

# RESSALVA

Atendendo solicitação da  
autora, o texto completo desta tese  
será disponibilizado somente a partir  
de 23/11/2020.

---

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGIA VEGETAL)**

---

**Respostas de espécies nativas do Cerrado a diferentes concentrações  
de alumínio (Al)**

**ANNA CAROLINA GRESSLER BRESSAN**

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

**Novembro - 2018**

---

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGIA VEGETAL)**

---

**Respostas de espécies nativas do Cerrado a diferentes  
concentrações de alumínio (Al)**

**ANNA CAROLINA GRESSLER BRESSAN**

**PROF. DR. GUSTAVO HABERMANN**

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

**Novembro - 2018**

B843r Bressan, Anna Carolina Gressler  
Respostas de espécies nativas do Cerrado a diferentes  
concentrações de alumínio (Al) / Anna Carolina Gressler  
Bressan. -- Rio Claro, 2018  
82 p. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista  
(Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro  
Orientador: Gustavo Habermann

1. Relações entre espécies nativas do Cerrado e o Al. 2.  
Toxicidade do Al. 3. Ecofisiologia vegetal. 4. Anatomia  
vegetal. I. Título.

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

Essa ficha não pode ser modificada.

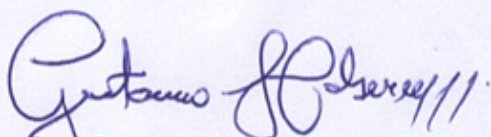
CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Respostas de espécies nativas do Cerrado a diferentes concentrações de alumínio (Al)

AUTORA: ANNA CAROLINA GRESSLER BRESSAN

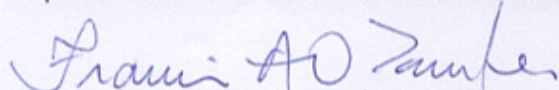
ORIENTADOR: GUSTAVO HABERMANN

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



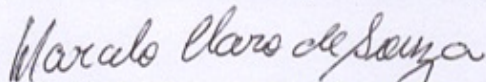
Prof. Dr. GUSTAVO HABERMANN

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



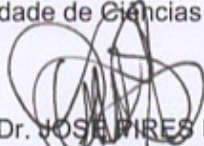
Prof. Dr. FRANCISCO ANDRÉ OSSAMU TANAKA

Departamento de Fitopatologia e Nematologia / ESALQ/USP-Piracicaba/SP



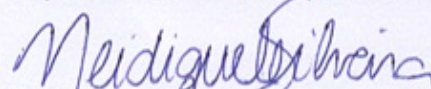
Prof. Dr. MARCELO CLARO DE SOUZA

Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto / Universidade de São Paulo



Prof. Dr. JOSÉ PIRES DE LEMOS FILHO

Departamento de Botânica/ ICB, Universidade Federal de Minas Gerais



Profa. Dra. NEIDIQUELE MARIA SILVEIRA

Departamento de Ecofisiologia e Biofísica / IAC

Rio Claro, 23 de novembro de 2018

Dedico este trabalho à minha família,  
Por todo o amor, carinho e incentivo que recebi nesta jornada.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho - UNESP” e, em especial, ao Departamento de Botânica do Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, pelo apoio e infraestrutura disponibilizados.

Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo incentivo e apoio financeiro, através do Processo nº 2014/14386-0.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Agradeço à minha família, pelo amor e incentivo. A fé e confiança de vocês me levam a seguir em frente. Obrigada pelo apoio nesta trajetória. Em especial agradeço à minha mãe, Cristiane Aparecida Gressler, pelo carinho e por ser o maior exemplo de força e determinação que tive em minha vida. Agradeço também à minha irmã, Camilla, que agora, de longe, olha por todos nós.

Agradeço ao companheiro da minha vida, Gabriel Barrelo Oliveira, por todo o amor, paciência e ajudas com o Photoshop. Com você, a cada dia aprendo mais sobre respeito, tolerância e amizade. Obrigada por me ensinar a dividir a vida. Te amo!

Agradeço aos colegas de laboratório e parceiros na vida. Muito obrigada Brenda, Giselle, Carol, Lorena, Mariana, Marina, Matheus (Branca) e Otavia. Esta Tese de Doutorado é fruto de nossas parcerias, e meu crescimento pessoal, também é fruto de nossa troca de experiências. Obrigada pela amizade e por todo o apoio de vocês!

Agradeço às Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Alessandra Ike Coan e Dr.<sup>a</sup> Aline Oriani, por disponibilizarem o laboratório de Anatomia Vegetal do Departamento de Botânica, Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro. Obrigada por me auxiliarem na execução de algumas práticas e por estarem sempre dispostas a me ajudar.

Agradeço também ao Prof. Dr. Francisco André Ossamo Tanaka, que muito me ensinou sobre as técnicas de microscopia de luz e microscopia eletrônica de transmissão. Obrigada pela força e por toda a ajuda ao longo de meu Doutorado.

Agradeço também aos técnicos do Laboratório de Microscopia Eletrônica da UNESP - Câmpus de Rio Claro, Mônica Iamonte e Antônio Teruyoshi Yabuki, pelo respeito, paciência e por todo o auxílio durante a execução deste trabalho.

Agradeço a todos os funcionários do Departamento de Botânica, em especial à Celinha, secretária do Departamento de Botânica, e ao João Covre, jardineiro responsável pelo Jardim Experimental da UNESP - Câmpus de Rio Claro.

Agradeço em especial ao meu orientador Prof. Dr. Gustavo Habermann que, mesmo nos momentos mais difíceis, sempre me encorajou e me incentivou. Obrigada por compartilhar conosco seu conhecimento e sua paixão pela ciência.

Estendo os agradecimentos à banca avaliadora, pelo tempo disponibilizado e comprometimento com a avaliação deste trabalho.

*“Nesses tempos de céus de cinzas e chumbos, precisamos de árvores,  
desesperadamente verdes. ”*

**Mário Quintana**

## SUMÁRIO

<b>Resumo</b> .....	vii
<b>Abstract</b> .....	viii
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	9
<b>Referências bibliográficas</b> .....	13
<b>CAPÍTULO 1: <i>Styrax camporum</i>, a moderate Aluminum-accumulating species from the Cerrado, does not benefit from non-toxic Al concentrations in nutrient solution</b> .....	18
<b>Abstract</b> .....	19
<b>1 Introduction</b> .....	20
<b>2 Material and methods</b> .....	21
2.1 <i>Plant material and experimental conditions</i> .....	21
2.2 <i>Experimental design</i> .....	22
2.3 <i>Biometric parameters</i> .....	23
2.4 <i>Leaf gas exchange rates</i> .....	23
2.5 <i>Photochemical parameters</i> .....	23
2.6 <i>Leaf water potential</i> .....	24
2.7 <i>Aluminum concentration in plant organs</i> .....	24
2.8 <i>Light microscopy</i> .....	24
2.9 <i>Scanning electron microscopy (SEM)</i> .....	25
2.10 <i>Transmission electron microscopy (TEM)</i> .....	25
2.11 <i>Data analysis</i> .....	26
<b>3 Results</b> .....	26
<b>4 Discussion</b> .....	28
<b>5 Acknowledgements</b> .....	32
<b>6 References</b> .....	33
<b>Figures</b> .....	38

<b>CAPÍTULO 2: Aluminum-accumulating Vochysiaceae species growing on a calcareous soil in Brazil</b> .....	49
<b>Abstract</b> .....	50
<b>1 Introduction</b> .....	51
<b>2 Material and methods</b> .....	53
2.1 <i>Studied areas and plant material</i> .....	53
2.2 <i>Experimental design</i> .....	54
2.3 <i>Soil characteristics</i> .....	55
2.4 <i>Specific leaf area (SLA) and leaf Ca and Al contents</i> .....	55
2.5 <i>Anatomical studies</i> .....	56
2.6 <i>Micro morphological analyses</i> .....	57
2.7 <i>Data Analysis</i> .....	57
<b>3 Results</b> .....	58
<b>4 Discussion</b> .....	59
<b>5 Acknowledgements</b> .....	65
<b>6 References</b> .....	66
<b>Tables</b> .....	69
<b>Figures</b> .....	71
<b>Supplementary material</b> .....	78
Tables.....	78
Figure.....	80
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	81

## Resumo

O alumínio (Al) é um elemento tóxico para muitas espécies de plantas, porém, diferentes respostas à presença deste elemento podem ser observadas. No Brasil, espécies acumuladoras e não acumuladoras de Al ocorrem naturalmente em áreas de solo ácido, como no Cerrado brasileiro, e este fato evidencia a riqueza de mecanismos desenvolvidos pelas plantas para lidar com a alta disponibilidade de Al no solo. Nesta Tese avaliamos os efeitos provocados em espécies nativas do Cerrado quando expostas a diferentes concentrações de Al. Em casa de vegetação, plantas de *Styrax camporum* foram cultivadas em solução nutritiva contendo 0, 740 e 1480  $\mu\text{M}$  Al por 90 dias. Plantas expostas a 1480  $\mu\text{M}$  Al apresentaram sistema radicular menos desenvolvido, menor altura da planta e baixas taxas de troca de gasosas em relação àquelas expostas a 0 e 740  $\mu\text{M}$  Al. Plantas expostas a 0 e 740  $\mu\text{M}$  Al apresentaram valores semelhantes para estes parâmetros, indicando que o Al não causa efeitos benéficos para o desenvolvimento desta espécie. Análises em microscopia de luz, microscopia eletrônica de varredura e microscopia eletrônica de transmissão também foram realizadas. Em um estudo de campo comparamos as concentrações foliares de Ca e Al em duas espécies do gênero *Qualea* (Vochysiaceae), ocorrendo em um fragmento de Cerrado localizado em solo calcário, com os valores apresentados pelas mesmas espécies, ocorrendo em um fragmento de Cerrado localizado em solo ácido e rico em Al. O teor foliar de Ca foi positivamente associado à saturação no solo, enquanto o teor de Al foi o mesmo nas plantas que cresceram nos dois solos. Além disso, independentemente do tipo de solo, estes elementos são armazenados em diferentes regiões da folha, indicando não existir uma competição entre estes elementos em espécies acumuladoras de Al.

**Palavras-chave:** Toxicidade do Al. Styracaceae. Vochysiaceae.

**Abstract**

Aluminum (Al) is a toxic element for many plant species, however, different responses to the presence of this element can be observed. In Brazil, Al-accumulating and non-accumulating species occur naturally in acidic soil areas, such as in the Brazilian Cerrado, and this fact evidences the richness of mechanisms developed to deal with high availability of Al in the soil. In this Thesis, we evaluated the effects caused in native species when exposed to different Al concentrations. In a greenhouse experiment, plants of *Styrax camporum* (Styracaceae) grown in a nutrient solution containing 0, 740 and 1480  $\mu\text{M}$  Al for 90 days. Plants exposed to 1480  $\mu\text{M}$  showed a less developed root system, lower plant height and low gas exchange rates in relation to those exposed to 0 and 740  $\mu\text{M}$  Al. Plants exposed to 0 and 740  $\mu\text{M}$  Al showed similar values for these parameters, indicating that Al does not cause beneficial effects to development of this species. Analyses in light microscopy, scanning electron microscopy and transmission electron microscopy were also performed. In a field study, we compared the Ca and Al leaf contents in two species of the genus *Qualea* (Vochysiaceae), occurring in a Cerrado fragment located in calcareous soil, with the values presented by the same species occurring in a Cerrado fragment located in acidic soil, rich in Al. The Ca leaf content was positively associated with the soil saturation, while the Al content was the same in plants growing in both soils. In addition, regardless of soil type, these elements are stored in different regions of the leaf, indicating that there is no competition between these elements in Al accumulating species.

**Key words:** Al-toxicity. Styracaceae. Vochysiaceae.

## INTRODUÇÃO GERAL

O alumínio (Al) é o terceiro elemento químico mais abundante da crosta terrestre, e representa 8% de sua massa total (Vitorello et al., 2005; Bojórquez-Quintal et al., 2017). Em pH neutro o Al encontra-se naturalmente presente no solo, na forma de óxidos e aluminossilicatos (Matsumoto, 2000; Vardar e Ünal, 2007). Entretanto, em solos ácidos ( $\text{pH} < 5$ ) os minerais são solubilizados, e formas potencialmente fitotóxicas como  $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ ,  $\text{Al}(\text{OH})_2^+$  e  $\text{Al}(\text{OH})_6^{3+}$ , são liberadas para a solução do solo (Matsumoto, 2000; Vitorello et al., 2005; Vardar e Ünal, 2007; Schmitt et al., 2016). Dentre as formas disponíveis do alumínio,  $\text{Al}(\text{OH})_6^{3+}$ , também conhecida como  $\text{Al}^{3+}$ , é considerada a mais tóxica para as plantas (Panda e Matsumoto, 2007; Vardar e Ünal, 2007; Silva et al., 2012; Bojórquez-Quintal et al., 2017; Singh et al., 2017).

O Al é considerado um importante limitador da produtividade agrícola mundial (Ma et al., 2000; Barceló e Poschenrieder, 2002; Kochian et al., 2005; Horst et al., 2010; Silva et al., 2012), principalmente em solos ácidos, os quais correspondem a 30% das terras não cobertas por gelo (von Uexküll e Mutert, 1995; Brunner e Sperisen, 2013) e 50% das terras aráveis do planeta (Vardar e Ünal, 2007; Gupta et al., 2013).

O primeiro sintoma da toxicidade do Al evidenciado nas plantas é a inibição do crescimento radicular (Barceló e Poschenrieder, 2002; Ciamporová, 2002; Kochian et al., 2005; Yang e Horst, 2015), a qual pode ser observada em poucas horas, ou minutos, após o contato das raízes com altas concentrações deste elemento (Kochian et al., 1995; Horst et al., 2010). Os mecanismos exatos, responsáveis por desencadear os sintomas de toxicidade, ainda não foram totalmente desvendados. Entretanto, nos últimos anos o conhecimento sobre os efeitos do Al nas plantas evoluiu consideravelmente, principalmente em relação às espécies cultivadas.

De acordo com a literatura, a inibição do crescimento radicular induzida pelo Al é resultado das ligações formadas entre o  $\text{Al}^{3+}$  e sítios do apoplasto e/ou simplasto das células de raízes (Kochian, 1995; Barceló e Poschenrieder, 2002; Kochian et al., 2005; Vardar e Ünal, 2007; Kopittke et al., 2015). Classificado como um elemento extremamente reativo, o Al liga-se preferencialmente a grupos negativos contendo oxigênio, como  $-\text{COOH}$ ,  $-\text{OH}$ ,  $-\text{CO}$  e  $-\text{PO}_3$  (Kochian et al., 1995; Matsumoto, 2000; Vitorello et al., 2005). Devido à capacidade do  $\text{Al}^{3+}$  em se ligar a diversos componentes celulares, os efeitos provocados pelo Al são muito distintos entre as espécies e podem

levar a alterações fisiológicas, morfológicas, celulares e moleculares nas plantas sensíveis (Ciamporová et al., 2002; Panda e Matsumoto, 2007; Gupta et al., 2013).

Raízes danificadas pelo Al geralmente são curtas e apresentam poucos ou nenhum pelo radicular (Kochian et al., 2005; Kopittke et al., 2008; Gupta et al., 2013). Os ápices radiculares tornam-se mais largos e apresentam fissuras em sua superfície, provocadas pela desintegração e morte de células da epiderme e córtex periférico (Barceló e Poschenrieder, 2002; Ciamporová, 2002; Horst et al., 2010). Os ápices radiculares são as primeiras estruturas a entrar em contato direto com o Al e têm papel fundamental no mecanismo de percepção deste elemento (Matsumoto, 2000; Vardar e Ünal, 2007).

Recentemente, evidenciou-se que o Al tem grande afinidade com grupos carboxílicos da rede péctica do apoplasto das células de raízes (Wehr et al., 2010; Gupta et al., 2013), e alguns estudos associam esta afinidade com a inibição do crescimento radicular. A ligação com o Al pode alterar as propriedades estruturais e mecânicas da parede celular, tornando-a mais rígida e levando à redução de sua extensibilidade mecânica, a qual é necessária para o processo de expansão celular (Ciamporová, 2002; Horst et al., 2010; Gupta et al., 2013; Kopittke et al., 2015; Poschenrieder et al., 2015).

Sintomas da toxicidade do Al também são evidenciados na parte aérea das plantas, como redução da abertura estomática, redução da atividade fotossintética, clorose e necrose foliar (Gupta et al., 2013). Entretanto, geralmente são considerados consequências dos danos provocados no sistema radicular (Vitorello et al., 2005).

A exposição prolongada a altas concentrações de Al pode levar à formação de um sistema radicular danificado e, conseqüentemente, prejudicar a aquisição de água e nutrientes pela planta (Reyes-Díaz et al., 2015), o que, a longo prazo, pode provocar deficiência nutricional (Vitorello et al., 2005; Gupta et al., 2013). A consequência final da toxicidade do Al é crescimento com menor incorporação de biomassa, o que justifica o papel de limitador da produtividade agrícola atribuído ao Al (Vitorello et al., 2005).

Apesar de o crescimento e desenvolvimento de muitas espécies serem afetados negativamente pela presença do Al, diferentes níveis de relação à presença deste elemento podem ser observados entre as espécies vegetais (Kochian, 1995; Ma et al., 2000; Matsumoto, 2000; Ma et al., 2014).

Algumas plantas apresentam mecanismos para impedir a entrada deste elemento no interior de suas células, e assim, evitar os danos provocados pela toxicidade do Al (Horst et al, 2010; Ryan e Delhaize, 2010; Poschenrieder et al., 2015). Um destes mecanismos, vastamente identificado e apresentado por muitas espécies, é a exsudação de ácidos orgânicos (AOs – malato, citrato, oxalato e succinato) pelas raízes, os quais formam complexos estáveis com o Al no apoplasto e/ou na rizosfera, evitando sua absorção pelas plantas (Watanabi e Osaki, 2002; Ryan et al., 2011; Brunner e Spersisen, 2013).

Muitas outras plantas absorvem e acumulam Al em seus tecidos (Brunner e Sperisen, 2013; Poschenrieder et al., 2015). Neste caso, o Al adentra o simplasto e forma complexos estáveis com os ácidos orgânicos. Estes complexos são, posteriormente, armazenados nos vacúolos, permitindo que a concentração de Al livre no citosol mantenha-se baixa (Watanabi e Osaki, 2002; Reyes-Díaz et al., 2015). Além dos ácidos orgânicos, o Al pode se ligar a outros compostos no citoplasma, como ATP, RNA e compostos fenólicos (Barceló e Poschenrieder, 2002; Vardar e Ünal, 2007).

Os sítios de deposição do Al são diversificados entre as espécies. Alguns estudos demonstram que o Al se acumula predominantemente no sistema radicular (Ciamporová, 2002; Banhos et al., 2016; Schmitt et al., 2016). Outros, no entanto, demonstram grandes concentrações de Al na parte aérea (Chenery, 1948; Jansen et al., 2002). Espécies que apresentam a partir de 1000 mg de Al por kg de massa seca de caules e folhas, como *Camellia sinensis* (L.) Kuntze e *Hidrangea macrophylla* L., são classificadas como acumuladoras de Al (Ma et al., 2001; Watanabe e Osaki, 2002; Schmitt et al., 2016).

No Brasil, espécies acumuladoras de Al podem ser encontradas ocorrendo naturalmente em áreas de solo ácido, como o Cerrado (Haridasan, 1982; Bressan et al., 2016), e a concentração de Al nas folhas destas plantas pode superar, em muito, o limite de 1000 mg de Al por kg de massa seca, estabelecido para espécies cultivadas (Ma et al., 2001; Watanabe e Osaki, 2002; Schmitt et al., 2016). Entretanto, menos atenção é direcionada a estas comunidades, e poucos são os estudos que avaliam os efeitos provocados pelo Al em espécies nativas.

A vegetação do Cerrado é constituída por um mosaico de fisionomias, compostas por espécies arbóreas e herbáceas, que se distribuem desde campos,

passando por vegetação tipo savana (cerrado *sensu strictu*) até formações florestais, como o Cerradão (Coutinho, 1978; Oliveira-Fillho e Ratter, 2002; Habermann e Bressan, 2011). Estas formações são influenciadas não apenas pelo clima (sazonalidade), mas também por fatores edáficos (Pinheiro e Monteiro, 2010). Deste modo, a vegetação se desenvolve sobre solos ácidos ( $\text{pH} < 4.0$ ), com alta saturação de Al trocável ( $\text{m\%} > 70 \%$ ) e baixa concentração de nitrogênio, fósforo, cálcio e micronutrientes (Haridasan, 2008; Habermann e Bressan, 2011; Bressan et al., 2016).

As plantas do Cerrado podem ser classificadas como espécies acumuladoras e não acumuladoras de Al. Para espécies do Cerrado, plantas acumuladoras de Al apresentam entre 4.000 e 20.000 mg Al por kg de massa seca de folhas (MSF) (Haridasan, 1982; Haridasan e Araújo, 1988; Bressan et al., 2016). A maioria das plantas que acumulam Al no Cerrado são arbustos e árvores das famílias Melastomataceae, Rubiaceae, Simplicaceae e Vochysiaceae (Haridasan, 1982; Haridasan et al., 1986). Algumas espécies acumuladoras parecem não tolerar a falta de Al no solo quando cultivadas em solo calcário, como *Miconia albicans* (Sw.) DC. (Melastomataceae), *Vochysia thyrsoidea* Pohl. (Vochysiaceae) (Haridasan, 2008) e *V. tucanorum* Mart. (Souza et al., 2017). Entretanto, a grande maioria das espécies do Cerrado é de não acumuladoras de Al (Haridasan, 1982; Haridasan et al., 1986; Souza et al., 2015), plantas que apresentam de 100 a 600 mg de Al por kg de MSF (Haridasan, 1982; Jansen et al., 2002), como *Styrax ferrugineus* Nees and Mart. (Styracaceae) (Bressan et al., 2016).

Devido à grande riqueza de espécies e alto grau de endemismo, o Cerrado é considerado um *Hotspot* de biodiversidade (Myers et al., 2000), e o fato de espécies acumuladoras e não acumuladoras de Al coexistirem no mesmo ambiente evidencia a riqueza de mecanismos desenvolvidos por estas espécies para lidar com a alta disponibilidade de Al no solo. Diante do exposto, é intrigante perceber que a maioria dos estudos relacionados ao Al seja realizada com espécies cultivadas, pouco adaptadas a condições de solo ácido e álico (Barceló e Poschenrieder, 2002; Ciamporová, 2002; Kochian et al., 2005; Kopittke et al., 2015; Ma et al., 2001; Schmitt et al., 2016; Watanabe e Osaki, 2002; Yang e Horst, 2015). Nesta Tese de Doutorado, estudamos os efeitos provocados em espécies nativas do Cerrado quando expostas a diferentes concentrações de Al. Para tanto, dois experimentos foram realizados, um em casa de

vegetação e outro no campo, os quais correspondem aos capítulos 1 e 2 desta Tese, respectivamente.

O capítulo 1 apresenta os efeitos fisiológicos e celulares provocados em plantas de *Styrax camporum* Pohl. (Styracaceae) cultivadas em solução nutritiva contendo 0, 740 e 1480  $\mu\text{M}$  Al, por 90 dias. Em campo, *S. camporum* apresenta entre 1000 e 1500 mg Al por kg de massa seca de folhas (Bressan et al., 2016). Entretanto, um trabalho prévio (Banhos et al., 2016) demonstrou que, quando cultivada em 1480  $\mu\text{M}$  Al em solução nutritiva, esta espécie apresenta redução de brotação na parte aérea, redução nas taxas de trocas gasosas e redução na emissão de raízes laterais, e levantou a questão de que seria possível existir uma concentração entre 0 e 1480  $\mu\text{M}$  de Al que fosse benéfica para esta espécie. Assim, testamos a hipótese de que *S. camporum* não apresenta sintomas de toxicidade quando exposta à concentração de 740  $\mu\text{M}$  de Al podendo, inclusive, mostrar evidências de algum benefício do Al a essas plantas.

No capítulo 2 comparamos as concentrações foliares de Ca e Al de duas espécies do gênero *Qualea* (Vochysiaceae), ocorrendo em um fragmento de Cerrado localizado em solo calcário, recentemente descrito (Alves, 2017). A concentração foliar desses elementos foram comparados nestas mesmas espécies ocorrendo em um fragmento de Cerrado localizado em solo ácido e rico em Al (m% > 70%). Testamos a hipótese de que as concentrações foliares de Ca e Al encontradas nestas espécies refletem a disponibilidade destes elementos nos dois tipos de solo.

### Referências bibliográficas

**Alves, VN.** 2017. Ciclagem de nutrientes em cerrados sobre Neossolos calcário e arenítico. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 102p.

**Banhos OFAA, Souza MC, Habermann G.** 2016. High aluminum availability may affect *Styrax camporum*, an Al non-accumulating species from the Brazilian savanna. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 28: 321–332

**Barceló J, Poschenrieder C.** 2002. Fast root growth responses, root exudates, and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminium toxicity and resistance: a review. *Environmental and Experimental Botany*, 48: 75–92

- Bojórquez-Quintal E, Escalante-Magaña C, Echevarría-Machado I, Martínez-Estévez M.** 2017. Aluminum, a friend or a foe of higher plants in acid soils. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1767
- 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 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 Bull.*, 3: 173-183
- Ciamporová M.** 2002. Morphological and structural responses of plant roots to aluminium at organ, tissue and cellular levels. *Biologia Plantarum*, 45 (2): 161 – 171
- Coutinho LM.** 1978. O conceito de Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 1: 17-23
- Gupta N, Gaurav SS, Kumar A.** 2013. Molecular basis of aluminium toxicity in plants: A review. *American Journal of Plant Sciences*, 4: 21-37
- 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
- Haridasan M.** 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant Soil*, 65: 265-273
- Haridasan M.** 2008. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20: 183–195
- 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, Paviani TI, Schiavini I.** 1986. Localization of aluminium in the leaves of some aluminium-accumulating species. *Plant Soil*, 94: 435–437
- Horst WJ, Wang Y, Eticha D.** 2010. The role of the root apoplasto in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: a review. *Annals of Botany*, 106: 187–197

- Jansen S, Broadley MR, Robbrecht E, Smets E.** 2002. Aluminum hyperaccumulation in angiosperms: A review of its phylogenetic significance. *The Botanical Review*, 68(2): 235-269
- Kochian LV.** 1995. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 46: 237-260
- Kochian LV, Piñeros MA, Hoekenga OA.** 2005. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. *Plant Soil*, 274: 175– 195
- Kopittke PM, Blamey FPC, Menzies NW.** 2008. Toxicities of soluble Al, Cu, and La include ruptures to rhizodermal and root cortical cells of cowpea. *Plant Soil*, 303: 217– 227
- Kopittke PM, Moore KL, Lombi E, Gianoncelli A, Ferguson BJ, Blamey FPC, Menzies NW, Nicholson TM, McKenna BA, Wang P, Gresshoff PM, Kourousias G, Webb RI, Green K, Tollenaere A.** 2015. Identification of the primary lesion of toxic aluminum in plant roots. *Plant Physiology*, 167: 1402–1411
- Ma JF, Taketa S, Yang ZM.** 2000. Aluminum tolerance genes on the short arm of chromosome 3R are linked to organic acid release in triticale. *Plant Physiology*, 122: 687–694
- 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
- Ma JF, Chen ZC, Shen RF.** 2014. Molecular mechanisms of Al tolerance in gramineous plants. *Plant Soil*; 381: 1–12
- 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, Fonseca GAB, Kent J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA.** 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: The cerrados of Brazil (Oliveira PS, Marquis RJ, eds.). Columbia University Press, New York, p. 91-120

**Panda SK, Matsumoto H.** 2007. Molecular physiology of aluminum toxicity and tolerance in plants. *The Botanical Review*, 73(4): 326-347

**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

**Poschenrieder C, Tolrà R, Hajiboland R, Arroyave C, Barceló J.** 2015. Mechanisms of hyper-resistance and hyper-tolerance to aluminum in plants. In: Aluminum stress adaptation in plants. Signaling and communication in plants (Panda SK, Baluska F, eds.). Springer International Publishing, Switzerland, p. 81-98

**Reyes-Díaz M, Inostroza-Blancheteau C, Rengel Z.** 2015. Physiological and molecular regulation of aluminum resistance in woody plant species. In: Aluminum stress adaptation in plants. Signaling and communication in plants. (Panda SK, Baluska F, eds.). Springer International Publishing, Switzerland, p.187-202

**Ryan PR, Delhaize E.** 2010. The convergent evolution of aluminium resistance in plants exploits a convenient currency. *Functional Plant Biology*, 37: 275–284

**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

**Schmitt M, Watanabe T, Jansen S.** 2016. The effects of aluminium on plant growth in a temperate and deciduous aluminium accumulating species. *AOB Plants*.

**Silva S, Santos C, Matos M, Carnide OP.** 2012. Al toxicity mechanism in tolerant and sensitive rye genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, 75: 89-97

**Singh S, Tripathi DK, Singh S, Sharma S, Dubey NK, Chauhan DK, Vaculík M.** 2017. Toxicity of aluminium on various levels of plant cell and organism: a review. *Environmental and Experimental Botany*, 137: 177-193

**Souza MC, Bueno PCP, Morellato LPC, Habermann G.** 2015. Ecological strategies of Al-accumulating and non-accumulating functional groups from the Cerrado *sensu stricto*. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 87(2): 813-823

**Souza MC, Habermann G, Amaral CL, Rosa AL, Pinheiro MHO, Costa FB.** 2017. *Vochysia tucanorum* Mart.: an aluminum-accumulating species evidencing calcifuge behavior. *Plant Soil*, 419 (1-2): 377-389

**Vardar F, Ünal M.** 2007. Aluminum toxicity and resistance in higher plants. *Advances in Molecular Biology*, 1: 1-12

**Vitorello VA, Capaldi FR, Stefanuto VA.** 2005. Recent advances in aluminum toxicity and resistance in higher plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 17: 129-143

**von Uxküll HR, Muttert E.** 1995. Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant Soil*, 171: 1-15

**Watanabe T, Osaki M.** 2002. Mechanisms of adaptation to high aluminum condition in native plant species growing in acid soils: a review. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 33(7-8): 1247-1260

**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 Agriculture and Food Chemistry*, 58: 5553–5560

**Yang ZB, Horst WJ.** 2015. Aluminum-induced inhibition of root growth: roles of cell wall assembly, structure, and function. In: *Aluminum stress adaptation in plants. Signaling and communication in plants* (Panda SK, Baluska F, eds.). Springer International Publishing, Switzerland, p. 253-274

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O alumínio (Al) é o terceiro elemento químico mais abundante da crosta terrestre, e encontra-se naturalmente presente no solo de várias partes do mundo. Em solos ácidos, o Al torna-se disponível para as plantas, e pode provocar sintomas de toxicidade nas espécies sensíveis. Entretanto, nem todas as espécies são prejudicadas pela presença do Al. No Cerrado espécies acumuladoras e não acumuladoras de Al coexistem no mesmo ambiente, evidenciando a riqueza de mecanismos desenvolvidos para lidar com a alta disponibilidade de Al no solo. Nesta Tese de Doutorado tivemos como objetivo apresentar as repostas de três espécies nativas do Cerrado quando expostas a diferentes concentrações de Al.

No capítulo 1 descrevemos um experimento realizado em casa de vegetação com *Styrax camporum*. Demonstramos que esta espécie apresenta sintomas de toxicidade quando cultivada em solução nutritiva contendo 1480  $\mu\text{M}$  de Al, mas estes sintomas não são observados quando as plantas são exposta a 0 e 740  $\mu\text{M}$  de Al. Plantas expostas à solução contendo 1480  $\mu\text{M}$  de Al apresentaram sistema radicular menos desenvolvido, menor altura da planta e baixas taxas de troca de gasosas em relação àquelas expostas a 0 e 740  $\mu\text{M}$  Al. Além disso, quanto maior o tempo de exposição e mais elevada a concentração de Al, mais intenso o descarte epidérmico, a desorganização dos tecidos internos (principalmente a hipoderme) e a vacuolização das células corticais dos ápices radiculares. Desta forma, pudemos perceber que *Styrax camporum* é uma espécie capaz de suportar altas concentrações de Al (740  $\mu\text{M}$ ). Entretanto, existe um limite para sua tolerância a este elemento, uma vez que, quando exposta a 1480  $\mu\text{M}$  de Al, esta espécie apresenta sintomas de toxicidade.

No capítulo 2 comparamos a SLA e as concentrações foliares de Ca e Al em duas espécies do gênero *Qualea* ocorrendo em um fragmento de Cerrado localizado em solo calcário, com os valores apresentados pelas mesmas espécies, ocorrendo em um fragmento de Cerrado localizado em solo ácido e rico em Al. Os valores de SLA foram iguais nas duas áreas de estudo. O teor foliar de Ca nas duas espécies foi positivamente associado à saturação no solo, ou seja, quanto mais elevada a concentração de Ca no solo, mais elevado o teor de Ca observado nas folhas. Por outro lado, surpreendentemente o teor de Al foi o mesmo nas plantas que cresceram nos dois solos. Assim, nossos dados reforçam a ideia já apresentada por Haridasan e Araújo (1988) de

que a ocorrência de espécies acumuladoras de Al nativas do Cerrado não é restrita a ambientes de solos ácidos. Outro ponto interessante levantado neste trabalho foi o fato de que o Ca e o Al aparentemente se concentram em regiões distintas da folha. Para as duas espécies estudadas, independentemente do tipo de solo onde as plantas cresceram, a maior concentração de Ca foi encontrada nas nervuras, enquanto que a maior concentração de Al foi encontrada no limbo foliar. Estudos prévios realizados por Andrade et al. (2011) e Malta et al. (2016) também demonstraram o acúmulo de Al na lâmina foliar de plantas nativas do Cerrado, e sugeriram a existência de uma associação deste elemento com processos fotossintéticos. Entretanto, este padrão de deposição do Al pode ser apenas uma questão de afinidade química entre este metal e os tecidos foliares não lignificados. Desta forma, outras evidências, além do padrão de acúmulo de Al nos tecidos foliares, devem ser encontradas para que seja possível atribuir uma função a este elemento nos processos fisiológicos de plantas acumuladoras de Al.