

IVANILSON LUCENA DA SILVA

**EFEITOS MORFOFISIOLÓGICOS DO ALUMÍNIO EM DUAS ESPÉCIES
VEGETAIS, NÃO ACUMULADORAS DE AL, OCORRENTES NO CERRADO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS-BRASIL

2015

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

S586e
2015
Silva, Ivanilson Lucena da, 1990-
Efeitos morfofisiológicos do alumínio em duas espécies
vegetais, não acumuladoras de Al, ocorrentes no cerrado /
Ivanilson Lucena da Silva. – Viçosa, MG, 2015.
viii, 36f. : il. ; 29 cm.

Orientador: Aristéa Alves Azevedo.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f.26-36.

1. Plantas e solo. 2. Raiz - Efeito do alumínio. 3. *Alibertia
edulis*. 4. *Tapirira guianensis*. I. Universidade Federal de
Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de
Pós-graduação em Botânica. II. Título.

CDD 22. ed.631.43

IVANILSON LUCENA DA SILVA

**EFEITOS MORFOFISIOLÓGICOS DO ALUMÍNIO EM DUAS ESPÉCIES
VEGETAIS, NÃO ACUMULADORAS DE AL, OCORRENTES NO CERRADO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 25 de fevereiro de 2015.

Alice Pita Barbosa

Kacilda Naomi Kuki

Cleberson Ribeiro
(Coorientador)

Aristéa Alves Azevedo
(Orientadora)

*À minha mãe por todos os
ensinamentos e ao meu irmão,
Adriano, por todo apoio e
incentivo nos estudos.*

Dedico.

“Por vezes sentimos que aquilo que fazemos não é senão uma gota de água no mar. Mas o mar seria menor se lhe faltasse uma gota.”
(Madre Teresa de Calcutá)

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, por me conceder mais essa conquista e por me fazer forte nos momentos mais difíceis.

À minha família, e em especial à minha mãe, por todo o apoio concedido, se fazendo presente mesmo estando a quilômetros de distância.

Ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal de Viçosa, ao CNPq e à Capes pela oportunidade e suporte financeiro para realizar esse trabalho.

À minha orientadora, Professora Aristéa Azevedo, que desde o primeiro contato, ainda por email, se mostrou bastante solícita, aceitando me orientar e com quem pude aprender muito nesses dois anos de convivência, tanto com a pessoa quanto com a profissional que é.

Ao meu co-orientador, Cleberson Ribeiro, por contribuir com a realização desse trabalho, desde a elaboração até a execução do projeto.

Ao professor Wagner Araújo, da Fisiologia Vegetal, pelas ideias dadas ao trabalho e por disponibilizar espaço na Unidade de Crescimento de Plantas (UCP), onde esse trabalho foi desenvolvido.

Aos funcionários da UCP, na pessoa de Rogério Gomide e João, que sempre que necessário, me ajudaram de alguma forma.

Aos professores e funcionários do Departamento de Biologia Vegetal da UFV, em especial os da Botânica, com quem aprendi e convivi durante esses dois anos.

Aos funcionários do Núcleo de Microscopia e Microanálises da UFV, pelo auxílio com as análises do material em microscopia eletrônica de varredura.

Às técnicas (Patrícia e Aurora) pela disponibilidade em ajudar sempre que necessário, da mesma forma que aos colegas de laboratório (Luana, Larisse, Talita, Brenda, Valéria, Thamires, Carla, Tiago, Andreia).

À Samara, pela enorme contribuição que deu a esse trabalho, desde a montagem do experimento até a coleta do material.

Aos colegas de BVE com quem dividi momentos excepcionais durante as disciplinas.

Ao Álvaro (Colombia), Carlos (Mucuri) e Daniel (Guidoval), amigos de laboratório, disciplina, república, com os quais passei momentos bons e de dificuldade, sempre podendo contar com o apoio de todos.

Ao Guilherme (Looord) e ao Ivan (Jovem) por todos os momentos compartilhados em Viçosa, sempre regado de papos filosóficos, ou não.

Aos amigos do Recife, Thiago (Nego Jaime), Silmar (Cabilera), Wagner (Quino), Carlos (Inácio), Juliana (Maga), Neiva, Cecília e tantos outros que mesmo distante fizeram-se presente nesses anos.

A todos que contribuíram de alguma forma para essa conquista.

Muito obrigado!

BIOGRAFIA

Ivanilson Lucena da Silva, filho de Ivanildo Nunes da Silva e Maria de Lourdes Lucena Aragão, nasceu em Jaboatão dos Guararapes / PE, a 28 de maio de 1990.

Cursou o ensino médio no Centro de Ensino Experimental Ginásio Pernambucano (CEEGP), em Recife, concluindo em 2007.

Ingressou na Universidade Federal Rural de Pernambuco em fevereiro de 2008, onde concluiu o curso de licenciatura plena em Ciências Biológicas quatro anos mais tarde.

Em abril de 2013 iniciou o Mestrado em Botânica, pelo Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa, concluindo o curso com a defesa da dissertação intitulada “Efeitos morfofisiológicos do alumínio em duas espécies vegetais, não acumuladoras de Al, ocorrentes no cerrado”, em fevereiro de 2015.

SUMÁRIO

RESUMO	viii
ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	3
3. MATERIAL E MÉTODOS	3
3.1 Material vegetal e condição experimental	3
3.2 Microscopia eletrônica de varredura	4
3.3 Localização do Al na superfície radicular	4
3.4 Anatomia e histolocalização do Al	4
3.5 Efeito do Al sobre o acúmulo de biomassa e nutrientes	5
3.6 Medidas de trocas gasosas	6
3.7 Determinação do índice SPAD	6
3.8 Análises estatísticas	6
4. RESULTADOS	7
5. DISCUSSÃO	19
6. CONCLUSÃO	25
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26

RESUMO

SILVA, Ivanilson Lucena da, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2015. **Efeitos morfofisiológicos do alumínio em duas espécies vegetais, não acumuladoras de Al, ocorrentes no cerrado.** Orientadora: Aristéa Alves Azevedo. Co-orientador: Cleberson Ribeiro.

O alumínio (Al) é o terceiro elemento mais abundante da crosta terrestre e na maioria das vezes encontra-se em formas não fitotóxicas. No entanto, em solos ácidos, ocorre solubilização das formas não tóxicas, especialmente à trivalente Al^{3+} , que é extremamente nociva a diversas espécies vegetais. Embora bastante estudado em plantas cultivadas, poucos são os estudos evidenciando os efeitos deste elemento em espécies que ocorrem naturalmente em regiões onde a toxicidade pelo Al é um fator importante, como no cerrado. Com base nisso, este estudo objetivou a verificar a interferência do Al sobre a morfologia das raízes, os parâmetros fotossintéticos e acúmulo de nutrientes em *Alibertia edulis* (Rubiaceae) e *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae). O estudo foi desenvolvido na Unidade de Crescimento de Plantas (UCP) da Universidade Federal de Viçosa. Mudanças das duas espécies foram adquiridas de um viveiro particular no Município de Planaltina-GO e, após período de aclimatação, foram transplantadas para solução nutritiva (Clark) contendo ou não 3mM de Al na forma de $AlCl_3$. Os efeitos do Al em nível anatômico e micromorfológico foram verificados no ápice das raízes utilizando microscopia de luz e eletrônica de varredura, respectivamente. A fim de verificar a localização do Al no ápice radicular, amostras dessa região foram coletadas e coradas em hematoxilina. Os teores de P, K, Ca, Mg e Al foram determinados na matéria seca dos órgãos vegetativos. As medidas de trocas gasosas e teor de clorofila foram realizadas com um medidor portátil de fotossíntese (IRGA) e SPAD. Apenas em *A. edulis* foram verificadas alterações anatômicas e micromorfológicas, caracterizadas pela desintegração de células da região cortical e epidérmica. Em *T. guianensis*, mesmo sem a ocorrência de alterações estruturais, foi possível observar o acúmulo de substância mucilaginosa na região da coifa em microscopia de varredura. Em ambas as espécies, as raízes das plantas expostas ao Al reagiram positivamente com a hematoxilina, evidenciando a presença do metal em seus tecidos. O Al não interferiu na massa seca das raízes e parte aérea em *A. edulis*, e apenas reduziu a massa seca da parte aérea em *T. guianensis*. Os elementos cujas concentrações foram mais afetadas pelo Al foram P, Ca e Mg em *A. edulis* e Ca e Mg em *T. guianensis*. A concentração de Al aumentou significativamente nas plantas ao final do tratamento, sendo o acúmulo nas raízes maior que na parte aérea. O teor de clorofila não variou em

nenhuma das espécies estudadas. Em *A. edulis* o Al interferiu significativamente nas trocas gasosas, com efeitos na taxa de assimilação de CO₂. Em *T. guianensis* não foram observadas alterações em nenhum dos parâmetros de trocas gasosas avaliados. *A. edulis* apresentou maior sensibilidade ao Al, uma vez que o acúmulo do metal nas raízes provocou alterações anatômicas e morfológicas que contribuíram para redução na absorção de determinados nutrientes, com efeito direto sobre o aparato fotossintético. Por outro lado, o acúmulo de Al nas raízes de *T. guianensis* não provocou danos ao órgão, associado com o padrão de acúmulo de Al mais periférico e com possíveis mecanismos de exclusão, evidenciando sua maior resistência ao metal.

ABSTRACT

SILVA, Ivanilson Lucena da, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February 2015. **Morphophysiological effects of aluminum in two plant species, Al non-accumulator, occurring in the brazilian cerrado** Adviser: Aristéa Alves Azevedo. Co-adviser: Cleberson Ribeiro.

Aluminum (Al) is the third most abundant element on the Earth's crust and is mostly found in its non-phytotoxic forms. However, in acid soils the solubilization of toxic forms might take place, especially of the trivalent one (Al^{3+}), which is extremely harmful to several plant species. Although Al effects are well documented for crop species, there are few studies investigating such effects on plant species that occur naturally in regions where Al toxicity is a major factor, like the Brazilian Cerrado. Thus, this study aimed to verify Al interference on root morphology, gas exchange and nutrient accumulation in *Alibertia edulis* (Rubiaceae) and *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae). The study was carried out at Plant Growth Unit (UCP) of Federal University of Viçosa. Saplings of the two species were obtained in a private nursery in Planaltina city (Goiás state) and after an acclimation period they were transplanted to a nutrient solution (Clark) either containing or not 3mM Al, available in the $AlCl_3$ form. Aluminum effects at the anatomical and micromorphological levels were verified on the root apex through light and scanning electron microscopies, respectively. In order to verify Al localization in the root apex of the studied species, samples from this region were collected, stained with haematoxylin. Contents of P, K, Ca, Mg and Al were determined in the dry matter of vegetative organs. Gas exchange and chlorophyll content measurements were taken with a portable photosynthesis measurer (IRGA) and SPAD, respectively. Only in *A. edulis* were anatomical and micromorphological alterations verified, and they were characterized by cell disintegration in cortical and epidermal regions. In *T. guianensis*, even with no effects on the anatomy, the accumulation of a mucilaginous substance in the root cap region could be observed under scanning electron microscopy. Roots of Al-exposed plants reacted positively to haematoxylin in both species, evidencing the presence of the metal in their tissues. Aluminum interfered neither with fresh nor dry weight, of neither roots nor shoots of *A. edulis*. The elements most affected by Al were P, Ca and Mg in *A. edulis* and Ca and Mg in *T. guianensis*. Aluminum concentration in the plants increased significantly after treatment, accumulation being higher in roots than in shoots. Chlorophyll content varied in neither species. In *A. edulis* Al interfered significantly with gas exchange, provoking effects in CO_2 assimilation rate. In *T. guianensis* no alteration was observed in any of the evaluated gas exchange parameters. *Alibertia edulis* showed higher Al sensitivity, since accumulation of the metal in roots provoked anatomical and

morphological alterations that contributed to the decreased absorption of some elements, leading to direct effects on the photosynthetic apparatus. On the other hand, Al accumulation in *T. guianensis* roots did not cause damage to these organs, which might be associated to a peripheral standard of Al accumulation and to possible exclusion mechanisms, thus evidencing the higher resistance of this species to the metal.

1. INTRODUÇÃO

Solos ácidos configuram-se como um dos principais fatores limitantes ao desenvolvimento de diversas culturas vegetais (KOCHIAN et al., 2005). Isso se deve, em grande parte, ao baixo valor de pH que pode alterar a disponibilidade de nutrientes essenciais para as plantas (ISLAM et al., 1980). Outro problema recorrente nesses solos é a solubilização de formas tóxicas do alumínio, tais como Al^{3+} , que é reconhecidamente prejudicial a várias espécies (KOCHIAN, 1995; VITORELLO et al., 2005).

Uma vez que está em contato direto com o alumínio (Al), a raiz é o principal órgão afetado, sendo a redução em suas taxas de crescimento o evento mais comum em tais condições de estresse (FOY et al., 1978; DELHAIZE; RYAN, 1995). Já se sabe que o elemento se complexa com a matriz péctica da parede celular alterando características fundamentais como a extensibilidade (TABUCHI; MATSUMOTO, 2001; YANG et al., 2011). Além disso, o Al pode se ligar ao fósforo da molécula de DNA e alterar sua replicação, que é indispensável ao processo de divisão (Matsumoto, 2000). Como a expansão e a divisão celular estão diretamente associados ao crescimento, a interferência do Al nesses processos compromete o desenvolvimento normal da raiz (KOCHIAN, 1995). Pan et al. (2006) ainda relacionaram a inibição do crescimento com a morte de células na região apical em raízes de cevada.

Embora bem documentados para as raízes, poucos são os estudos avaliando os danos provocados pelo Al nos órgãos aéreos. Normalmente se observa alterações estruturais em células, redução de biomassa, cloroses, deficiência nutricional, entre outros sintomas (MASCARENHAS et al., 1984; SALVADOR et al., 2000; MACÊDO; JAN, 2008).

Um dos processos metabólicos mais afetado é o decréscimo nas taxas fotossintéticas em presença de Al (PEREIRA et al., 2000; LI et al., 2012). Essa alteração no rendimento fotossintético pode estar ou não associada ao fechamento estomático (MOUSTAKAS et al., 1996) e depende da concentração do elemento no meio, do tempo de exposição e da espécie ou cultivar estudada. A redução no teor de pigmentos é outro efeito frequentemente associado com a toxidez do Al às folhas. Acredita-se que por interferir na absorção de alguns nutrientes, como o Mg, o Al promova o decréscimo na concentração de clorofila causando efeitos indiretos na fotossíntese (ZHANG *et al.*, 2007), como registrado em soja (MILIVOJEVIC et al., 2000), citrus (JIANG et al., 2008) e batata (TABALDI, et al., 2007).

A despeito de muitas espécies serem sensíveis ao Al, existem aquelas

consideradas resistentes, caracterizadas como exclusoras ou tolerantes (KOCHIAN et al., 2005; PATTANAYAKA; PFUKREI, 2013). A exudação de ácidos orgânicos pelas raízes é um dos mecanismos de exclusão de Al mais bem conhecidos, sendo registrado em várias espécies (GAUME et al., 2001; TAHARA et al., 2008; RANGEL et al., 2010; RADMER et al., 2012). Esses ácidos orgânicos, especialmente citrato, malato e oxalato, são capazes de se ligar ao Al rizosférico e formar complexos menos tóxicos, atenuando os efeitos nocivos do metal (MA et al., 2001; KOCHIAN et al., 2005).

A destoxificação do Al após sua absorção pela planta caracteriza o mecanismo de tolerância interna. Os ácidos orgânicos outra vez desempenham papel fundamental na tolerância das plantas, pois o aumento na sua produção e complexação com o Al no citosol reduz a toxicidade do metal (MARSCHNER, 2011). A compartimentalização do Al em vacúolos e outras organelas, ligação a compostos fenólicos e a imobilização na parede celular em tecidos como epiderme, parênquima paliçádico e lacunoso, colênquima e floema são outros eventos associados à tolerância (HARIDASAM et al., 1986; TAYLOR, 1988; KOCHIAN, 1995). Ezaki et al. (2013) verificaram em *Andropogon virginicus* L. ao menos cinco desses mecanismos, evidenciando que os processos envolvidos na resistência ao Al são complexos e envolvem um conjunto de respostas das plantas.

Algumas espécies ocorrentes no cerrado, em especial as das famílias Rubiaceae, Vochysiaceae e Melastomataceae, acumulam quantidades consideráveis de Al na parte aérea (HARIDASAM et al, 1986). Estas espécies são consideradas acumuladoras, uma vez que apresentam mais de 1000 ppm (mg.kg^{-1}) de Al na massa seca da parte aérea, conforme critério proposto por Chenery (1948).

O cerrado é considerado o segundo maior domínio brasileiro e ocupa, predominantemente, a região central do país (RATTER et al., 1997). Seus solos são principalmente distróficos e mesotróficos (DIAS, 1996). Estes apresentam maior fertilidade e menor acidez, enquanto os distróficos apresentam menor disponibilidade de nutrientes trocáveis e elevados níveis de Al (FURLEY; RATTER, 1998; HENRIQUES, 2005). De acordo com Coutinho (2002), tal domínio pode ser dividido em cinco fitofisionomias, alternando entre formações campestres, savânicas e florestais. Este mosaico na vegetação é muito influenciado pelas peculiaridades do solo (RATTER 1992; COUTINHO 2002), sendo os principais atributos edáficos envolvidos na ocorrência dessas diferentes paisagens: a profundidade efetiva, a capacidade de troca catiônica (CTC), a fertilidade e, em especial, a acidez (EITEN, 1972; HARIDASAM, 1994).

Boa parte dos estudos envolvendo o Al e espécies de cerrado tem sido realizado com as plantas acumuladoras de Al (HARIDASAM, 1982; HARIDASAM et al, 1986;

ANDRADE et al., 2011). No entanto, a representatividade de espécies reconhecidamente acumuladoras é menor frente as não acumuladoras, como se verifica em diversos levantamentos fitossociológicos realizados em áreas de cerrado (ANDRADE, et al., 2002; MARIMON JUNIOR; HARIDASAN, 2005). Neri (2007) ao estudar uma área de cerrado no município de Paraopeba-MG, registrou a presença de espécies não acumuladoras de Al em solos ácidos e em solos menos ácidos. Entre elas, *Alibertia edulis* (Rich.) A. Rich. ex DC. (Rubiaceae) e *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae) tem ampla distribuição no cerrado, sendo a primeira encontrada em todas as fitofisionomias e a segunda em quatro das cinco estudadas. Embora encontrada em todas as fitofisionomias, Tolentino (2011) registrou maior valor de importância de *A. edulis* no cerradão mesotrófico sobre latossolo vermelho, enquanto *T. guianensis* apresentou maior valor de importância no cerrado *sensu stricto* sobre latossolo amarelo, que apresenta menor fertilidade e maior disponibilidade de Al³⁺.

A diversidade de espécies não acumuladoras de alumínio ocorrentes no cerrado e a falta de conhecimento sobre os eventuais efeitos do Al sobre a morfologia dessas plantas, em especial nas raízes, e sobre seus processos metabólicos indicam a necessidade de pesquisas para elucidar os mecanismos de resistência que permitem a sobrevivência nas condições de cerrado.

2. OBJETIVOS

Verificar os efeitos do alumínio sobre a morfologia radicular, parâmetros fotossintéticos, absorção/translocação de nutrientes e crescimento nas espécies não acumuladoras de Al ocorrentes no cerrado *Alibertia edulis* e *Tapirira guianensis*.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material vegetal e condição experimental

O estudo foi desenvolvido na Unidade de Crescimento de Plantas (UCP), do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa – UFV no período de outubro a novembro de 2014. Mudanças das espécies *Alibertia edulis* (Rich.) A. Rich. ex DC. (Rubiaceae) e *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), adquiridas em um viveiro particular no município de Planaltina-GO, foram padronizadas quanto a altura e vigor da

parte aérea (15-20 cm/cinco-seis folhas) e transplantadas para caixas térmicas com capacidade de 5 L contendo solução nutritiva de Clark (1975) (½ força). Após um período de 30 dias de aclimação, as mudas foram submetidas ao tratamento com Al, em esquema fatorial 2x2: duas espécies e dois tratamentos (controle e 3 mM de Al, fornecido como AlCl₃), pH 4,0, dispostos em delineamento experimental ao acaso, com três repetições. A solução foi trocada semanalmente e escolha das concentrações se deu através de estudo anterior utilizando a espécie *T. guianensis* (BRITZ et. al, 2002). Após 56 dias de experimento foram verificados sintomas visuais de estresse nas raízes de *A. edulis*, sendo a coleta do material vegetal realizada neste período.

3.2 Microscopia eletrônica de varredura

O efeito do alumínio sobre a micromorfologia de ápices radiculares das espécies estudadas foi avaliado através da observação em microscopia eletrônica de varredura. Ápices de aproximadamente 1 cm de comprimento foram coletados nas raízes laterais das espécies estudadas, ao término do experimento, e fixados em glutaraldeído 2,5%. Posteriormente as amostras foram desidratadas em série etílica, secas com CO₂ em equipamento de ponto crítico (Baltec, modelo CPD 030, Liechtenstein), afixados em *stubs* com fita dupla face e cobertos com ouro em metalizador (Sputter Coater, marca Balzers, modelo FDU 010, Liechtenstein). O registro fotográfico foi realizado em microscópio eletrônico de varredura (Leo, modelo 1430VP, Camubridge, Inglaterra) pertencente ao Núcleo de Microscopia e Microanálise da UFV.

3.3 Localização do Al na superfície radicular

Amostras do ápice de raízes laterais (1 cm) foram coletadas ao final do experimento e submetidas à coloração em hematoxilina férrica 0,2 % (p/v) em NaIO₃ 0,02 % (p/v), durante 20 minutos, seguindo metodologia proposta por Polle et al. (1978). O excesso de corante das raízes foi eliminado transferindo-as para recipientes contendo água desionizada, sob aeração, por um período de 30 minutos. Finalmente, as porções apicais foram fotografadas em esteromicroscópio (Zeiss Stemi, modelo DV4).

3.4 Anatomia e histolocalização do Al

Amostras da região apical das raízes laterais (1 cm) das espécies estudadas foram coletadas e fixadas em FAA 50% (JOHANSEN, 1940) e, posteriormente, desidratadas em série etílica até etanol 70% (KRAUS; ARDUIN, 1997), no qual foram estocadas para análises. As amostras foram incluídas em glicol metacrilato e submetidas à microtomia para a obtenção de secções transversais e longitudinais com 7 µm de espessura em micrótomo rotativo de avanço automático (modelo RM2155, Leica Microsystems Inc., Deerfield, USA).

Para a histolocalização do alumínio utilizou-se o marcador específico Chrome Azurol'S (KUKACHKA; MILLER, 1980). As amostras, após seccionadas, foram submetidas ao reagente por 60 minutos e, posteriormente, lavadas por cinco minutos em água destilada. A fim de comprovar a presença de compostos mucilaginosos no ápice radicular de *T. guianensis*, os cortes anatômicos foram submetidos ao reagente Azul de Toluidina durante 15 minutos e, posteriormente, lavados em água corrente por cinco minutos. Imagens foram capturadas com auxílio de câmera digital (Axion Cam HRc Zeiss) acoplada a fotomicroscópio (modelo AX-70 TRF, Olympus Optical, Tóquio, Japão), pertencentes ao Laboratório de Anatomia Vegetal da UFV.

3.5 Efeito do Al sobre o acúmulo de biomassa e nutrientes

Ao término do experimento, procedeu-se a coleta do sistema radicular e da parte aérea, separadamente. As raízes foram lavadas com água corrente e desionizada, a fim de remover os elementos adsorvidos em sua superfície, e secas com papel absorvente. Realizou-se a secagem do material vegetal (parte aérea e raiz) em estufa de ventilação forçada (70° C), que posteriormente foram pesadas para a obtenção da massa seca (MS).

Para a análise nutricional, as amostras vegetais foram trituradas em moinho Willey e alíquotas de 0,2 g foram destinadas à digestão nitroperclórica 3:1 (TEDESCO et. al, 1995). Os teores de fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e alumínio (Al) foram determinados em espectrofotômetro de emissão atômica com plasma individualmente acoplado (ICP-OES) (modelo 3300 DV, Perkin Elmer Optima, EUA).

O fator de translocação (FT) foi calculado a partir dos valores da concentração dos elementos na parte aérea dividido pela concentração de elementos no sistema radicular (Marchiol et al. 2004).

3.6 Medidas de trocas gasosas

As trocas gasosas (A , taxa de assimilação de CO_2 - $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$; g_s , condutância estomática - $\mu\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; E , transpiração - $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; C_i , concentração interna de CO_2 - $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$) foram mensuradas utilizando-se um analisador de gás em infravermelho LI-6400 (IRGA, LI-COR Biosciences Inc., Nebraska, USA) equipado com fonte de azul/vermelho modelo LI-6400-02B (LI-COR). Foram realizadas medidas de trocas gasosas na primeira folha totalmente expandida, por indivíduo em cada tratamento. A concentração externa média de CO_2 e a densidade de fluxo fotossintético foram de $400 \mu\text{mol}^{-1}$ e $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente. As medidas foram realizadas no período da manhã e a temperatura média foliar foi de $25 \text{ }^\circ\text{C}$.

3.7 Determinação do índice SPAD

Com a utilização de um medidor portátil de clorofila (SPAD) foi estimado o conteúdo de pigmentos em folhas completamente expandidas, as mesmas tomadas para as medidas de trocas gasosas. Em cada folha, foram realizadas três medições (região apical, mediana e basal), utilizadas para cálculo da média para cada folha.

3.8 Análises estatísticas

Os resultados obtidos foram submetidos a análise de variância (ANOVA), com médias comparadas pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade. As análises foram efetuadas utilizando o programa SISVAR (Sistema de Análise de Variância) (Ferreira, 2000). Em todas as análises foram utilizadas três repetições por tratamento.

4. RESULTADOS

As raízes de *Alibertia edulis* (Fig. 1 A e B) e *Tapirira guianensis* (Fig. 1 E e F) apresentaram aspecto íntegro na condição controle. Após 56 dias de exposição ao Al (3 mM), o ápice das raízes de *A. edulis* foi danificado, conforme pode-se observar na figura 1 (C e D), contudo, aparentemente a coifa não foi afetada. Por outro lado, houve desestruturação celular acima dessa região, caracterizada pelo rompimento de células, principalmente da epiderme (Fig. 1 D). Diferentemente de *A. edulis*, em *T. guianensis* não foram observadas alterações micromorfológicas consideráveis nas raízes expostas ao Al; entretanto foi possível observar um acúmulo de substância mucilaginosa na região da coifa (Fig. 1 G e H).

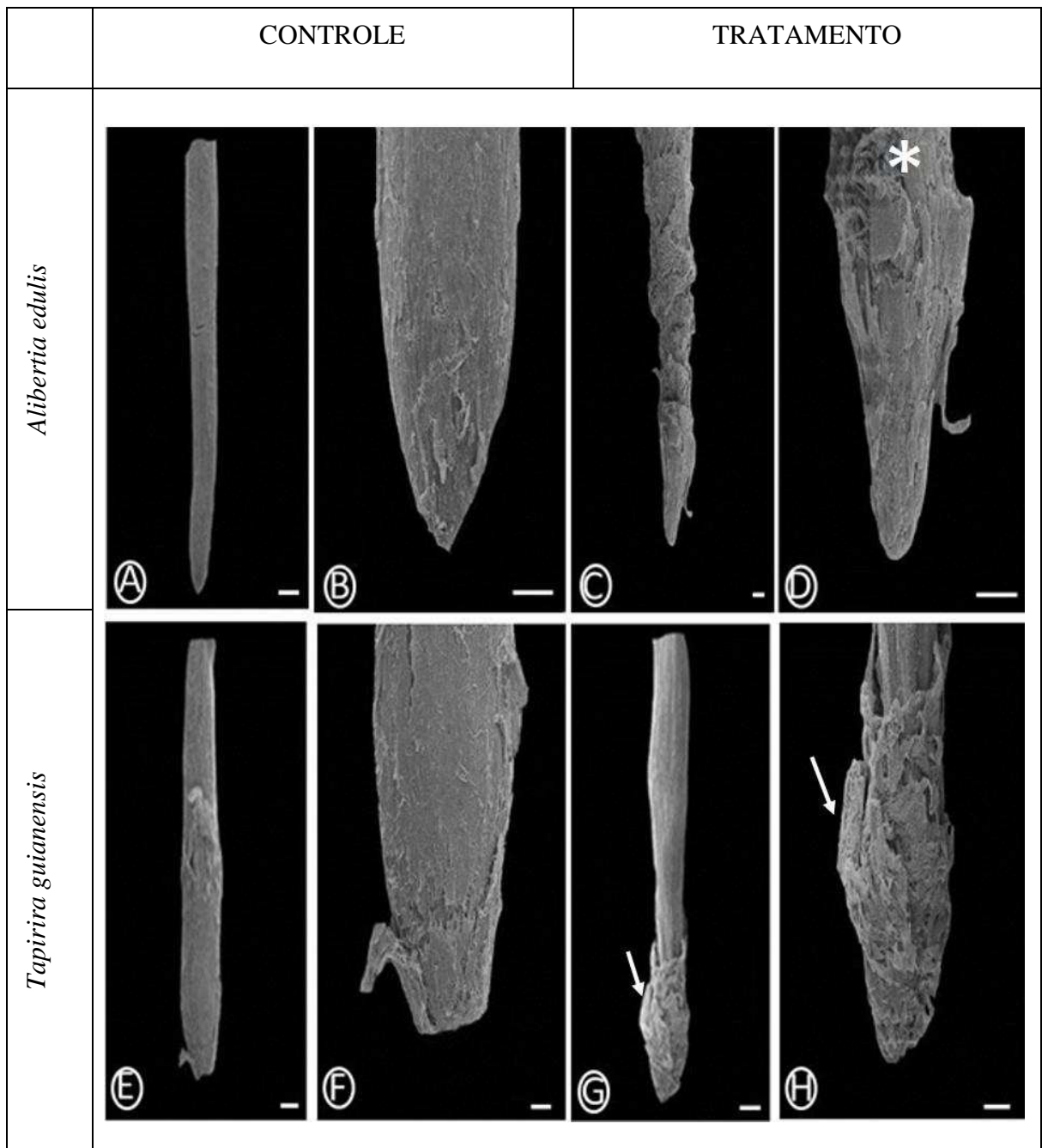


Figura 1. Micromorfologia de raízes de *Alibertia edulis* e *Tapirira guianensis* após 56 dias de exposição ao Al em solução nutritiva (3 mM). * indicando danos estruturais no ápice de raízes de *Alibertia edulis*. Acúmulo de mucilagem no ápice radicular de *Tapirira guianensis* (seta). Barras = A, E, G, H 200 μ m; B, C, D, F = 100 μ m.

No controle, a reação com o corante hematoxilina foi negativa nas raízes de *A. edulis* (Fig. 2 A) e *T. guianensis* (Fig. 2 B). Quando expostas ao Al, a reação foi positiva, sinalizando a presença do Al nos tecidos das raízes de ambas as espécies, evidenciada pela coloração azul escuro na região da coifa em *A. edulis* (Fig. 2 C), e na região da coifa e distal do ápice radicular em *T. guianensis* (Fig. 2 D).

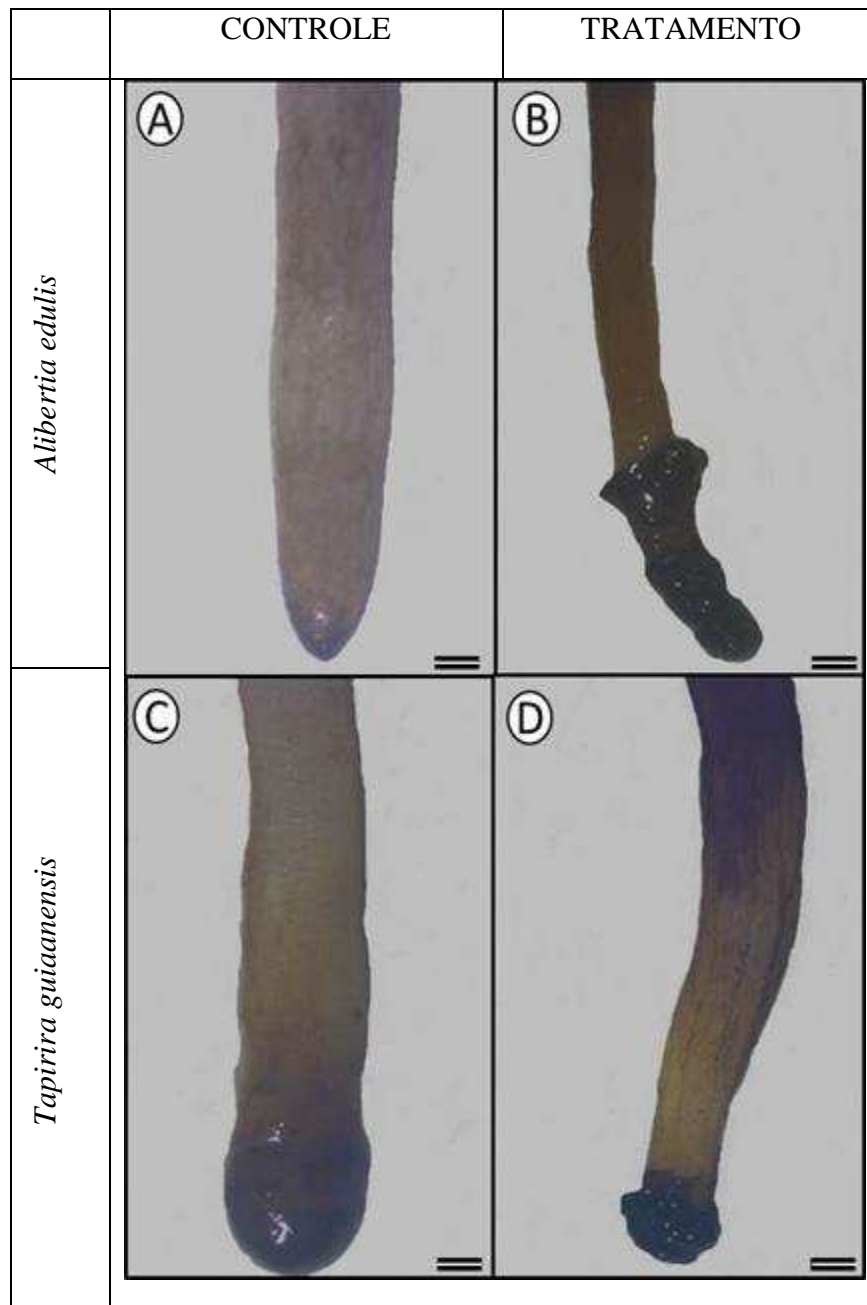


Figura 2. Reação com hematoxilina em raízes de *Alibertia edulis* e *Tapirira guianensis* após 56 dias de exposição ao Al em solução nutritiva (3 mM). Barras = 1 mm.

O ápice radicular de *A. edulis* e *T. guianensis* apresentou morfologia típica no controle, conforme evidenciado na figura 3 (A, C, D, G e H) e na figura 4 (A, B, E, F, I), respectivamente. No entanto, quando expostas ao Al, foi possível observar danos na região apical das raízes de *A. edulis*, caracterizados pelo rompimento de paredes celulares e formação de grandes espaços na região cortical (Fig. 3 B-F e I). Quando comparada ao controle, fica evidente a reação positiva com o Chrome Azurol'S no tratamento com Al, confirmada pela coloração azulada que indica a presença do agente fitotóxico, especialmente nas paredes celulares (Fig 3 F). Não foram registradas alterações anatômicas no ápice radicular de *T. guianensis* quando expostas ao Al (Fig. 4 C, D, G, H,

J). A coloração violeta observada, principalmente, na região da coifa quando corados com Azul de Toluidina (Fig 4 D) evidencia a presença de compostos mucilaginosos nessa região. A reação positiva com o Chrome Azurol'S ocorreu principalmente na coifa e epiderme (Fig. 4 G e H).

CONTROLE

TRATAMENTO

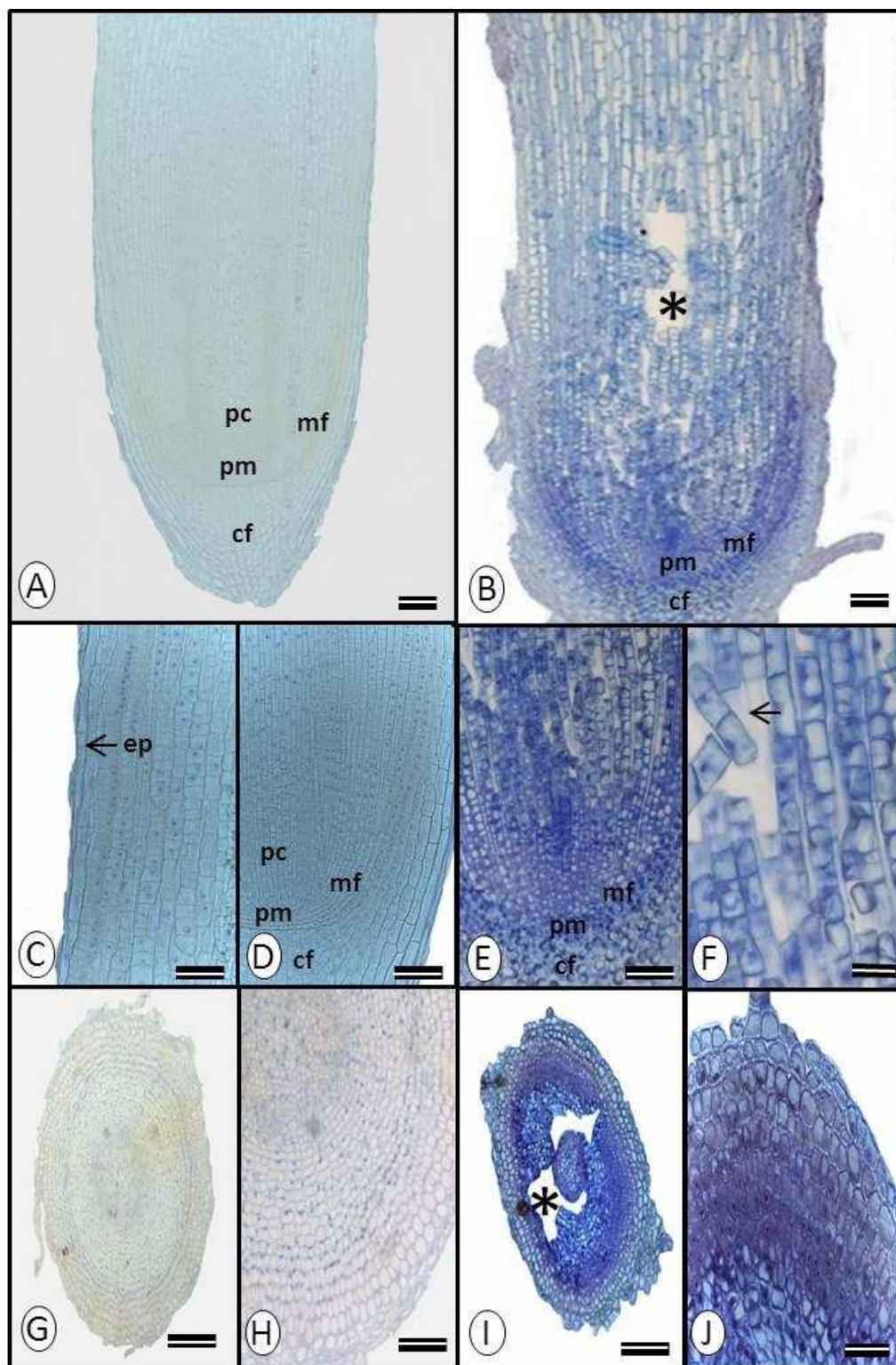


Figura 3. Ápice radicular de *Alibertia edulis* após 56 dias de exposição ao Al em solução nutritiva (3 mM). Reação com Crome Azurol'S. (A-F) seção longitudinal; (G-J) seção transversal. cf – coifa; mf – meristema fundamental; pm – promeristema; pc – procâmbio; co – córtex; ep – epiderme; seta – reação positiva evidenciando a presença do alumínio; * formação de espaços celulares. Barras = A, B, G, I 200 μ m; C, D, E, H 100 μ m; F, J 50 μ m.

CONTROLE

TRATAMENTO

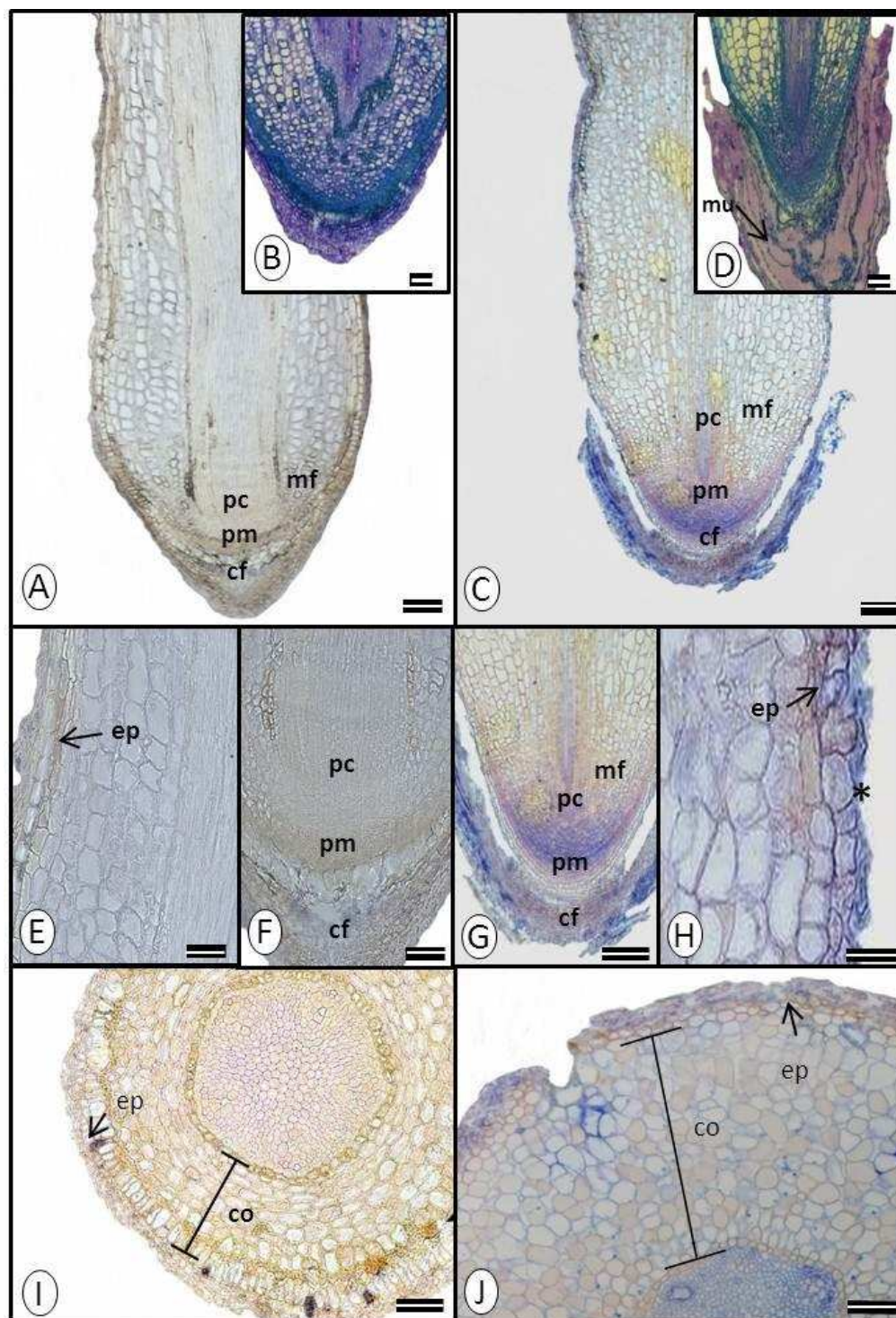


Figura 4. Ápice radicular de *Tapirira guianensis* após 56 dias de exposição ao Al em solução nutritiva (3 mM). (A, C, E-J) reação com Crome Azurol'S; (B, D) coloração com Azul de Toluidina. cf – coifa; pm – promeristema; mf – meristema fundamental; mu – mucilagem; pc – procâmbio; ep – epiderme; co – córtex; * - reação positiva com Chrome Azurol'S indicando a presença de alumínio. Barras = A, C, G 200 μ m; B, D, E, F, I, J 100 μ m; H 50 μ m.

O aspecto geral da parte aérea e das raízes de *A. edulis* e *T. guianensis* é evidenciado na figura 5 (A-D). Conforme se observa na figura 5 (A e C), *A. edulis* apresenta folhas simples e um sistema radicular bastante ramificado, formado em grande parte por raízes finas e delicadas, enquanto *T. guianensis* apresenta folhas compostas e sistema radicular igualmente ramificado (Fig. 5 B e D), porém com uma aparente diferença na coloração, sendo as raízes mais enrijecidas que em *A. edulis*. Foi possível observar que as raízes de *A. edulis* apresentaram uma coloração mais escurecida no tratamento com Al se comparado ao controle (Fig. 5 C), enquanto nenhuma diferença foi observada na parte aérea. Em *T. guianensis* não foi verificado nenhuma diferença aparente no aspecto da raiz e parte aérea entre os tratamentos. O tratamento com Al não interferiu na massa seca das raízes e parte aérea nos indivíduos de *A. edulis* (Fig. 6 A e B). Em *T. guianensis*, houve uma redução de 37% na massa seca da parte aérea, enquanto que a massa seca das raízes não foi alterada na presença do Al (Fig. 6 A e B).

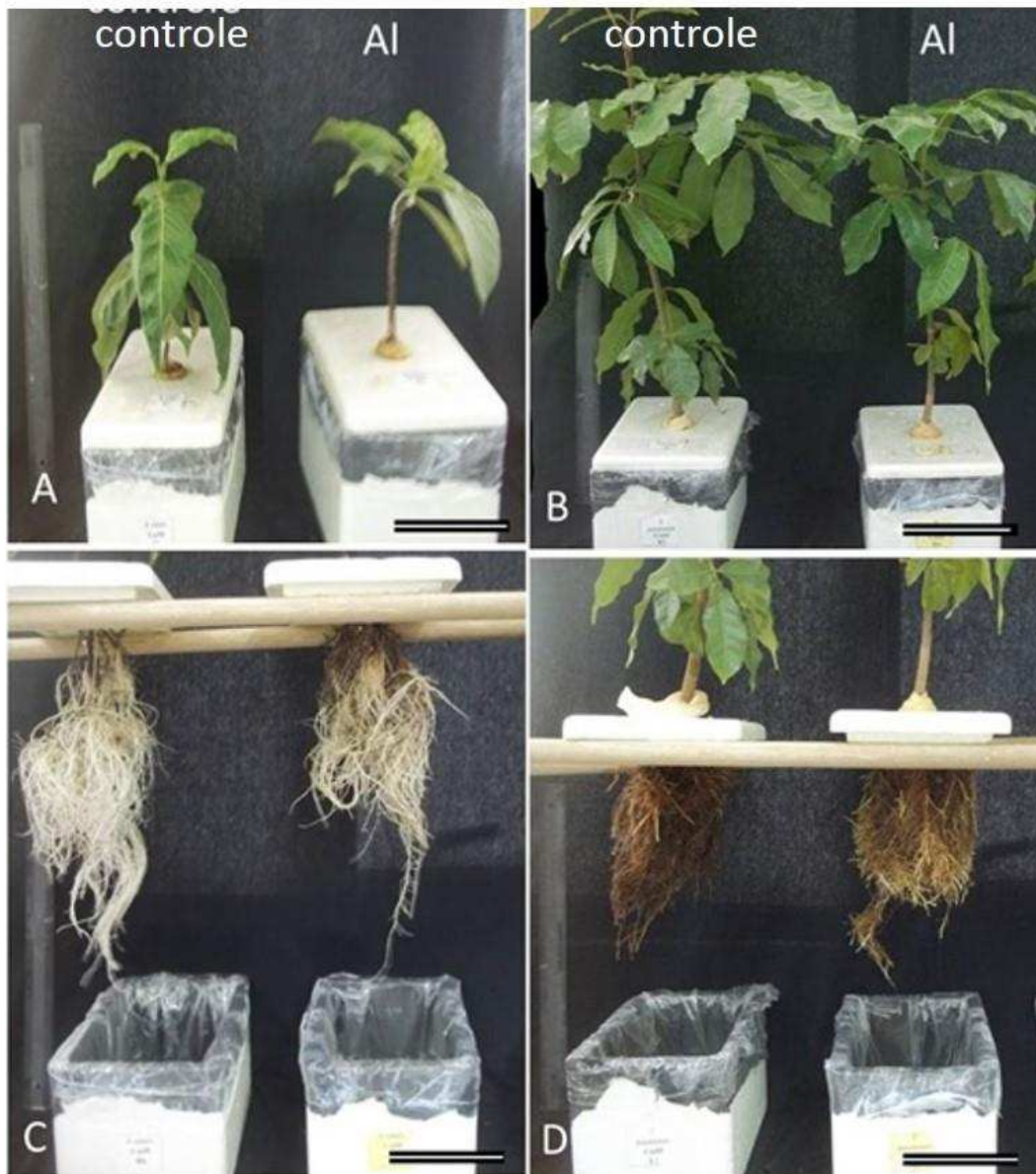


Figura 5. Aspecto geral da parte aérea e sistema radicular de *Alibertia edulis* (A-C) e *Tapirira guianensis* (B-D) após 56 dias de exposição ao tratamento controle e Al (3mM). Barras 10 cm.

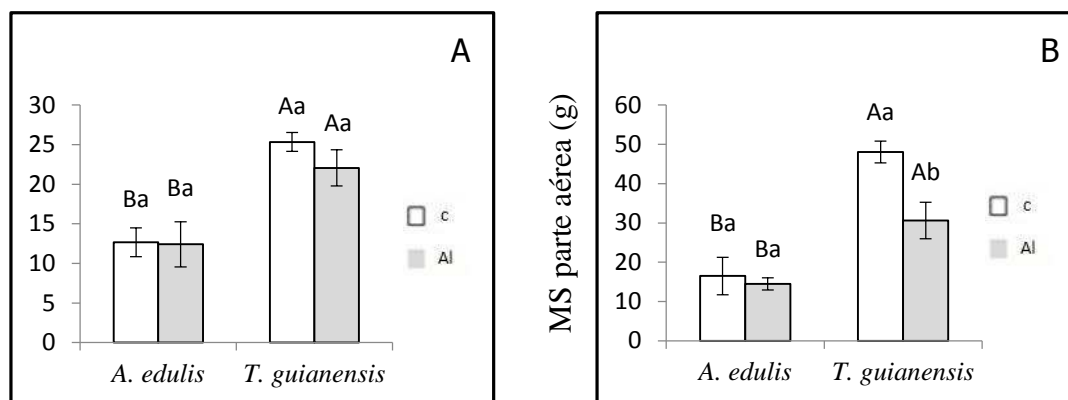


Figura 6. Efeito do Al em solução nutritiva (3 mM) sobre a massa seca (MS) da raiz e parte aérea de *Alibertia edulis* e *Tapirira guianensis* comparado com o controle (c). Médias (\pm desvio padrão) seguidas pela mesma letra maiúscula e minúscula não apresentam diferença entre espécies e entre os tratamentos, respectivamente, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Conforme observado na tabela 1, os níveis de P, K e Al na parte aérea são maiores em *A. edulis* e os de Ca e Mg *T. guianensis* no tratamento controle, enquanto nas raízes apenas os níveis de P e Mg são maiores em *A. edulis*, com os maiores valores de Ca e Al sendo registrados em *T. guianensis*. Após o tratamento com Al houve reduções nas concentrações de P, Ca e Mg na parte aérea de *A. edulis*, na ordem de 56, 36 e 37% respectivamente. Nas raízes, a concentração de P reduziu 40% e a de Ca 47%. Os níveis de K na parte aérea e raízes e o de Mg nas raízes não apresentaram diferença significativa em resposta ao Al. Em *T. guianensis*, a concentração de Ca foi reduzida em 32% na parte aérea e 41% nas raízes e a de Mg na parte aérea foi reduzida em 30% na presença de Al. As concentrações de P e K na parte aérea e raízes não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos, assim como a concentração de Mg nas raízes. Após 56 dias de tratamento, a concentração de Al tanto na parte aérea quanto nas raízes aumentou significativamente em ambas as espécies, tendo este acúmulo sido 14 e 40 vezes maior nas raízes que na parte aérea em *A. edulis* e *T. guianensis*, respectivamente. Não foi verificada diferenças significativas nos níveis de Al acumulado nas raízes entre as espécies. Apenas a translocação do Al variou entre os tratamentos em *A. edulis*, sendo verificado um acúmulo proporcional maior nessa espécie que em *T. guianensis* (Tab. 2).

O índice SPAD não variou nas espécies estudadas após a exposição ao Al. Na ausência deste elemento, a espécie *A. edulis* apresentou os maiores valores de fotossíntese (Fig. 7 A), condutância estomática (Fig. 7 B) e transpiração (Fig. 7 C) quando comparada com *T. guianensis*. Contudo, após exposição ao Al, estes parâmetros reduziram em *A.*

edulis e não apresentaram diferença significativa em *T. guianensis* com seus respectivos controles. A concentração interna de CO₂ não variou entre as espécies (Fig 7 D). No entanto, o Al reduziu a C_i na espécie *A. edulis*. Ao contrário do observado em *A. edulis*, o Al não interferiu negativamente em nenhum dos parâmetros de trocas gasosas avaliados em *T. guianensis* (Fig. 7 B, C, D, E).

Tabela 1. Teor de fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e alumínio (Al) (g.kg⁻¹ MS) na parte aérea (PA) e sistema radicular (SR) de *Alibertia edulis* e *Tapirira guianensis* expostas ao alumínio, durante 56 dias, em solução nutritiva. (Médias (± desvio padrão) seguidas pela mesma letra maiúscula e mesma letra minúscula não apresentam diferença entre as espécies e entre os tratamentos, respectivamente, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade)

	<i>A. edulis</i>				<i>T. guianensis</i>			
	PA		SR		PA		SR	
	controle	Al (3 mM)	controle	Al (3 mM)	controle	Al (3 mM)	controle	Al (3 mM)
P	1,75±0,31 Aa	0,81±0,06 Ab	1,56±0,12 Aa	0,95±0,29 Ab	0,58±0,04 Ba	0,56±0,03 Aa	1,25±0,09 Ba	0,96±0,04 Aa
K	12,69±2 Aa	12,79±0,8 Aa	10,04±3,35 Aa	8,34±1,17 Aa	8,88±0,46 Ba	9,18±0,9 Ba	6,48±0,43 Aa	7,42±1,27 Aa
Ca	9,05±1,05 Ba	5,83±0,73 Bb	2,64±0,49 Ba	1,41±0,07 Bb	16,02±2 Aa	11,04±2,62 Ab	4,75±0,45 Aa	2,83±0,48 Ab
Mg	1,87±0,21 Ba	1,19±0,14 Bb	1,52±0,41 Aa	1,03±0,31 Aa	2,31±0,25 Aa	1,62±0,27 Ab	0,89±0,1 Ba	0,46±0,08 Ba
Al	0,58±0,01 Ab	0,66±0,06 Aa	2,26±0,4 Bb	9,3±1,3 Aa	0,14±0,03 Bb	0,24±0,05 Ba	4,9±0,38 Ab	9,9±0,91 Aa

Tabela 2. Fator de translocação de fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e alumínio (g.kg⁻¹ MS) em plantas de *Alibertia edulis* e *Tapirira guianensis* expostas ao alumínio, durante 56 dias, em solução nutritiva. Médias (\pm desvio padrão) seguidas pela mesma letra maiúscula e mesma letra minúscula não apresentam diferença entre as espécies e entre os tratamentos, respectivamente, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade

	<i>Alibertia edulis</i>		<i>Tapirira guianensis</i>	
	controle	Al (3 mM)	controle	Al (3 mM)
P	1,13 \pm 0,29 Aa	0,89 \pm 0,37 Aa	0,45 \pm 0,02 Ba	0,58 \pm 0,03 Aa
K	1,04 \pm 0,4 Aa	1,14 \pm 0,2 Aa	1,37 \pm 0,03 Aa	1,27 \pm 0,3 Aa
Ca	3,54 \pm 1,05 Aa	4,13 \pm 0,67 Aa	3,46 \pm 0,55 Aa	3,86 \pm 0,42 Aa
Mg	1,27 \pm 0,29 Ba	1,21 \pm 0,28 Ba	2,62 \pm 0,42 Aa	3,64 \pm 1,17 Aa
Al	0,25 \pm 0,02 Ab	0,74 \pm 0,04 Aa	0,02 \pm 0,005 Ba	0,024 \pm 0,002 Ba

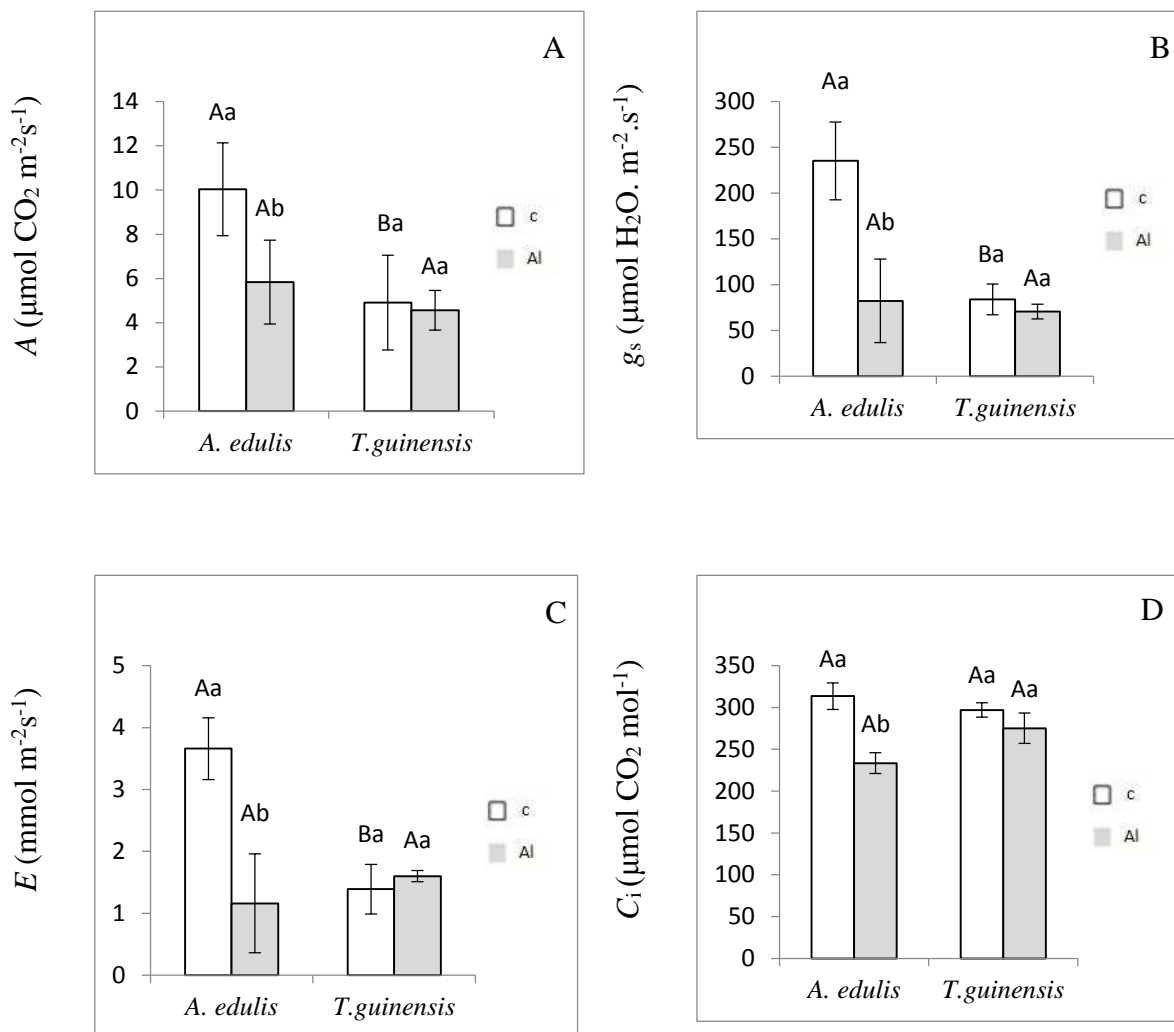


Figura 7. Efeito do Al em solução nutritiva (3 mM) sobre fotossíntese (A), condutância estomática (B), transpiração (C) e concentração interna de CO_2 (D) em *Alibertia edulis* e *Tapirira guianensis*. Médias (\pm desvio padrão) seguidas pela mesma letra maiúscula e minúscula não apresentam diferença entre as espécies e entre os tratamentos, respectivamente, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

5. DISCUSSÃO

Alterações micromorfológicas e celulares foram observadas apenas em ápices radiculares de *Alibertia edulis* após 56 dias de exposição ao Al. Danos estruturais em raízes já foram relatados em vários estudos envolvendo a toxicidade do Al em algumas culturas (WAGATSUMA et al., 1987; ÁLVAREZ et al., 2005; ARROYAVE et al., 2011; MATSUMOTO; MOTODA, 2012). Por se tratar de uma zona de intensa divisão e expansão celular, a região apical é a parte mais afetada do órgão. Os efeitos provocados

pelo Al nessa região já foram verificados em outras espécies, como *Hordeum vulgare* e *Vigna unguiculata* (PAN et al., 2001; KOPITTKÉ et al., 2008).

O rompimento de células observado está associado com a interação do Al com a parede celular, uma vez que a presença do metal aumenta a rigidez dessa estrutura (TABUCHI; MATSUMOTO, 2001) podendo induzir expansões desiguais em diferentes regiões da célula. Assim o estresse mecânico ocasionado pelo crescimento desigual das células pode induzir a rupturas celulares (CIAMPOROVÁ, 2000) como as verificadas em *A. edulis*. A reação positiva com o Chrome Azurol'S deixa claro que a parede celular foi o sítio preferencial de acúmulo de Al nas raízes de *A. edulis*. Quando coradas com hematoxilina, a região da raiz que apresentou coloração mais intensa foi a coifa. A intensidade da coloração na reação com a hematoxilina está relacionada com um maior acúmulo de Al nos tecidos, conforme observado em plantas de arroz (ALVIM et al., 2012). Dessa forma, os danos estruturais verificados no ápice das raízes de *A. edulis* estão intimamente relacionados com a presença do Al no apoplasto.

Por outro lado, não foram registrados danos micromorfológicos e anatômicos no ápice das raízes de *T. guianensis*. A reação com o Chrome Azurol'S permitiu identificar um padrão de acúmulo diferente daquele observado em *A. edulis*. Enquanto nesta última o corante reagiu indiscriminadamente com a parede celular dos diferentes tecidos das raízes, em *T. guianensis* foi observada uma reação do Al com tecidos mais externos, como a epiderme. Ao estudar a localização de Al em genótipos de arroz, Alvim et al. (2012) verificaram que na cultivar resistente o Al ficou restrito as camadas mais externas de células da região cortical, enquanto na cultivar sensível o elemento acumulou-se nas porções mais internas do órgão, inclusive no estelo. Esse padrão de imobilização do Al na periferia das raízes funciona como uma barreira eficaz evitando o contato do elemento com as células localizadas mais internamente, o que justifica a ausência de danos estruturais nos tecidos das raízes de *T. guianensis*.

Em microscopia eletrônica de varredura foi observado o acúmulo de substância mucilaginosa envolvendo a coifa, confirmado posteriormente com a coloração violeta característica quando os cortes anatômicos foram submetidos ao reagente Azul de Toluidina. Dessa forma, não se pode descartar a possibilidade de haver mecanismos de exclusão do Al nessa espécie. Em estudo anterior com *T. guianensis*, Brites et al. (2002) já havia verificado o acúmulo mucilagem nas raízes das plantas expostas ao Al, associando tal acúmulo com um possível mecanismo de quelação externa do metal. Mais recentemente, Cai et al. (2013) concluíram que a detoxificação do Al em cultivares

resistentes de soja se dá pelo acúmulo do elemento na mucilagem secretada tanto pelas células da coifa quanto por células da periferia das raízes.

A massa seca da parte aérea de *T. guianensis* reduziu significativamente na presença do Al e a massa seca das raízes não apresentou variações. Esse resultado se contrapõe aos de Brites et al. (2002) que verificaram uma tendência de aumento em todos os parâmetros biométricos avaliados nessa mesma espécie. Diferentes resultados para uma mesma espécie podem, no entanto, estar relacionados com a diferença na composição química da solução utilizada no experimento, que pode interferir na disponibilidade do Al à planta ou até mesmo no tempo de exposição ao elemento. Por outro lado, reduções na biomassa da parte aérea já foram previamente registradas em *Pinus sylvestris* e *Picea abies* (SCHOLL et al., 2004), *Vigna unguiculata* (CRUZ et al., 2014) e em genótipos de café (BRACCINI et al., 1998). Fatores ambientais estão intimamente associados com o metabolismo, estoque e translocação de carboidratos e, por se tratar do produto final da fotossíntese, são bons indicadores do crescimento potencial das plantas (SILVA et al., 2012). Possíveis mecanismos de evitação do Al em raízes de *T. guianensis* podem ter contribuído para uma alteração na alocação dos fotossintatos.

De acordo com Iijima et al. (2008) a mucilagem é produzida principalmente pelas células mais externas da coifa e é basicamente constituída de polissacarídeos. Além disso, as células mais periféricas do ápice das raízes também participam da exsudação de mucilagem e, nesse caso, além de polissacarídeos, uma série de substâncias como aminoácidos, açúcares e compostos fenólicos constituem o exsudado (HAWES, et al., 1998; ZHAO et al., 2002). Um provável aumento na exsudação de mucilagem, a fim de barrar a absorção demasiada do Al pelas raízes, aumentaria a demanda por esses compostos carbonados levando a um maior deslocamento de fotoassimilados para esse órgão em *T. guianensis*, justificando em parte a redução na massa seca observada na parte aérea.

O Al não interferiu na massa seca das raízes e parte aérea de *A. edulis*. Embora sendo um parâmetro amplamente utilizado para inferir o grau de resistência de determinadas espécies/cultivares, a perda de biomassa não deve ser considerada isoladamente para avaliar o grau de resistência das plantas ao estresse por Al (MASSOT et al., 1992). Outros estudos também demonstraram resultados similares ao observado em *A. edulis* (SCHAEDLE et al., 1989; HIRANO et al., 2003). Porém, mesmo sem perdas de biomassa, as raízes de *A. edulis* foram severamente danificadas pelo Al. De acordo

com Hirano et al. (2007), é conveniente afirmar que respostas morfológicas são mais sensíveis aos efeitos do Al que a perda de biomassa.

A redução significativa das concentrações de nutrientes na parte aérea e nas raízes das espécies estudadas é reflexo de mudanças ocorridas no sistema radicular que limitam a capacidade de absorção e o desenvolvimento. Normalmente o teor de nutrientes é reduzido na presença do Al em diversas espécies (HIRANO et al., 2003; MENDONÇA et al., 2003; MARIANO et al., 2014). As alterações morfológicas observadas nas raízes de *A. edulis* em resposta ao Al contribuíram para a redução na absorção de nutrientes nessa espécie.

O efeito direto do Al na absorção mineral em plantas também deve ser considerado pois, segundo Malavolta et al. (1997), o Al compete com determinados elementos, tais como Ca e Mg, por sítios de absorção nas células das raízes. Como não foram observados danos morfológicos nas raízes de *T. guianensis*, a redução nas concentrações de Ca e Mg verificado nessa espécie deve estar associado com o mecanismo de competição com o Al. Os resultados encontrados na literatura em relação ao K e P, especialmente para as raízes, são bastante controversos. No presente estudo, a redução no conteúdo de P na parte aérea e raízes de *A. edulis* pode ser explicada pela complexação do Al com esse elemento (GIANNAKOULA et al., 2008), reduzindo dessa forma sua disponibilidade à planta. Por outro lado, o Al não interferiu na concentração do P nem nas raízes nem na parte aérea de *T. guianensis*, assim como observado em outras espécies (HIRANO et al., 2003). O K foi o único macronutriente avaliado que não variou em nenhuma das condições de tratamento em ambas as espécies estudadas. Estudos prévios já demonstraram que as concentrações de K não foram afetadas pela presença do Al (IZUTA et al., 1996; LEE et al., 1997). Esses resultados ambíguos corroboram a ideia de Hirano et al. (2007), em que P e K não devem ser usados como indicadores de estresse por Al em solos ácidos.

A concentração de Al aumentou significativamente nas raízes e parte aérea das duas espécies estudadas, embora boa parte do elemento tenha sido encontrado nas raízes. Silva et al. (2010) também verificaram a mesma tendência de aumento no conteúdo de Al nos tecidos de plantas de trigo. Mesmo não sendo observada diferença na concentração de Al nas raízes das duas espécies estudadas, o acúmulo em *T. guianensis* além de não induzir danos estruturais, ainda impediu a translocação de grandes quantidades do elemento para a parte aérea. *A. edulis*, de forma semelhante, não translocou grandes quantidades de Al para a parte aérea, porém o acúmulo na raiz foi determinante para o surgimento de alterações morfológicas nesse órgão.

A redução no teor de pigmentos em resposta ao Al normalmente está atrelada à interferência direta do metal sobre o funcionamento de enzimas responsáveis pela síntese de clorofila (PEREIRA et al. 2006) ou pela redução da concentração de Mg nas folhas (AFTAB et al., 2010). Espécies reativas de oxigênio, que tem sua produção elevada em condições de estresse, também podem interferir diretamente sobre o teor de pigmentos através da oxidação das moléculas de clorofila (PERKINS-VEAZIE et al., 2008). No presente estudo, não foram observadas alterações no conteúdo de clorofila pelo índice SPAD em nenhuma das espécies estudadas. Esse resultado se contrapõe ao observado em alguns estudos anteriores (AZMAT; HASAN, 2008; REYES-DÍAZ, 2010), onde o Al reduziu significativamente o conteúdo dos pigmentos fotossintetizantes. No entanto, Fonseca Júnior et al. (2014) não registraram alterações no teor de pigmentos fotossintetizantes na cultivar de arroz sensível ao Al, mesmo havendo reduções nas taxas fotossintéticas como observado em *A. edulis*. Em *T. guianensis* não foram observadas alterações nas taxas fotossintéticas.

Avaliando os efeitos do Al sobre o aparato fotossintético de dois genótipos de centeio, Silva et al. (2012) observaram quedas nas taxas fotossintéticas da cultivar sensível, acompanhadas por uma razão C_i/C_a constante e por decréscimo na atividade da Rubisco. Os autores concluíram que alterações na atividade enzimática podem ter contribuído para redução da fotossíntese nessa espécie. Em *A. edulis*, o decréscimo na fotossíntese foi acompanhada pela redução da condutância estomática, transpiração e concentração interna de CO_2 , evidenciando que sua baixa performance fotossintética está intimamente ligada ao fechamento estomático. De modo semelhante, Akaya e Takenaka (2001) associaram o decréscimo da fotossíntese em *Quercus glauca* com o fechamento dos estômatos na presença do Al. Mais recentemente, Ribeiro et al. (2013) registraram reduções nas taxas de assimilação de CO_2 , condutância estomática e transpiração em genótipos de cacau, em resposta ao aumento na concentração de Al no meio.

Em condições de estresse é comum ocorrer respostas similares em plantas como a produção mediadores bioquímicos. Entre eles, aquele que se relaciona a uma diversidade de fatores estressante é o ácido abscísico (ABA) (SWAMY; SMITH, 2006). Estudos tem comprovado ABA na regulação de diversos processos do desenvolvimento e crescimento em plantas (YE et al., 2012). Como a raiz é um dos principais sítios de produção do fitôrmônio, é provável que as injúrias provocadas em *A. edulis* pelo Al tenham alterado a síntese de ABA, culminando com o fechamento dos estômatos e posterior reduções nas taxas fotossintéticas.

Curiosamente, reduções nas taxas fotossintéticas em *A. edulis* não reduziram a biomassa no tratamento com Al. Fonseca Júnior et al. (2014) observaram que as taxas fotossintéticas em cultivares de arroz não explicaram completamente a diferença genotípica em relação a biomassa, concluindo que a cultivar sensível provavelmente tem uma menor capacidade de empregar recursos na produção de área foliar, evidenciado pelo menor acúmulo de biomassa mesmo com taxas fotossintéticas maiores que a cultivar tolerante na condição controle. Dessa forma, a diferença inerente entre espécies na utilização de fotoassimilados pode explicar o resultado encontrado em *A. edulis*. No entanto, o período de tempo em que o experimento foi conduzido pode não ter sido suficiente para a espécie ter respondido com reduções em sua biomassa e a medida pontual dos parâmetros de trocas gasosas realizada ao término do experimento, não permite concluir exatamente quando esse processo metabólico começou a ser alterado em virtude do tratamento com o Al.

6. CONCLUSÃO

Ambas as espécies apresentaram respostas semelhantes, concentrando grandes quantidades de Al em suas raízes, porém *T. guianensis* apresentou maior resistência ao metal que *A. edulis*. Isso por que o acúmulo nas raízes em *A. edulis* foi determinante para o surgimento de danos estruturais observados na região apical do órgão, o que contribuiu na redução da absorção de nutrientes essenciais, como P, Ca e Mg. O tratamento com Al também teve implicações sobre o aparato fotossintético dessa espécie, caracterizando sua maior sensibilidade ao metal. Por outro lado, o acúmulo nas raízes de *T. guianensis* configura-se como um mecanismo eficiente de tolerância, uma vez que não foram observadas alterações estruturais, possivelmente devido ao acúmulo na periferia do órgão. Uma vez que não foram observados danos às raízes, a redução nas concentrações de Ca e Mg nessa espécie deve estar associada com a competição direta desses elementos com o Al na solução. Não se pode descartar a possibilidade de haver mecanismos de quelatção externa em *T. guianensis*, o que reduziria a quantidade de Al absorvido, atenuando seus efeitos tóxicos.

Estudos futuros devem ser desenvolvidos na tentativa de melhor elucidar a interferência do Al na fotossíntese, bem como os mecanismos de resistência de espécies que ocorrem naturalmente no cerrado, especialmente os de exclusão, uma vez que suas respostas são complexas e nem sempre corresponde ao observado em espécies cultivadas. Além disso, um maior período de exposição com um maior número de repetições se faz necessário para validar os efeitos do Al a longo prazo, com a utilização de técnicas mais refinadas de localização do elemento nos tecidos e a sua relação com elementos essenciais como Ca e Mg, bem como investigar o papel da coifa e seus exudados no mecanismo de tolerância ao Al em espécies resistentes.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aftab, T.; Khan, M.M.A.; Idrees, M.; Naeem, M. 2010. Effects of aluminum exposures on growth, photosynthetic efficiency, lipid peroxidation and artemisinin content of *Artemisia annua* L. **Journal of Phytology**, 2: 23-37.

Akaya, M.; Takenaka, C. 2001. 2001. Effects of Aluminum stress on photosynthesis of *Quercus glauca* Thumb. **Plant Soil**, 237: 137-146.

Álvarez, I.; Sam, O.; Reynaldo, I. 2005. Cambios inducidos por el aluminio en la morfogénesis radicular del arroz. **Cultivos Tropicales**, 26 (1): 21-25.

Alvim, M.N.; Ramos, F.T.; Oliveira, D.C.; Isaias, R.M.S.; França, M.G.C. 2012. Aluminium localization and toxicity symptoms related to root growth inhibition in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. **Journal of Biosciences**, 37(6): 1079-1088.

Andrade, L.A.Z.; Felfili, J.M.; Violatti, L. 2002. Fitossociologia de uma área de cerrado denso na RECOR-IBGE, Brasília-DF. **Acta Botanica Brasílica**, 16(2): 225-240.

Andrade, L.R.M.; Barros, L.M.G.; Echevarria, G.F.; Amaral, L.I.V.; Cotta, M.G.; Rossatto, D.R.; Haridasan, M.; Franco A.C. 2011. Al-hyperaccumulator Vochysiaceae from the Brazilian Cerrado store aluminum in their chloroplasts without apparent damage. **Environmental and Experimental Botany**, 70: 37-42.

Arroyave, C.; Barceló, J.; Poschenrieder, C.; Tolrà, R. 2011. Aluminium-induced changes in root epidermal cell patterning, a distinctive feature of hyperresistance to Al in *Brachiaria decumbens*. **Journal of Inorganic Biochemistry**, 105: 1477-1483.

Azmat, R.; Hasan, S. 2008. Photochemistry of light harvesting pigments and some biochemical changes under aluminium stress. **Pakistan Journal of Botany**, 40(2): 779-784.

Braccini, M.C.L; Martinez, H.E.P.; Pereira, P.R.G., Sampaio, N.F.; Silva, E. A. M. 1998. Tolerância de genótipos de cafeeiro ao alumínio em solução nutritiva. I. crescimento e desenvolvimento da parte aérea e sistema radicular. **Revista Brasileira de Ciência do**

Solo, 22: 435-442.

Britez, R.M.; Reissmann, C.B.; Watanabe, T.; Osaki, M. 2002. Efeito do alumínio no desenvolvimento e nutrição de *Tapirira guianensis* Aublet em solução hidropônica. **Floresta**, 32(2): 171-187.

Cai, M.; Wang, N.; Xing, C.; Wang, F.; Wu, K.; Du, X. 2013. Immobilization of aluminum with mucilage secreted by root cap and root border cells is related to aluminum resistance in *Glycine max* L. **Environmental Science and Pollution Research**, 20: 8924-8933.

Chang, Y.C.; Yamamoto, Y.; Matsumoto, H. 1999. Accumulation of aluminium in the cell wall pectin in cultured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) cells treated with a combination of aluminium and iron. **Plant, Cell and Environment**, 22(8): 1009-1017.

Chen, L.-S.; Qi, Y.-P.; Smith, B.R.; Liu, X, H. 2005. Aluminum-induced decrease in CO₂ assimilation in citrus seedlings is unaccompanied by decreased activities of key enzymes involved in CO₂ assimilation. **Tree Physiology**, 25: 317-324.

Chenery, E.M. 1948. Aluminum in the plant world. Part I. General survey in dicotyledons. **Kew Bulletin**, 2: 173-183.

Ciamporová, M.L. 2000. Diverse responses of root cell structure to aluminium stress. **Plant and Soil**, 226: 113-116.

Clark, R.B. 1975. Characterization of phosphates in intact maize roots. **Journal Agriculture Food Chemistry**, 23: 458-460.

Coutinho, L.M. 2002. O bioma do Cerrado. In: Klein, A., L. (Eds). **Eugen Warming e o Cerrado Brasileiro: um século depois**. São Paulo: Editora UNEP, p. 77-91.

Cruz, F.J.R.; Almeida, H.J.; Santos, D.M.M. 2014. Growth, nutritional status and nitrogen metabolism in *Vigna unguiculata* (L.) Walp is affected by aluminum. **Australian Journal of Crop Science**, 8 (7): 1132-1139.

Delhaize, E.; Ryan, P.R. 1995. Aluminum toxicity and tolerance in plants. **Plant Physiology**, 107 (2): 315-321.

Dias, B.F.S. 1996. **Alternativas de desenvolvimento dos cerrados: manejo e conservação dos recursos naturais renováveis**. Brasília: Fundação Pró Natura, 97 p.

Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. **Botanical Review**, 38: 201-341.

Ezaki, B.; Jayaram, K.; Higashi, A.; Takahashi, K. 2013. A combination of five mechanisms confers a high tolerance for aluminum to a wild species of Poaceae, *Andropogon virginicus* L. **Environmental and Experimental Botany**, 93: 35-44.

Ferreira, D.F. **Análises estatísticas por meio do Sisvar para Windows versão 4.0**. 2000. In 45ª Reunião Anual da Região Brasileira da Sociedade Internacional de Biometria. São Carlos, SP, p. 255-258.

Fonseca Júnior, E.M.; Cambraia, J.; Ribeiro, C.; Oliva, M.O.; Oliveira, J.A.; DaMatta, F.M. 2014. The effects of aluminium on the photosynthetic apparatus of two rice cultivars. **Experimental Agriculture**, 50 (3): 343-352.

Foy, C.D.; Chaney, R.L.; White, M.C. 1978. The physiology of metal toxicity in plants. **Plant Physiology**, 29: 511-566.

Furley, P., A.; Ratter, J.; A. 1998. Soil resources and plant communities of the central Brazilian Cerrado and their development. **Journal Biogeography**, 15: 97-108.

Gaume, A.; Mächler, F.; Frossard, E. 2001. Aluminum resistance in two cultivars of *Zea mays* L.: Root exudation of organic acids and influence of phosphorus nutrition. **Plant and Soil**, 234: 73-81.

Giannakoula, A.; Moustakas, M.; Mylona, P.; Papadakis, I.; Yupsanis, T. 2008. 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**, 165(4): 385-396.

Haridasan, M. 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. **Plant and Soil**, 65: 265-273.

Haridasan, M.; Paviani, T.I.; Schiavini, I. 1986. Localization of aluminium in the leaves of some aluminium-accumulating species. **Plant and Soil**, 94: 435-437.

Haridasan, M. 1987. Distribution and mineral nutrition of aluminium accumulating species in different plant communities of the cerrado region of central Brazil. In: San José, R. R. e Montes, R. (Eds) **La capacidad Bioprodutiva de Sabanas**. Caracas, Venezuela, IVIC/CIET, p. 309-348.

Haridasan, M. 1994. Solos do Distrito Federal. In: M., Novaes-Pinto (Eds) **Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas - O caso do Distrito Federal**. 2a Edição. Brasília: Editora Universidade de Brasília/SEMATEC, p. 321-344.

Hawes, M.C.; Gunawardena, U.; Miyasaka, S.; Zhao, X.W. 2000. The role of root border cells in plant defense. **Trends Plant Sciences**, 5:128–133

Henriques, R.P.B. 2005. Influência da história, solo e fogo na distribuição e da dinâmica das fitofisionomias do bioma cerrado. In: Scariot, A.; Souza-Silva, J., C.; Felfili, J., M. (Eds) **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p. 73-92.

Hirano, Y.; Isomura, A. Kaneko, S. 2003. Root morphology and nutritional status of Japanese red cedar saplings subjected to in situ levels of aluminum in forest soil solution. **Journal of Forest Research**, 8: 209-214.

Hirano, Y.; Mizoguchi, T.; Brunner, I. 2007. Root parameters of forest trees as sensitive indicators of acidifying pollutants: a review of research of Japanese forest trees. **Journal of Forest Research**, 12:134-142.

Iijima, M.; Morita, S.; Barlow, P.W. 2008. Structure and function of the root cap. **Plant Production Science**, 11: 17-27.

Islam, A.K.M.; Edwards, D.G.; Asher, C.J. 1980. pH optima for crop growth. Results of

a flowing solution culture experiment with six species. **Plant Soil**, 54: 339-357.

Izuta, T.; Yamada, A.; Miwa, M.; Aoki, M.; Totsuka, T. 1996. Effects of low pH and excess Al on growth, water content and nutrient status of Japanese cedar seedlings. **Environmental Sciences**, 4: 113-125.

Jiang, H.-X.; Chen, L.-S.; Zheng, J.-G.; Han, S.; Tang, N.; Smith, B.R. 2008. Aluminum-induced effects on photosystem II photochemistry in *Citrus* leaves assessed by the chlorophyll a fluorescence transiente. **Tree Physiology**, 28: 1863-1871.

Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York: McGraw Hill Book, 523 p.

Kraus, J.E.; Arduin, M. 1997. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Rio de Janeiro: EDUR, 198 p.

Kukachka, B.F.; Miller, R.B. 1980. A chemical spot-test for aluminum and its value in wood identification. **IAWA Bulletin**, 1(3): 104-109.

Kochian, L.V. 1995. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 46: 237-260.

Kochian, L.V; Piñeros, M.A; Hoekenga, O.A. 2005. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. **Plant Soil**, 274: 175-195.

Kopittke, P.M.; Blamey, F.P.C.; Menzies, N.W. 2008. Toxicities of soluble Al, Cu. and La include rupture on rhizodermal and root critical cells of cowpea. **Plant Soil**, 303: 217–227.

Lee, C.H.; Izuta, T.; Aoki, M.; Totsuka, T. 1997. Effects of Al and Mn, alone and in combination, on growth and nutrient status of red pine seedlings hydroponically grown in nutrient culture solution. **Journal of Japan Society for Atmospheric Environmental**, 32: 371-382.

Li, Z.; Xing, F.; Xing, D. 2012. Characterization of target site of aluminum phytotoxicity in photosynthetic electron transport by fluorescence techniques in tobacco leaves. **Plant**

Cell Physiology, 53(7): 1295-1309.

Ma, J.F.; Ryan, P.R.; Delhaize, E. 2001. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. **Trends Plant Science**, 6: 273-278.

Macêdo, C.E.C.; Jan, V.V.S. 2008. Effect of aluminum stress on mineral nutrition in rice cultivars differing in aluminum sensitivity. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, 12(4): 363-369.

Malavolta, E.; Vitti, G.C.; Oliveira, S.A. 1997. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. Piracicaba: Potafos. 319 p.

Marchiol, L.; Assolari, S.; Sacco, P.; Zerbi, G. 2004. Phytoextraction of heavy metals by canola (*Brassica napus*) and radish (*Raphanus sativus*) grown on multicontaminated soil. **Environmental Pollution**, 132: 21-27.

Mariano, E.D.; Pinheiro, A.S.; Garcia, E.E.; Keltjens, W.G.; Jorge, R.A.; Menossi, M. 2014. Differential aluminium-impaired nutrient uptake along the root axis of two maize genotypes contrasting in resistance to aluminium. **Plant Soil**, 388: 323-335.

Marienfeld, S.; Schmohl, N.; Klein, M.; Schroder, W.H.; Kuhn, A.J.; Horst, W.J. 2000. Localisation of aluminium in root tips of *Zea mays* and *Vicia faba*. **Journal of Plant Physiology**, 156 (56): 666-671.

Marimon Junior, B.H.; Haridasan, M. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, 19(4): 913-926.

Marschner, H. 1991. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. **Plant and Soil**, 134: 1-20.

Marschner, P. 2011. **Marschner's mineral nutrition of higher plants**. 3th ed. Adelaide, Australia: School of Agriculture, Food and Wine, 649 p.

Mascarenhas, H.A.A; Camargo, C.E.O.; Falivene, S.M.P. 1984. Efeito do alumínio sobre o crescimento de raízes, peso seco da parte aérea e raízes de diferentes cultivares de soja. **Bragantia**, 43(1): 191-200.

Massot, N.; Poschenrieder, C.; Barceló, J. 1992. Differential response of three bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars to aluminum. **Acta Botanica Neerlandica**, 41 (2): 293-298.

Matsumoto, H. 2000. Cell biology of aluminum toxicity and tolerance in higher plants. **International Review of Cytology**, 200: 1-46.

Matsumoto, H.; Motoda, H. 2012. Aluminum toxicity recovery processes in root apices. Possible association with oxidative stress. **Plant Science**, 185: 1-8.

Mendonça, R.J.; Cambraia, J.; Oliveira, J.A.; Oliva, M.A. 2003. Efeito do alumínio na absorção e na utilização de macronutrientes em duas cultivares de arroz. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 38 (7): 843-848.

Milivojevic, D.B.; Stojanovic, D.D.; DriDefaulnic, S.D. 2000. Effects of aluminium on pigments and pigment-protein complexes of soybean. **Biologia Plantarum**, 43(4): 595-597.

Moustakas, M.; Eleftheriou, E.P.; Ouzounidou, G. 1997. Short-term effects of aluminium at alkaline pH on the structure and function of the photosynthetic apparatus. **Photosynthetica**, 34(2): 169-177.

Neri, A. 2007. **Gradiente Pedológico-Vegetacional de Cerrado em Paraopeba, MG**. Viçosa, Tese: Universidade Federal de Viçosa.

Osaki, M.; Watanabe, T.; Tadano, T. 1997. Beneficial effect of aluminum on growth of plants adapted to low pH soils. **Soil Science & Plant Nutrition**, 43 (3): 551-563.

Pan, J-w.; Mu-yuan Zhu, M-y.; Chen, H. 2001. Aluminum-induced cell death in root-tip cells of barley. **Environmental and Experimental Botany**, 46: 71-79.

Pena-Cortés, H.; Willmitzer, L.; Sánchez-Serrano, J.J. 1991. Abscisic acid mediates wound induction but not developmental-specific expression of the proteinase inhibitor II gene family. **The Plant Cell**, 3: 963-972.

Pattanayak, A.; Pfukrei, K. 2013. Aluminium toxicity tolerance in crop plants: Present status of research. **African Journal of Biotechnology**, 12(24): 3752-3757

Pereira, W.E; De Siqueira, D.L; Martinez, C.A; Puiatti, M. 2000. Gas exchange and chlorophyll fluorescence in four citrus rootstocks under aluminum stress. **Journal of Plant Physiology**, 157: 513-520.

Pereira, L.B.; Tabaldi, L.A.; Goncalves, J.F.; Juckeoski, G.O.; Pauletto, M.M.; Weis, S.N.; Nicoloso, F.T.; Bocher, D.; Rocha, J.B.T, Schetinger, M.R.C. 2006. Effect of Aluminum on d-aminolevulinic acid dehydratase (ALA-D) and the development of cucumber (*Cucumis sativus*). **Environmental and Experimental Botany**, 57:106-115.

Perkins-Veazie, P.; Collins, J.K.; Howard, L. 2008. Blueberry fruit response to postharvest application of ultraviolet radiation. **Postharvest Biology and Technology**, 47: 280-285.

Polle, E.; Konzak, C.F.; Kittrick, J.A. 1978. Visual detection of aluminum tolerance leaves in wheat by hematoxylin staining of seedling roots. **Crop Science**, 18: 823-827.

Radmer, L.; Tesfaye, M.; Somers, D.A.; Temple, S.J.; Vance, C.P.; Samac, D.A. 2012. Aluminum resistance mechanisms in oat (*Avena sativa* L.). **Plant Soil**, 351:121-134.

Rangel, A.F.; Rao, I.M.; Peter Braun, H-P.; Horst, W.J. 2010. Aluminum resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris*) involves induction and maintenance of citrate exudation from root apices. **Physiologia Plantarum**, 138: 176-190.

Ratter, J.A. 1992. Transitions between cerrado and forest vegetation in Brasil. *In*: Furley, P.A.; Proctor, J.; Ratter, J.A. (Eds) **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**. London: Chapman & Hall, p. 51-76.

Ratter, J.A.; Ribeiro, J.F.; Bridgewater, S. 1997. The brazilian cerrado vegetation and

threats to its biodiversity. **Annals of Botany**, 80: 223-230.

Rengel, Z.; Reid, R.J. 1997. Uptake of Al across the plasma membrane of plant cells. **Plant and Soil**, 192 (1): 31-35.

Ribeiro, M.A.Q.; Almeida, A.A.F.; Mielke, M.S.; Gomes, F.P.; Pires, M.V.; Baligar, V.C. 2013. Aluminum effects on growth, photosynthesis, and mineral nutrition of cacao genotypes. **Journal of Plant Nutrition**, 36:1161-1179.

Ridolfi, M.; Garrec, J.P. 2000. Consequences of an excess Al and a deficiency in Ca and Mg for stomatal functioning and net carbon assimilation of beech leaves. **Annals of Forest Science**, 57: 209-218.

Reyes-Díaz, M. 2010. Long-term Aluminum Exposure Effects on Physiological and Biochemical Features of Highbush Blueberry Cultivars. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, 35(3): 212-222.

Salvador, J.O.; Moreira, A.; Malavolta, E.; Cabral, C.P. 2000. Influência do alumínio no crescimento e na acumulação de nutrientes em mudas de goiabeira. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, 24: 787-796.

Schaedle, M.; Thornton, F.C.; Raynal, D.J.; Tepper, H.B. 1989. Response of tree seedlings to aluminum. **Tree Physiology**, 5: 337-356.

Scholl, L.; Keltjensa, W.G.; Hofflanda, E.; van Breemenb, N. 2004. Aluminium concentration versus the base cation to aluminium ratio as predictors for aluminium toxicity in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. **Forest Ecology and Management**, 195: 301-309.

Silva, S.; Pinto-Carnide, O.; Martins-Lopes, P.; Matos, M.; Guedes-Pinto, H.; Santos, C. 2010. Differential aluminium changes on nutrient accumulation and root differentiation in an Al sensitive vs. tolerant wheat. **Environmental and Experimental Botany**, 68(1): 91-98.

Silva, S.; Pinto, G.; Dias, M.C.; Correia, C. M.; Moutinho-Pereira, J.; Pinto-Carnide, O.; Santos, C. 2012. Aluminium long-term stress differently affects photosynthesis in rye genotypes. **Plant Physiology and Biochemistry**, 54: 105-112.

Swamy, P.M.; Smith, B.N. 2006. Role of abscisic acid in plants stress tolerance. <http://www.ias.ac.in/currsci/may10/articles17.htm>.

Tabaldi, L.A.; Nicoloso, F.T.; Castro, G.Y.; Cargnelutti, D.; Gonçalves, J.F.; Rauber, R.; Skrebsky, E.C.; Schetinger, M.R.C.; Morsch, V.M.; Bisognin, D.A. 2007. Physiological and oxidative stress responses of four potato clones to aluminum in nutrient solution. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, 19(3): 211-222.

Tabuchi, A.; Matsumoto, H. 2001. Changes in cell-wall properties of wheat (*Triticum aestivum*) roots during aluminum induced growth inhibition. **Physiologia Plantarum**, 112(3): 353-358.

Tahara, K.; Norisada, M.; Yamanoshita, T.; Kojima, K. 2008. Role of aluminum-binding ligands in aluminum resistance of *Eucalyptus camaldulensis* and *Melaleuca cajuputi*. **Plant Soil**, 302: 175-187.

Taylor, G.J. 1988. The physiology of aluminum tolerance in higher plants. **Communication in Soil Science Plant Analysis**, 19: 1179-1194.

Tedesco, M.J.; Gianello, C.; Bissani, C.A.; Bohnen, H.; Volkweiss, S.J. 1995. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2ª edição. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 174p.

Thornton, F.C.; Schaedle, M.; Raynal, D.L. 1986. Effect of aluminum on the growth of sugar maple in solution culture. **Canadian Journal of Forest Research**, 16(5): 892-896.

Tolentino, G.S. 2011. **Composição e partição de nicho em gradientes de solo e luz no cerrado**. Viçosa, Dissertação: Universidade Federal de Viçosa.

Vitorello, V.A.; Capaldi, F.R.; Stefanuto, V.A. 2005. Recent advances in aluminum toxicity and resistance in higher plants. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, 17(1):

129-143.

Wagatsuma, T.; Kaneko, M.; Hayasaka, Y. 1987. Destruction process of plant root cells by aluminum. **Soil Science & Plant Nutrition**, 33 (2): 161-175.

Yang, J.L.; Zhu, X.F.; Peng, Y.X.; Zheng, C.; Li, G.X., Liu, Y. Shi, Y.Z.; Zheng, S.J. 2011. Cell Wall Hemicellulose Contributes Significantly to Aluminum Adsorption and Root Growth in Arabidopsis. **Plant Physiology**, 155: 1885-1892.

Ye, N.; Jia, L.; Zhang, J. 2012. ABA signal in rice under stress conditions. **Rice**, 5: 1-9.

Zhang, X.-B.; Liu, P.; Yang, Y.S.; Xu, G.-D. 2007. Effect of Al in soil on photosynthesis and related morphological and physiological characteristics of two soybean genotypes. **Botanical Studies**, 48: 435-444.

Zhao, X.W.; Misaghi, I.J.; Hawes, M.C. 2002. Simulation of border cell production in response to increased carbon dioxide levels. **Plant Physiology**, 122: 181-188.