

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**Estresse oxidativo em raízes de plantas jovens de cana-de-
açúcar sob toxidez de alumínio e com suplementação de silício**

MILENA SILVA GARCIA PALMA

**Jaboticabal-SP
1º semestre/2021**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS
CÂMPUS DE JABOTICABAL

**Estresse oxidativo em raízes de plantas jovens de cana-de-
açúcar sob toxidez de alumínio e com suplementação de silício**

MILENA SILVA GARCIA PALMA

Orientadora: Profa. Dra. Durvalina Maria Mathias dos Santos

Coorientador: Dr. Gilmar da Silveira Sousa Junior

Trabalho apresentado à Faculdade de
Ciências Agrárias e Veterinárias -
UNESP, Câmpus de Jaboticabal, para
obtenção do título de Bacharel em
Ciências Biológicas.

Jaboticabal-SP
1º semestre/2021

P171e

Palma, Milena Silva Garcia

Estresse oxidativo em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob toxidez de alumínio e com suplementação de silício / Milena Silva Garcia
Palma. -- Jaboticabal, 2021

51 p.

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) -
Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências Agrárias e
Veterinárias, Jaboticabal

Orientadora: Durvalina Maria Mathias dos Santos

Coorientador: Gilmar da Silveira Sousa Junior

1. Ecofisiologia Vegetal. 2. Saccharum officinarum. 3. Crescimento (Planta).
4. Estresse abiótico. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CÂMPUS DE JABOTICABAL



Departamento: Biologia Aplicada à Agropecuária

CERTIFICADO
TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

Título: Estresse oxidativo em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob toxidez de alumínio e com suplementação de silício

Acadêmica: Milena Silva Garcia Palma

Curso: Ciências Biológicas

Orientadora: Profa. Dra. Durvalina Maria Mathias dos Santos

Coorientador: Dr. Gilmar da Silveira Sousa Junior

Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – FCAV, Universidade Estadual Paulista – UNESP, Jaboticabal.

Período: 1º semestre de 2021.

CONCEITO: Aprovado

Este trabalho é recomendado para compor a base de dados CAPELO: SIM ☐ NÃO ☒

Reprovado ☐

BANCA EXAMINADORA:

Presidente: Profa. Dra. Durvalina Maria Mathias dos Santos

Membro: Dra. Samira Domingues Carlin Cavallari

Membro: Me. Mirela Vantini Chechio

Assinaturas

Mirela Vantini Chechio

Jaboticabal: 14/06/2021

Aprovado em reunião do Conselho do Departamental em: 26/07/2021

Prof. Dr. Davi Rodrigo Rossatto
Vice-Chefe em Exercício do Departamento

Dedico

Aos meus pais e familiares que não mediram esforços para que eu pudesse ter uma formação e acima de tudo, uma formação de qualidade em uma universidade pública. Ofereço também a todos aqueles que sonham com esta mesma formação e que tomem por incentivo que alunos de escola pública podem e devem estar aqui.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias e a todo o corpo docente e de funcionários da FCAV, Câmpus de Jaboticabal.

Ao Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária (DBAA), por contribuir com a minha formação como estudante, além de possibilitar o uso das instalações, equipamentos e materiais necessários tanto para o experimento quanto para as análises.

A Profa. Dra. Durvalina Maria Mathias dos Santos por ter aceitado ser minha orientadora, pela oportunidade de aprender e pela minha formação. É um exemplo de profissional que me passou inúmeros ensinamentos que sempre irei carregar em minha trajetória acadêmica. Obrigada por tudo!

Ao meu coorientador, Dr. Gilmar da Silveira Sousa Junior por todo o apoio dentro e fora da pesquisa. Sou muito grata por tudo que pode me passar, me auxiliar e por toda preocupação que sempre demonstrou mesmo nos momentos mais difíceis que foram não só para mim como para ti também. Com o seu apoio, a chegada deste momento tornou-se muito mais possível e leve. Sou muito grata por tudo e me sinto muito feliz por ter feito uma amizade que vai além da rotina da academia.

A funcionária do Laboratório de Fisiologia Vegetal do DBAA, Sra. Sônia Maria Raymundo Carregari e ao funcionário do DBAA, Sr. Aldo Antônio de Souza por sempre realizarem seu trabalho com grande amor e alegria.

À Reitoria da Unesp e ao CNPq pelo incentivo à pesquisa científica e pelo aceite da realização deste trabalho na modalidade de ICSB (Iniciação Científica Sem Bolsa).

Ao convívio do Laboratório de Fisiologia Vegetal do DBAA, por todo apoio e por proporcionar um ambiente de união que trabalhei com tanta felicidade. Em especial,

gostaria de agradecer acadêmica Noelle Diniz Ribas pelos auxílios nas análises e por todo o companheirismo.

A Prof.^a Dr.^a. Priscila Gratão e ao Prof. Dr. Rogério Falleiros do DBAA, por ter me acolhido da melhor forma possível, com minha gratidão pelos ensinamentos que em aulas das disciplinas Fisiologia Vegetal: Metabolismo e Fisiologia Vegetal: Desenvolvimento do Curso de Graduação em Ciências Biológicas da FCAV, Câmpus de Jaboticabal.

Ao Laboratório de Biologia Mitocondrial e os seus integrantes por tudo o que me proporcionaram e em especial ao Prof. Dr. Marcos Túlio de Oliveira, que sempre se preocupou da forma mais humana para comigo. Sou muito grata pela experiência que tive na oportunidade de vivenciar dentro do LABMITO.

A assistente social Sra. Fernanda Rego Freitas Suzuki e a Coordenadoria de Permanência Estudantil (COPE), por intermediar mediante dos Auxílios Permanência Estudantis o meu apoio financeiro.

Gostaria de agradecer a minha família. Sem eles eu não poderia estar aqui e mesmo em meio de muitas dificuldades que passamos, sempre me apoiaram em meu sonho de estudar e me tornar uma pesquisadora. Meus pais Celso Garcia Palma e Eurides Edwirges da Silva Palma são os grandes guerreiros que não tiveram a mesma oportunidade que estou tendo hoje e eu, nesta posição, me sinto privilegiada e extremamente orgulhosa de poder ter esta oportunidade tendo o apoio deles. Gostaria também de agradecer meu irmão Wellington Silva Garcia Palma por todo apoio e preocupação de sempre. Agradeço meu irmão Celso Willian Silva Garcia Palma e minha cunhada Jéssica Ramos por todo apoio. Passamos por muito mesmo e esta conquista é nossa!

Agradeço meu eterno melhor amigo Gabriel Hayashi da Rocha. Não há palavras que possam mensurar o quanto sofremos e ficamos um ao lado do outro. Sou muito feliz por ter seu apoio em todos os momentos possíveis. Companheiro de sala e de vida, meu amor!

Aos meus “bebês”, gatos queridos de Jaboticabal: Felícia, Sakê e Toranja. E meus “bebês”, pet queridos de Barrinha: Nina, Pitucha, Thor, Pingo, Menininha, Paloma, Cacau, Angel e Poliana. Não posso também deixar de citar (*in memorian*): Duda, Dudinha, Mel, Nikito e Neguinho. Agradeço por estarem ao meu lado, meus filhos, sobrinhos e irmãos-Pet, eu amo muito cada um de vocês.

Para finalizar, eu agradeço a todos os meus amigos da FCAV de dentro do curso de Ciências Biológicas e de fora dele por toda a presença que tiveram. Vocês deixaram a graduação ser menos estressante e mais divertida.

Agradeço a todos que contribuíram de alguma forma e que não citei diretamente.
MUITO OBRIGADA A TODXS!!

SUMÁRIO

RESUMO.....	VII
ABSTRACT.....	VIII
1. INTRODUÇÃO	9
2. OBJETIVOS.....	10
3. REVISÃO DE LITERATURA	10
3.1. Toxidez de alumínio	10
3.2. Estresse oxidativo.....	11
3.3. Estresse oxidativo em plantas sob toxidez do alumínio	13
3.4. Silício como atenuador da toxicidade de alumínio	14
3.5. Cana-de-açúcar	15
4. MATERIAL E MÉTODOS	17
4.1. Condições de cultivo e material vegetal	17
4.2. Metodologia experimental	17
4.3. Solução nutritiva	17
4.4. Tratamentos com Al e Si	18
4.5. Análises bioquímicas.....	18
4.5.1. Peroxidação lipídica (MDA).....	18
4.5.2. Extração de proteínas e determinação enzimática	19
4.5.2.1. Superoxido dismutase (SOD).....	19
4.5.2.2. Ascorbato peroxidase (APX).....	19
4.5.2.3. Guaiacol peroxidase (GPOX)	20
4.6. Biomassa seca das raízes	20
4.7. Tratamento estatístico	20
5. RESULTADOS.....	21
6. DISCUSSÃO	25
7. CONCLUSÃO	29
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30

LISTAS DE FIGURAS

- Figura 1:** Malondialdeído (MDA) das raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob concentrações de Al, na ausência e presença de Si.....22
- Figura 2:** Atividade específica da superóxido dismutase (SOD) em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob concentrações de Al, na ausência e presença de Si.....22
- Figura 3:** Atividade específica da ascorbato peroxidase (APX) em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob concentrações de Al, na ausência e presença de Si.....23
- Figura 4:** Atividade específica do guaiacol peroxidase (GPOX) em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob concentrações de Al, na ausência e presença de Si.....23
- Figura 5:** Crescimento (Biomassa seca) das raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob concentrações de Al, na ausência e presença de Si.....24

Estresse oxidativo em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob toxidez de alumínio e com suplementação de silício.

Nos últimos anos, o cultivo de cana-de-açúcar, está sendo direcionado para o Cerrado, região caracterizada por solos ácidos em que a toxidez de alumínio (Al) se faz presente. Devido à pouca mobilidade do Al dentro da planta, a toxidez atinge as raízes, causando drástica redução do crescimento, engrossamento e diminuição da permeabilidade das células, o que restringe a absorção de água e nutrientes. Visando amenizar os efeitos tóxicos do Al, os estudos têm destacado os benefícios da aplicação do silício (Si) que se mostra atenuador dos mais variados estresses em plantas. O objetivo deste trabalho foi verificar o efeito atenuador do Si em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob toxidez de Al. Mudanças de cana-de-açúcar, cv. CTC9003 com 40 dias de idade, foram submetidas à toxidez de Al (0, 10, 15 e 20mg L⁻¹ de Al₂(SO₄)₃.18H₂O) por 15 dias e tratamentos de Si (0,0 e 2,0 mmol L⁻¹ de K₂SiO₃) por mais 20 dias em solução nutritiva. Foi avaliado o metabolismo oxidativo através da determinação da peroxidação lipídica (malondialdeído, MDA) e sistema de defesa antioxidante pelas enzimas superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e guaiacol peroxidase (GPOX). O crescimento das raízes foi verificado pela avaliação da biomassa seca. Os resultados evidenciaram que, nas plantas estressadas pelo Al, a suplementação de Si reduziu o MDA e aumentou a atividade antioxidante da SOD, APX e GPOX, o que pode ter contribuído para o maior crescimento das raízes em comparação às plantas sob Al e sem Si. O Si atenuou o estresse de Al nas raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar, cv. CTC9003.

Palavras-chave: Crescimento (Plantas), Ecofisiologia vegetal, Estresse abiótico, *Saccharum officinarum*.

Oxidative stress in roots of young sugarcane plants under aluminum toxicity and with silicon supplementation.

In recent years, the cultivation of sugarcane is being directed to the Cerrado, a region characterized by acidic soils in which aluminum (Al) toxicity is present. Because of the low mobility of Al in plant, the toxicity reaches the roots, causing drastic reduction in growth, thickening and a decrease in the permeability of the cells, which restricts the absorption of water and nutrients. Aiming to alleviate the toxic effects of Al, the studies have highlighted the benefits of applying silicon (Si), which is shown to attenuate the most varied stresses in plants. The aim of this work was to verify the attenuating effect of Si on roots of young sugarcane plants under Al toxicity. Sugarcane seedlings, cv. CTC9003 with 40 days of age, were submitted to Al toxicity (0, 10, 15 e 20mg L⁻¹ of Al₂(SO₄)₃.18H₂O) for 15 days and Si treatments (0,0 e 2,0 mmol L⁻¹ of K₂SiO₃) for another 20 days in nutrient solution. Oxidative metabolism was evaluated through determining lipid peroxidation (malondialdehyde, MDA) and antioxidant defense system by enzymes superoxide dismutase (SOD), ascorbate peroxidase (APX) and guaiacol peroxidase (GPOX). The growth of the roots was verified by the evaluation of dry biomass. The results evidenced that in Al stressed plants, the Si supplementation reduced MDA and increased the antioxidant activity of SOD, APX and GPOX, which may have contributed for the greater root growth than in the plants under Al and without Si. The Si attenuated Al stress in the roots of young sugarcane plants, cv. CTC9003.

Keywords: Abiotic Stress, Growth (Plants), Plant Ecophysiology, *Saccharum officinarum*.

1. INTRODUÇÃO

A cana-de-açúcar, importante cultura agrícola no Brasil reconhecida pela produção do etanol, açúcar e como fontes de energia renovável, bem como pela geração de empregos e dividendos, a partir do século XX teve o cultivo expandido para a região do Cerrado, no Centro-Oeste brasileiro, caracterizado por um solo ácido em que o alumínio (Al) trocável é o cátion dominante (RIBEIRO et al., 2015; GRANCO et al., 2017; CHERUBIN et al., 2021).

Em solos ácidos ($\text{pH} \leq 5,5$), a disponibilidade de Al é considerada um dos mais importantes problemas de toxidez de metais por representar um fator limitante de crescimento para as plantas, onde as espécies mononucleares Al^{3+} e Al^{13} são consideradas as formas mais tóxicas (SINGH et al., 2017; PHUKUNKAMKAEW et al., 2021). Esta toxidez causa efeitos deletérios no sistema radicular inibindo o alongamento celular, causando maior engrossamento e diminuição da permeabilidade celular (BOJÓRQUEZ-QUINTAL et al., 2017; SIQUEIRA et al., 2020).

O aumento das ERO (espécies reativas de oxigênio) em plantas sob estresses gera o estresse oxidativo que provoca desordens irreversíveis no metabolismo. A toxidez de Al aumenta a produção de ERO conduzindo ao estresse oxidativo (SILVA, 2012; XIAO et al., 2021), o qual pode ser detectado pela peroxidação lipídica das membranas e, conseqüentemente, a presença do acúmulo de malondialdeído (MDA), e pela modulação da atividade de enzimas antioxidantes como a superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e guaiacol peroxidase (GPOX) entre outras (JESUS et al., 2017; SACHDEV et al., 2021).

A utilização de atenuadores dos estresses vem se tornando promissora para o efetivo combate às condições adversas, visando a melhoria do crescimento e produtividade vegetal. O silício (Si), elemento não essencial para as plantas (GUNTZER et al., 2012), tem sido utilizado com sucesso como atenuador dos estresses nos vegetais (DESHMUKH et al. 2017; KHAN et al., 2021). Mesmo em plantas acumuladores de Si, como a cana-de-açúcar, resultados positivos são obtidos com a suplementação de Si quando estão sob efeito de algum estresse (BHAT et al., 2019).

Estudos sobre a suplementação do Si em plantas jovens de cana-de-açúcar sob efeito do estresse por alumínio são inexistentes na literatura. Porém, pesquisas têm relatado que a suplementação de Si melhora os efeitos tóxicos do Al em várias culturas importantes como trigo (COCKER et al., 2002), milho (WANG et al. 2004) e arroz (SINGH et al., 2011), com a estimulação da atividade dos sistemas antioxidantes nas plantas (SHEN et al., 2014; COSKUN et al., 2019).

2. OBJETIVOS

Baseando-se na hipótese que o Si atenua os efeitos deletérios de vários estresses que atingem as plantas, o presente estudo teve por objetivo verificar em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob toxidez de Al, se o silício atenua o estresse oxidativo conferido pelo alumínio, e se esse efeito está relacionado com a peroxidação lipídica e enzimas do metabolismo antioxidante (SOD, APX e GPOX), refletindo na biomassa seca.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1. Toxidez de alumínio

O alumínio (Al), quando presente nos solos, constitui um dos maiores problemas de toxidez de metais, já que limita o crescimento vegetal, representando um grande entrave para a produção agrícola mundial. Este metal é disponibilizado em solos ácidos ($\text{pH} \leq 5,5$), os quais somam de 30 a 40% da terra arável em todo mundo (HAAK et al., 2017; PATRA et al., 2020; PHUKUNKAMKAEW et al., 2021; RANJAN et al., 2021)

O Al ocorre naturalmente no solo, porém a presença deste elemento somente é prejudicial às plantas quando o solo se encontra com pH próximo a 4,5 tornando-o biodisponível para a absorção radicular, ou seja, neste pH há a atuação de moléculas de hidrogênio onde ocorre uma reação de solubilização, resultando em um cátion tóxico $[\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6]^{3+}$ ou Al^{3+} . Em baixo pH a absorção é mais rápida e, facilmente, ocorre a incorporação do elemento afetando

diretamente o desenvolvimento e, conseqüentemente, a produtividade agrícola (ECHART e CAVALLI-MOLINA, 2001; MANTOVANINI, 2017; BRITO et al., 2020; RANJAN et al., 2021). O processo de acidificação do solo também é muitas vezes intensificado por práticas agrícolas inadequadas, pela mineração e por descarte de resíduos em excesso, isto é, resíduos de plantas, fertilizantes à base de nitrogênio e materiais nitrogenados de origem animal, como esterco (LANGE et al., 2006; WEI et al., 2021). Dependendo da espécie vegetal, a toxicidade do Al pode provocar de 25% a 80% de perdas no campo, com prejuízos inferiores apenas aos causados pela seca (BIAN et al., 2013; SADE et al., 2016; SINGH et al., 2017; SIQUEIRA et al., 2020).

De fato, nos solos ácidos em que elevados teores de Al estão presentes, as plantas agrícolas podem não atingir a taxa de crescimento e produtividade ótima, principalmente, devido as alterações estruturais no sistema radicular (KOCHIAN et al., 2004; BRITO et al., 2020; SIQUEIRA et al., 2020). Por ser um elemento de pouca mobilidade dentro da planta, o Al causa drástica inibição do crescimento radicular e provoca o engrossamento e diminuição da permeabilidade das células radiculares (HORST et al., 2010; GIONGO e BOHNEN, 2011; SILVA, 2012; MATSUMOTO e MOTODA, 2012; ARUNAKUMARA et al., 2013; EMAMVERDIAN et al., 2015; FREITAS et al., 2015; CASTRO, 2016; DORNELES et al., 2016; BRITO et al., 2020; HODSON e EVANS 2020).

3.2. Estresse oxidativo

Qualquer alteração dos fatores ambientais pode influir no desenvolvimento harmônico das espécies, podendo ocasionar modificações fisiológicas como resultado de um estresse primário. Conforme a intensidade e severidade desse estresse, ocorre um desequilíbrio redox celular devido a superprodução de ERO, acima da capacidade do sistema antioxidante e, resultando em um estresse secundário, o oxidativo (GILL e TUTEJA, 2010; SHARMA et al., 2012; KAUR et al., 2019; SACHDEV et al., 2021).

Em contrapartida, em plantas não estressadas, as ERO são benéficas ao metabolismo vegetal, participando de várias rotas bioquímicas e fisiológicas importantes estando presentes nas células vegetais, geralmente nos

cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomas, como subprodutos da atividade aeróbica e metabolismo fotossintético (TRIPATHY e OELMÜLLER, 2012; MITTLER, 2017; SACHDEV et al., 2021).

Entretanto, em situações estressantes, há sucessivas adições de elétrons ao O_2 , reduzindo-o formando outras ERO como o superóxido ($O_2^{\cdot-}$), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e o radical hidroxila ($OH^{\cdot}$), considerada a mais oxidante entre as ROS, responsáveis por danos severos, como oxidação de proteínas, DNA, lipídios da membrana, afetando processos celulares essenciais e podendo levar a morte do vegetal (GILL e TUTEJA, 2010; BARBOSA et al., 2014; SOARES et al., 2019; SACHDEV et al., 2021). De fato, o estresse oxidativo está relacionado com todos os estresses abióticos que atingem as plantas, desenvolvendo-se a partir do acúmulo de ERO, o que acarretará modificações químicas e fisiológicas que alteram diversas biomoléculas, sendo os lipídios os mais danificados (DEMIDCHIK, 2015; SACHDEV et al., 2021).

As plantas possuem inúmeras estratégias para lidar com o estresse oxidativo, dentre elas pode-se citar uma linha de defesa enzimática e não enzimática (GILL e TUTEJA, 2010; SHARMA et al., 2012; DAS e ROYCHOUDHURY, 2014; GILL et al., 2015; SOARES et al., 2019; CHOUDHARY et al., 2020; ELJEBBAWI et al., 2021; ZHOU et al., 2021).

A peroxidação lipídica origina diversos produtos secundários que agravam o dano oxidativo, dentre eles o malonaldeído (MDA) que é o principal e mais estudado produto da peroxidação lipídica (GUO et al., 2007; TABALDI et al., 2009; ADREES et al., 2015; SACHDEV et al., 2021). O MDA é conhecido como um marcador molecular para designar peroxidação lipídica da membrana celular em plantas sob diferentes estresses abióticos e dependendo da concentração expressa, o grau desta peroxidação e consequente dano celular (SHARMA et al., 2012; COOKE e LEISHMAN, 2016).

Com relação as enzimas superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e guaiacol peroxidase (GPOX). A SOD é a primeira enzima no mecanismo de defesa antioxidante da planta que converte os radicais ânion superóxido ($O_2^{\cdot-}$) em oxigênio molecular (O_2) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2), conferindo proteção contra os efeitos nocivos do radical superóxido que é altamente reativo. Podem estar ligadas a um íon metálico (Cu/Zn, Mn, Fe e Ni)

e, assim, são classificadas de acordo com a localização subcelular e cofator metálico (GILL et al., 2015; CAVERZAN et al., 2016; SOARES et al., 2019).

A enzima APX catalisa a reação de conversão do H_2O_2 em H_2O e O_2 e as plantas apresentam diferentes isoformas de APX que são distribuídas em compartimentos subcelulares distintos como cloroplastos (sAPX), mitocôndrias (mitAPX), peroxissomos (mAPX) e citosol (cAPX) (CAVERZAN et al., 2012; DAS e ROYCHOUDHURY, 2014; JESUS et al., 2017; SOARES et al., 2019). O equilíbrio entre SOD e APX é crucial para determinar a quantidade intracelular efetiva de O_2^- e H_2O_2 , sendo estas enzimas de suma importância para a detoxificação destas ERO (CAVERZAN et al., 2016; JESUS et al., 2017; BORJAS-VENTURA et al., 2019). A GPOX reduz o H_2O_2 e hidroperóxidos orgânicos e lipídicos reduzindo o estresse oxidativo. Além do mais, são capazes de realizar uma segunda reação cíclica denominada reação hidroxílica, que é distinta da reação peroxidativa (BELA, et al. 2015; EROFEEVA, 2015; CAVERZAN et al., 2016; SOARES et al., 2019).

3.3. Estresse oxidativo em plantas sob toxidez do alumínio

Alguns autores verificaram que, as alterações causadas por Al no sistema redox das células vegetais podem induzir ao excesso de peróxido de hidrogênio (H_2O_2), ocasionando a peroxidação lipídica (SINGH et al., 2017; CHANDRA et al., 2020; XIAO et al., 2021).

Os danos do estresse oxidativo em plantas sob estresse de Al podem ser exemplificados em algumas pesquisas que relataram a produção de ERO e alterações no sistema antioxidante como consequência da exposição ao Al. Nas raízes do milho, Jones et al., (2006) relataram que a exposição ao tratamento com Al aumentou as ERO em todas as células epidérmicas durante a exposição ao estresse. Além disso, Boscolo et al. (2003) constataram que, embora tenha sido incrementada a atividade da SOD e da APX, houve menor crescimento da raiz, sugerindo que o aumento da O_2^- e a produção de H_2O_2 devem estar relacionados à toxicidade do Al. Panda et al. (2003) verificaram aumento nas atividades enzimáticas de SOD e APX em feijão verde sob estresse por Al.

3.4. Silício como atenuador da toxicidade de alumínio

Nas últimas décadas, pesquisas têm buscado alternativas para contornar o estresse que atinge as plantas. A utilização de atenuadores dos estresses, como a suplementação de silício (Si), vem se tornando promissora para o efetivo combate às condições adversas, visando melhoria do crescimento e produtividade vegetal (SINGH et al., 2021; ZELLENER et al., 2021).

O Si causa efeito benéfico no crescimento das plantas sob os mais variados estresses abióticos (VASANTHI et al., 2014; KHAN et al., 2021). Este elemento atua na formação de complexos protetores e reguladores, os quais conduzem à minimização da transpiração e maximização da fotossíntese, o que corrobora no aumento do crescimento e ganhos de produtividade e de qualidade vegetal (GUNTZER et al., 2012; JESUS et al., 2017; BHAT et al., 2019; COSKUN et al., 2019; ZARGAR et al., 2019; SOURJ et al., 2020; SINGH et al., 2021). Também, ativam genes para estimulação dos sistemas antioxidantes, reduzindo a peroxidação de lipídios da membrana celular (MARAFON e ENDRES, 2011; DORNELES et al., 2019).

Quanto aos solos do Cerrado, Santos (2017) descreve que, ocorre baixa disponibilidade de Si, devido ao acentuado intemperismo e intensa taxa de dessilificação (perda de Si nos solos). Estes fatores induzem a baixa cinética de dissolução do Si no solo e ocorre a adsorção pelos sesquióxidos presentes.

Em relação aos estresses pela toxidez de Al, estes são mitigados nas plantas pela suplementação com o Si. Considerando que, o Al pode atuar tanto *ex plant*, quanto *in plant*, com a suplementação de Si, pode ocorrer complexação do Si-Al tornando o Al indisponível à planta no ambiente *ex plant* (solo ou solução nutritiva) ou se absorvido pelo vegetal, *in plant*, os efeitos tóxicos do Al são minimizados por uma série de fatores bioquímicos-fisiológicos induzidos pelo Si (HORST et al., 2010; XIAO et al., 2021). De acordo com Freitas et al. (2015), muitas pesquisas consolidaram que a interação Si e Al ocorre, especialmente, no interior da planta (*in plant*), embora ainda assim, possa ocorrer formação de complexo Si e Al externamente (*ex plant*), contribuindo para a amenização da toxidez de Al na planta. Ainda, segundo Pontigo et al. (2017), a aplicação de Si pode minimizar os efeitos dos estresses que reduzem o crescimento vegetal.

O efeito mitigador do Si em plantas estressadas pelo Al (*in plant*), foram verificados por vários autores em culturas como o trigo (COCKER et al., 2002; ZSOLDOS et al., 2003), milho (HORST et al., 2010; GIONGO e BOHNEN, 2011), arroz (SINGH et al., 2011; FREITAS et al., 2015; XIAO et al., 2021), batata (DORNELES et al., 2019), eucalipto (LIMA et al., 2016) e cevada (LIANG et al., 2001).

3.5. Cana-de-açúcar

A cana-de-açúcar é uma das principais culturas de importância econômica, devido a produção e acúmulo de sacarose, que é a matéria-prima requerida para a produção de açúcar e etanol. Além disso, pesquisas têm sido direcionadas buscando o aproveitamento por completo do vegetal, a partir da produção de bioenergia sustentável com o uso do bagaço e da palha residuais (FENG et al., 2014; CHERUBIN et al., 2021). Apesar da importância para a agricultura nacional, a cana-de-açúcar é difundida globalmente e, além do Brasil, outros quatro países como Índia, China, Tailândia e Paquistão são grandes produtores. Juntos, os cinco países detêm cerca de 75,18% da produção mundial (FAO, 2019), sendo que o Brasil se sobressai na liderança mundial de produção de açúcar e etanol, com produção estimada de 29.830.045,1 milhões de litros de etanol e 41.844,5 mil toneladas de açúcar cultivadas em uma área total estimada de 9.953,2 mil hectares na safra 2020/2021 (CONAB, 2019; CONAB, 2020).

Para se obter uma maior capacidade de produção que é requerida para atender à crescente demanda interna e externa, a partir do ano 2000, o cultivo de cana-de-açúcar foi expandido para a região do Cerrado, em particular estados de Goiás, Minas Gerais e Mato Grosso do Sul, os quais são reconhecidos como a segunda principal região produtora de etanol e açúcar (CONAB, 2019). No entanto, estas áreas de Cerrado possuem características que não são adequadas para fins agriculturáveis, devido aos solos serem quimicamente pobres em nutrientes, condicionada pela acentuada acidez presente ($\text{pH} \leq 5,5$), interferindo negativamente na produtividade vegetal (RIBEIRO et al., 2015).

Com condições mais propícias à maior produtividade, em clima tropical, como ocorre no Brasil, a cana-de-açúcar, não é totalmente adaptada ao crescimento em solos com pH ácido, necessitando de solos corrigidos pela

calagem, que aumenta o pH do solo pela neutralização dos íons H^+ e Al^{3+} (ROSSETTO et al., 2004).

A obtenção de elevada produtividade da cultura não é proporcionada em solos em que há disponibilização de Al^{3+} , mesmo sabendo que algumas cultivares de cana-de-açúcar são mais tolerantes ao Al que outras gramíneas (HETHERINGTON et al., 1988; WATT, 2003; QUAGGIO e VAN RAIJ, 2008), e da ocorrência de maior tolerância ao Al entre as espécies de cana-de-açúcar, por exemplo, *Saccharum officinarum* é mais tolerante ao Al do que *Saccharum spontaneum* (LANDELL, 1989).

Embora o Si não seja um elemento essencial para os vegetais (EPSTEIN e BLOOM, 2007), resultados positivos no aumento da produtividade devido a aplicação de Si são observados em plantas acumuladoras deste elemento, como ocorre na maioria das gramíneas (MARAFON e ENDRES, 2013; FREITAS et al., 2015; BHAT et al., 2019; SINGH et al., 2021). A cana-de-açúcar, segundo Camargo (2011) e Ma et al. (2014) é considerada acumuladora de Si, pois esta gramínea apresenta mais que 10 g kg^{-1} de Si.

Estudos sobre a atenuação do estresse oxidativo pela suplementação de Si, em plantas jovens de cana-de-açúcar sob estresse por Al alumínio não são encontrados na literatura, demandando pesquisas dada a importância econômica do vegetal para o país.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Condições de cultivo e material vegetal

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, do Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária (DBAA), da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias (FCAV), Câmpus de Jaboticabal, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Unesp). As plantas foram mantidas em temperatura de $28,6 \pm 2,7^{\circ}\text{C}$ e umidade relativa de $60,0\% \pm 15\%$.

Foram utilizadas plantas jovens de cana-de-açúcar, cv. CTC9003, a qual segundo Assovale (2020) foi desenvolvida para o plantio no Cerrado Brasileiro, com características favoráveis ao cultivo em ambiente edafoclimático específico da região para ser produtiva.

4.2. Metodologia experimental

O experimento foi realizado em blocos casualizados, com delineamento em fatorial 4×2 , com Al (0, 10, 15 e 20 mg L^{-1}) e Si (0,0 e $2,0 \text{ mmol L}^{-1}$), e quatro repetições. A unidade experimental consistiu em um vaso, com capacidade de 2,0 L, de polietileno. Foram adicionados 2,0 L de solução nutritiva, contendo uma planta. As avaliações do estresse oxidativo foram realizadas em triplicata.

4.3. Solução nutritiva

Após a obtenção de plantas jovens, cultivadas em areia lavada, sem estresse, por 30 dias, as mudas foram transferidas para o sistema hidropônico, constituído de vasos de cor preta preenchidos com solução nutritiva de Clark (1977). Primeiramente, houve a aclimatização das plantas, iniciando-se a 25% de força iônica por cinco dias completos, aumentando para 50% por mais cinco dias e para 100% de solução quando se iniciou os tratamentos com Al, por 15 dias. O sistema foi mantido sob arejamento constante da solução por borbulhamento de ar suprido por bomba de ventilação. O pH da solução nutritiva foi monitorado diariamente e mantido em $\text{pH } 4,5 \pm 0,2$ usando solução de ácido

clorídrico 1N (HCl). A cada cinco dias foi realizada a troca de solução para evitar qualquer tipo de contaminação na solução nutritiva.

4.4. Tratamentos com Al e Si

As mudas foram expostas aos tratamentos com o sulfato de Al [$\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 18\text{H}_2\text{O}$], nas concentrações de 0, 10, 15 e 20 mg L⁻¹. Após 15 dias, as plantas estressadas com Al, foram tratadas com Si, permanecendo 20 dias na presença de 2,0 mmol L⁻¹ de silicato de potássio (K_2SiO_3). Houve o tratamento controle, sem o K_2SiO_3 , e neste foi realizada a complementação de potássio (K) na solução. As avaliações foram realizadas nas raízes tratadas, aos 35 dias (15 dias sob estresse de Al e 20 dias sob suplementação com Si).

4.5. Análises bioquímicas

4.5.1. Peroxidação lipídica (MDA)

Para verificar a peroxidação lipídica foi determinado o conteúdo MDA mediante a quantificação de substâncias reativas ao ácido 2-tiobarbitúrico (TBA) de acordo com a metodologia de Heath e Parker (1986). Foram utilizadas 0,25 g de massa fresca (MF) de raízes, as quais foram maceradas em nitrogênio líquido e homogeneizadas em 2 mL ácido tricloroacético (TCA) 0,1% (p/v) e 20% de insolúvel polivinilpirrolidona (PVP). O material foi centrifugado a 10000 x g por 15 min a 4°C. Em 0,25 mL do sobrenadante foram adicionados 1,0 mL de TBA 0,5% (preparado em TCA 20%). A mistura foi homogeneizada e os tubos levados para um banho seco a 90°C por 30 min. A seguir, as amostras foram imersas em banho de gelo e clarificadas mediante a centrifugação a 10000 x g por 15 min a 4°C. As leituras da absorbância das amostras foram realizadas em espectrofotômetro a 532 nm e a absorbância inespecífica em 660 nm descontada adotando-se coeficiente de extinção molar de $1,55 \times 10^5 \text{ mol}^{-1} \text{ cm}^{-1}$. A peroxidação de lipídios foi estimada como conteúdo total de substâncias reativas ao TBA e expressa como equivalentes de MDA em nmol de MDA g⁻¹ MF.

4.5.2. Extração de proteínas e determinação enzimática

Amostras de 0,5 g de raízes (MF) foram trituradas em nitrogênio líquido com pistilo e cadinho resfriados. A seguir, houve a homogeneização na proporção 1:3 (p/v) em tampão de extração contendo tampão fosfato de potássio 100mM (pH 7,5), 1mM de ácido etilenodiamino tetra-acético (EDTA), DL-ditiotreitol 3 mM e PVP 5% (p/v). O homogenato foi centrifugado a 10000 x g por 30 min a 4°C e o sobrenadante foi coletado e armazenado a -80°C para posterior determinação de atividade de enzimas. O teor de proteínas foi determinado utilizando albumina sérica bovina, conforme proposto por Bradford (1976).

4.5.2.1. Superoxido dismutase (SOD)

A atividade da SOD (EC 1.15.1.1) foi determinada pela reação do extrato de raízes (MF) contendo 15µL EDTA 0,1 mM, 971 µL de tampão fosfato de potássio 50mM (pH 7,5), 19,5µL de riboflavina 2µM, 94,5 µL de azul de nitrotetrazólio 0,075mM, 391µL de metionina 50mM e 10µL de extrato enzimático, totalizando 1,5mL (Giannopolitis e Ries, 1977). A reação foi conduzida por 5 min em câmara fechada, sob iluminação de lâmpada fluorescente de 15W e a 25°C. A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 560 nm e os resultados expressos em unidades (U) de SOD min⁻¹ mg de proteína⁻¹.

4.5.2.2. Ascorbato peroxidase (APX)

A atividade da APX (EC 1.11.1.11) foi determinada mediante a reação de do extrato de raízes (MF), tampão fosfato de potássio 80 mM (pH 7,0) contendo ascorbato (ASC) 5 mM, EDTA 1 mM e 1 mM, segundo metodologia de Nakano e Asada (1981) modificado por Gratão et al. (2008). A atividade da APX foi determinada pelo monitoramento da taxa de oxidação do ASC a 290 nm, a 30°C, durante 60 seg. Os resultados da atividade da APX foram expressos em nmol ASC min⁻¹ mg⁻¹ proteína.

4.5.2.3. Guaiacol peroxidase (GPOX)

A atividade GPOX (EC 1.11.1.7) foi determinada pela reação do extrato de raízes (MF) em tampão fosfato-citrato (fosfato de sódio dibásico 0,2 M e ácido cítrico 0,1 M, pH 5,0) e guaiacol (0,5%). A mistura foi agitada com a adição de H_2O_2 e incubada a 30°C por 15 min. A reação foi interrompida com a transferência imediata das amostras para um recipiente com gelo, seguido pela adição de solução de metabissulfito de sódio (2%), segundo metodologia de Matsuno e Uritani (1972) modificado por Monteiro et al. (2011). A leitura da absorbância foi feita no comprimento de onda de 450 nm. Os resultados da atividade da GPOX foram expressos em unidades de absorbância (UA) de proteína por grama de MF por minuto ($UA\ g^{-1}\ MF\ min^{-1}$).

4.6. Biomassa seca das raízes

As raízes foram coletadas e armazenadas em sacos de papel para secagem em estufa de ventilação forçada de ar a 65°C por 48 horas. Após este período, foi verificada a biomassa seca em balança analítica de precisão. Os resultados da biomassa seca foram expressos em g / planta.

4.7. Tratamento estatístico

Os dados foram submetidos à análise de variância pelo teste F e as diferenças significativas entre os tratamentos foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, utilizando-se do software AgroStat (BARBOSA e MALDONADO Jr., 2011).

5. RESULTADOS

A toxidez de Al nas raízes provocou aumento da peroxidação lipídica, evidenciado pelo aumento MDA a partir da concentração de 15 mg L⁻¹ Al (Figura 1). Nas plantas estressadas e com suplementação de Si houve também aumento de MDA a partir da concentração de 15 mg L⁻¹ Al, mas este aumento foi significativamente menor quando comparado com as plantas não tratadas com Si (Figura 1).

Com relação as enzimas estudadas os resultados evidenciaram que, conforme houve aumento da toxidez de Al nas raízes, a atividade antioxidante da SOD e da APX foi reduzida (Figuras 2 e 3). Com a suplementação de Si nas raízes estressadas pelas concentrações crescentes de Al, houve aumento significativo na atividade antioxidante da SOD, apenas em 20 mg L⁻¹ de Al (Figura 2) e redução na atividade antioxidante da APX em 15 mg L⁻¹ e 20 mg L⁻¹ de Al (Figura 3). Já considerando as respostas em cada concentração de Al, pôde-se notar que a suplementação de Si nas raízes sob 20 mg L⁻¹ de Al (Figura 2) e 15 mg L⁻¹ e 20 mg L⁻¹ de Al (Figura 3) aumentou significativamente a atividade antioxidante da SOD e da APX, respectivamente.

Ao contrário dos resultados da SOD e APX, a atividade antioxidante GPOX aumentou acentuadamente conforme houve aumento das concentrações de Al, a partir de 15 mg L⁻¹ e 20 mg L⁻¹ de Al (Figura 4). Com a suplementação de Si o aumento da atividade antioxidante da GPOX ocorreu desde a concentração de Al menos severa, 10 mg L⁻¹ de Al (Figura 4). Os resultados encontrados em 10 mg L⁻¹ e 20 mg L⁻¹ de Al mostraram que, a suplementação de Si estimulou a atividade antioxidante da GPOX, em comparação com as plantas não estressadas, 0 mg L⁻¹ de Al (Figura 4).

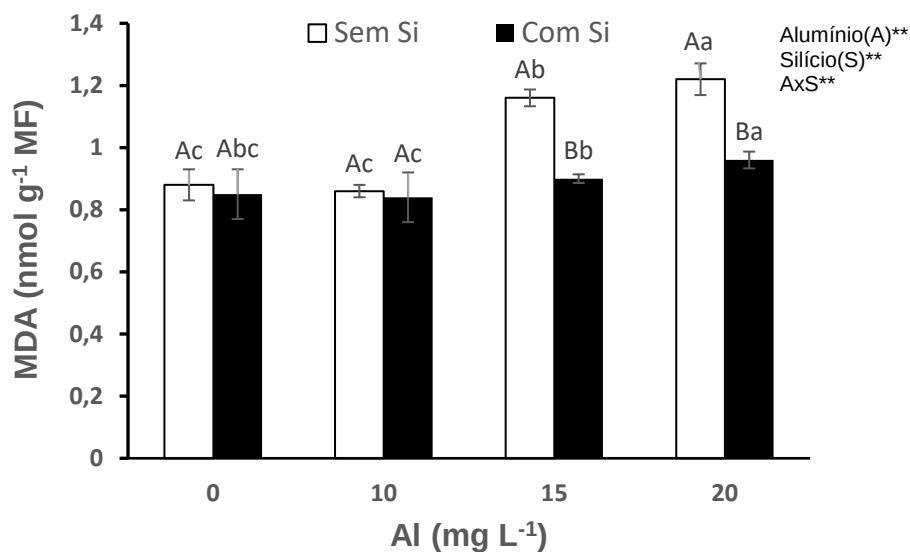


Figura 1. Peroxidação lipídica pelo acúmulo do malondialdeído (MDA) em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob toxidez de Al e suplementação de Si. Barras mostram erro padrão de média (n = 4). Letras maiúsculas iguais na concentração de Al e letras minúsculas iguais entre as concentrações de Al não mostram diferença pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

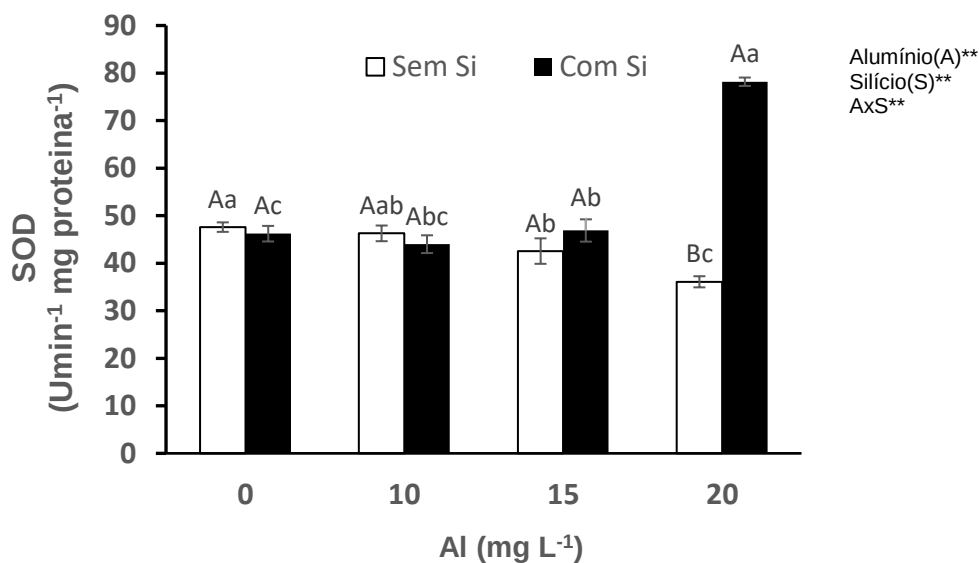


Figura 2. Atividade específica da enzima superóxido dismutase (SOD) em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob toxidez de Al e suplementação de Si. Barras mostram erro padrão de média (n = 4). Letras maiúsculas iguais na concentração de Al e letras minúsculas iguais entre as concentrações de Al não mostram diferença pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

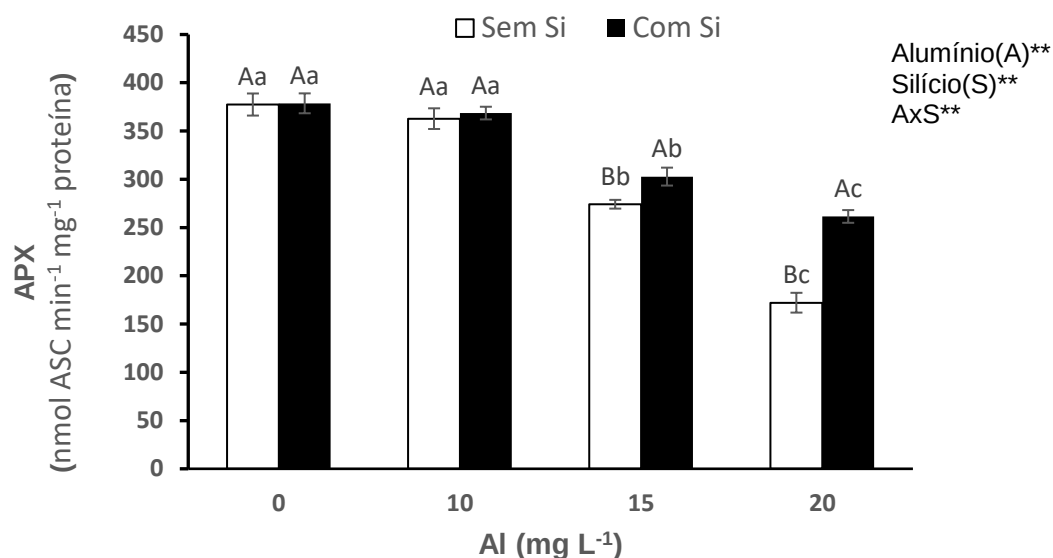


Figura 3. Atividade específica da enzima ascorbato peroxidase (APX) em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob toxidez de Al e suplementação de Si. Barras mostram erro padrão de média (n = 4). Letras maiúsculas iguais na concentração de Al e letras minúsculas iguais entre as concentrações de Al não mostram diferença pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

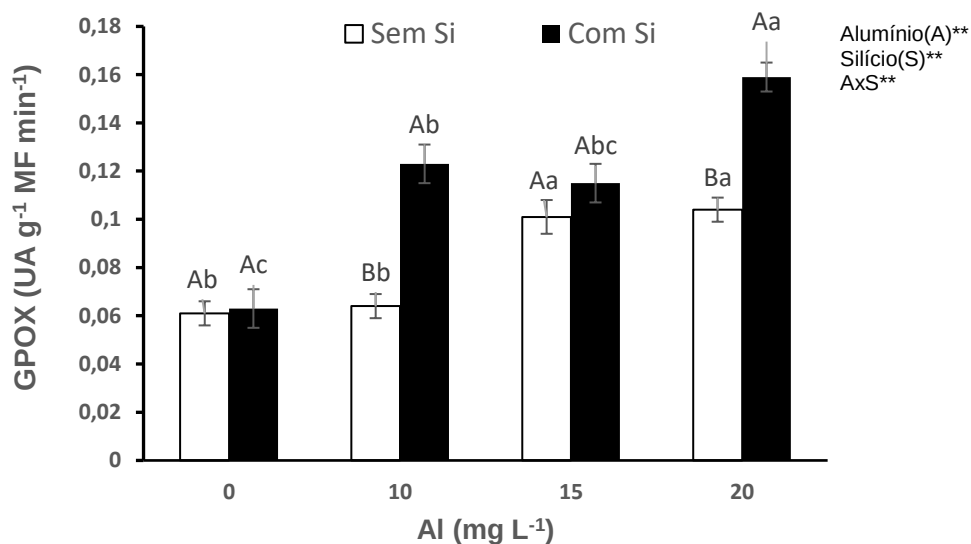


Figura 4. Atividade específica da enzima guaiacol peroxidase (GPOX) em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar sob toxidez de Al e suplementação de Si. Barras mostram erro padrão de média (n = 4). Letras maiúsculas iguais na concentração de Al e letras minúsculas iguais entre as concentrações de Al não mostram diferença pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

O crescimento foi reduzido nas concentrações crescentes de Al (Figura 5). A suplementação de Si reverteu este efeito, indicando maior crescimento das plantas estressadas em cada concentração (Figura 5). Porém, comparando-se os resultados obtidos no tratamento controle (isento de Al) com os demais tratamentos de Al e Si, verificou-se que mesmo com a suplementação de Si o crescimento das raízes foi reduzido em comparação com o das plantas não estressadas (Figura 5).

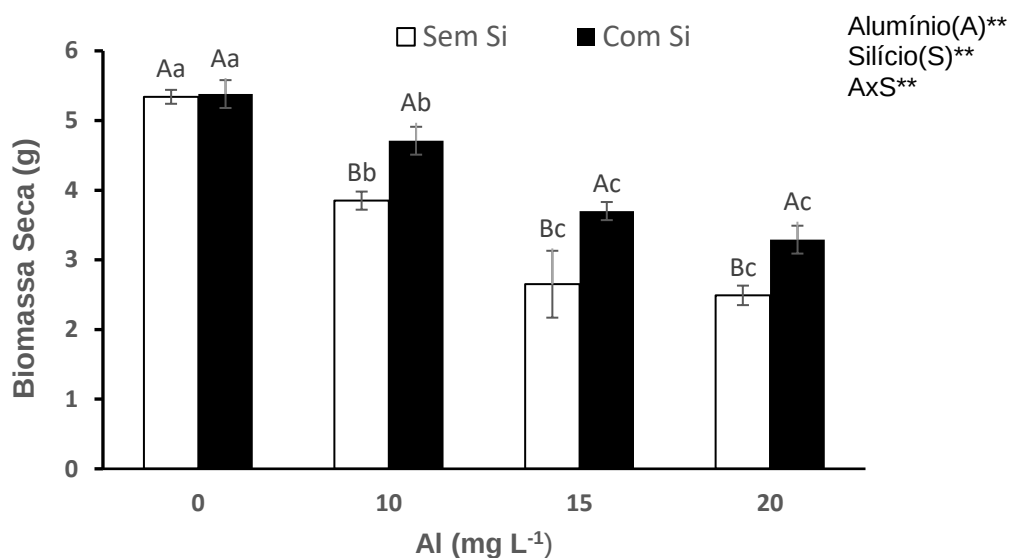


Figura 5. Crescimento (Biomassa seca) das raízes de jovens de cana-de-açúcar sob toxidez de Al e suplementação de Si. Barras mostram erro padrão de média (n = 4). Letras maiúsculas iguais na concentração de Al, letras minúsculas iguais entre as concentrações de Al e letras maiúsculas iguais entre as concentrações de Al não mostram diferença pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

6. DISCUSSÃO

Os danos causados pela toxidez de Al cada vez mais impactam negativamente a produtividade de plantas cultivadas em solos ácidos e, assim, a busca por atenuadores dos efeitos deletérios nas plantas, como o Si, vêm se consolidando em muitos estudos nas últimas décadas.

Muitas pesquisas revelam que, o estresse por Al é mais intenso nas raízes como, por exemplo, estudos sobre as respostas ao estresse do Al em raízes de milho de Jones et al., 2006. Os autores observaram danos como o acúmulo radicular de alumínio, inclusive nos ápices, a rápida produção de espécies reativas de oxigênio (ERO), a produção de calosidade, a indução de rigidificação da parede celular e ainda concluindo que esta rigidez provoca a inibição do alongamento das raízes de milho. Além disso, Vitorello et al. (2005) e Panda e Baluška (2015) descrevem que por estes danos causarem a inibição do crescimento radicular, podem, geralmente, conduzir a deficiências nutricionais resultando no menor acúmulo de biomassa.

Devido à pouca mobilidade que apresenta na planta, os efeitos tóxicos são muito mais acentuados nas raízes que na parte aérea do vegetal (SINGH et al., 2017) e segundo Giannakoula et al. (2010) e Silva (2012) como as raízes são a primeira parte da planta a sentir o estresse de Al e a primeira linha de reações de adaptação, os danos estruturais causados podem levar não só a uma deficiência de nutrientes como a um posterior estresse hídrico. Jones et al., 2006, concluíram que os resultados da rizotoxicidade do Al em raízes de milho, é devido as formas solúveis do alumínio acumular-se, preferencialmente, nas pontas das raízes, e os efeitos danosos são reconhecidos como um dos principais sintomas da alta toxicidade do Al.

Além dos danos mais visíveis como os estruturais nas raízes, Giannakoula et al. (2010) verificaram a produção de malondialdeído (MDA) em raízes de milho para avaliar o grau de peroxidação lipídica, que é um dos efeitos causados pela exposição ao alumínio, e encontraram que dependendo da sensibilidade apresentada, pode haver o aumento de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) induzido pelo Al. Este mesmo resultado em torno do aumento da produção de MDA nas raízes pode ser observado nos trabalhos de Peixoto et al.

(2001) nas raízes de sorgo, de Giannakoula et al. (2008) e Malekzadeh et al. (2015) em raízes de milho.

Em nosso estudo constatamos que, a toxidez de Al causou aumento do MDA nas raízes da cv. CTC 9003 (Figura 1). O MDA sob estresse por metais pesados demonstra dano oxidativo (GILL e TUTEJA, 2010; SHARMA et al., 2012; ADREES et al., 2015; MALIK et al., 2021).

O aumento da atividade antioxidante das enzimas SOD, APX e GPOX evidenciaram que a toxidez do Al causou estresse oxidativo nas raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar (Figuras 2 a 4). Esses mesmos resultados podem ser encontrados nos trabalhos dos autores Giannakoula et al. (2010), Malekzadeh et al. (2015) e De Sousa et al. (2019) em raízes de milho em que o estresse por Al aumentou a produção de ERO e ativou diversas enzimas antioxidantes nas células vegetais.

Dentre as enzimas estudadas, apenas a GPOX teve a atividade incrementada pelo Al nas raízes das plantas estressadas (Figura 4). Este resultado em que houve a menor atividade antioxidante da GPOX em plantas não estressadas e a maior atividade em todas as concentrações de Al nas raízes indicam que esta enzima foi estimulada pelo estresse oxidativo provocado pelo Al.

Entretanto, a atividade antioxidante da SOD e APX foi significativamente reduzida pelas concentrações de Al (Figuras 2 e 3). Embora a SOD e APX sejam consideradas enzimas para o combate de vários estresses abióticos por toxidez de metais, como o Alumínio, pelo aumento da atividade antioxidante (SHAHNAWAZ e SANADHYA, 2017; ZHU et al., 2019; SHANDILYA e TANTI, 2020; WEI et al., 2021), no nosso estudo isto não foi evidenciado, indicando que a função antioxidante destas enzimas não foi estimulada nas raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar, pelas concentrações de Al estudadas.

Algumas pesquisas também relataram a produção de ERO e alterações no sistema antioxidante como consequência da exposição ao Al, como nas raízes do milho, em que a exposição de 10 minutos ao tratamento com Al aumentou as ERO em todas as células epidérmicas, e continuou a aumentar durante a exposição ao estresse (JONES et al., 2006). Ainda em raízes de milho sob Al, Boscolo et al. (2003) relataram que, embora tenham constatado incremento da atividade da SOD e da APX, houve menor crescimento da raiz,

sugerindo que o aumento da O_2^- e a produção de H_2O_2 deve estar relacionada à toxicidade do Al. Em outro trabalho de Pimenta et al. (2020) nas raízes de cana-de-açúcar, em relação à cultivar mais sensível ao Al, estes mesmos resultados a respeito do decréscimo da atividade antioxidante da SOD e da APX, na presença do elemento, também podem ser verificados.

Nasr et al. (2011), Inostroza-Blancheteau et al. (2012) e Ribeiro et al. (2012) salientam o efeito inibidor da atividade antioxidante de enzimas em plantas sob elevadas concentrações de Al, no entanto, Pimenta et al. (2020) verificou como resultado nas raízes da cultivar mais tolerante de cana-de-açúcar, uma maior atividade antioxidante, como resposta à presença do elemento, mesmo utilizando menores concentrações.

Destacamos que, em nosso estudo foram estudadas concentrações subletais de Al e estas, mesmo assim, não estimularam a atividade antioxidante da SOD e da APX. A atividade antioxidante da SOD nas raízes foi reduzida em concentração de Al que produziu efeitos tóxicos, mais intensos a partir de 15 mg L^{-1} (Figura 2). Isto pode ser devido a outros íons que contribuem para a atividade desta enzima. Dorneles et al. (2019) salientam que, a enzima SOD requer íons metálicos como Fe, Mn, Zn e Cu e o Al pode interferir na absorção/ligação destes íons ao sítio ativo da enzima.

Quanto a redução da atividade antioxidante da APX (Figura 3), os resultados evidenciaram que esta enzima não foi responsiva aos danos oxidativos ocorridos nas raízes sob Al. Estes resultados estão de acordo com os encontrados por Prakash e Kumar (2014), os quais verificaram que em raízes de sorgo sob toxidez de Al houve significativa diminuição da atividade antioxidante da APX. Segundo Zhu et al. (2013) e Anjum et al. (2016) estresses por metais, como o Al, podem causar modulação da APX no sistema de defesa e isto depende das concentrações usadas, do tempo de exposição, das espécies e genótipos.

Com a suplementação de Si nas raízes estressadas por Al ocorreu significativa redução da peroxidação lipídica evidenciado pelo menor conteúdo de MDA (Figura 1). A atenuação do Si aos danos causados pelo Al na membrana celular é devido ao Si atuar em vias metabólicas que removem mais radicais de oxigênio, neutralizando os impactos negativos da toxidez de Al na peroxidação lipídica (SHAHNAZ et al., 2011; DORNELES et al., 2019). Além do mais, o Si

previne a deteriorização estrutural e funcional da permeabilidade da membrana e estimula as vias antioxidantes contra os danos oxidativos causados pela toxidez do Al (LIMA et al., 2016). Estudos com genótipos tolerante e sensível de milho (GIONCO e BOHEN, 2011) e em milho cultivado em solo ácido (DE SOUSA et al., 2019) demonstraram que o Si causa redução da peroxidação de lipídios de membrana atenuando a toxidez de Al em plantas, o que pode ser constatado em nossos resultados em que houve menor peroxidação lipídica nas plantas sob Al e suplementadas com Si (Figura 1).

Nosso estudo também revelou que, a suplementação de Si aumentou significativamente a atividade do sistema antioxidante enzimático, SOD, APX e GPOX nas raízes estressadas pelo Al (Figuras 2 a 4). Isto é muito interessante, porque a atividade da SOD e da APX foi inibida pelos efeitos tóxicos do Al e a suplementação de Si estimulou a atividade antioxidante destas enzimas a combater o estresse por Al (Figuras 2 e 3).

A GPOX, que já estava tendo maior atividade antioxidante nas raízes sob Al, foi potencializada pela suplementação de Si que causou acentuado incremento na atividade antioxidante (Figura 4). Isto vêm para evidenciar os efeitos atenuantes do Si nas raízes de cana-de-açúcar estressadas pelo Al observados em nosso trabalho, principalmente, com relação ao aumento da SOD, pois, como esta enzima constitui a primeira linha de defesa contra as ERO, a modulação da atividade desta enzima tem sido identificada como indicador das atividades redox em plantas sob estresse de Al (GIANNAKOULA et al., 2010; SHANDILYA e TANTI, 2020; SALAZAR-CHAVARRÍA et al., 2020). Também, a suplementação de Si causou aumento da atividade antioxidante da APX em raízes sob Al (Figura 3). Este resultado pode ser corroborado com os encontrados por De Sousa et al. (2019) em plantas de milho sob toxicidade de Al em solos ácidos, também pode-se observar o efeito da suplementação de Si promovendo o aumento da atividade antioxidante da APX nas raízes.

O crescimento das raízes da cv. CTC 9003 sob Al foi incrementado pela suplementação de Si (Figura 5). Entre as hipóteses que conduzem ao maior crescimento proporcionado pelo Si em plantas sob toxidez de Al relatadas por Liang et al. (2007), destacam-se a redução da peroxidação lipídica nas membranas e as vias de estimulação de antioxidantes enzimáticos, as quais corroboram os resultados aqui apresentados. O acentuado aumento do

crescimento das raízes sob Al e com Si (Figura 5) pode ter sido devido a diminuição da peroxidação lipídica e do estresse oxidativo pela ativação da SOD, APX e GPOX. Barcelo et al. (1993) e Wang et al. (2004), em raízes de milho e Kopittke et al. (2017) em raízes de sorgo, também constataram em seus trabalhos a atenuação da inibição do crescimento pela ação do Si, nas raízes estressadas pelo Al.

Salientamos que, outras rotas do metabolismo vegetal, não estudadas no presente trabalho, podem estar envolvidas na melhora do estresse por Al pela adição de Si, mas nossos resultados mostraram que as avaliações realizadas foram significativas para evidenciar os efeitos positivos do Si em raízes de plantas jovens de cana-de-açúcar, cv. CTC 9003, sob Al.

Futuros estudos em outras cultivares de cana-de-açúcar, avaliando diferentes rotas metabólicas são necessários para maior entendimento das respostas da atenuação do Si na toxidez de Al. Além disto, nossos resultados foram obtidos em cultivo hidropônico e as respostas do cultivo em campo serão relevantes e necessárias para a melhor produtividade da cultura em solos ácidos, como o ambiente de cerrado.

7. CONCLUSÃO

As concentrações de 15 e 20 mg L⁻¹ de Al ocasionaram estresse oxidativo nas raízes da cv. CTC 9003, evidenciado pelo aumento da peroxidação lipídica (MDA), inibição da atividade antioxidante da SOD e APX, estimulação da atividade antioxidante da GPOX e diminuição do crescimento.

A suplementação de Si atenuou os efeitos do estresse oxidativo do Al nas raízes da cv. CTC 9003, demonstrados pela redução da peroxidação lipídica (MDA), incremento da atividade antioxidante das enzimas SOD, APX e GPOX e aumento do crescimento.

A suplementação do Si proporcionou atenuação dos efeitos do estresse por alumínio nas raízes da cv. CTC9003.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADREES, M., ALI, S., RIZWAN, M., ZIA-UR-REHMAN, M., IBRAHIM, M., ABBAS, F. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of heavy metal toxicity in plants: a review. **Ecotoxicology and Environmental**, v. 119, p. 186-197, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.05.011>

ANJUM, N. A., SHARMA, P., GILL, S. S., HASANUZZAMAN, M., KHAN, E. A., KACHHAP, K., SOFO, A. Catalase and ascorbate peroxidase-representative H₂O₂-detoxifying heme enzymes in plants. **Environmental science and pollution research**, v. 23, n. 19, p. 19002-19029, 2016. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-7309-6>

ARUNAKUMARA, K. U., WALPOLA, B. C., YOON, M. Aluminum toxicity and tolerance mechanism in cereals and legumes-a review. **Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry**, v. 56, n. 1, pág. 1-9, 2013. <https://doi.org/10.1007/s13765-012-2314-z>

ASSOVALE - **Associação Rural Vale do Rio Pardo**. Disponível em: <<http://www.assoale.com.br/noticias/1921/ctc-lanca-variedades-de-cana-que-produzem-mais-adaptaveis-ao-cerrado-brasileiro>>. Acesso em 04 fev. de 2021.

BARBOSA, J. C, MALDONADO JR., W. Agronomic experimentation and AgroEstat: system for statistical analysis of agronomic trials. **Jaboticabal, BR: Multipress**. 396p. 2015. ISBN:978-85-68020-01-2.

BARBOSA, M. R., SILVA, M. M. D. A., WILLADINO, L., ULISSES, C., CAMARA, T. R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, v. 44, n. 3, p. 453-460, 2014. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782014000300011>

BARCELO, J., GUEVARA, P., POSCHENRIEDER, C. Silicon amelioration of aluminium toxicity in teosinte (*Zea mays* L. ssp. *mexicana*). **Plant and Soil**, v. 154, n. 2, p. 249-255, 1993. <https://doi.org/10.1007/BF00012530>

BELA, K., HORVÁTH, E., GALLÉ, Á., SZABADOS, L., TARI, I., CSISZÁR, J. Plant glutathione peroxidases: Emerging role of the antioxidante enzymes in plant development and stress responses. **Journal of Plant Physiology**, v. 176, p. 192-201, 2015. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2014.12.014>

BHAT, J. A., SHIVARAJ, S. M., SINGH, P., NAVADAGI, D. B., TRIPATHI, D. K., DASH, P. K., SOLANKE, A. U., SONAH, H., DESHMUKH, R. Role of silicon in mitigation of heavy metal stresses in crop plants. **Plants**, New Delhi, v. 8, n. 3, p. 71, 2019. <https://doi.org/10.3390/plants8030071>

BIAN, M., ZHOU, M., SUN, D., LI, C. Molecular approaches unravel the mechanism of acid soil tolerance in plants. **The Crop Journal**, Perth, v. 1, n. 2, p. 91-104, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2013.08.002>

BOJÓRQUEZ-QUINTAL, E., ESCALANTE-MAGAÑA, C., ECHEVARRÍA-MACHADO, I., MARTÍNEZ-ESTÉVEZ, M. Aluminum, a friend or foe of higher plants in acid soils. **Front Plant Sci**, v. 8, p. 1767, 2017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01767>

BORJAS-VENTURA, R., ALVES, L. R., DE OLIVEIRA, R., MARTÍNEZ, C. A., GRATÃO, P. L. Impacts of warming and water deficit on antioxidant responses in *Panicum maximum* Jacq. **Physiologia plantarum**, v. 165, n. 2, p. 413-426, 2019. <https://doi.org/10.1111/ppl.12907>

BOSCOLO, P. R. S., MENOSSI, M., JORGE, R. A. Aluminum induced oxidative stress in maize. **Phytochemistry**, v. 62, n. 2, pp. 181–189, 2003. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(02\)00491-0](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(02)00491-0)

BRADFORD, M. M. Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)

BRITO, D. S., NERI-SILVA, R., RIBEIRO, K. V. G., PEIXOTO, P. H. P., RIBEIRO, C. Effects of aluminum on the external morphology of root tips in rice. **Brazilian**

Journal of Botany, v. 43, n. 3, p. 413-418, 2020. <https://doi.org/10.1007/s40415-020-00620-9>

CAMARGO, M. S. de. Silício em cana-de-açúcar. **Pesquisa & Tecnologia**, Apta Regional, Campinas, v.8, n. 2, 2011. ISSN 2316-5146.

CASTRO, P. R. C. Fisiologia aplicada à cana-de-açúcar. **Piracicaba: Sociedade dos Técnicos Açucareiros e Alcooleiros do Brasil-STAB**, 208 p., 2016. p. 19-29

CAVERZAN, A., CASASSOLA, A., BRAMMER, S. P. Antioxidant responses of wheat plants under stress. **Genetics and molecular biology**, v. 39, n. 1, p. 1-6, 2016. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2015-0109>

CAVERZAN, A., PASSAIA, G., ROSA, S. B., RIBEIRO, C. W., LAZZAROTTO, F., MARGIS-PINHEIRO, M. Plant responses to stresses: role of ascorbate peroxidase in the antioxidant protection. **Genetics and molecular biology**, v. 35, n. 4, p. 1011-1019, 2012. doi: 10.1590 / s1415-47572012000600016

CHANDRA, J., PARKHEY, S., VARGHESE, D., KESHAVKANT S. Aluminium Rhizotoxicity in *Cicer arietinum*. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 67, n. 5, pág. 945-952, 2020. <https://doi.org/10.1134/S1021443720050027>

CHERUBIN, M. R., CARVALHO, J. L. N., CERRI, C. E. P., NOGUEIRA, L. A. H., SOUZA, G. M., CANTARELLA, H. Land use and management effects on sustainable sugarcane-derived bioenergy. **Land**, v. 10, n. 1, p. 72, 2021. <https://doi.org/10.3390/land10010072>

CHOUDHARY, A., KUMAR, A., KAUR, N. ROS and oxidative burst: roots in plant development. **Plant diversity**, v. 42, n. 1, p. 33-43, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2019.10.002>

CLARK, R. B. Effect of aluminum on growth and mineral elements of Al-tolerant and Al-intolerant corn. **Plant and Soil**, Wooster, v.47, p.653-662, 1977. <https://doi.org/10.1007/BF00011034>

COCKER, K. M., EVANS, D. E., HODSON, M. J. The amelioration of aluminium toxicity by silicon in higher plants: solution chemistry or an in plant a mechanism? **Physiologia Plantarum**, v. 104, n. 4, p. 608-614, 2002. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1040413.x>

Companhia Nacional de Abastecimento - CONAB. Acompanhamento da safra brasileira de cana safra 2019/20 - Quarto levantamento, Brasília, v.6, n.4, p. 1-58, 2019. ISSN: 2318-7921.

Companhia Nacional de Abastecimento - CONAB. Acompanhamento da safra brasileira de cana safra 2020/21 - Terceiro levantamento, Brasília, v.7, n. 3, p. 1-62, 2020. ISSN: 2318-7921.

COOKE, J., LEISHMAN, M. R. Consistent alleviation of abiotic stress with silicon addition: a meta-analysis. **Functional Ecology**, Chichester, v. 30, n. 8, p. 1340-1357, 2016. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12713>

COSKUN, D., DESHMUKH, R., SONAH, H., MENZIES, J. G., REYNOLDS, O., MA, J. F., KRONZUCKER, H. J., BÉLANGER, R. R. The controversies of silicon's role in plant biology. **New Phytologist**, Québec, v. 221, n. 1, p. 67-85, 2019. <https://doi.org/10.1111/nph.15343>

DAS, K., ROYCHOUDHURY, A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. **Frontiers in environmental science**, v. 2, p. 53, 2014. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053>

DEMIDCHIK, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology. **Environmental and experimental botany**, Minsk, v. 109, p. 212-228, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.021>

DESHMUKH, R. K., MA, J. F., BÉLANGER, R. R. Role of silicon in plants. **Frontiers in Plant Science**, Québec, v. 8, p. 1858, 2017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01858>

DE SOUSA, A., SALEH, A. M., HABEEB, T. H., HASSAN, Y. M., ZRIEQ, R., WADAAN, M. A., HOZZEIN, W. N., SELIM, S., MATOS, M., ABDELGAWAD, H.

Silicon dioxide nanoparticles ameliorate the phytotoxic hazards of aluminum in maize grown on acidic soil. **Science of The Total Environment**, v. 693, p. 133636, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133636>

DORNELES, A. O. S., PEREIRA, A. S., SASSO, V. M., POSSEBOM, G., TAROUÇO, C. P., SCHORR, M. R. W., ROSSATO, L., FERREIRA, P. A. A., TABALDI, L. A. Aluminum stress tolerance in potato genotypes grown with silicon. **Bragantia**, Campinas, v. 78, n. 1, p. 12-25, 2019. <http://dx.doi.org/10.1590/1678-4499.2018007>

DORNELES, A. O. S., PEREIRA, A. S., ROSSATO, L. V., POSSEBOM, G., SASSO, V. M., BERNARDY, K., TABALDI, L. A. Silicon reduces aluminum content in tissues and ameliorates its toxic effects on potato plant growth. **Ciência Rural**, v. 46, n. 3, p. 506-512, 2016. <http://dx.doi.org/10.1590/0103-8478cr20150585>

ECHART, C. L., CAVALLI-MOLINA, S. Fitotoxicidade do alumínio: efeitos, mecanismo de tolerância e seu controle genético. **Cienc. Rural**, v. 31, n. 3, p. 531-541, 2001. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782001000300030>

ELJEBBAWI, A., GUERRERO, Y. D. C. R., DUNAND, C., E ESTEVEZ, J. M. Highlighting reactive oxygen species as multitaskers in root development. **Isience**, v. 24, n. 1, p. 101978, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2020.101978>

EMAMVERDIAN, A., DING, Y., MOKHBERDORAN, F., XIE, Y. Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response. **The Scientific World Journal**, v. 2015, Article ID 756120, p. 1-19, 2015. <https://doi.org/10.1155/2015/756120>

EPSTEIN, E., BLOOM, A. J. (Ed.) **Nutrição mineral de plantas: princípios e perspectivas**. Londrina: Editora Planta, p. 403, 2007. ISBN 85-99144-03-0

EROFEEVA, E. A. Dependence of guaiacol peroxidase activity and lipid peroxidation rate in drooping birch (*Betula pendula* Roth) and Tillet (*Tilia cordata*

Mill) leaf on motor traffic pollution intensity. **Dose-Response**, v. 13, n. 2, p., 1-6, 2015. <https://doi.org/10.1177/1559325815588510>

FAO. **Food And Agriculture Organization**. Quantidades de produção de cana-de-açúcar por país e principais países produtores. 2019. Disponível em: <<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>>. Acesso em: 26 de Março de 2021.

FENG, S., LUO, Z., ZHANG, Y., ZHONG, Z., LU, B. Phytochemical contents and antioxidant capacities of different parts of two sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) cultivars. **Food chemistry**, Hangzhou, v. 151, p. 452, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2013.11.057>

FREITAS, L. B. D., FERNANDES, D. M., MAIA, S. C. M. Silicon on the mineral nutrition and aluminum accumulation in upland rice plants. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 45, n. 4, p. 440, 2015. Disponível em: <<https://search.proquest.com/scholarly-journals/silicon-on-mineral-nutrition-aluminum/docview/1765395000/se-2?accountid=8112>>. Acesso em: 03 de Fevereiro de 2021.

GIANNAKOULA, A., MOUSTAKAS, M., SYROS, T., YUPSANIS, T. Aluminum stress induces up-regulation of an efficient antioxidant system in the Al-tolerant maize line but not in the Al-sensitive line. **Environmental and Experimental Botany**, v. 67, n.3, p. 487-494, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.07.010>

GIANNAKOULA, A., MOUSTAKAS, M., MYLONA, P., PAPADAKIS, I., YUPSANIS, T. Aluminum tolerance in maize is correlated with increased levels of mineral nutrients, carbohydrates and proline, and decreased levels of lipid peroxidation and Al accumulation. **Journal of plant physiology**, v. 165, n. 4, p. 385-396, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.01.014>

GIANNOPOLITIS, C. N., RIES, S. K. Superoxide dismutase: I. Occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, v. 59, n. 2, p. 309-314, 1977. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>

GILL, S. S., ANJUM, N. A., GILL, R., YADAV, S., HASANUZZAMAN, M., FUJITA, M., TUTEJA, N. Superoxide dismutase—mentor of abiotic stress tolerance in crop plants. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 22, n. 14, p. 10375-10394, 2015. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4532-5>

GILL, S. S., TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant physiology and biochemistry**, New Delhi, v. 48, n. 12, p. 909-930, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>

GIONGO, V., BOHNEN, H. Relação entre alumínio e silício em genótipos de milho resistente e sensível a toxidez de alumínio. **Bioscience Journal**, v. 27, n. 3, p. 348-356, 2011. ISSN 1981-3163.

GRANCO, G., CALDAS, M. M., BERGTOLD, J. S., SANT'ANNA, A. C. Exploring the policy and social factors fueling the expansion and shift of sugarcane production in the Brazilian Cerrado. **GeoJournal**, Manhattan, v. 82, n. 1, p. 63-80, 2017. DOI 10.1007/s10708-015-9666-y

GRATÃO, P. L., MONTEIRO, C. C., ANTUNES, A. M., PERES, L. E. P., AZEVEDO, R. A. Acquired tolerance of tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Micro-Tom) plants to cadmium-induced stress. **Annals of applied biology**, v. 153, n. 3, p. 321-333, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2008.00299.x>

GUNTZER, F., KELLER, C., MEUNIER, J. D. Benefits of plant silicon for crops: a review. **Agronomy for Sustainable Development**, Aix-en-Provence, v. 32, n. 1, p. 201-213, 2012. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0039-8>

GUO, T. R., ZHANG, G. P., ZHANG, Y. H. Physiological changes in barley plants under combined toxicity of aluminum, copper and cadmium. **Colloids and surfaces B: Biointerfaces**, Hangzhou, v. 57, n. 2, p. 182-188, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2007.01.013>

HAAK, D. C., FUKAO, T., GRENE, R., HUA, Z., IVANOV, R., PERRELLA, G., LI, S. Multilevel regulation of abiotic stress responses in plants. **Frontiers in plant science**, v. 8, p. 1564, 2017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01564>

HEATH, R. L., PACKER, L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives Biochemistry Biophysics**, v. 125, n. 1, p. 189-198. 1986. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1)

HETHERINGTON, S. J., ASHER, C. J., BLAMEY, F. P. C. Comparative tolerance of sugarcane, navy bean, soybean and maize to aluminum toxicity. **Australian Journal of Agricultural Research**, Clayton South, v. 39, p. 171-176, 1988. <https://doi.org/10.1071/AR9880171>

HODSON, M. J., EVANS, D. E. Aluminium–silicon interactions in higher plants: an update. **Journal of Experimental Botany**, v. 71, n. 21, pág. 6719-6729, 2020. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa024>

HORST, W. J., WANG, Y., ETICHA, D. The role of the root apoplast in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: a review. **Annals of botany**, Oxford, v. 106, n. 1, p. 185-197, 2010. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq053>

INOSTROZA-BLANCHETEAU, C., RENGEL, Z., ALBERDI, M., DE LA LUZ MORA, M., AQUEA, F., ARCE-JOHNSON, P., REYES-DÍAZ, M. Molecular and physiological strategies to increase aluminum resistance in plants. **Molecular Biology Reports**, v. 39, n. 3, p. 2069-2079, 2012. DOI 10.1007/s11033-011-0954-4

JESUS, L. R. BATISTA, DE B. L., LOBATO, A. K. DA S. Silicon reduces aluminum accumulation and mitigates toxic effects in cowpea plants. **Acta Physiologia e Plantarum**, Paragominas, v. 39, n. 6, 138, 14 p, 2017. DOI 10.1007/s11738-017-2435-4

JONES, D. L., BLANCAFLOR, E. B., KOCHIAN, L. V., GILROY, S. Spatial coordination of aluminium uptake, production of reactive oxygen species, callose production and wall rigidification in maize roots. **Plant, Cell and Environment**, v. 29, n. 7, pág. 1309-1318, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01509.x>

KAUR, P., HANDA, N., VERMA, V., BAKSHI, P., KALIA, R., SAREEN, S., NAGPAL, A., PAL VIG A., MIR, B. A., BHARDWAJ, R. Cross talk among reactive oxygen, nitrogen and sulfur during abiotic stress in plants. **Reactive oxygen, nitrogen and sulfur species in plants: production, metabolism, signaling and defense mechanisms**, p. 857-871, 2019. <https://doi.org/10.1002/9781119468677.ch38>

KHAN, M. I. R., ASHFAQUE, F., CHHILLAR, H., IRFAN, M., KHAN, N. A. The intricacy of silicon, plant growth regulators and other signaling molecules for abiotic stress tolerance: An entrancing crosstalk between stress alleviators. **Plant Physiology and Biochemistry**. 2021. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.02.024>

KOCHIAN, L. V., HOEKENGA, O. A., PINEROS, M. A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annu. Rev. Plant Biol.*, v. 55, p. 459-493, 2004. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141655>

KOPITTKE, P. M., GIANONCELLI, A., KOUROUSIAS, G., GREEN, K., MCKENNA, B. A. Alleviation of Al toxicity by Si is associated with the formation of Al–Si complexes in root tissues of sorghum. **Frontiers in plant science**, v. 8, p. 2189, 2017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02189>

LANDELL, M. G. A. **Comportamento da cana-de-açúcar (*Saccharum spp*) frente a níveis de alumínio, em solução nutritiva**. 117 f. Tese (Doutorado em Produção Vegetal). Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Câmpus de Jaboticabal, Universidade do Estado de São Paulo, Jaboticabal, 1989.

LANGE, A., CARVALHO, J. L. N. D., DAMIN, V., CRUZ, J. C., MARQUES, J. J. Alterações em atributos do solo decorrentes da aplicação de nitrogênio e palha em sistema semeadura direta na cultura do milho. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 36, n. 2, 2006. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782006000200016>

LIANG, Y., SUN, W., ZHU, Y. G., CHRISTIE, P. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: a review. **Environmental Pollution**, Beijing, v. 147, n. 2, p. 422-428, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.06.008>

LIANG Y., YANG C., SHI, H. Effects of silicon on growth and mineral composition of barley grown under toxic levels of aluminum. **Journal of Plant Nutrition**, v. 24, n. 2, pág. 229-243, 2001. <https://doi.org/10.1081/pln-100001384>

LIMA, M. D. R., BARROS, J. U., BARBOSA, M. A. M., SEGURA, F. R., SILVA, F. F., BATISTA, B. L., LOBATO, A. K. S. Silicon mitigates oxidative stress and has positive effects in *Eucalyptus platyphylla* under aluminium toxicity. **Plant, Soil and Environment**, Paragominas, v. 62, n. 4, p. 164-170, 2016. doi: 10.17221/85/2016-PSE

MA, J. F., CHEN, Z. C., SHEN, R. F. Molecular mechanisms of Al tolerance in gramineous plants. **Plant and Soil**, Kurashiki, v. 381, n. 1-2, p. 1-12, 2014. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2073-1>

MALIK, B., PIRZADAH, T. B., TAHIR, I., HAKEEM, K. R., RATHER, I. A., SABIR, J. S., REHMAN, R. U. Lead and aluminium-induced oxidative stress and alteration in the activities of antioxidant enzymes in chicory plants. **Scientia Horticulturae**, v. 278, p. 109847, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109847>

MALEKZADEH, P., MEHR, R. S., HATAMNIA, A. A. Effects of aluminum toxicity on maize (*Zea mays L.*) seedlings. **Iran Journal Plant Physiol**, v. 5, n. 2, p. 1289-1296, 2015. doi: 10.22034 / IJPP.2015.539657

MANTOVANINI, L. J. Seleção de genótipos, análises fisiológicas e expressão de miRNAs em cana-de-açúcar (*Saccharum spp.*) na resposta ao alumínio. Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal. 2017. Disponível em: <<http://hdl.handle.net/11449/151477>>. Acesso em: 04 de Fevereiro de 2021.

MARAFON, A. C., ENDRES, L. Adubação silicatada em cana-de-açúcar. Aracaju: **Embrapa Tabuleiros Costeiros**, Aracaju, p. 1-48, 2011. Disponível em: <http://www.cpatc.embrapa.br/publicacoes_2011/doc_165.pdf>. Acesso em: 03 de Março de 2021.

MARAFON, A. C., ENDRES, L. Silicon: fertilization and nutrition in higher plants. **Revista de Ciências Agrárias: Amazonian Journal of Agricultural and Environmental Sciences**, Aracaju, v. 56, n. 4, p. 380-388, 2013. <http://dx.doi.org/10.4322/rca.2013.057>

MATSUMOTO, H., MOTODA, H. Aluminum toxicity recovery processes in root apices. Possible association with oxidative stress. **Plant Science**, v. 185, p. 1-8, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.07.019>

MATSUNO, H., URITANI, I. Physiological behavior of peroxidase isozymes in sweet potato root tissue injured by cutting or with black rot. **Plant and Cell Physiology**, v. 13, n. 6, p. 1091-1101, 1972. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a074815>

MITTLER, R. ROS are good. **Trends in plant science**, v. 22, n. 1, p. 11-19, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.08.002>

MONTEIRO, C. C., CARVALHO, R. F., GRATÃO, P. L., CARVALHO, G., TEZOTTO, T., MEDICI, L. O. Biochemical responses of the ethylene-insensitive Never ripe tomato mutant subjected to cadmium and sodium stresses. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, p. 306-320, 2011. doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.12.020

NAKANO, Y., ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and cell physiology**, v. 22, n. 5, p. 867-880, 1981. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>

NASR, N., CARAPETIAN, J., HEIDARI, R., REZAEI, S. A., ABBASPOUR, N., DARVISHZADEH, R., GHEZELBASH, F. The effect of aluminium on enzyme

activities in two wheat cultivars. **African Journal of Biotechnology**, v. 10, n. 17, p. 3354-3364, 2011. doi: 10.5897/AJB10.1512

PANDA, S. K., BALUŠKA, F. (Eds.). **Aluminum Stress Adaptation in Plants**. New York: Springer Internacional Publishing, v. 24, p.1-35, 2015. ISBN: 978-3-319-19968-9

PANDA, S. K., SINGHA, L. B., KHAN, M. H. Does aluminium phytotoxicity induce oxidative stress in greengram (*Vigna radiata*)? **Journal of Plant Physiology**, v. 29, n. 1-2, pág. 77-86, 2003. Disponível em: <https://www.researchgate.net/profile/Sanjib-Panda-5/publication/237134047_Does_aluminium_phytotoxicity_induce_oxidative_stress_in_green_gram_Vigna_radiata_Bulg_J_Plant_Physiol/links/02e7e526a866861f65000000/Does-aluminium-phytotoxicity-induce-oxidative-stress-in-green-gram-Vigna-radiata-Bulg-J-Plant-Physiol.pdf>. Acesso em: 06 de Março de 2021.

PATRA, A., REKWAR, R. K., DUTTA, A., CHATTOPADHYAY, A. Toxicity of Aluminium on Plants Physiological and Metabolic Functions, v. 1, n. 5, p. 29-32, 2020. Disponível em: <https://foodandscientificreports.com/assets/uploads/issues/1588945046toxicity_of_aluminium_on_plants_physiological_and_metabolic_functions.pdf>. Acesso em: 24 de Março de 2021.

PEIXOTO, P. H. P., CAMBRAIA, J., SANT'ANNA, R., MOSQUIM, P. R., MOREIRA, M. A. Aluminum effects on fatty acid composition and lipid peroxidation of a purified plasma membrane fraction of root apices of two sorghum cultivars. **Journal of Plant Nutrition**, v. 24, n. 7, p. 1061-1070, 2001. <https://doi.org/10.1081/PLN-100103803>

PHUKUNKAMKAEW, S., TISARUM, R., PIPATSITEE, P., SAMPHUMPHUANG, T., MAKSUP, S., CHA-UM, S. Morpho-physiological responses of indica rice (*Oryza sativa* sub. *indica*) to aluminum toxicity at seedling stage. **Environmental Science and Pollution Research**, p. 1-11, 2021. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-12804-1>

PIMENTA, L. S., MARIANO, E. D. A., GAZAFFI, R., CARNEIRO, M. S. Root growth and antioxidant enzyme responses to aluminium stress in sugarcane. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 41, n. 6Supl2, p. 3449-3456, 2020. DOI: 10.5433/1679-0359.2020v41n6Supl2p3449

PONTIGO, S., GODOY, K., JIMÉNEZ, H., GUTIÉRREZ-MORAGA, A., MORA, M. D. L. L., CARTES, P. Silicon-mediated alleviation of aluminum toxicity by modulation of Al/Si uptake and antioxidant performance in ryegrass plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 642, 2017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00642>

PRAKASH, C., KUMAR, V. Transcriptional and enzymatic regulation of antioxidant enzymes in aluminium Induced oxidative stress in sorghum roots and leaves. **International Journal of Current Research**, v. 6, n. 2, p. 4858-4865, 2014. Disponível em: <<https://www.journalcra.com/article/transcriptional-and-enzymatic-regulation-antioxidant-enzymes-aluminium-induced-oxidative>> Acesso em: 28 de Junho de 2021

QUAGGIO, J. A., VAN RAIJ, B. Cálcio, magnésio e correção da acidez do solo. In: DINARDO-MIRANDA, L. L., VASCONCELOS, A. C. M., LANDELL, M. G. A. (Eds). **Cana-de-açúcar**. Campinas, Instituto Agrônômico, p. 313-321, 2008.

RANJAN, A., SINHA, R., SHARMA, T. R, PATTANAYAK, A., SINGH, A. K. Alleviating aluminum toxicity in plants: implications of reactive oxygen species signalling and crosstalk with other signaling pathways. **Physiologia Plantarum**, 2021. <https://doi.org/10.1111/ppl.13382>

RIBEIRO, C., CAMBRAIA, J., PEIXOTO, P. H. P., FONSECA JÚNIOR, É. M. Antioxidant system response induced by aluminum in two rice cultivars. **Journal of Plant Physiology**, v. 39, n. 3, p. 2069-2079, 2012. DOI 10.1007/s11033-011-0954-4

RIBEIRO, N. V., FERREIRA, L. G., FERREIRA, N. C. Padrões e impactos ambientais da expansão atual do cultivo da cana-de-açúcar: uma proposta para

o seu ordenamento no bioma Cerrado. **Ateliê Geográfico**, Goiânia, v. 9, n. 2, p. 99-113, 2015. DOI 10.5216/ag.v9i2.28770

ROSSETTO, R., SPIRONELLO, A., CANTARELLA, H., QUAGGIO, J. A. Calagem para a cana-de-açúcar e sua interação com a adubação potássica. **Bragantia**, Campinas, v. 63, n. 1, p. 105-119, 2004. <https://doi.org/10.1590/S0006-87052004000100011>

SACHDEV, S., ANSARI, S. A., ANSARI, M. I., FUJITA, M., HASANUZZAMAN, M. Abiotic Stress and Reactive Oxygen Species: Generation, Signaling, and Defense Mechanisms. **Antioxidants**, v. 10, n. 2, p. 277, 2021. <https://doi.org/10.3390/antiox10020277>

SADE, H., MERIGA, B., SURAPU, V., GADI, J., SUNITA, M. S. L., SURAVAJHALA, P., KISHOR, P. K. Toxicity and tolerance of aluminum in plants: tailoring plants to suit to acid soils. **Biomaterials: an international journal on the role of metal ions in biology, biochemistry and medicine**, Tirupati, v. 29, n. 2, p. 187, 2016. DOI 10.1007/s10534-016-9910-z

SALAZAR-CHAVARRÍA, V., SÁNCHEZ-NIETO, S., CRUZ-ORTEGA, R. *Fagopyrum esculentum* at early stages copes with aluminum toxicity by increasing ABA levels and antioxidant system. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 152, p. 170-176, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.04.024>

SANTOS, G. A. **Silício na produção de cana-de-açúcar**. 111 f. Tese (Doutorado em Agronomia, Fitotecnia). Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2017. <http://dx.doi.org/10.14393/ufu.te.2017.69>

SHAHNAWAZ, M. D., SANADHYA, D. H. E. E. R. A. Aluminium induced oxidative stress and antioxidants system in two barley varieties and its alleviation through ascorbic acid and salicylic acid seed priming approach. **International Journal of Life Science and Pharma Research**, v. 7, p. 26 - 37, 2017. Disponível em: <http://www.ijlpr.com/admin/php/uploads/333_pdf.pdf>. Acesso em: 01 de Abril de 2021.

SHAHNAZ, G., SHEKOOFEH, E., KOUROSH, D., MOOHAMADBAGHER, B. Interactive effects of silicon and aluminum on the malondialdehyde (MDA), proline, protein and phenolic compounds in *Borago officinalis* L. **Journal of Medicinal Plants Research**, v. 5, n. 24, p. 5818-5827, 2011. <https://doi.org/10.5897/JMPR.9000818>

SHANDILYA, Z.M., TANTI, B. Comparative biochemical, histochemical and expression analysis of SOD gene in a few traditional rice varieties under aluminium toxicity and phosphorous deficiency in Assam, India. **Vegetos**, v. 33, n. 1, p. 145-157, 2020. <https://doi.org/10.1007/s42535-019-00092-7>

SHARMA, P., BHATT, D., ZAIDI, M. G. H., SARADHI, P. P., KHANNA, P. K., ARORA, S. Silver nanoparticle-mediated enhancement in growth and antioxidant status of *Brassica juncea*. **Applied biochemistry and biotechnology**, v. 167, n. 8, p. 2225-2233, 2012. <https://doi.org/10.1007/s12010-012-9759-8>

SILVA, S. Aluminium Toxicity Targets in Plants. **Journal of botany**, Aveiro, v. 2012, p. 1-8, 2012. doi:10.1155/2012/219462

SINGH, S., TRIPATHI, D. K., SINGH, S., SHARMA, S., DUBEY, N. K., CHAUHAN, D. K., VACULÍK, M. Toxicity of aluminium on various levels of plant cells and organism: a review. **Environmental and Experimental Botany**, v. 137, p. 177-193, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.01.005>

SINGH, V. P., TRIPATHI, D. K., KUMAR, D., CHAUHAN, D. K. Influence of exogenous silicon addition on aluminium tolerance in rice seedlings. **Biological Trace Element Research**, Allahabad, v. 144, n. 1-3, p. 1260-1274, 2011. <https://doi.org/10.1007/s12011-011-9118-6>

SINGH, T., SINGH, P., SINGH, A. Silicon significance in crop production: Special consideration to rice: An overview. **Pharma Innovation**, v. 10, n. 3, p. 223-229. 2021. DOI: 10.22271 / tpi.2021.v10.i3d.5776

SIQUEIRA, J. A., BARROS, J. A., DAL-BIANCO, M., MARTINS, S. C., MAGALHÃES, P. C., RIBEIRO, D. M., DAMATTA F. M., ARAÚJO W. L., RIBEIRO, C. Metabolic and physiological adjustments of maize leaves in response to aluminum stress. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 32, n. 2, p. 133-145, 2020. <https://doi.org/10.1007/s40626-020-00175-w>

SOARES, C., CARVALHO, M. E., AZEVEDO, R. A e FIDALGO, F. Plants facing oxidative challenges—A little help from the antioxidant networks. **Environmental and Experimental Botany**, v. 161, p. 4-25, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.12.009>

SOURI, Z., KHANNA, K., KARIMI, N., AHMAD, P. Silicon and Plants: current knowledge and future prospects. **Journal of Plant Growth Regulation**, p. 1-20, 2020. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10172-7>

TABALDI, L. A., CARGNELUTTI, D., GONÇALVES, J. F., PEREIRA, L. B., CASTRO, G. Y., MALDANER, J., RAUBER, R., ROSSATO, L. V., BISOGNIN D. A., SCHETINGER, M. R. C., NICOLOSO, F. T. Oxidative stress is an early symptom triggered by aluminum in Al-sensitive potato plantlets. **Chemosphere**, Santa Maria, v.76, p.1402-1409, 2009. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2009.06.011>

TRIPATHY, B. C., OELMÜLLER, R. Reactive oxygen species generation and signaling in plants. **Plant signaling & behavior**, v. 7, n. 12, p. 1621-1633, 2012. <https://doi.org/10.4161/psb.22455>

VASANTHI, N., SALEENA, L. M., RAJ, S. A. Silicon in crop production and crop protection - A review. **Agricultural Reviews**, Karnal, v. 35, n. 1, p. 14-23, 2014. DOI: 10.5958 / j.0976-0741.35.1.002

VITORELLO, V. A., CAPALDI, F. R., STEFANUTO, V. A. Recent advances in aluminum toxicity and resistance in higher plants. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Piracicaba, v. 17, n. 1, p. 129-143, 2005. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202005000100011>

WANG, Y., STASS, A., HORST, W. J. Apoplastic binding of aluminum is involved in silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in maize. **Plant physiology**, Hannover, v. 136, n. 3, p. 3762-3770, 2004. <https://doi.org/10.1104/pp.104.045005>

WATT, D. A. Aluminium-responsive genes in sugarcane: identification and analysis of expression under oxidative stress. **Journal of Experimental Botany**, Mount Edgecombe, v. 54, n. 385, p. 1163-1174, 2003. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg128>

WEI, Y., HAN, R., XIE, Y., JIANG, C., YU, Y. Recent Advances in Understanding Mechanisms of Plant Tolerance and Response to Aluminum Toxicity. **Sustainability**, v. 13, n. 4, p. 1782, 2021. <https://doi.org/10.3390/su13041782>

XIAO, Z., YAN, G., YE, M., LIANG, Y. Silicon relieves aluminum-induced inhibition of cell elongation in rice root apex by reducing the deposition of aluminum in the cell wall. **Plant and Soil**, p. 1-17, 2021. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-04850-y>

ZARGAR, S. M., MAHAJAN, R., BHAT, J. A., NAZIR, M., DESHMUKH, R. Role of silicon in plant stress tolerance: opportunities to achieve a sustainable cropping system. **3 Biotech**, v. 9, n. 3, p. 73, 2019. <https://doi.org/10.1007/s13205-019-1613-z>

ZELLENER, W., TUBANA, B., RODRIGUES, F. A., DATNOFF, L. E. Silicon's Role in Plant Stress Reduction and Why this Element is not used Routinely for Managing Plant Health. **Plant Disease**, n. ja, 2021. <https://doi.org/10.1094/PDIS-08-20-1797-FE>

ZHOU, X., JOSHI, S., PATIL, S., KHARE, T., KUMAR, V. Reactive Oxygen, Nitrogen, Carbonyl and Sulfur Species and Their Roles in Plant Abiotic Stress Responses and Tolerance. **Journal of Plant Growth Regulation**, p. 1-24 de 2021. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10294-y>

ZHU, C. Q., CAO, X. C., ZHU, L. F., HU, W. J., HU, A. Y., ABLIZ, B., BAI, Z. G., HUANG, J., LIANG, Q. D., SAJID, H., LI, Y. F., WANG, L. P., JIN, Q. Y., ZHANG J. H. Boron reduces cell wall aluminum content in rice (*Oryza sativa*) roots by decreasing H₂O₂ accumulation. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 138, p. 80-90, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.02.022>

ZHU, J. J., LI, Y. R., LIAO, J. X. Involvement of anthocyanins in the resistance to chilling-induceyd oxidative stress in *Saccharum officinarum* L. leaves. **Plant physiology and biochemistry**, Guangxi, v. 73, p. 427-433, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.07.008>

ZSOLDOS, F., VASHEGYI, A., PECSVARADI, A., BONA, L. Influence of silicon on aluminium toxicity in common and durum wheats. **Agronomie**, v. 23, n. 4, pág. 349-354, 2003. <https://doi.org/10.1051/agro:2003008>