto* nos municípios de Ituiutaba (MG) e Mogi Guaçu (SP), sudeste do Brasil. Para cada espécie e tipo de solo, diferentes letras indicam diferenças significativas entre o limbo foliar, nervuras e a folha toda pelo teste Tukey ($P < 0.05$)

Tabela S2. Resultados da análise fatorial de três fatores (three-way ANOVA) entre os tipos de solo, espécies e região foliar para o conteúdo foliar de Ca em *Qualea grandiflora* e *Q. parviflora*.

Fatores	Valores de P
Tipo de solo	< 0.001
Espécies	0.279
Região Foliar	< 0.001
Tipo de solo x Espécies	0.936
Tipo de solo x Região foliar	0.011
Espécies x Região foliar	0.017
Tipo de solo x Espécies x Região foliar	0.241

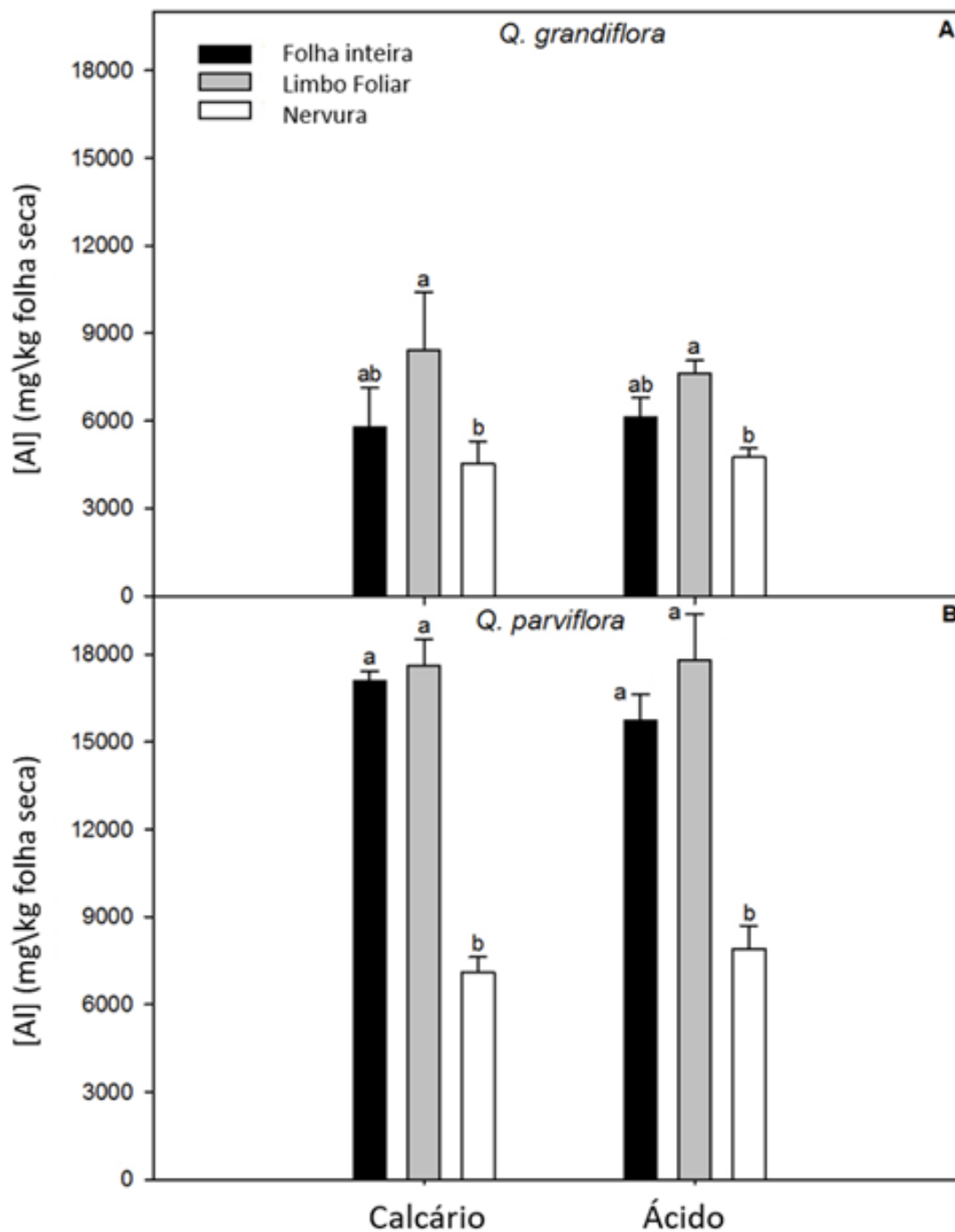


Fig. 4 Conteúdo de alumínio (Al) contido no limbo foliar, nervuras e de folhas inteira de indivíduos adultos de *Qualea grandiflora* (A) e *Q. parviflora* (B) crescendo em solo calcário e ácido em remanescentes de cerrado sensu stricto nos municípios de Ituiutaba (MG) e Mogi Guaçu (SP), sudeste do Brasil. Para cada espécie e tipo de solo, diferentes letras indicam diferenças significativas entre o limbo foliar, nervuras e a folha toda pelo teste Tukey ($P < 0.05$).

Tabela S3. Resultados da análise fatorial de três fatores (three-way ANOVA) entre os tipos de solo, espécies e região foliar para o conteúdo foliar de Al em *Qualea grandiflora* e *Q. parviflora*.

Fatores	Valores de P
Tipo de solo	0.853
Espécies	< 0.001
Região Foliar	< 0.001
Tipo de solo x Espécies	0.980
Tipo de solo x Região foliar	0.756
Espécies x Região foliar	< 0.001
Tipo de solo x Espécies x Região foliar	0.617

Tabela 3. Padrões das reações histoquímicas feitas com chromo azurol-S (indicador de Al) na nervura central e no mesofilo das folhas de *Qualea grandiflora* e *Q. parviflora* dos remanescentes de cerrado *sensu stricto* do município de Ituiutaba, MG (calcário) e Mogi Guaçu, SP (ácido), no sudeste do Brasil.

Solo	Espécie	Nervura central							Mesofilo		
		Cutícula	Xilema	Células esclerificadas	Epiderme	Floema	Parênquima	Colênquima	Paliçádico	Esponjoso	
Calcário	<i>Q. grandiflora</i>	-	-	-	+		+	+	+	+	+
	<i>Q. parviflora</i>	-	-	-	+		+	+	+	+	+
Ácido	<i>Q. grandiflora</i>	-	-	-	+		+	+	+	+	+
	<i>Q. parviflora</i>	-	-	-	+		+	+	+	+	+

(-) = Reação negativa

(+) = Reação positiva

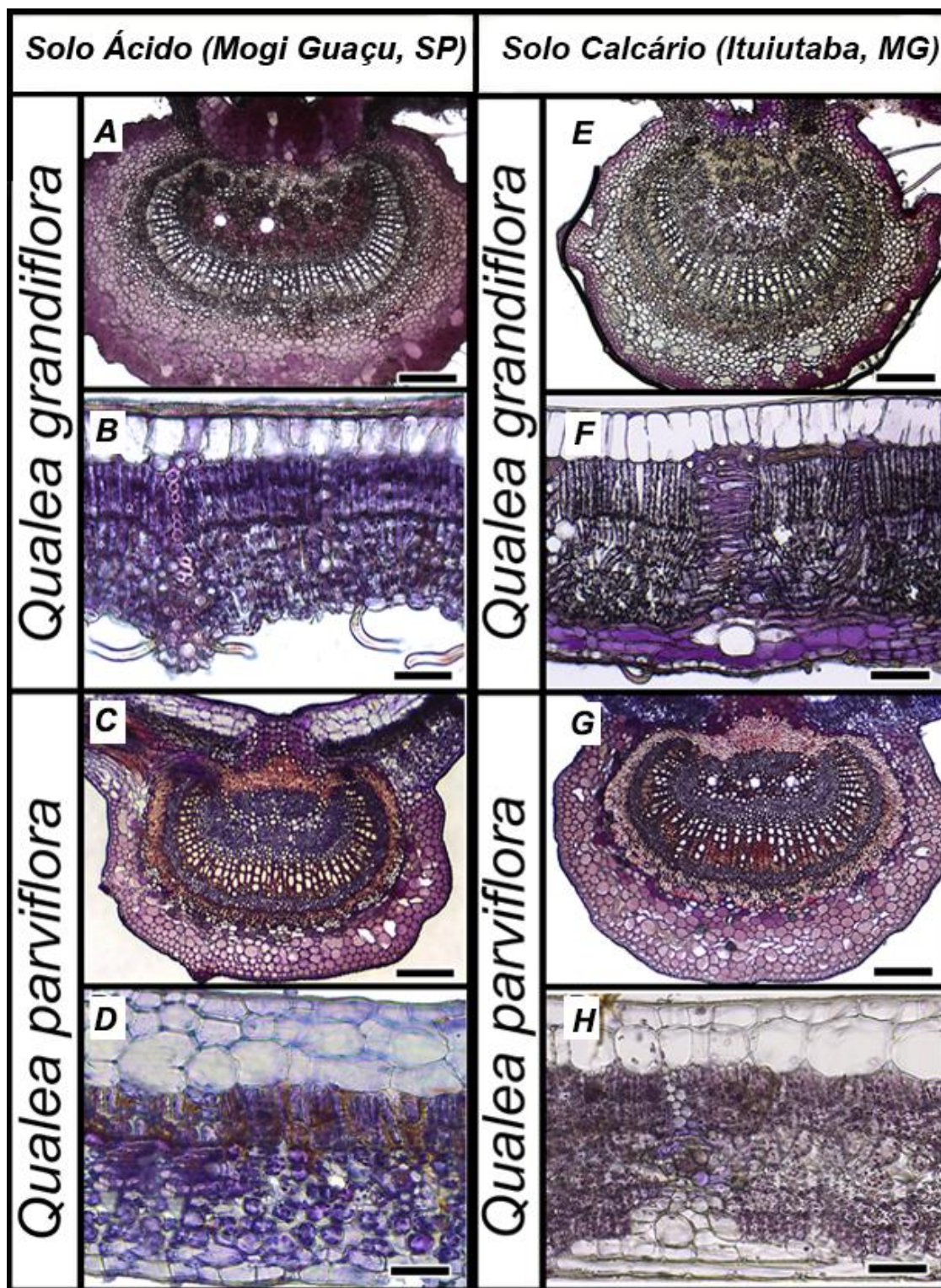


Fig. 5 Fotomicrografias sob microscópio de luz de cortes transversais da nervura central e do limbo foliar de *Q. grandiflora* e *Q. parviflora* crescendo em solo ácido (Mogi Guaçu, SP, Brasil) (**A**, **B**, **C**, e **D**) e solo calcário (Ituiutaba, MG, Brasil) (**E**, **F**, **G**, e **H**). A presença de Al nos tecidos é indicada pela cor púrpura (chromo azulol S). Barras: 100 μm

1. Discussão

No presente estudo, nós observamos que *Qualea grandiflora* e *Q. parviflora* apresentaram uma associação positiva entre o conteúdo foliar de Ca em relação à sua disponibilidade no solo. Ambas as espécies apresentaram uma alta concentração foliar de Ca em solo calcário quando comparadas àquelas que cresceram em solo ácido (Fig.3, Tabela S2). As plantas podem refletir em sua morfologia, por exemplo, as disponibilidades de nutrientes e as características dos solos em que crescem (Haridasan, 2001; Haridasan & Araújo 2005). Em um estudo anterior, a concentração foliar de Ca de plantas lenhosas semidecíduas que cresceram em solo calcário foi maior do que em plantas que cresceram em solo arenítico (Haridasan & Araújo, 2005). Em um outro estudo, a aplicação de até 8,7 t de calcário por ha em um latossolo vermelho-escuro causou um aumento de 87% do conteúdo de Ca nas folhas em uma vegetação de Cerrado (Vilela & Haridasan, 1994). Por outro lado, no presente estudo, essa associação entre o conteúdo foliar e a saturação dos elementos no solo não ocorreu para o Al. *Qualea grandiflora* e *Q. parviflora* acumularam ~6000 e ~18.000 mg Al por kg de massa seca, respectivamente, independentemente do solo. Esses valores se encontram próximos daqueles já reportados para essas espécies em estudos semelhantes (Haridasan, 1982; Bressan et al., 2016). Esses resultados não confirmam nossa hipótese de que plantas que crescem em solo calcário com baixa saturação de Al apresentam baixa concentração de Al foliar em relação a plantas que crescem em solo ácido.

Estudos anteriores tem demonstrado que espécies acumuladoras de Al o estocam em suas folhas quando se encontram em solos eutróficos com pouca disponibilidade de Al (Andrade et al., 2011; Malta et al, 2016). Esses estudos demonstraram a acumulação de Al em plantas da família Vochysiaceae (Andrade et al., 2011) e Rubiaceae (Malta et al., 2016) quando o contraste na disponibilidade de Al entre solos distróficos [m% = 78.2 (Andrade et al., 2011); m% = 96.7 (Malta et al., 2016)] e solos eutróficos [m% = 25.1 (Andrade et al., 2011); m% = 50.9 (Malta et al., 2016)] foram de 53.1% e 45.8%, respectivamente. No presente estudo, o contraste na disponibilidade de Al entre os solos calcário e ácido foi mais acentuado, e o m% no solo calcário foi próximo a zero. O solo calcário apresentou um m% = $3.6 \pm 0.87\%$ e o solo ácido, m% = $63 \pm 2.64\%$, resultando em um contraste de 59.4%. Isso significa que do total de $53.3 \text{ mmolc dm}^{-3}$ (CTC) no solo calcário, menos de 2 mmolc dm^{-3} foi ocupado pelo Al, enquanto que no solo ácido, do total de $33.7 \text{ mmolc dm}^{-3}$ (CTC), 7.8 ± 0.5 foi ocupado pelo Al (Tabela 2). Então, embora não confirmando nossa hipótese, nós acrescentamos mais evidências de que não há uma

relação direta entre a disponibilidade de Al no solo e o acúmulo de Al por espécies acumuladoras. Em um estudo sobre a distribuição natural de espécies lenhosas do Cerrado (Haridasan & Araújo, 2005), de nove espécies apresentando mais de 1000 mg Al por kg de massa seca, cinco ocorriam em solo calcário [pH (em KCl) ~ 6.0] rico em Ca e com baixa saturação de Al, enquanto que três delas eram comuns entre os solos calcário e o solo ácido arenítico, rico em Al [pH (em KCl) ~ 4.0]. Isso reforça a teoria de que a distribuição de plantas acumuladoras de Al pode não estar restrita a solos fortemente ácidos e distróficos (Haridasan & Araújo 1988). No entanto, o(s) mecanismo(s) e a razão pela qual essas espécies acumulam Al em solos calcários, extremamente pobres em Al, tal como o que nós encontramos em Ituiutaba, MG, Brasil, não está esclarecida, e avaliar o padrão de deposição de Al em tecidos foliares poderia fornecer mais evidências a esse respeito.

Nossos resultados também demonstraram que o conteúdo de Ca é maior nas nervuras em relação ao limbo foliar, independentemente das espécies e dos solos nos quais essas plantas crescem (Fig. 3; tabela S2). A relação estrutural do Ca em plantas é relativamente bem conhecida. O Ca é utilizado na formação de novas células da parede celular nos meristemas, e é necessário para o funcionamento adequado das membranas celulares das plantas, sendo relativamente imóvel sob um quadro de deficiência de Ca (Epstein & Bloom, 2005; Taiz et al., 2017). Então, a presença de Ca em maior concentração nas nervuras em relação ao limbo foliar reforça o seu papel estrutural para essas espécies de Vochysiaceae. Por outro lado, o conteúdo de Al foi maior no limbo foliar em relação às nervuras (Fig.4). Em *Q. grandiflora* e *Callisthene major* Mart. (Vochysiaceae) secções transversais de tecidos foliares tratados com hematoxilina, um indicador de Al, mostraram uma positiva reação nas células do parênquima paliçádico e esponjoso (Andrade et al., 2011). Em *Rudgea viburnoides* (Cham.) Benth. (Rubiaceae), outra espécie acumuladora de Al do Cerrado, a alta fluorescência obtida a partir de microscopia confocal (tecidos tratados com lumogallion) foi observada no parênquima paliçádico (Malta et al., 2016), embora esses resultados devam ser tomados com cuidado devido à autofluorescência do parênquima clorofiliano. Em *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC. (Melastomataceae), também uma planta acumuladora de Al do Cerrado, testes histoquímicos com chromo azurol S (CAS) mostraram reações positivas no parênquima esponjoso (Bressan et al., 2016). No presente estudo, nós também observamos a presença de Al (reação positiva de CAS) nos parênquimas paliçádico e esponjoso em ambas as espécies e em ambos os tipos de solo. Nossos resultados e os da literatura acima citados,

juntos, poderiam indicar que provavelmente plantas acumuladoras de Al armazenam este elemento em seus cloroplastos, e que o Al poderia estar associado a processos fotossintéticos nessas plantas, como foi sugerido por [Andrade et al \(2011\)](#) e [Malta et al. \(2016\)](#). Contudo, o Al ainda não foi demonstrado ser essencial em plantas acumuladoras de Al ([Haridasan, 2008](#); [Souza et al., 2015](#)). Por outro lado, como visto em estudos anteriores ([Haridasan et al., 1986](#); [Andrade et al., 2011](#); [Bressan et al., 2016](#); [Malta et al., 2016](#)), enquanto reações entre indicadores de Al e células não-lignificadas são positivas, nos vasos do xilema e células esclerificadas elas são negativas, um padrão que também foi confirmado no presente estudo (com CAS). Portanto, ao atingir o mesófilo de plantas acumuladoras de Al, o padrão de deposição de Al pode ser simplesmente uma questão de afinidade química, já que o Al parece reagir com tecidos não lignificados. De fato há evidências de que o Al está fortemente ligado às células primárias da parede celular e à pectina ([Wehr et al., 2010](#)).

A área foliar específica (AFE) foi similar para as plantas das mesmas espécies, independentemente da área em que cresceram (Fig. 2; Tabela S1). Esse parâmetro é usualmente reconhecido como resposta à luminosidade de um ambiente ([Gvinish, 1988](#)). Assim, pares congêneres da vegetação do Cerrado apresentam um aumento da AFE quando cultivados em mata ciliar em relação à borda de uma fisionomia florestal do Cerrado denominada 'Cerradão' e de cerrado *sensu. stricto*. ([Habermann & Bressan, 2011](#)). Em relação às plantas acumuladoras de Al, há evidências demonstrando que a AFE aumenta da fase juvenil para a adulta, e que altos valores de AFE são importantes nessas plantas nas estações quente e úmida, quando a captura de luz solar é crítica para o crescimento de novos ramos ([Souza et al., 2015](#)). Então, no presente estudo, como coletamos folhas maduras totalmente expandidas, não se poderia esperar que a AFE diferísse entre plantas da mesma espécie que se encontravam nos diferentes tipos de solo, embora a comunidade de plantas que cresce em solo ácido fosse mais densa do que a que cresce em solo calcário. Esses dados em conjunto parecem mostrar que o conteúdo foliar de Ca, que foi diferente entre plantas que cresceram em ambas as áreas experimentais, não foi capaz de influenciar a AFE de folhas maduras das plantas acumuladoras de Al estudadas aqui.

2. Considerações finais

A vegetação do Cerrado normalmente cresce em solos ácidos ricos em Al, mas neste estudo nós encontramos uma comunidade de plantas de Cerrado, incluindo espécies de plantas acumuladoras de Al, crescendo em um solo calcário. Nós observamos que o conteúdo foliar de Ca foi positivamente associado com sua disponibilidade no solo, enquanto que a captação de Al foi a mesma entre as espécies crescendo nos dois tipos de solo. Independentemente do tipo de solo, Ca e Al são armazenados em diferentes regiões da folha, e esses elementos não competem em espécies acumuladoras de Al, mesmo em solos com contrastante disponibilidade desses cátions. Embora o Al seja mais acumulado no limbo foliar dessas plantas, sugerindo uma associação com os tecidos fotossintetizantes, isso pode ser apenas uma questão de afinidade química deste metal com os tecidos foliares não lignificados do parênquima clorofiliano, ao invés de um provável papel no limbo foliar, sendo que mais evidências quanto a isso precisam ser encontradas.

3. Referências

- Alves VN, Torres JLR, Lana RMQ, Pinheiro MHO.** 2018. Nutrient cycling between soil and leaf litter in the Cerrado (Brazilian savanna) on eutrophic and dystrophic Neosols. *Acta Botanica Brasilica*, 32(2): 169-179.
- Andrade LRM, Barros LMG, Echevarria GF, do Amaral LIV, Cotta MG, Rossatto DR, Haridasan M, Franco AC.** 2011. Al-Hyperaccumulator Vochysiaceae from the Brazilian Cerrado store aluminum in their chloroplasts without apparent damage. *Environmental and Experimental Botany*, 70: 37–42.
- Bressan ACG, Coan AI, Habermann G.** 2016. X ray spectra in SEM and staining with chrome azurol S show Al deposits in leaf tissues of Al - accumulating and non-accumulating plants from the cerrado. *Plant and Soil*, 404: 293–306.
- Brunner I, Sperisen C.** 2013. Aluminum exclusion and aluminum tolerance in woody plants. *Frontiers in Plant Science*, 4: 1-12.
- Chenery EM.** 1948. Aluminium in the plant world. *Kew Bulletin*, 3: 173-183.
- Coutinho LM.** 2002. O bioma do Cerrado. In Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois. (A.L Klein ed.) Editora Unesp, São Paulo: 77-91.
- Delhaize E, Ryan PR.** 1995. Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiology* 107: 31 5-321.

- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa).** 1997. Manual for methods of soil analyses. 2nd edition. (Embrapa: Rio de Janeiro).
- Epstein E, Bloom AJ.** 2005. Mineral nutrition of plants: Principles and perspectives, 2nd Ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Ferreira LG, Yoshioka H, Huetea A, Sano EE.** 2003. Seasonal landscape and spectral vegetation index dynamics in the Brazilian Cerrado: An analysis within the Large-Scale Biosphere–Atmosphere Experiment in Amazônia (LBA). *Remote Sensing of Environment*, 87: 534-550.
- Givnish TJ.** 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15:63-92.
- Habermann G, Bressan ACG.** 2011. Root, shoot and leaf traits of the congeneric *Styrax* species may explain their distribution patterns in the Cerrado *sensu lato* areas in Brazil. *Functional Plant Biology*, 38: 209-218.
- Habermann G, Bressan-Smith R.** 2013. Will we have enough to eat in the near future? What the Brazilian Society of Plant Physiology and The Global Plant Council have to do with it? *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 25: 244-250.
- Haridasan M.** 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant and Soil*, 65: 265-273.
- Haridasan M, Paviani TI, Schiavini I.** 1986. Localization of aluminium in the leaves of some aluminium-accumulating species. *Plant and Soil*, 94(3), 435-437.
- Haridasan M, Hill PG, Russell D.** 1987. Semiquantitative estimates of Al and other cations in the leaf tissues of some Al-accumulating species using electron probe microanalysis. *Plant and soil*, 104(1), 99-102.
- Haridasan M, Araújo GM.** 1988. Aluminium-accumulating species in two forest communities in the Cerrado region of central Brazil. *Forest Ecology and Management*, 24: 15-26.
- Haridasan, M.** 2001. Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the Cerrado of central Brazil. In: M.E. McClain, R.L. Victoria and J.E. Richey (Eds.) Biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world. Oxford University Press, New York. p. 68-83.
- Haridasan M, Araújo GM.** 2005. Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(2): 295-303.

- Haridasan M.** 2008. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20:183-195.
- Jansen S, Broadley MR, Robbrecht E, Smets E.** 2002. Aluminum hyperaccumulation in Angiosperms: A Review of its phylogenetic significance. *The Botanical Review*, 68: 235-269.
- Johansen DA.** 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Co, New York.
- Kissmann C, Tozzi HH, Martins S, Habermann G.** 2012. Germination performance of congeneric *Styrax* species from the Cerrado *sensu lato* areas and their distribution pattern in different physiognomies. *Flora*, 207: 673-681.
- Klink, CA, & Machado, RB.** 2005. A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade*, 1(1), 147-155.
- Kochian, LV.** 1995. Cellular mechanisms of aluminium toxicity and resistance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.46, p.237–260.
- Kochian LV, Hoekenga OA, Piñeros, MA.** 2004. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, v.55, p.459-93.
- Kukachka BF, Miller R.** 1980. A chemical spot-test for aluminum and its value in wood identification. *IAWA Bulletin*, 3: 104–109.
- Lorenzi, H.** 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Plantarum, 352 p.
- Ma JF, Ryan PR, Delhaize E.** 2001. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends in Plant Science*, 6: 273-278.
- Malta PG, Silva AS, Ribeiro C, Campos NV, Azevedo AA.** 2016. *Rudgea viburnoides* (Rubiaceae) overcomes the low soil fertility of the Brazilian Cerrado and hyperaccumulates aluminum in cell walls and chloroplasts. *Plant and Soil*, 408: 369-384.
- Matsumoto, H.** 2000. Cell biology of aluminum toxicity and tolerance in higher plants. *International Review of Cytology*, 200: 1-46.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853.
- Pinheiro MHO, Monteiro R.** 2010. Contribution to the discussions on the origin of the cerrado biome: Brazilian savanna. *Brazilian Journal of Biology*, 70(1), 95-102.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF.** 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany*, 60: 57-109.

- Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S.** 1997. The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, 80:223-230.
- Rossatto DR, Carvalho FA, Haridasan M.** 2015. Soil and leaf nutrient content of tree species support deciduous forests on limestone outcrops as a eutrophic ecosystem. *Acta Botanica Brasilica*, 29: 231-238.
- Ryan PR, Tyerman SD, Sasaki T, Furuichi T, Yamamoto Y, Zhang WH, Delhaize E.** 2011. The identification of aluminium-resistance genes provides opportunities for enhancing crop production on acid soils. *Journal of Experimental Botany*, 62: 9-20.
- Sarruge JR, Haag HP.** 1974. Análises Químicas em plantas. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiróz, Piracicaba.
- Seastadt TR.** 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralisation process. *Annual Review of Entomology*, 29: 25-46.
- Scalon, MC.** 2010. Plantas hemiparasitas do cerrado e sua relação com hospedeiras acumuladoras e não-acumuladoras de alumínio. 2010. x, 80 f., il. Dissertação (Mestrado em Ecologia) -Universidade de Brasília.
- Shen R, Ma JF.** 2001. Distribution and mobility of aluminium in an Al-accumulating plant, *Fagopyrum esculentum* Moench. *Journal of Experimental Botany*, v.52, p.1683-1687.
- Souza MC, Bueno PCP, Morellato LPC, Habermann G.** 2015. Ecological strategies of Al-accumulating and non-accumulating functional groups from the Cerrado *sensu stricto*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87: 813–823.
- Taiz L, Zeiger E, Møller IM, Murphy A.** 2017. Mineral nutrition. In: _____. (Org.). *Plant Physiology and development*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. p. 119-142.
- van Raij B, Andrade JC, Cantarella H, Quaggio JA.** 2001. Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. Instituto Agronômico de Campinas (IAC), Campinas.
- Vardar F, Ünal G.** 2007. Review: Aluminum toxicity and resistance in higher plants. *Advances in Molecular Biology*, 1: 1-12.
- Villela DM, Haridasan M.** 1994. Response of the ground layer community of a Cerrado vegetation in central Brazil to liming and irrigation. *Plant and Soil*, 163: 25-31.
- Wehr JB, Blamey FPC, Hanna JV, Kopittke PM, Kerven GL, Menzies NW.** 2010. Hydrolysis and speciation of Al bound to pectin and plant cell wall material and its reaction with the dye chrome azurol S. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58:5553–5560.