

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS RURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

Liliane Corrêa Machado

**ASPECTOS FISIOLÓGICOS DE GRAMÍNEAS NATIVAS DO BIOMA
PAMPA EM RELAÇÃO AO EXCESSO DE ALUMÍNIO**

Santa Maria - RS
2020

Liliane Corrêa Machado

**ASPECTOS FISIOLÓGICOS DE GRAMÍNEAS NATIVAS DO BIOMA PAMPA EM
RELAÇÃO AO EXCESSO DE ALUMÍNIO**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como parte das exigências para a obtenção do título de **Mestre em Agronomia**.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Teixeira Nicoloso

Santa Maria - RS
2020

Machado, Liliane Corrêa

Aspectos fisiológicos de gramíneas nativas do bioma Pampa em relação ao excesso de alumínio / Liliane Corrêa Machado.- 2020.

111 p.; 30 cm

Orientador: Fernando Teixeira Nicoloso

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Rurais, Programa de Pós Graduação em Agronomia, RS, 2020

1. Aspectos fisiológicos 2. Toxidez por alumínio 3. Estresse oxidativo 4. Nutrientes 5. Gramíneas nativas I. Teixeira Nicoloso, Fernando II. Título.

Sistema de geração automática de ficha catalográfica da UFSM. Dados fornecidos pelo autor(a). Sob supervisão da Direção da Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central. Bibliotecária responsável Paula Schoenfeldt Patta CRB 10/1728.

©2020

Todos os direitos autorais reservados a Liliane Corrêa Machado. A reprodução de partes ou do todo deste trabalho só poderá ser feita mediante a citação da fonte.

E-mail: lilimachado.agro@gmail.com

Liliane Corrêa Machado

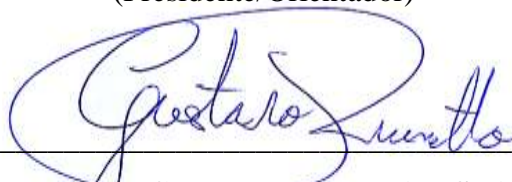
**ASPECTOS FISIOLÓGICOS DE GRAMÍNEAS NATIVAS DO BIOMA PAMPA EM
RELAÇÃO AO EXCESSO DE ALUMÍNIO.**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como parte das exigências para a obtenção do título de **Mestre em Agronomia**.

Aprovada em 17 de Fevereiro 2020:



Prof. Dr. Fernando Teixeira Nicoloso (UFSM)
(Presidente/Orientador)



Prof. Dr. Gustavo Brunetto (UFSM)



Prof^a. Dr^a. Carla Andréa Delatorre (UFRGS) – Videoconferência

DEDICATÓRIA

*Dedico este trabalho primeiramente à Deus,
À minha família e
Em especial aos meus pais,
Marildo dos Santos Machado e
Vera Lúcia Corrêa Santos.*

À vocês, todo o meu amor e dedicação!!!!

AGRADECIMENTOS

À Deus, pelo o dom da vida e por sempre iluminar meu caminho e guiar meus passos.

À Nossa Senhora de Nazaré, Padroeira dos paraenses e nossa majestosa Mãe, por ser intercessora de todas as bênçãos alcançadas e proteção, onde minha Fé encontra forças para sempre seguir em frente.

Ao meu amado e querido Pai, Marildo dos Santos Machado, por ser meu maior exemplo de persistência, força e dedicação.

À minha amada e querida Mãe, Vera Lúcia Corrêa Santos, pelo carinho constante, exemplo de persistência e enorme confiança em mim depositada.

Aos meus amados Avós maternos, Vina dos Santos e Manoel Calandrino pela criação dada a mim enquanto a sua querida filha trabalhava para conseguir o nosso pão de cada dia. Obrigada pelo carinho, incentivo, confiança, descontração e por compreenderem minha ausência.

Aos meus familiares maternos e ao meu tio paterno, Miguel Machado e sua família, pelo carinho, apoio e compreensão. Pois, no momento em que mais precisei, juntos, se dedicaram e cuidaram por mim da saúde das pessoas que mais amo, meu Pai e minha Mãe.

Ao meu namorado e companheiro de todas as horas, Thiago Coutinho de Oliveira, que sempre me apoia nas minhas escolhas, pelas orações, incentivo, cumplicidade, amor e alegrias que sua agradável companhia me proporciona e por sempre estar comigo nas horas em que mais preciso.

Às minhas amigas-irmãs, Jéssica Martins e Thays Costa, que junto de mim, enfrentaram um grande desafio, ao nos aventurarmos ao sairmos do nosso conforto e aconchego familiar e juntas transformamos nossos sofrimentos e aflições em forças e determinações para enfrentar toda e qualquer barreira de vida e profissional, obrigada pela amizade, por cuidarem de mim e muito obrigada por todas as alegrias proporcionadas nesses sete anos de convivência, com vocês eu vivi o amor de irmãs.

À minha grande amiga-irmã gaúcha, Gabriela Descovi Milanesi, pelo apoio que sempre me deu em todas as minhas atividades, por ouvir meus desesperos e choros e por sempre me dar uma palavra amiga quando eu mais precisava, além de sempre me fazer um risoto mais que especial.

Aos grandes amigos que a pós-graduação me proporcionou em ter e conviver, Isis (Valverdiane), Dayvid, Edivania, Suane, Max, Gerâne, Valéria, Flávio, Isley e André, obrigada pelas alegrias que tive e que pude compartilhar com vocês, em meu coração existe um espaço reservado para cada um de vocês.

Aos meus colegas do laboratório FisioPlant que de alguma forma contribuíram para a realização desse trabalho. Obrigada, Camila, Anderson, Gabriela, Raíssa, Leonardo, Gillian, Léo e Francisco, pelas trocas de conhecimento e diversão juntos.

Ao professor Fernando Teixeira Nicoloso, pela confiança em mim depositada, pelos ensinamentos e a oportunidade de realizar sob sua orientação o meu mestrado.

À Camila Tarouco pela amizade e toda a colaboração dada ao desenvolvimento do meu trabalho, és uma pessoa maravilhosa de uma gentileza refinada e agradável companhia.

À banca examinadora, Prof. Dr. Gustavo Brunetto e Prof. Dr^a. Carla Andréa Delatorre, por aceitarem o convite para revisão do material e contribuições realizadas.

À UFSM pela estrutura e pelo acolhimento nesses 2 anos.

À CAPES pelo incentivo financeiro que tornou o trabalho possível.

Enfim, à todos que de alguma forma contribuíram para que fosse possível a elaboração da dissertação!

À TODOS O MEU MUITO OBRIGADA!!!

*“Olhar o passado com gratidão,
viver o presente com paixão e ver
o futuro com esperança.”*

(João Paulo II).

RESUMO

ASPECTOS FISIOLÓGICOS DE GRAMÍNEAS NATIVAS DO BIOMA PAMPA EM RELAÇÃO AO EXCESSO DE ALUMÍNIO

AUTORA: Liliane Corrêa Machado

ORIENTADOR: Fernando Teixeira Nicoloso

O bioma Pampa é um dos principais biomas do Brasil. As pastagens naturais abrangem mais de 500 espécies pertencentes à família das Poaceas, sendo as gramíneas as espécies de maior proporção e ocorrência nessa área, representando cerca de 65 a 85% da massa de forragem nas pastagens naturais. O alumínio trivalente (Al^{3+}) é o principal fator limitante para a produção de diversas culturas agrícolas e sua toxidez ocasiona, em grande parte, distúrbios fisiológicos e desequilíbrio na absorção de água e nutrientes, resultando no menor crescimento das plantas. Diante da variabilidade e versatilidade das gramíneas no bioma Pampa e seu desenvolvimento e adaptabilidade em ambientes considerados pouco férteis, se faz necessário estudar e compreender as respostas fisiológicas de quatro espécies de gramíneas nativas expostas ao excesso de Al^{3+} , bem como avaliar quais as espécies são mais adaptadas para essa condição. O objetivo do estudo foi avaliar os aspectos fisiológicos de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa em relação ao excesso de Al^{3+} . O estudo I foi conduzido em sistema de cultivo utilizando a areia como substrato, sendo os tratamentos compostos por três concentrações de Al^{3+} (0, 75 e 150 mg Al^{3+} L⁻¹) e quatro espécies de gramíneas (*Paspalum urvillei*, *Axonopus affinis*, *Paspalum plicatulum* e *Andropogon lateralis*), irrigadas com solução nutritiva. Aos 40 dias de cultivo, foram determinadas as trocas gasosas, concentração de pigmentos fotossintéticos, massa seca de parte aérea e raízes, concentração de Al^{3+} e nutrientes nos tecidos. O estudo II foi conduzido em sistema de cultivo hidropônico aerado, utilizando os mesmos tratamentos de Al^{3+} e espécies do estudo I. Aos 15 dias de cultivo, em exposição ao Al^{3+} , avaliaram-se as trocas gasosas da folha, seguido da coleta das plantas para a determinação da concentração de Al^{3+} e de nutrientes nos tecidos vegetais, biometria de raízes, produção de massa seca, concentrações de pigmentos fotossintéticos e de proteínas solúveis totais, atividade da guaiacol peroxidase (POD), concentrações de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e a peroxidação lipídica (TBARS). No estudo I o excesso de Al^{3+} no substrato aumentou a concentração do metal tanto nas raízes quanto na parte aérea das quatro espécies de gramíneas, fato correlacionado à redução da produção total de massa seca da *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*. Por outro lado, a *P. urvillei*, apesar de acumular o Al^{3+} nas raízes, não apresentou alteração na produção de massa seca. As trocas gasosas nas folhas, em geral, foram comprometidas principalmente na presença de 150 mg Al^{3+} L⁻¹. *P. plicatulum* apresentou a maior alteração na concentração de pigmentos fotossintéticos pelo Al^{3+} . As correlações positivas entre as concentrações de Ca e Mg na parte aérea podem evidenciar a importância desses nutrientes como agentes atenuadores dos efeitos tóxicos promovidos pelo Al^{3+} . A *P. urvillei*, dentre as espécies avaliadas, mostrou-se ser tolerante ao excesso de Al^{3+} , enquanto a *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* mostraram-se mais sensíveis ao Al^{3+} . No estudo II os incrementos de Al^{3+} (75 e 150 mg L⁻¹) aumentaram a concentração de Al^{3+} principalmente nas raízes da *P. urvillei* e *A. affinis*, apresentando-se como as mais tolerantes ao excesso de Al^{3+} , devido a maior presença do metal no sistema radicular. Por outro lado, a *P. plicatulum* e *A. lateralis* caracterizaram-se como mais sensíveis à toxidez por Al^{3+} . O Al^{3+} afetou negativamente os parâmetros biométrico-morfológicos do sistema radicular, bem como a produção de massa seca das quatro espécies. Além de promover nas mesmas a redução da assimilação líquida de CO_2 . A *P. urvillei* não apresentou alteração nos pigmentos fotossintéticos. A atividade da POD foi

comprometida pelo excesso de Al^{3+} , o qual promoveu principalmente na parte aérea o aumento da concentração de H_2O_2 , ocasionando consequentemente o aumento da peroxidação lipídica, resultando em baixa resposta do sistema antioxidante das espécies de gramíneas. As concentrações de nutrientes foram alteradas com o incremento de Al^{3+} (75 e 150 mg L^{-1}), sendo Ca, Mg e K os mais afetados, obtendo correlações inversas às concentrações de Al^{3+} .

Palavras-chave: Toxidez. Al^{3+} . Fotossíntese. Nutrientes. Gramíneas Nativas. Campos naturais.

ABSTRACT

PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF NATIVE GRAMINES FROM THE PAMPA BIOME IN RELATION TO THE EXCESS OF ALUMINUM

AUTHOR: Liliane Corrêa Machado
ADVISOR: Fernando Teixeira Nicoloso

The Pampa Biome is one of the main biomes in Brazil. Natural pastures cover more than 500 species belonging to the *Poaceas* family, with grasses being the species with the highest proportion and occurrence in this area, representing about 65 to 85% of the forage mass in natural pastures. Trivalent aluminum (Al^{3+}) is the main limiting factor for the production of several agricultural crops and its toxicity causes, in large part, physiological disturbances and imbalance in the absorption of water and nutrients, resulting in less plant growth. In view of the variability and versatility of grasses in the Pampa Biome and their development and adaptability in environments considered to be not very fertile, it is necessary to study and understand the physiological responses of four species of native grasses exposed to excess Al^{3+} , as well as to evaluate which species are more adapted to this condition. The objective of the study was to evaluate the physiological aspects of four species of grasses native to the Pampa Biome in relation to the excess of Al^{3+} . Study I was conducted in a cultivation system using sand as a substrate, the treatments being composed of three concentrations of Al^{3+} (0, 75 and 150 mg Al^{3+} L⁻¹) and four species of grasses (*Paspalum urvillei*, *Axonopus affinis*, *Paspalum plicatulum* and *Andropogon lateralis*), irrigated with nutrient solution. After 40 days of cultivation, gas exchange, concentration of photosynthetic pigments, dry mass of aerial parts and roots, concentration of Al^{3+} and nutrients in tissues were determined. Study II was conducted in an aerated hydroponic cultivation system, using the same treatments of Al^{3+} and species of study I. At 15 days of cultivation, in exposure to Al^{3+} , the leaf gas exchange was evaluated, followed by the collection of plants for determination of Al^{3+} concentration and nutrients in plant tissues, root biometry, dry mass production, photosynthetic pigments concentrations and total soluble proteins, guaiacol peroxidase (POD) activity, hydrogen peroxide (H_2O_2) concentrations and lipid peroxidation (TBARS). In study I, the excess of Al^{3+} in the substrate increased the concentration of the metal both in the roots and in the aerial part of the four grass species, a fact correlated to the reduction in the total dry mass production of *A. affinis*, *P. plicatulum* and *A. lateralis*. On the other hand, *P. urvillei*, despite accumulating Al^{3+} in the roots, did not show any change in dry matter production. The gas exchange in the leaves, in general, was compromised mainly in the presence of 150 mg Al^{3+} L⁻¹. *P. plicatulum* showed the greatest change in the photosynthetic pigments concentration by Al^{3+} . The positive correlations between the concentrations of Ca and Mg in the aerial part can show the importance of these nutrients as attenuating agents of the toxic effects promoted by Al^{3+} . *P. urvillei*, among the species evaluated, proved to be tolerant to the excess of Al^{3+} , while *A. affinis*, *P. plicatulum* and *A. lateralis* were more sensitive to Al^{3+} . In study II the increments of Al^{3+} (75 and 150 mg L⁻¹) increased the concentration of Al^{3+} mainly in the roots of the *P. urvillei* and *A. affinis*, presenting themselves as more tolerant to the excess of Al^{3+} , due to the greater presence of the metal in the root system. On the other hand, *P. plicatulum* and

A. lateralis were characterized as more sensitive to Al^{3+} toxicity. Al^{3+} negatively affected the morphology of the root system, as well as the production of dry mass of the four species. In addition to promoting them, the reduction of net CO_2 assimilation. *P. urvillei* there was no change in photosynthetic pigments. POD activity was compromised by the toxic effect of Al^{3+} , which mainly promoted the increase in H_2O_2 in the shoot, consequently causing an increase in lipid peroxidation, resulting in the low response of the antioxidant system of grass species. The nutrient concentrations were altered with the increase of Al^{3+} (75 and 150 mg L^{-1}), with Ca, Mg and K being the most affected, obtaining inverse correlations to Al^{3+} concentrations.

Keywords: Toxicity. Al^{3+} . Photosynthesis. Nutrients. Native grasses. Natural fields.

LISTA DE FIGURAS

ESTUDO I

- Figura 1** - Concentração de Al^{3+} nos tecidos da parte aérea e raiz (A); Índice de translocação de Al^{3+} para a parte aérea (B) e Índice de acumulação de Al^{3+} nas raízes (C) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes de alumínio (0, 75 e 150 mg Al^{3+} L⁻¹) na solução nutritiva do cultivo em areia. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P < 0,05$) entre os tratamentos com Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão.....50
- Figura 2** - Massa seca da parte aérea e raízes (A); Massa seca total (B) e Relação massa seca de raiz e da parte aérea (R/PA) (C) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes de alumínio (0, 75 e 150 mg Al^{3+} L⁻¹) na solução nutritiva do cultivo em areia. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P < 0,05$) entre os tratamentos com Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão.51
- Figura 3** - Taxa de assimilação líquida do CO_2 - A (A), concentração intercelular de CO_2 - Ci (B), eficiência instantânea da carboxilação da rubisco - A/Ci (C), condutância estomática - GS (D), transpiração - E (E) e eficiência do uso da água - EUA (F) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes de alumínio (0, 75 e 150 mg Al^{3+} L⁻¹) na solução nutritiva do cultivo em areia. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão.53
- Figura 4** - Concentração de clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes de alumínio (0, 75 e 150 mg Al^{3+} L⁻¹) na solução nutritiva do cultivo em areia. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão.54
- Figura 5** - Relação entre o componente principal 1 (CP 1) e o componente principal 2 (CP 2) das variáveis de concentração de Al^{3+} no tecido de parte aérea e raiz (AIPA e AIR); índice de translocação de Al^{3+} para a parte aérea (ITAIIPA), índice de acumulação de Al^{3+} nas raízes (IAAIR), massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), relação massa seca raiz/parte aérea (RMSR_PA), concentrações de Ca, Mg, P e K nos tecidos de parte aérea e raízes (CaPA, MgPA, PPA, KPA e CaR, MgR, PR, KR) e concentrações de Fe, Mn, Zn e Cu nos tecidos de parte aérea e raízes (FePA, MnPA, ZnPA, CuPA e FeR, MnR, ZnR, CuR), de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes de alumínio (0, 75 e 150 mg Al^{3+} L⁻¹) na solução nutritiva do cultivo em areia.58

ESTUDO II

- Figura 1** - Concentrações de Al^{3+} na parte aérea e raízes de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (0, 75 e 150 $mg L^{-1}$) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão. 77
- Figura 2** - Comprimento total de raízes (A), diâmetro médio total de raízes (B), área superficial de raízes (C), volume total de raízes (D) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (0, 75 e 150 $mg L^{-1}$) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão. 78
- Figura 3** - Produção de massa seca da parte aérea (A), massa seca da raiz (B), massa seca total e relação massa seca de raiz/parte aérea (R/PA) (C) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (0, 75 e 150 $mg L^{-1}$) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão. 80
- Figura 4** - Taxa de assimilação líquida do CO_2 - A (A), concentração intercelular de CO_2 - C_i (B), eficiência instantânea da carboxilação da rubisco - A/C_i (C), condutância estomática - GS (D), transpiração - E (E) e eficiência do uso da água - EUA (F) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (0, 75 e 150 $mg L^{-1}$) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão. 82
- Figura 5** - Concentração de clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (0, 75 e 150 $mg L^{-1}$) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão. 84
- Figura 6** - Concentração de proteínas solúveis totais (A), atividade da guaiacol peroxidase - POD (B), concentração de peróxido de hidrogênio - H_2O_2 (C) e concentração de malondialdeído - TBARS (D) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (0, 75 e 150 $mg L^{-1}$) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão. 86
- Figura 7** - Relação entre o componente principal 1 (CP 1) e o componente principal 2 (CP 2) das concentrações de Al^{3+} nos tecidos de parte aéreas e raízes (AIPA e AIR); massa seca da parte aérea e raízes (MSPA, MSR), massa seca total (MSt), relação massa seca raiz/parte aérea (RMSR_PA), clorofila *a* e *b* (Cla e Clb), clorofila total (Clt) e carotenoides (Carot), parâmetros fotossintéticos de taxa de assimilação líquida do CO_2 (A), concentração intercelular de CO_2 (C_i), eficiência

instantânea da carboxilação da rubisco (A.Ci), condutância estomática (Gs), transpiração (E) e eficiência do uso da água (EUA), concentração de proteínas solúveis totais na parte aérea e raízes (ProtPA e ProtR), atividade da enzima antioxidante POD na parte aérea e raízes (PODPA e PODR), concentração de H₂O₂ na parte aérea e raízes (H.O.PA e H.O.R) e peroxidação lipídica - TBARS na parte aérea e raízes (TBARSPA e TBARSR) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al³⁺ (0, 75 e 150 mg L⁻¹) na solução nutritiva..... 88

Figura 8 - Relação entre o componente principal 1 (CP 1) e o componente principal 2 (CP 2) das variáveis de concentração de Al³⁺ no tecido de parte aérea e raiz (AIPA e AIR), massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), relação massa seca raiz/parte aérea (RMSR_PA), concentrações de Ca, Mg, P e K nos tecidos de parte aérea e raízes (CaPA, MgPA, PPA, KPA e CaR, MgR, PR, KR) e concentrações de Fe, Mn, Zn e Cu nos tecidos de parte aérea e raízes (FePA, MnPA, ZnPA, CuPA e FeR, MnR, ZnR, CuR), de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al³⁺ (0, 75 e 150 mg L⁻¹) na solução nutritiva no cultivo hidropônico..... 91

Figura 9 - Sistema radicular das gramíneas nativas do bioma Pampa *Paspalum urvillei* (A), *Axonopus affinis* (B), *Paspalum plicatulum* (C) e *Andropogon lateralis* (D) expostas à concentrações crescentes de Al³⁺ em solução nutritiva. Concentração de 0 mg Al³⁺ L⁻¹ (esquerda), 75 mg Al³⁺ L⁻¹ (centro), e 150 mg Al³⁺ L⁻¹ (direita).
..... 93

LISTA DE TABELAS

ESTUDO I

Tabela 1 - Concentrações de nutrientes nos tecidos da parte aérea e raízes de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes (0, 75 e 150 mg Al³⁺ L⁻¹) de alumínio na solução nutritiva do cultivo em areia. 56

ESTUDO II

Tabela 1 - Concentrações de nutrientes nos tecidos da parte aérea e raízes de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes (0, 75 e 150 mg Al³⁺ L⁻¹) de alumínio na solução nutritiva. 90

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

μg - Micrograma
 μL - Microlitro
 μM - Micromolar
 μmol - Micromol
A - Taxa de assimilação líquida de CO_2
A/Ci - Eficiência instantânea de carboxilação da rubisco
ACP - Análise de componentes principais
 Al^{3+} - Alumínio
B - Boro
C - Carbono
Ca - Cálcio
 CaCO_3 - Carbonato de cálcio
Ci - Concentração intercelular de CO_2
Cl - Cloro
cm - Centímetro
 cm^2 - Centímetro quadrado
 cm^3 - Centímetro cúbico
cmolc - Centimol de carga
 CO_2 - Dióxido de carbono
CP - Componente principal
CTC - Capacidade de troca de cátions
Cu - Cobre
DMSO - Dimetilsulfóxido
E - Taxa transpiratória
EDTA - Ácido etilenodiamino tetra-acético
EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
EROs - Espécie reativa de oxigênio
EUA - Eficiência de uso da água
F - Flúor
Fe - Ferro
g - Grama
Gs - Condutância estomática de vapores de água
H - Hidrogênio
 H_2O_2 - Peróxido de hidrogênio
HCl - Ácido clorídrico
 HNO_3 - Ácido nítrico
I - Iodo
IA - Índice de acumulação
IBF - Instituto Brasileiro de Florestas
IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
IT - Índice de translocação
K - Potássio
kg - Quilograma
L - Litro
m - Metro
 m^2 - Metro quadrado
MAPA - Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento
MDA - Malondialdeído

MF – Massa fresca
Mg – Magnésio
mg – Miligrama
MgCO₃ – Carbonato de magnésio
min – Minuto
mL – Mililitro
mm - Milímetro
mM – Milimolar
Mn – Manganês
Mo – Molibdênio
MOS – Matéria orgânica do solo
MS – Massa seca
MSPA – Massa seca de parte aérea
MSR – Massa seca de raízes
MST – Massa seca total
N – Nitrogênio
NaOH – Hidróxido de sódio
Ni – Níquel
nm – Nanômetro
¹O₂ – Oxigênio singleto
O₂ – Oxigênio molecular
O₂^{•-} – Ânion superóxido
OH - Hidroxila
OH[•] – Radical hidroxil
P – Fósforo
PA – Parte aérea
PF – Peso fresco
pH – Potencial hidrogeniônico
POD – Guaiacol peroxidase
PSII – Fotosistema II
PVC – Policloreto de vinila
R – Raiz
Rubisco – Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase oxigenase
RS – Rio Grande do Sul
S – Enxofre
s – Segundo
S – South
SFT – Superfosfato triplo
SOD – Superóxido dismutase
TBA – Ácido tiobarbitúrico
TBARS – Substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico
TCA – Ácido tricloroacético
TFK – Tampão fosfato citrato
UFMS – Universidade Federal de Santa Maria
W – West
Zn – Zinco

LISTA DE SÍMBOLOS

°C – Escala de grau Celsius

° - Grau

' – Minutos

% - Porcentagem

” – Segundos

LISTA DE APÊNDICES

- Apêndice A** - Espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa (*Paspalum urvillei*, *Axonopus affinis*, *Paspalum plicatulum* e *Andropogon lateralis*) na instalação do sistema experimental do cultivo em areia em casa de vegetação. 109
- Apêndice B** - Espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa aos 40 dias de cultivo em areia em exposição à concentrações crescente de Al^{3+} . Concentração de $0 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (esquerda), $75 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (centro), e $150 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (direita)..... 109
- Apêndice C** - Espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa no cultivo em solução nutritiva expostas à concentrações crescentes de Al^{3+} . Sistema experimental (A), Sistema Hidropônico (B), Avaliação de trocas gasosas (C)..... 110
- Apêndice D** - Espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa: *Paspalum urvillei* (A), *Axonopus affinis* (B), *Paspalum plicatulum* (C) e *Andropogon lateralis* (D) aos 16 dias de cultivo em solução nutritiva expostas à concentrações crescentes de Al^{3+} . Concentração de $0 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (esquerda), $75 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (centro), e $150 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (direita). 110
- Apêndice E** - Efeito visual das gramíneas nativas do bioma Pampa: *Paspalum urvillei* (A), *Axonopus affinis* (B), *Paspalum plicatulum* (C) e *Andropogon lateralis* (D) expostas à concentrações crescentes de Al^{3+} em solução nutritiva. Concentração de $0 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (esquerda), $75 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (centro), e $150 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (direita). 111

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	21
1.1	HIPÓTESES	23
1.2	OBJETIVOS	24
1.2.1	Objetivo geral	24
1.2.2	Objetivos Específicos	24
2	REFERÊNCIAL TEÓRICO	25
2.1	O BIOMA PAMPA	25
2.2	PASTAGENS NATURAIS DO BIOMA PAMPA	26
2.3	CARACTERIZAÇÃO MORFOGÊNICA E ATRIBUTOS RADICULARES DAS PASTAGENS NATURAIS	28
2.4	DINÂMICA DO ALUMÍNIO NO SOLO.....	29
2.5	SOLOS DO BIOMA PAMPA E SUA RELAÇÃO COM O Al^{3+}	30
2.6	ALUMÍNIO NA FISIOLOGIA DAS PLANTAS	32
	REFERÊNCIAS	36
3	ESTUDO I	42
	RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E CAPACIDADES DE TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM QUATRO ESPÉCIES DE GRAMÍNEAS NATIVAS DO BIOMA PAMPA.	42
	RESUMO.....	42
3.1	INTRODUÇÃO	43
3.2	MATERIAL E MÉTODOS	45
3.2.1	Escolha das espécies e pré-cultivo em substrato	45
3.2.2	Sistema experimental	46
3.2.3	Trocas gasosas	47
3.2.4	Coleta das plantas e produção de massa seca da parte aérea e raiz	47
3.2.5	Pigmentos fotossintéticos	48
3.2.6	Concentração de Al^{3+} e concentrações nutricionais nos tecidos	48
3.2.7	Índice de translocação e acumulação de Al^{3+}	49
3.2.8	Análise estatística	49
3.3	RESULTADOS	49
3.3.1	Concentração, índice de translocação e acumulação de Al^{3+}	49
3.3.2	Produção de massa seca	50
3.3.3	Trocas gasosas da folha	51
3.3.4	Pigmentos fotossintéticos	53
3.3.5	Concentrações de nutrientes	55
3.3.6	Análise de componentes principais	57
3.4	DISCUSSÃO	58
3.4.1	Crescimento e concentração de Al^{3+}	58
3.4.2	Alterações fisiológicas e estado nutricional	60
3.5	CONCLUSÕES	62
	REFERÊNCIAS	64

4	ESTUDO II.....	68
	ALTERAÇÕES FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS EM QUATRO GRAMÍNEAS NATIVAS DO BIOMA PAMPA COMO MECANISMOS DE COMBATE AO EXCESSO DE ALUMÍNIO.....	68
	RESUMO.....	68
4.1	INTRODUÇÃO.....	69
4.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	71
4.2.1	Escolha das espécies e pré-cultivo em substrato.....	71
4.2.2	Descrição experimental.....	72
4.2.3	Trocas gasosas.....	72
4.2.4	Coleta das plantas e produção de massa seca da parte aérea e raiz.....	73
4.2.5	Morfologia de raízes.....	73
4.2.6	Concentração de Al³⁺ e concentrações de nutrientes nos tecidos.....	73
4.2.7	Avaliações bioquímicas.....	74
4.2.7.1	<i>Pigmentos fotossintéticos.....</i>	74
4.2.7.2	<i>Concentrações de proteínas totais.....</i>	74
4.2.7.3	<i>Atividade da guaiacol peroxidase (POD).....</i>	74
4.2.7.4	<i>Peróxido de hidrogênio (H₂O₂).....</i>	75
4.2.7.5	<i>Peroxidação lipídica (TBARS).....</i>	75
4.2.8	Análise estatística.....	75
5	RESULTADOS.....	76
5.1	Concentração de Al³⁺ no tecido.....	76
5.2	Morfologia de raízes.....	77
5.3	Produção de massa seca.....	79
5.4	Trocas gasosas.....	80
5.5	Parâmetros bioquímicos.....	83
5.6	Análise de componentes principais I.....	87
5.7	Concentrações de nutrientes.....	88
5.8	A análise de componentes principais II.....	90
6	DISCUSSÃO.....	92
6.1	Concentrações de Al³⁺, crescimento e trocas gasosas.....	92
6.2	Bioquímica e estado nutricional.....	95
7	CONCLUSÕES.....	98
	REFERÊNCIAS.....	100
8	DISCUSSÃO GERAL.....	105
	REFERÊNCIAS.....	108
	APÊNDICES.....	109

1 INTRODUÇÃO GERAL

O bioma Pampa é um dos principais biomas que caracteriza a grande diversidade biológica de uma determinada região do Brasil, tendo ocorrência relevante a partir da depressão central do Estado do Rio Grande do Sul (RS), estendendo-se também, por regiões da Argentina, Uruguai e Paraguai (IBGE, 2004, 2019; IBF, 2019). Os campos de pastagens naturais formam a principal vegetação constituinte do bioma Pampa, ocupando em grande parte as áreas do RS, estando presente, nessas áreas mais de 500 espécies pertencentes à famílias das Poaceas, 600 das Asteraceas, 250 das Fabaceas e 150 das Ciperaceas, sendo as gramíneas, as espécies de maior proporção ocorrentes nessas áreas, com representação de 65 a 85% da massa de forragem nas pastagens naturais do sul do Brasil (BOLDRINI, 2009; MACHADO et al., 2013).

O termo “gramínea” popularmente designa os componentes pertencentes à família das Poaceae, correspondendo a segunda maior família de monocotiledôneas, com abrangência em mais de 700 gêneros e cerca de 10.500 espécies (RAVEN; THOMAS, 2010). Para Boldrini, Longhi e Boechat (2005) o sucesso das gramíneas está relacionado com a sua variabilidade e versatilidade de suas formas biológicas, quanto aos seus mecanismos adaptativos e as suas relações com as pressões impostas pelo meio que habitam.

Os solos tropicais e subtropicais úmidos geralmente sofrem interferência na sua mineralogia química por estresses bióticos e abióticos, influenciando muitas vezes, na absorção ineficiente de elementos minerais básicos presentes nos solos por espécies vegetais, como o cálcio (Ca), o magnésio (Mg) e o potássio (K), além de outros elementos essenciais à vitalidade das plantas (ALIA et al., 2015; CONCEIÇÃO; SERENO; BARBOSA NETO, 2008; STEFANELLO; GOERGEN, 2019). Neste sentido, os estresses abióticos contribuem para a degradação da matéria orgânica e remoção de cátions básicos dos solos, colaborando assim, com a redução do valor de pH no meio através da liberação de H^+ , resultando em um ambiente ácido (KOPITTKE et al., 2015). Os íons de H^+ disponíveis no solo agem sobre os minerais de argilas promovendo a liberação do alumínio trivalente (Al^{3+}), o qual é a principal forma de absorção pelas plantas apresentando níveis de toxidez às mesmas (BALDI et al., 2018).

A presença de Al^{3+} no solo é um fator limitante para a produção de diversas culturas (RAMPIM; LANA, 2013). A toxidez por Al^{3+} ocasiona, em grande parte, o desequilíbrio nutricional às plantas, promovendo efeitos danosos ao crescimento das raízes e a vários processos fisiológicos e bioquímicos, a exemplo do fluxo de elétrons, alterações na

composição das membranas dos cloroplastos, inibição da síntese e alterações na estrutura dos pigmentos fotossintéticos resultando em distúrbios na assimilação líquida de CO₂ (KOCHIAN et al., 2004; MUHAMMAD; ZVOBGO; GUO-PING, 2019; SADE et al., 2016). Tais processos quando inibidos pelo Al³⁺ promovem conseqüentemente o menor crescimento das plantas, devido à absorção ineficiente de água e nutrientes pelas raízes das mesmas (CAMBROLLÉ et al., 2015; RAMPIM; LANA, 2013).

O estudo sobre o potencial adaptativo de espécies tolerantes ao Al³⁺ é um aspecto relevante para os países em desenvolvimento. Respostas fisiológicas das espécies nativas do bioma Pampa e seus processos adaptativos contribuem para a compreensão das estratégias utilizadas pelas plantas no emprego e aquisição de nutrientes, acumulação e tolerância aos metais tóxicos. Esses aspectos irão auxiliar na identificação de espécies mais adaptadas a ambientes ácidos, sendo de importante valia aos estudos e pesquisas relacionados ao melhoramento de plantas agricultáveis, contribuindo na busca de espécies mais adaptadas a condições ambientais desfavoráveis ao seu crescimento e desenvolvimento.

1.1 HIPÓTESES

1 - Gramíneas nativas do bioma Pampa com maior acúmulo de Al^{3+} no sistema de raízes e baixa translocação de Al^{3+} para parte aérea apresentam menor estresse fotossintético e maior crescimento.

2 - Espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa mais tolerantes ao Al^{3+} utilizam os mecanismos bioquímicos do sistema antioxidante de defesa como estratégia de tolerância à toxidez por Al^{3+} , resultando em menor redução dos pigmentos fotossintéticos, melhor estado nutricional e maior crescimento do sistema radicular.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo geral

Avaliar os aspectos fisiológicos de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa: *Paspalum urvillei*, *Axonopus affinis*, *Paspalum plicatulum* e *Andropogon lateralis*, em relação ao excesso de Al^{3+} , quanto aos mecanismos de tolerâncias por elas desencadeados a ambientes estressados abioticamente.

1.2.2 Objetivos Específicos

1 - Avaliar se o grau de tolerância, ao efeito tóxico do Al^{3+} , de espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa está associado ao menor índice de translocação de Al^{3+} para a parte aérea. Causando menor dano aos processos fotossintéticos.

2 - Avaliar processos fisiológicos (trocas gasosas, produção de massa seca, alterações morfológicas no sistema radicular, concentrações de Al^{3+} e concentrações de nutrientes nos tecidos vegetais) e bioquímicos (pigmentos fotossintéticos, peroxidação lipídica, atividade de enzima antioxidante e o conteúdo de peróxido de hidrogênio) em espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa associado à tolerância ao efeito fitotóxico promovido por Al^{3+} .

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 O BIOMA PAMPA

O bioma é um conjunto de vida (vegetal e animal) que caracteriza a diversidade biológica de uma determinada região, recebendo influência da diversidade vegetal, condições de solo e clima em relação às mudanças ao longo do tempo (IBGE, 2004, 2019). O Brasil é composto de seis biomas, reconhecidos como: bioma Amazônia, bioma Mata Atlântica, bioma Caatinga, bioma Cerrado, bioma Pantanal e bioma Pampa.

O bioma Pampa, também denominado campos do sul ou campos sulinos, abrange uma área de 176.496 Km², ocupando cerca de 2% do território nacional. No Brasil, esse bioma compreende principalmente o estado do Rio Grande do Sul (RS), ocupando cerca de 63% do território gaúcho, estendendo-se por regiões da Argentina e Uruguai (IBF, 2019). A vegetação característica desse bioma se dá pela cobertura vegetal predominante de campos naturais, com matas de galeria e áreas de relevo suave e ondulado, em contraste às áreas de florestas, geralmente de clima úmido ao longo do ano com tendência à seca no verão, em direção ao interior do estado, principalmente na fronteira oeste. As pastagens naturais dessa vegetação são apropriadas para criação extensiva de gado (BOLDRINI et al., 2010).

A pecuária, a produção de grãos e a exploração florestal contribuem efetivamente para o crescimento econômico do RS, onde o mercado exportador está diretamente relacionado à expansão econômica e financeira do estado, as fronteiras agrícolas expandem-se por regiões de fragilidade ambiental, tornando a biodiversidade da região gradativamente ameaçada (BOLDRINI et al., 2010; NABINGER et al., 2009). Estima-se que há apenas 41% da vegetação original do Pampa, compreendido em 23% de campos, 5% de florestas e 13% de mosaicos de campos, arbustos e matas (BOURCHEIT, 2008). As áreas de pastagens nativas tomavam cerca de 60% das áreas de formação do bioma, com permanência de 30% dos campos originais, devido às altas demandas das atividades agrícolas e regiões produtoras (SANTOS, 2011).

Além da redução gradativa das áreas de pastagens, o bioma Pampa também tem perdido sua área para o cultivo de espécies exóticas, como eucalipto, acácia-negra, capim braquiária, entre outros. A invasão de ecossistemas por espécies exóticas é considerada a segunda maior causa de perda de biodiversidade em todo o planeta, logo atrás da degradação ambiental causada pelo homem (SANTOS, 2006).

2.2 PASTAGENS NATURAIS DO BIOMA PAMPA

A estrutura vegetativa do bioma Pampa é bastante diversificada, em resposta à variação de fatores como o clima, o solo e o manejo a que esta vegetação está submetida, constituindo assim, subdivisões de unidade de área ecológica fitofisionômicas, com abrangência de grupos de espécies únicas e distintas; estando relacionada à estrutura e composição de espécies, mesmo que algumas delas ocorram em grande parte da extensão do bioma (BOLDRINI et al., 2010). As unidades fitofisionômicas classificam os campos do bioma Pampa do RS em sete unidades, sendo elas: campos de barba-de-bode, campos de solos rasos, campos de solos profundos, campos dos areais, vegetação savanóide, campos do centro do Estado e campos litorâneos (BOLDRINI et al., 2010).

As áreas de pastagens naturais apresentam em sua extensão cerca de 500 espécies pertencentes a famílias das Poaceae, 600 das Asteraceae, 250 das Fabaceae e 150 das Cyperaceae, sendo as gramíneas espécies de maior proporção presente nessa área, com representação de 65 a 85% da massa de forragem nas pastagens naturais (BOLDRINI, 2009). Essa vegetação é caracterizada por espécies de gramíneas C₄ e C₃, variando conforme o clima regional e o manejo, havendo a predominância das espécies do ciclo C₄.

Os campos naturais predominantes da região da Depressão Central do RS têm sido classificados como de qualidade mediana, caracterizando-se como área de maior ocorrência das espécies nativas e naturais dos campos sulinos (BOLDRINI et al., 2010). Entre os gêneros de maior relevância das gramíneas estão os gêneros *Stipa*, *Piptochaetium*, *Paspalum* e *Bothriochloa* (PARUELO et al. 2007). Enquanto aquelas presentes nos pastos de savanas são conhecidas por gramíneas dos gêneros *Andropogon*, *Aristida*, *Briza*, *Erianthus*, *Piptochaetium*, *Poa*, *Stipa*, *Paspalum*, *Axonopus* e *Panicum* (LEÓN et al., 1979). Especificamente, o gênero *Paspalum* destaca-se por englobar um número vasto de espécies com bom valor forrageiro, estando disseminadas em praticamente todos os campos naturais da América do Sul, sendo estas responsáveis pela maior produção de biomassa no bioma Pampa (SANTOS, 2005).

A espécie *Paspalum urvillei* Steud. popularmente conhecida como “capim-da-roça” é considerada a espécie do gênero *Paspalum* com a maior área de ocorrência no Brasil, estando presente em regiões que variam de norte ao sul do país (VALLS; POZZOBON, 1987). Essa espécie caracteriza-se como perene de hábito cespitoso, ereto, podendo chegar de 1 a 2,50 metros de altura, seu florescimento ocorre nos meses de novembro a abril, com maior incidência de vegetação no verão (ROSENGURT; MAFFEI; ARTUCIO, 1970). A *Paspalum*

urvillei geralmente é encontrada em locais de pouco pastejo, considerada de alta densidade forrageira, apesar de apresentar vegetação mais fibrosa ao longo de sua maturidade (BURKART, 1969).

A espécie *Paspalum plicatulum* Michx. é conhecida popularmente como “grama-colchão”, caracterizando-se como uma espécie perene, tolerante a secas, estival e cespitosa. É também, uma das gramíneas de maior frequência nos campos naturais do sul do Brasil (DALL’AGNOL; NABINGER, 2008), seu habitat geralmente se dá em áreas de campos arenosos, duros ou argilosos. A sua vegetação ocorre principalmente no verão, com alta produção de forragem e de bom paladar quando não florescida (SKERMAN; RIVEROS, 1992).

A *Axonopus affinis* Chase é conhecida popularmente como a “grama-tapete” e caracteriza-se como uma espécie perene de estação quente e estolonífera, estando presente nas áreas mais úmidas, a exemplo das várzeas e áreas de baixadas, com melhor adaptação para esses tipos de solos. Essa espécie também se caracteriza por apresentar facilidade de alastramento e alta tolerância ao pisoteio e desfolha, com boas respostas à adubação e fácil recuperação a episódios de fogo (DALL’AGNOL; NABINGER, 2008),

A *Andropogon lateralis* Nees, por sua vez, é denominada popularmente como “capim-caninha”, destacando-se principalmente pela sua plasticidade fenotípica, envolvendo alterações fisiológicas nas plantas sempre que são expostas a eventos intensos, como o fogo e o pastejo. Essa espécie ao ser submetida a uma baixa intensidade de pastejo tende a apresentar hábito de crescimento do tipo cespitoso, todavia, quando a intensidade do pastejo é aumentada a mesma tende ao hábito de crescimento do tipo prostrado (TRINDADE; ROCHA, 2002).

A região central do RS estende-se até a fronteira com o Uruguai, e nela também são encontradas representantes da vegetação tropical, fazendo-se também presente nessas áreas de fronteiras as espécies rizomatosas, como a grama-forquilha (*Paspalum notatum* Flüegge), que são geralmente encontradas nos topos e encostas das coxilhas; as estoloníferas, a exemplo da grama-tapete (*Axonopus affinis* Chase), localizadas nas baixadas mais úmidas (BOLDRINI et al., 2010). E nos locais de áreas com maior drenagem, geralmente, estão presentes o capim-caninha (*Andropogon lateralis* Nees) e as barbas-de-bode (*Aristida jubata* (Arechav) Herter e *Aristida laevis* Nees) formadas por espécies de touceiras. O pega-pega (*Desmodium incanum* SW) em todo este meio vem corresponder à leguminosa de maior frequência nas unidades fitofisionômica (BOLDRINI et al., 2010).

2.3 CARACTERIZAÇÃO MORFOGÊNICA E ATRIBUTOS RADICULARES DAS PASTAGENS NATURAIS

As características morfogênicas, como a taxa de aparecimento foliar, taxa de alongamento foliar e duração de vida das folhas em pastagens, atuam como prognósticos do crescimento das espécies nativas (MACHADO et al., 2013; SANTOS et al., 2014). Essas variáveis ajudam na compreensão de como ocorrem os processos fisiológicos das gramíneas, auxiliando no manejo das pastagens naturais (MACHADO et al., 2013).

As vegetações naturais que se caracterizam por apresentar maior duração de vida das folhas e menor taxa de aparecimento foliar são consideradas espécies com estratégia de conservação de recursos, por apresentarem um crescimento lento. Por outro lado, as vegetações que possuem menor duração de vida das folhas e maior taxa de aparecimento foliar são caracterizadas como espécies de captura de recursos, ou seja, são aquelas que se desenvolvem rapidamente e apresentam alta ciclagem interna de nutrientes, com alta produção de área superficial por unidade de massa seca (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009; SANTOS et al., 2014).

Em algumas situações a maior duração de vida das folhas pode promover desvantagens às espécies vegetais, devido à redução da taxa fotossintética pelo o aumento da idade da folha. Com isso, as folhas mais velhas têm sua taxa fotossintética atendida ao requerimento de energia da planta com pouca ou nenhuma produção contínua, onde, em alguns momentos, a planta passa a utilizar as reservas nutricionais para o sustento da produção de folhas novas e assim manter sua sobrevivência (RYSER, 1996). As plantas com baixa taxa de renovação foliar apresentam menor necessidade de nutrientes, sendo favoráveis em habitats de baixa disponibilidade nutricional (LYNCH, 2005).

Os atributos funcionais radiculares chamam atenção pelas raízes serem os principais órgãos responsáveis pela absorção de água e nutrientes, estando vinculados à capacidade competitiva das plantas (FORT et al., 2015). O comprimento específico da raiz é um atributo funcional diretamente relacionado à capacidade de aquisição de recursos pelas plantas (MOMMER; WEEMSTRA, 2012). As plantas com maior comprimento específico radicular tendem a apresentar elevadas taxas de crescimento e absorção de nutrientes (FORT et al., 2015; GRASSEIN et al., 2015).

O surgimento de maior volume de raízes finas indica que as espécies com alta taxa de crescimento relativo possuem uma capacidade substancial de absorção e assimilação de nutrientes, estando atribuídas às espécies de captura de recursos, por habitar especificamente locais de maior aquisição de água e nutrientes, em condições favoráveis para o rápido

crescimento de folhas e raízes, além da ação eficiente para a aquisição de recursos entre as plantas. Por outro lado, os aspectos de alta densidade do tecido radicular e o aumento do diâmetro de raízes caracterizam plantas que apresentam maior duração de vida útil das raízes, além da baixa taxa de crescimento (SANTOS et al., 2014).

Essas características são os principais fatores que atuam na ciclagem de nutrientes e no uso da água, colaborando para a compreensão dos processos ecossistêmicos no fluxo de energia das pastagens do sul do Brasil, auxiliando também, para o entendimento das tipologias funcionais dessas espécies, assim como da distribuição e dos mecanismos de suas raízes em relação à adaptabilidade ao meio em que vivem (MACHADO et al., 2013; QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009).

2.4 DINÂMICA DO ALUMÍNIO NO SOLO

O alumínio (Al^{3+}) é o principal fator limitante ao crescimento e ao desenvolvimento de diversas culturas agrícolas que contribuem economicamente para o cenário produtivo do Brasil e mundialmente (CUNHA et al., 2015). No solo, o Al^{3+} apresenta-se como um dos mais abundantes na crosta terrestre ficando atrás do oxigênio e do silício (MATSUMOTO, 2000; SADE et al., 2016). Uma vez que a maior parte dos minerais primários e secundários encontra-se na forma de aluminossilicatos, os quais em solubilização com água e CO_2 , tornam na solução do solo o Al disponível na forma trocável (Al^{3+}), sendo o pH o principal fator que controla a sua disponibilidade no solo (FERNANDES, 2006; PEREIRA; RYAN, 2018). O Al^{3+} , tóxico às plantas, ocorre em solos ácidos com $\text{pH} \leq 5,5$ (MOUSTAKAS; OUZOUNIDOU; LANNOYE, 1993).

Na solução do solo, as diferentes especiações de Al podem ocorrer nas formas cristalinas, amorfas, complexadas a matéria orgânica e iônica, em que seus principais tipos bioquimicamente ativos e hidratados são caracterizados por: Al^{3+} , $\text{Al}(\text{OH})^{2+}$ e $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ (LUCHESE et al., 2001). No processo de hidrólise a espécie iônica que predomina é a forma trivalente de Al^{3+} , enquanto as especiações de $\text{Al}(\text{OH})^{2+}$ e $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ aparecem em consequência do aumento do pH. Em pH superior a 5,5 até a neutralidade há ocorrência em sua forma precipitada como o $\text{Al}(\text{OH})_3^0$ (ROSSIELLO; JACOB NETO, 2006; RYAN et al., 2011; TEJNECKY et al., 2010). Os cátions monomérico de alumínio, em sua maioria, tendem a formar ligações com compostos orgânicos e inorgânicos, a exemplo dos fosfatos ($\text{AlH}_2\text{PO}_4^{2+}$), sulfatos (AlSO_4^+) e fluoretos (AlF_2^+), além da capacidade da formação de polímeros (BLOOM; ERICH, 1995; RYAN et al., 2011).

O Al^{3+} presente no solo em sua fase sólida pode ocorrer como íon trocável por adsorção na superfície dos colóides; complexado aos compostos orgânicos; precipitado como compostos de hidróxi-Al nas entrecamadas dos minerais secundários 2:1, como a vermiculita e esmectita; minerais mistos junto aos sulfatos de basalalunita, jurbanita e alunita; fosfatados de Al^{3+} como a variscita ou hidróxidos de Al^{3+} cristalinos como a gibbsita (BACHE, 1986; RYAN et al., 2011). Essas formas amorfas podem apresentar no solo uma elevada reatividade e área superficial específica, pela exposição dos grupos silanol (-SiOH) e aluminol (-AlOH), como a alofana e imogolita, sendo especiações raras de ocorrência no Brasil. Além de poder se apresentar como formas amorfas de géis, através da ação dos óxidos de Al^{3+} , que em processos mais avançados, tendem a formação da gibbsita nos solos (MOTTA; MELO, 2009). As formas de valência positiva de Al^{3+} são solúveis e promovem nas plantas efeitos tóxicos que limitam em grande parte o crescimento e o desenvolvimento do sistema radicular (FERNANDES, 2006). Apesar do Al^{3+} não integrar o grupo de elementos essenciais para a nutrição das plantas, ele pode ser absorvido pelas mesmas através de proteínas carreadoras de íons (KOCHIAN, 2015), e quando presente no interior das células dos tecidos de raízes, interage e inibe a divisão celular, causando danos ao seu alongamento e a redução do volume radicular, prejudicando a absorção eficiente de água e nutrientes, além de promover alterações bioquímicas nos processos fisiológicos (KOPITKE et al., 2015; TIESSEN; STEWART; COLE, 1984).

2.5 SOLOS DO BIOMA PAMPA E SUA RELAÇÃO COM O Al^{3+}

Considerando o processo de formação dos solos em que estão situadas as pastagens naturais do bioma Pampa, com o avanço do intemperismo sobre o material de origem ocorrem a degradação dos minerais e as reduções na disponibilidade de nutrientes, uma vez que os sítios de adsorção destes aumentam (BOLDRINI et al., 2010). Geralmente, os solos presentes em regiões tropicais e subtropicais têm seus minerais atuantes como drenos para os nutrientes em solução, por ocorrer a formação de complexos de alta especificidade e alta energia de ligação, reduzindo a disponibilidade nutricional na solução do solo (STEFANELLO; GOERGEN, 2019).

Grande parte dos solos do sul do Brasil são considerados ácidos, bem como apresentam deficiência em P e teores elevados de Al^{3+} , sendo considerados tóxicos aos vegetais (ALLEONI; MELO, 2009; ALMEIDA; ERNANI; MAÇANEIRO, 1999). A formação desses solos se dá predominantemente por minerais do tipo 1:1 como o

oxihidróxidos de Fe e Al ou ainda aqueles do tipo 2:1 com a presença do hidroxí-alumínio nas entrecamadas dos minerais de argilas, através do avançado estado de intemperismo (ABATE et al., 2013; EMBRAPA, 2013). Assim, os grupos funcionais que mais atuam para a adsorção de nutrientes são os OH^- e OH_2^+ , os quais se ligam a um ou dois metais presente na estrutura dos minerais, promovendo com isso, o compartilhamento de elétrons pelo alto grau energético, levando a uma baixa disponibilidade de nutrientes às gramíneas nativas, especialmente, nos solos de acidez elevada (RHEINHEIMER et al., 2008).

Nos solos característicos do Sul do Brasil (Cambissolos, Neossolos Litólicos e Gleissolos) em regiões de elevada altitude, os níveis ocorrentes de Al extraível (Al-KCl) têm-se mostrado bastante elevados, sendo superior, em alguns casos a $10 \text{ cmol}_c \text{ kg}^{-1}$ (CUNHA et al., 2015). Essa elevação estaria relacionada à formação dos argilominerais do tipo 2:1 (vermiculita e polímeros de hidroxí-Al), estando associados ou não aos teores elevados da matéria orgânica. Em solos ácidos com condições de hidromorfismo temporário, a exemplo da região da Depressão Central do Estado do RS, observa-se a predominância da classe dos Argissolos, o qual se destaca por compreender a formação de altos valores de Al-KCl e pH um pouco abaixo ou até mesmo acima de 5,5, em que a toxicidade de Al^{3+} trocável na maioria dos solos seria nula ou muito baixa (SANTOS; ALMEIDA; SEQUINATTO, 2017).

Algumas espécies de plantas constituintes dos campos naturais, geralmente apresentam desempenho relevante à sua adaptabilidade em áreas de elevada acidez e baixa fertilidade do solo. Nesse sentido, alguns mecanismos utilizados para explicar a baixa toxicidade do Al^{3+} em alguns estados das regiões brasileiras, como o Acre, Bahia, Pernambuco e Rio grande do Sul, são dados pela relação da desintegração ou destruição das esmectitas nos ambientes de clima úmido e de uma drenagem ineficiente, fatores que contribuem, segundo alguns autores, para a formação de elevados teores de Al-KCl nesses solos, estando ainda, relacionados à força de retenção dos polímeros de Al^{3+} interestratificados e do Al^{3+} amorfo nas superfícies de troca catiônica: como a força de atração da superfície pelos íons de Al^{3+} seria superior à exercida pelos demais cátions, como o Ca^{2+} e o Mg^{2+} , em que esses íons de menor valência ficariam mais livres na solução, reduzindo a atividade do Al^{3+} (ALMEIDA; ERNANI, 1996; CUNHA et al., 2015; CUNHA; ALMEIDA; BARBOZA, 2014; TESKE et al., 2013).

2.6 ALUMÍNIO NA FISIOLOGIA DAS PLANTAS

Plantas que se desenvolvem em solos ácidos na presença de Al^{3+} podem apresentar demasiadamente em seus tecidos a presença do metal, resultando em efeitos negativos no equilíbrio fisiológico, na bioquímica e na nutrição mineral das plantas. Os diferentes órgãos das plantas apresentam variação na concentração do elemento e na tolerância dos tecidos aos altos níveis de Al^{3+} (LANA et al., 2013; RAMPIM; LANA, 2013).

O sistema radicular dos vegetais é o primeiro órgão a entrar em contato com todo e qualquer elemento químico presente na solução do solo e com o Al^{3+} não é diferente. Os sintomas de toxidez por Al^{3+} são observados de forma acentuada nas raízes das plantas (MUHAMMAD; ZVOBGO; GUO-PING, 2019). A inibição do crescimento e desenvolvimento radicular são uns dos primeiros sintomas provenientes de danos tóxicos do Al^{3+} exibido pelas plantas. Enquanto os danos à parte aérea, geralmente, tendem a aparecer num momento posterior, em que a injúria causada quase sempre está associada às lesões ocorrentes nas raízes (KOPITKE et al. 2015). O Al^{3+} em excesso, além de comprometer a formação normal das raízes, interfere em reações enzimáticas e na absorção, transporte e uso de nutrientes pelas plantas (LANA et al., 2013).

O comprometimento da morfologia de raízes é frequentemente relatado em plantas expostas à toxidez por Al^{3+} e outros metais. Além da redução do crescimento, entre os danos morfológicos destacam-se o aumento do diâmetro médio e a lignificação das raízes (AMBROSINI et al., 2015; RYAN et al., 1993; YU et al., 2015). Esses efeitos podem estar associados às alterações da expansão celular e no índice mitótico, danificando o processo de divisão celular nas regiões meristemáticas (ROSSIELLO; NETTO, 2006). Os processos de redução do alongamento radicular, aumento do diâmetro, lignificação e o aumento no número de raízes laterais, atuam provavelmente como estratégias adaptativas ao Al^{3+} , buscando no solo, regiões mais adequadas para o seu desenvolvimento (POTTERS et al., 2009).

As alterações morfológicas das raízes diminuem a capacidade exploratória pelas plantas na solução do solo em regiões mais profundas, que refletem em efeitos negativos para a menor absorção de água e nutrientes, colaborando assim, com a deficiência e os desbalanços nutricionais que, conseqüentemente, levarão ao menor crescimento, desenvolvimento e produtividade das culturas agrícolas (KOPITKE et al. 2015; RENGEL; ZHANG, 2003). O Al^{3+} pode ocasionar modificações na propriedade da membrana celular e atividade funcional dos transportadores e canais iônicos, por meio do aumento da permeabilidade não seletiva da membrana, ocasionando desta forma, a deficiência ou absorção excessiva de íons essenciais à

nutrição das plantas (BIAN et al., 2015; KOCHIAN et al., 2015). Estudos demonstram que o excesso de Al^{3+} diminui a absorção e transporte de Ca, Mg, P, S, Fe e Mn nos sistemas de parte aéreas e raízes, indicando que a redução de Ca e Mg está, provavelmente, relacionada a uma inibição ou competição iônica desses cátions básicos pelo Al^{3+} (KOCHIAN et al., 2004)

Distúrbios na fisiologia e bioquímica das plantas podem estar associados à presença de Al^{3+} em solos e vegetais (LANA et al., 2013). Distúrbios bioquímicos em nível celular comprometem a homeostase redox da célula, trazendo como consequência, o aumento da produção das espécies reativas de oxigênio (EROs) (CAKMAK; HORST, 1991), compreendendo também a formação do radical superóxido ($O_2^{\cdot-}$), radical hidroxil ($\cdot OH$) e o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) (SUN et al., 2018). Essas espécies de oxigênio altamente citotóxicas podem levar a danos oxidativos de biomoléculas, a exemplo dos lipídios, proteínas, pigmentos e ácidos nucleicos, contribuindo para a peroxidação lipídica das membranas, com as perdas de íons, hidrólise de proteínas, e danos às moléculas de DNA (GARCIA-OLIVEIRA et al., 2015). Embora as EROs ocorram naturalmente no espaço intracelular, principalmente nos cloroplastos e mitocôndrias, atuam também na modificação da membrana plasmática e na atividade de enzimas ligadas à mesma, desestruturando a permeabilidade seletiva da mesma (MOUSTAKA et al., 2016). Estudos sugerem que a produção de EROs está diretamente relacionada a inibição do alongamento radicular induzida pelo Al^{3+} (YAMAMOTO et al., 2003).

Quando ocorre o aumento na formação de EROs, geralmente, as plantas se beneficiam de estratégias de sobrevivência através da ativação do sistema antioxidante enzimático (GILL; TUTEJA, 2010). Dentre as enzimas que atuam no sistema antioxidante, encontram-se a superóxido dismutase (SOD), a qual irá atuar no processo inicial de regulação da tolerância das plantas ao estresse oxidativo pela dismuta ao radical $O_2^{\cdot-}$ em conversão ao H_2O_2 (ALSCHER et al., 2002). O H_2O_2 , também oferece graves danos às plantas, sendo necessária a ação de outras enzimas que atuam na sua degradação no interior das células, onde, as catalases (CAT) e as peroxidases (POD) são ativadas para a degradação do H_2O_2 , gerando subprodutos como a H_2O e o O_2 (BOSCOLO et al., 2003). Desta forma, diversos estudos que avaliam o grau de toxicidade por metais às plantas vêm utilizando a atividade destas enzimas antioxidantes como biomarcadores, isso porque a detecção do estresse promovido por íons metálicos promove a maior facilidade e acurácia aos estudos de toxidez dos metais (GIROTTO et al., 2016).

A alta concentração de Al^{3+} nos tecidos da planta inibe também a atividade de enzimas nos processos de fotossíntese e respiração, de forma a diminuir a eficiência fotossintética das

espécies através da inibição da biossíntese de clorofila e diminuição da assimilação de carbono, podendo afetar negativamente a cadeia transportadora de elétrons, causando ainda, a diminuição da síntese de clorofilas ou o incremento da sua degradação, além de danos nos processos metabólicos de transpiração e fotossíntese, influenciando para a redução do crescimento das plantas (HASNI et al., 2015; LANA et al., 2013).

As plantas também podem apresentar diminuição acentuada na eficiência quântica máxima do seu fotossistema II (PSII), caracterizando em um estado de fotoinibição crônica, indicando uma redução na proporção de centros de reação abertos (HASNI et al., 2015; PEREIRA et al., 2000). Diante de situações como essas, o aumento da dissipação não fotoquímica (NPQ) geralmente é promovido, onde as plantas conseguem dissipar a luz em forma de calor, de maneira que as folhas consigam ser resguardadas dos danos promovidos pela incidência da luminosidade (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Essa dissipação energética de excitação das clorofilas previne a formação das EROs, as quais podem promover danos irreversíveis em proteínas, lipídeos e pigmentos fotossintéticos (GILL; TUTEJA, 2010; YAMAMOTO et al., 2003).

Nos processos de trocas gasosas das plantas, o Al reduz a taxa de fotossíntese líquida, resultando diretamente no menor crescimento de raízes e parte aéreas, pela diminuição da assimilação de carbono e efeitos negativos consideráveis no processo de condutância estomática (MATSUMOTO et al., 2015), estando também associado a diminuição da atividade de enzimas que atuam na fixação do carbono (ANDRADE et al., 2013), em que o aumento da concentração de CO₂ intercelular nas plantas está relacionada às alterações na atividade da carboxilação da Rubisco.

Em busca pela sobrevivência, as plantas tendem a promover estratégias para a adaptação e tolerância aos metais quando presentes no solo. A liberação pelos ápices radiculares de ácidos orgânicos como malato, citrato e oxalato, são mecanismos externos que amenizam a entrada excessiva de Al no sistema vegetal através de suas formas quelantes na rizosfera do solo (MUHAMMAD; ZVOBGO; GUO-PING, 2019), sendo de grande relevância para as espécies que se desenvolvem nos ambientes ácidos, uma vez no interior da planta, os íons de Al³⁺ podem alterar o equilíbrio fisiológico nos sítios de absorção primária ou nos locais transportadores de nutrientes das raízes para a parte aérea (MUHAMMAD; ZVOBGO; GUO-PING, 2019).

Muitas vezes as respostas das plantas em condições de estresse são semelhantes entre as diferentes espécies, isso porque as respostas ocasionadas pelo efeito tóxico acontecem por processos moleculares comuns, a exemplo do aumento da produção de EROs e as alterações

do equilíbrio de fitormônios (POTTERS et al., 2007). A respeito dos fitormônios, as auxinas são de grande importância para o desenvolvimento das raízes, onde os danos promovidos pelo excesso de Al^{3+} no crescimento das mesmas podem estimular a sua síntese. Os distúrbios provocados pelos íons metálicos desestabilizam a homeostase da auxina nas plantas, levando a efeitos irreversíveis no crescimento e desenvolvimento das raízes, resultando na diminuição drástica da formação de raízes laterais (HENRIQUES et al., 2012).

As plantas, durante o seu processo evolutivo, desenvolveram mecanismos capazes de remediar efeitos negativos provocados pelo excesso de Al. Esses mecanismos estão associados a duas principais estratégias: mecanismos de tolerância (simplasto) e mecanismos de exclusão (apoplasto) (KOCHIAN et al., 2004). O mecanismo de tolerância das plantas tornam os íons de Al^{3+} quelados no citosol ou até mesmo sequestrados por suas organelas celulares, evitando que o metabolismo celular seja afetado negativamente (DELHAIZE et al., 2012; KABATA - PENDIAS, 2011). Por outro lado, os mecanismos de exclusão não permitem o acúmulo de Al^{3+} no simplasto, estando baseados nos exsudatos de ácidos orgânicos das raízes, como o malato, citrato e oxalato, os quais colaboram para a desintoxicação de cátions no apoplasto, nos sistemas de transportadores de Al^{3+} pelas membranas e na reparação de danos às paredes celulares causados pela presença de Al^{3+} (DELHAIZE et al., 2012). Neste sentido, a variabilidade genética relacionada à tolerância ao Al^{3+} é observada entre e dentro das espécies. A capacidade de tolerância aos íons tóxicos de Al^{3+} pode diferir entre os genótipos de uma mesma espécie, e por outro lado, pode ser semelhantes entre espécies diferentes. Essa variabilidade pode ser utilizada no melhoramento de plantas, contribuindo para o desenvolvimento de cultivares mais adaptadas aos solos ácidos (GARVIN; CARVER, 2003).

REFERÊNCIAS

- ABATE, E. et al. Aluminum toxicity tolerance in cereals: mechanisms, genetic control and breeding methods. **African Journal of Agricultural Research**. South Africa, v.8, p.711-722, 2013.
- ALIA, F. J. et al. Effects of aluminum, iron and/or low pH on rice seedlings grown in solution culture. **International Journal of Agriculture and Biology**, Faisalabad, v.17, n.4, p.702-710, 2015.
- ALMEIDA, J. A.; ERNANI, P. R., MAÇANEIRO, K. C. Recomendação alternativa de calcário para solos do sul do Brasil. **Ciência Rural**, Santa Catarina, v.29, p.651, 1999.
- ALSCHER, R.G.; ERTUK, N.; HEATH, L. S. Role of superoxide dismutase (SODs) in controlling oxidative stress in plant. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.372, p.1331-1341, 2002.
- AMBROSINI, V. G. et al. Reduction of copper phytotoxicity by liming: a study of the root anatomy of young vines (*Vitis labrusca* L.). **Plant Physiology Biochemistry**, Paris, v.96, p.270-280, 2015.
- ANDRADE, L. R. M., et al. Photosynthetic rates and activation of antioxidant system related to presence of Al in chloroplasts of an aluminium hyperaccumulator native plant of the Brazilian cerrado. **Conferência**. 2013.
- BACHE, B. W. Aluminium mobilization in soils and waters. **Journal of the Geological Society**, Bath, v.143, p.699-706, 1986.
- BALDI, E. et al. Soil-applied phosphorous is an effective tool to mitigate the toxicity of copper excess on grapevine grown in rhizobox. **Science Horticulture**, Amsterdam, v.227, p.102-111, 2018.
- BIAN, M. et al. A new allele of acid soil tolerance gene from a malting barley variety. **BMC Genetic**, Londres, v.16, p.1-11, 2015.
- BLOOM, P. R.; ERICH, M. S. The quantification of aqueous aluminum. In: SPOSITO, G. (Ed.) *The environmental chemistry of aluminum*. Boca Raton: Lewis, 1995. p.1-38.
- BOLDRINI, I. I. et al. **Bioma Pampa: diversidade florística e fisionômica**. Porto Alegre: Pallotti, 2010. 64p.
- BOLDRINI, I. I.; LONGHI-WAGNER, H. M.; BOECHAT, S. C. **Morfologia e Taxonomia de Gramíneas Sul-rio-grandenses**. Porto Alegre, 2005, 95p.
- BOLDRINI, I. I. A Flora dos Campos do Rio Grande do Sul. In: PILLAR, V. P. et al. **Campos Sulinos - Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade**. 2. ed. Brasília, 2009, p.63-77.
- BOSCOLO, P. R. S.; MENOSSI, M.; JORGE R. A. Aluminum induced oxidative stress in maize. **Phytochemistry**, Oxford, v. 62, p.181-189, 2003.

BOURCHEIT, Aldem. **Em busca da vocação natural**. Porto Alegre, 2008, 42 – 46 p.

BURKART, A. Flora ilustrada Entre Rios (Argentina). Parte II – **Gramíneas**. Buenos Aires: Colección Científica del INTA, 1969. 551p.

CAKMAK, I.; HORST, W. J. Effect of aluminum on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tip of soybean (*Glycine max* L.). **Physiology Plantarum**. Malden, v.83, p.463-468. 1991.

CAMBROLLÉ, J. et al. Evaluating wild grapevine tolerance to copper toxicity. **Chemosphere**, Oxford, v.120, p.171-178, 2015.

CONCEIÇÃO, L. D. H. C. S. DA; SERENO, M. J. C. DE M.; BARBOSA NETO, J. F. Aluminum tolerance in plants: toxicity, mechanisms and genes in cultivated species. **Revista Brasileira Agrociência**, Pelotas, v.14, p.01-10, 2008.

CUNHA, G. O. DE M. et al. Formas de alumínio em solos ácidos brasileiros com teores excepcionalmente altos de Al^{3+} extraível com KCl. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v.39, p.1362-1377, 2015.

CUNHA, G. O. M.; ALMEIDA, J. A.; BARBOZA, B. B. Relação entre o alumínio extraível com KCl e oxalato de amônio e a mineralogia da fração argila, em solos ácidos brasileiros. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v.38, p.1387-140, 2014.

DALL'AGNOL, M.; NABINGER, C. Principais gramíneas nativas do RS: características gerais, distribuição e potencial forrageiro. In: Simpósio de Forrageiras e Produção Animal, 3. ed. Porto Alegre: UFRGS, **Anais....** 2008, p.7-54.

DELHAIZE, E.; JAMES, R. A.; RYAN, P. R. Aluminium tolerance of root hairs underlies genotypic differences in rhizosheath size of wheat (*Triticum aestivum*) grown on acid soil. **The New Phytologist**, Inglaterra, v.195, p.609-619, 2012.

EMBRAPA- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. In: ANJOS, L. H. C.; SILVA, L. M.; WADT, P. G. S. (Eds.). **Solos sedimentares em sistemas amazônicos - potencialidades e demandas de pesquisas**. Brasília, Embrapa: 2013. 95p. (Guia de campo)

FERNANDES, M. S. **Nutrição mineral de plantas**, 22. ed. Viçosa: SBCS, 2006. 432p.

FORT, F. et al. Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. **Environmental and Experimental Botany**, Oxiford, v.110, p.62-72, 2015.

GARCIA-OLIVEIRA, A. L. et al. Breeding for Al tolerance by unravelling genetic diversity in bread wheat. In: PANDA, S. K.; BALUSKA, F. (Ed.). **Aluminium Stress Adaptation and Communication in Plants**, Berlin: Springer, 2015. Cap.24, p.125-153.

GAVIN, D.; CAVER, B. F. Role of the genotype in tolerance to acidity and aluminium toxicity. In: **Handbook of Soil Acidity**, New York, p.1-53, 2003.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v.48, p.909-930, 2010.

GIROTTI, E. et al. Biochemical changes in black oat (*Avena strigosa* Schreb) cultivated in vineyard soils contaminated with copper. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v.103, p.199-207. 2016.

GRASSEIN, F. et al. Relationships between functional traits and inorganic nitrogen acquisition among eight contrasting european grass species. **Annals of Botany**, Oxford, v. 115, p.107-115, 2015.

HASNI, I. et al. Mechanism of interaction of Al^{3+} with the proteins composition of Photosystem II. **PLoS One**, San Francisco, v.10, p.1-23. 2015.

HENRIQUES, A. R.; CHALFUN-JUNIOR, A.; AARTS, M. Strategies to increase zinc deficiency tolerance and homeostasis in plants. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Rio de Janeiro, v.24, p.3-8, 2012.

IBF- **Instituto Brasileiro de Florestas**. Bioma Pampa. Disponível em: <<http://www.ibflorestas.org.br/bioma-pampa.html>>. Acesso em: 19 out. 2019.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE; 2004. (Série Manuais Técnicos em Geociências n1). Disponível em: www.ibge.gov.br/home Acessado em: 17 de dezembro de 2019.

IBGE – **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**. Disponível em: <<https://educa.ibge.gov.br/jovens/conheca-o-brasil/territorio/18307-biomas-brasileiros.html>> Acessado em: 19 de outubro de 2019.

KABATA-PENDIAS, A. **Trace elements in soils and plants**. 4 ed. Florida: Boca Raton, 2011, cap 5.

KOCHIAN, L. et al. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. **Annual Review of Plant Biology**, Michigan, v.55, p.459-493, 2004.

KOCHIAN, L.V. et al. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance. **Annual Review of Plant Biology**, Michigan, v. 66, p.571-598, 2015.

KOPITTKI, P. M. et al. Identification of the primary lesion of toxic aluminum in plant roots. **Plant Physiology**, Rockville, v.167, n.4, p.1402-1411, 2015.

LANA, M. C. et al. Tolerance of physic nut plants to aluminum activity in nutrient solution. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v.29, p.582-589, 2013.

LEÓN, R. J. C.; BURKART, S. E.; MOYA, C. P. **Relevamiento fitosociológico del pastizal del Norte de la Deprecion del Salgado**. Buenos Aires: INTA, 1979. 90 p.

LUCHESE, E. B.; FAVERO, L. O. B.; LENZI, E. **Fundamentos de química do solo**. Rio de Janeiro: Freitas Bastos, 2001, 182p.

LYNCH, J. P. Root Architecture and Nutrient Acquisition. In: **Nutrient Acquisition by Plants**. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag, 2005, p.147-183.

MACHADO, J. M. et al. Morphogenesis of native grasses of Pampa biome under nitrogen

fertilization. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Piracicaba, v.42, p.22-29, 2013.

MATSUMOTO, H. "Cell biology of aluminium toxicity and tolerance in higher plants". **International Review of Cytology**, San Diego, v.200, p.1-46, 2000.

MATSUMOTO, H. et al. Signaling Pathways of Aluminum Induced Programmed Cell Death in Higher Plants In: PANDA, S. K.; BALUSKA, F. **Aluminium Stress Adaptation and Communication in Plants**, Berlin: Springer, p.63-80. 2015.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.51, p.659-668, 2000.

MOMMER, L.; WEEMSTRA, M. The role of roots in the resource economics spectrum. **New Phytologist**, Malden, v.195, p.725-727, 2012.

MOTTA, A. C. V.; MELO, V. DE F. Química dos solos ácidos. In: ALLEONI, L. R. F.; MELO V. DE F. **Química e mineralogia do solo**. Viçosa, v.2, p.313-380. 2009.

MOUSTAKA, J. et al. Aluminum resistance in wheat involves maintenance of leaf Ca^{2+} and Mg^{2+} content, decreased lipid peroxidation and Al accumulation, and low photosystem II excitation pressure. **Biometal**, Dordrecht, v.29, p.611-623, 2016.

MOUSTAKAS, M.; OUZOUNIDOU, G.; LANNOYE, R. Rapid screening for aluminum tolerance in cereals by use the chlorophyll fluorescence test. **Plant Breeding**, Berlin, v.111, p.343-346, 1993.

MUHAMMAD, N.; ZVOBGO, G.; GUO-PING, Z. The beneficial effects and possible mechanisms of aluminum on plant growth in acidic soil. **Journal of Integrative Agriculture**, China, v.18, p.1518-1528, 2019.

NABINGER, C. et al. Produção animal com base no campo nativo: aplicações de resultados de pesquisa. In: PILLAR, V. P. et al. (Ed.). **Campos Sulinos, conservação e uso sustentável da biodiversidade**. Brasília: MMA, 2009. p.175-198.

PARUELO, J. M. et al. The grasslands and steppes of Patagonia and the Río de la Plata plains. In: VEBLER T.; YOUNG K. (Ed.). **The physical geography of South America**. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press, 2007. p.232-249.

PEREIRA, J.F.; RYAN, P.R. The role of transposable elements in the evolution of aluminium resistance in plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxiford, v.70, p.41-54, 2018.

PEREIRA, W. E. et al. Gas exchange and chlorophyll fluorescence in four citrus rootstocks under aluminium stress. **Journal Plant Physiology**, EUA, v.157, p.513-520, 2000.

POTTERS, G. et al. Different stresses, similar morphogenic responses: integrating a plethora of pathways. **Plant Cell Environment**, Malden, v.32, p.158-169, 2009.

QUADROS, F. L. F. DE; TRINDADE, J. P. P.; BORBA, M. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: JACQUES, V. (Ed.). **Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade**. 1. ed. Brasília, 2009, p.208-215.

RAMPIM, L.; LANA, M. do C. Mecanismo de tolerância interna das plantas ao alumínio. **Colloquium Agrariae**, São Paulo, v.9, p.72-89, 2013.

RAVEN, J.; THOMAS, H. **Current biology**, Cambridge, v.20, p.837-839, 2010.

RENGEL, Z.; ZHANG, W. H. Role of dynamics of intracellular calcium in aluminium toxicity syndrome. **New Phytologist**, Malden, 159, 295-314, 2003.

RHEINHEIMER, D. DOS S. et al. Amplitude no fósforo microbiano em um argissolo em pastagem nativa submetida a roçada e introdução de espécies forrageiras com fertilização fosfatada em diferentes épocas. **Acta Scientiarum - Agronomy**, Maringá, v.30, p.561-567, 2008.

ROSENGURT, B.; MAFFEI, B. A.; ARTUCIO, P. I. **Gramíneas uruguayas**. Montevideo: Universidad Publicaciones, 1970. 489p.

ROSSIELLO, R. O. P.; NETTO, J. J. Toxidez de alumínio em plantas: novos enfoques para um velho problema. In: FERNANDES, M. S. (Ed.). **Nutrição Mineral de Plantas**. Viçosa: SBCS, 2006. 432p.

RYAN, P. R. et al. Aluminum toxicity in roots: an investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.45, p.437-446, 1993.

RYAN, P. R. et al. The identification of aluminium-resistance genes provides opportunities for enhancing crop production on acid soils. **Journal of Experimental Botany**. Oxford, v.62, p.9-20, 2011.

RYSER, P. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: A comparison of five ecologically contrasting grasses. **Source: Functional Ecology British Ecological Society Functional Ecology**, Londres, v.10, p.717-723, 1996.

SADE, H. et al. Toxicity and tolerance of aluminum in plants: tailoring plants to suit to acid soils. **Biometals**, Dordrecht, v.29, p.187-210, 2016.

SANTOS, A. B. DOS et al. Morfogênese de gramíneas nativas do Rio Grande do Sul (Brasil) submetidas a pastoreio rotativo durante primavera e verão. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.44, n.1, p.97-103, 2014.

SANTOS, D. C. **Frações físicas e qualidade da matéria orgânica em agroecossistemas do Bioma Pampa**. 2011. 141f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Solos. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

SANTOS, L. **Monoculturas de árvores exóticas e conservação da diversidade da fauna no Rio Grande do Sul**. 2006. 54f. Monografia (Especialização) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

SANTOS, P. G.; ALMEIDA, J. A.; SEQUINATTO, L. Mineralogy of the clay fraction and chemical properties of soils developed from sedimentar lithologies of Pirambóia, Sanga-theCabral and Guará geological formations in Southern Brazil. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v.47, p.1-19, 2017.

SANTOS, R. J. dos. **Dinâmica do crescimento e produção de cinco gramíneas nativas do Sul do Brasil**. 2005. 119 f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

SKERMAN, P. J.; RIVEROS, F. **Gramineas tropicales**. Roma: FAO, 1992. 849p.

STEFANELLO, R.; GOERGEN, P. C. H. Aluminum toxicity on the germination of *Cynara scolymus* L. SEEDS. **Cultura Agrônômica**, Ilha Solteira, v.28, p.42-49, 2019.

SUN, C. et al. Nitric oxide acts downstream of hydrogen peroxide in regulating aluminum-induced antioxidant defense that enhances aluminum resistance in wheat seedlings. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v.145, p.95-103, 2018.

TEJNECKY, V. et al. Seasonal variation of water extractable aluminium forms in acidified forest organic soils under different vegetation cover. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v.101, p.151-163, 2010.

TESKE, R. et al. Caracterização mineralógica dos solos derivados de rochas efusivas no planalto sul de Santa Catarina, Brasil. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, Lages, v.12, p.187-198, 2013.

TIESSEN, H.; STEWART, J. W. B.; COLE, C. V. Pathways of phosphorus transformation in soils of differing pedogenesis. **Soil Science**, Philadelphia, v.48, p.853-858, 1984.

TRINDADE, J. P. P.; ROCHA, M. G. Rebrotamento de capim caninha (*Andropogon lateralis* Nees) sob o efeito de pastejo e fogo. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.32, n.1, p.141-146, 2002.

VALLS, J. F. M.; POZZOBON, M. T. Variação apresentada pelos principais grupos taxonômicos de *Paspalum* com interesse forrageiro no Brasil. In: Encontro Internacional Sobre Melhoramento Genético de *Paspalum*, 1987, Nova Odessa. **Anais...** Nova Odessa, p.15-21, 1987.

YAMAMOTO, Y. et al. Oxidative stress triggered by aluminum in plant roots. **Plant and Soil**, Haia, v. 255, p.239-243, 2003.

YU, Y. et al. Elevation of arginine decarboxylase-dependent putrescine production enhances aluminum tolerance by decreasing aluminum retention in root cell walls of wheat. **Journal of Hazardous Materials**, Amsterdam, v.299, p.280-288, 2015

3 ESTUDO I

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E CAPACIDADES DE TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM QUATRO ESPÉCIES DE GRAMÍNEAS NATIVAS DO BIOMA PAMPA.

RESUMO

O alumínio (Al^{3+}) é o principal fator limitante para o desenvolvimento das plantas em solos ácidos. Seus efeitos tóxicos podem causar restrições no processo de absorção de nutrientes, além de promover distúrbios que comprometem a expansão celular e, conseqüentemente, menor crescimento. As respostas das plantas ao Al^{3+} podem diferir de espécie para espécie. O objetivo do estudo foi avaliar as respostas fisiológicas e a capacidade de tolerância ao Al^{3+} em quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa. O estudo foi conduzido utilizando-se a areia como substrato de cultivo, sendo os tratamentos compostos por três concentrações de Al^{3+} (0, 75 e 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$) e quatro espécies de gramíneas (*Paspalum urvillei*, *Axonopus affinis*, *Paspalum plicatulum* e *Andropogon lateralis*), constituindo um modelo matemático inteiramente casualizado em esquema bifatorial 4x3, com quatro repetições. Aos 40 dias de cultivo as plantas foram avaliadas quanto às trocas gasosas das folhas, a massa seca, concentração de pigmentos fotossintéticos, concentração de Al^{3+} e concentrações de nutrientes nos tecidos. O excesso de Al^{3+} no substrato aumentou a concentração de Al^{3+} tanto nas raízes quanto na parte aérea das quatro espécies de gramíneas, fato correlacionado a redução da produção total de massa seca da *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*. Por outro lado, *P. urvillei*, apesar de acumular o Al^{3+} nas raízes, não apresentou alteração na produção de massa seca. As trocas gasosas nas folhas, em geral, foram comprometidas principalmente pela concentração de 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$. A *P. plicatulum* apresentou a maior alteração na concentração de pigmentos fotossintéticos pelo Al^{3+} . As correlações positivas entre as concentrações de Ca e Mg na parte aérea podem evidenciar a importância desses nutrientes como agentes atenuadores dos efeitos tóxicos promovidos pelo Al^{3+} . A *P. urvillei*, dentre as espécies avaliadas, mostrou-se ser tolerante ao excesso de Al^{3+} , enquanto a *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* mostraram-se mais sensíveis ao Al^{3+} .

Palavras-chave: Al^{3+} . Fotossíntese. Nutrientes. Toxidez. Espécies Nativas.

3.1 INTRODUÇÃO

Solos tropicais e subtropicais úmidos que sofrem influências de altas precipitações pluviométricas tendem a terem elementos constituintes da mineralogia do solo como cálcio (Ca), magnésio (Mg), potássio (K) e outros nutrientes básicos lixiviados (ALIA et al., 2015; CONCEIÇÃO; SERENO; BARBOSA NETO, 2008; STEFANELLO; GOERGEN, 2019). A remoção de cátions básicos e a degradação da matéria orgânica reduzem o valor de pH do solo, permitindo que o baixo pH ($\text{pH} < 5,5$) promova que o hidrogênio (H^+) atue sobre os minerais, liberando íons de alumínio (Al^{3+}) retidos por cargas negativas entre as partículas de argila presente no solo, tornando desta forma, o metal prontamente disponível para a absorção pelas plantas (KOPITTKKE et al., 2015).

O Al^{3+} é considerado um metal tóxico limitante para o crescimento vegetal em solos ácidos, embora haja outros fatores que limitam a nutrição das plantas, a exemplo da deficiência de elementos essenciais como o fósforo (P), nitrogênio (N), Ca, K e Mg, bem como os níveis tóxicos de manganês (Mn) e ferro (Fe), entre outros micronutrientes (KOCHIAN et al., 2004; MUHAMMAD; ZVOBGO; GUO-PING, 2019).

O excesso de Al^{3+} ocorre em uma vasta extensão de terras aráveis (30 - 40%) no mundo, onde até 70% são ácidas e consideradas potencialmente cultiváveis (CONCEIÇÃO; SERENO; BARBOSA NETO, 2008; KOCHIAN et al., 2004). Espécies agrícolas, quando cultivadas em ambientes com teor elevado de Al^{3+} , geralmente apresentam alterações funcionais de componentes do aparato fotossintético, ocasionando redução na taxa de assimilação de carbono e no teor dos pigmentos fotossintéticos, desencadeando a redução do crescimento e baixo acúmulo de nutrientes, indicando toxidez pelo excesso do metal (BALDI et al., 2018; MUHAMMAD; ZVOBGO; GUO-PING, 2019). Além do desequilíbrio nutricional, plantas que se desenvolvem em ambientes com alto teor de Al^{3+} podem apresentar modificações morfológicas em seu sistema radicular em virtude da inibição da divisão mitótica e alongamento celular. Essas, em conjunto com o excesso de Al^{3+} no tecido vegetal, diminuem a expansão das células, reduzindo conseqüentemente a produção de biomassa foliar pela ineficiência da absorção de água e nutrientes pelas raízes (KOCHIAN et al., 2004; KOPITTKKE et al., 2016).

Os mecanismos de tolerância extracelulares, desencadeados por algumas espécies de plantas em condições de estresse abiótico, são capazes de promover alterações nos atributos químicos do ambiente de cultivo, reduzindo a biodisponibilidade de íons tóxicos do metal, por aumentar a proporção das espécies químicas complexadas na solução do substrato (LI et al.,

2016). Existe também, o mecanismo intracelular que permite a passagem do Al^{3+} via simplasto, através da imobilização do mesmo ou captura pelos vacúolos, envolvendo processos de transporte iônico, síntese molecular e indução enzimática (TAIZ; ZEIGER, 2017).

O bioma Pampa também denominado de campos sulinos contempla uma área de 176.496 km², correspondente a 2,07% do território nacional e 63% da área do Rio Grande do Sul (RS) (IBGE, 2004). Os campos naturais do sul do Brasil possuem alta diversidade biológica indicando a adaptabilidade das espécies às condições do ambiente (CRUZ et al., 2010; SANTOS et al., 2013). A presença de espécies vegetais nativas do bioma Pampa, que naturalmente coabitam áreas agrícolas comerciais no Rio Grande do Sul, a exemplo das áreas de vinhedos localizados na Campanha Gaúcha e das áreas produtoras de oliveiras, é uma alternativa de composição botânica que contribui na adição de resíduos orgânicos, garantindo maior proteção do solo com o sistema de cobertura, preservando a conservação do mesmo, além da ciclagem de nutrientes (QUADROS et al., 2009; SANTOS et al., 2013).

Os tipos de abordagem funcional de plantas ligadas ao comportamento das espécies nativas são tidos por estudiosos como mecanismos auxiliares que fundamentam o reconhecimento e manejo de ambientes de alta diversidade, consistindo de uma classificação funcional voltada ao teor de massa seca das folhas e a área foliar específica das espécies, obtendo como resposta a diversidade em grupos de plantas, que pela morfologia e características fisiológicas podem responder de forma similar ao ambiente (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009; SANTOS et al., 2014).

Com isso, espécies de gramíneas dos campos naturais do sul do Brasil foram separadas em dois grupos distintos de crescimento: I - captura de recursos; e II - conservação de recursos. O primeiro grupo compõe a maioria das espécies prostradas, estoloníferas ou rizomatosas que apresentam maior abundância em ambientes férteis de alta disponibilidade hídrica, com menor alocação de tecido nas estruturas fotossintetizantes e folhas menos espessas, gerando menor teor de massa seca e maior área foliar específica, caracterizando-se pela espécie *Axonopus affinis* (CRUZ et al., 2010; MARQUES et al., 2019, 2020; QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009). As espécies *Paspalum urvillei* e *Paspalum plicatulum* classificam-se como espécies intermediárias quanto às tipologias dos grupos funcionais, conforme é descrito por Marques et al., (2020). O segundo grupo é constituído por espécies que formam touceiras densas e geram acúmulo de material senescente, com desenvolvimento em ambientes de baixa fertilidade e limitações edafoclimáticas, contribuindo para a menor ciclagem de nutrientes e estruturação foliar mais complexa e mais densa (maior

duração de vida), proporcionando maior teor de massa seca e menor formação de área foliar específica, caracterizando-se a esse grupo a espécie *Andropogon lateralis* (CRUZ et al., 2010; MARQUES et al., 2019; QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009).

Com base na distribuição da tipologia funcional ao reconhecimento e manejo dos ambientes de alta diversidade e distúrbios ambientais não específicos, as espécies de gramíneas do bioma Pampa diversificam-se pelas mais variadas formas e hábitos de crescimento, variando do desenvolvimento mais prostrado ou ereto em contraste àquelas que se desenvolvem por estolões e criam hábitos rasteiros de adaptação menos prostradas à formação dos solos, e comumente encontradas em áreas de alta umidade do solo (MACHADO et al., 2013). Assim, respostas no desenvolvimento fisiológico de plantas cultivadas em excesso de Al^{3+} podem variar entre espécies e/ou entre cultivares dentro de uma mesma espécie (MASSOCATTO et al., 2013). Por este fato, avaliar essas respostas pode levar a novas descobertas de estratégias relacionadas à absorção, acumulação e tolerância de espécies vegetais aos metais, bem como demonstrar quais são as mais adaptadas a ambientes com excesso de Al^{3+} (KABATA - PENDIAS, 2011; LANA et al., 2013).

Para Marques et al. (2020), o gênero *Paspalum* indica alta capacidade de crescimento e eficiência no uso de nutrientes por apresentar extensa distribuição nas pastagens dos campos naturais com solos de características ácidas e grande disponibilidade de Al^{3+} , acreditando-se que o mesmo, sob as condições de estresse apresenta melhor desenvolvimento, onde possivelmente as espécies desse gênero são as que melhor correspondem aos mecanismos de tolerância à toxidez por Al^{3+} . Nesse sentido, o presente estudo objetivou avaliar as respostas fisiológicas e a capacidade de tolerância ao Al^{3+} em quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Escolha das espécies e pré-cultivo em substrato

A escolha das espécies fundamentou-se na representatividade dos gêneros encontrados em áreas de pastagens naturais presente no bioma Pampa (BANDINELLI et al., 2005; TIECHER et al., 2014) e também nas distinções de características referentes à tipologia funcional das plantas ligadas ao crescimento e adaptabilidade ao ambiente das seguintes espécies de gramíneas: *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*, todas com rota metabólica C_4 (MARQUES et al., 2019, 2020; QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009).

As mudas das plantas utilizadas para a instalação do experimento foram coletadas em uma área de campo nativo, coordenada pelo grupo de estudos de forragicultura do Laboratório de Ecologia de Pastagens Naturais (LEPAN) em 15 de julho de 2018. A área escolhida não apresenta nenhum histórico de adubação e correção da acidez do solo, apenas pastejo animal. Depois de realizada a coleta no campo, os perfilhos das espécies de gramíneas foram separados, lavados, padronizados em raízes e folhas e plantados em bandejas plásticas de poliestireno com capacidade para 15 litros, as quais foram dispostas e inclinadas sobre bancada em ângulo de 20°, para evitar o acúmulo de água pela irrigação.

O substrato utilizado foi a areia e os perfilhos foram cultivados em casa de vegetação com sombreamento de 50%. No processo de padronização de perfilhos, as raízes foram cortadas em número de três com o auxílio de um bisturi e deixaram-se três folhas completamente expandidas. Esse processo de preparação de mudas foi realizado uma vez por mês em casa de vegetação para possibilitar maior uniformidade entre os indivíduos. As bandejas com areia foram irrigadas manualmente duas vezes ao dia com solução nutritiva.

3.2.2 Sistema experimental

O estudo foi conduzido no ano de 2018 em casa de vegetação localizada no Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM) (29°42'56,44" S e 53°43'12,57" W) em Santa Maria, Rio Grande do Sul (RS), Brasil. A temperatura média interna na casa de vegetação foi 28 °C e umidade relativa do ar de 50%.

Em 10 de novembro de 2018 as mudas das quatro espécies de gramíneas nativas foram retiradas da condição de pré-cultivo em areia pura, com padronização de três raízes e três folhas completamente expandidas e transplantadas para vasos contendo substrato, sendo cultivadas em vasos de policloreto de vinila (PVC) com capacidade para 8 kg (Apêndice A). O substrato utilizado para o preenchimento dos vasos e condução experimental das espécies foi areia comercial média, de classe granulométrica entre 0,4 - 2,0 mm, lavada e esterilizada.

As espécies foram irrigadas diariamente com solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950), modificada, contendo em mg L⁻¹: 85,31 N; 7,54 P; 11,54 S; 97,64 Ca; 23,68 Mg; 104,75 K; 176,76 Cl; 0,27 B; 0,05 Mo; 0,01 Ni; 0,13 Zn; 0,03 Cu; 0,11 Mn e 2,68 Fe. As plantas permaneceram por um período de dez dias em aclimatação, conduzidas somente em solução nutritiva. Em 20 de novembro, com as plantas totalmente aclimatadas deu-se início aos tratamentos com concentrações crescente de Al³⁺: 0, 75 e 150 mg L⁻¹ na forma de cloreto de alumínio hexahidratado (AlCl₃.6H₂O), correspondendo à concentração do metal livre na

solução de irrigação. A solução nutritiva para a irrigação foi composta de todos os nutrientes e acrescida da solução de Al^{3+} , separadamente de acordo com cada tratamento de Al^{3+} . A irrigação deu-se através da determinação diária do peso de cada vaso, quantificando a diferença entre o valor do peso dos vasos em capacidade de campo e o valor do peso de cada vaso obtido diariamente, considerando os processos de evapotranspiração. Manteve-se o peso de cada vaso, considerando 70% da capacidade de campo. O pH da solução de rega foi mantido em 4,5 com ajuste realizado através de uma solução de HCl ou NaOH (1 mol L^{-1}). A unidade experimental consistiu de três plantas por vasos e quatro repetições para cada espécie das gramíneas utilizadas, obtendo distribuição em bancada por meio do delineamento inteiramente casualizado.

3.2.3 Trocas gasosas

As trocas gasosas das folhas com o ambiente foram determinadas em 19 de dezembro de 2018 por um analisador de gás por radiação infra-vermelha [Infrared Gas Analyser (IRGA), Mod. Li-COR® 6400 XT] utilizando-se radiação de $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e concentração de CO_2 de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$. As leituras foram realizadas entre as 08:00 e 11:00 horas da manhã e as variáveis analisadas foram: a taxa de assimilação líquida de CO_2 (A), a concentração intercelular de CO_2 (C_i), a eficiência instantânea de carboxilação da rubisco (A/C_i), obtida pela relação entre a taxa líquida de assimilação de CO_2 e a concentração intercelular de CO_2 ; a condutância estomática de vapores de água (Gs); a taxa de transpiração (E) e a eficiência do uso da água (EUA), obtida pela relação entre quantidade de CO_2 fixado pela fotossíntese e quantidade de água transpirada. As avaliações foram realizadas nas folhas bandeiras totalmente expandidas em uma planta de cada repetição. As folhas utilizadas para a realização dos parâmetros fotossintéticos foram coletadas logo após o término das leituras e imediatamente congeladas em nitrogênio (N) líquido para a determinação dos pigmentos fotossintéticos.

3.2.4 Coleta das plantas e produção de massa seca da parte aérea e raiz

As plantas tiveram suas raízes e parte aéreas (folhas e colmos) coletadas logo após as análises de trocas gasosas, aos 40 dias de cultivo. O sistema radicular foi lavado duas vezes em água destilada para a retirada do excesso de substrato. Em seguida, os materiais vegetais foram separadamente acondicionados em sacos de papel e levados para secagem em estufa de

ventilação de ar forçado a 65 °C até atingir massas constantes. Os dados foram expressos em grama (g) planta⁻¹ MS (massa seca).

3.2.5 Pigmentos fotossintéticos

A determinação da concentração dos pigmentos fotossintéticos foi realizada de acordo com a metodologia proposta por Hiscox e Israelsstam (1979), com auxílio da fórmula de Lichtenthaler (1987). Para isso 0,05 g de material vegetal foram pesados e incubados durante 5 min à 65 °C em 4 ml de dimetilsulfóxido (DMSO) até a remoção completa dos pigmentos do tecido. A absorbância da solução do sobrenadante foi determinada em um espectrofotômetro (Bel Photonics, 1105, Brasil) nos comprimentos de onda de 663, 645 e 470 nm, para a determinação da clorofila *a*, *b* e carotenoides, respectivamente. A clorofila total representa a soma dos valores de clorofilas *a* e *b*. Os teores de clorofilas foram expressos em mg g⁻¹ MF (massa fresca).

3.2.6 Concentração de Al³⁺ e concentrações nutricionais nos tecidos

As massas secas de parte aéreas e raízes foram moídas em moinho tipo Wiley em malha de 1 mm. Massas de aproximadamente 100 mg de amostra foram decompostas com 1,0 mL de HNO₃ (65%, 1,4 kg L⁻¹, 14,4 mol L⁻¹, Vetec) previamente purificado por destilação abaixo do ponto de ebulição em sistema de destilação (modelo duo PUR 2.01E, Subboiling Distillation System, Milestone). As amostras de tecido foram digeridas em um procedimento assistido por micro-ondas (Modelo Electrolux), com HNO₃ concentrado a 65% e H₂O₂ a 30%, em intervalos de 20 segundos em um período total de duas horas. A determinação do Al, Ca, Mg, P, K, Fe, Mn, Zn e Cu foi realizado por espectrômetro de emissão óptica de plasma indutivamente acoplado (ICP-OES) - (Spectro Ciros CCD, Spectro Analytical Instruments), equipado com nebulizador pneumático do tipo “cross-flow”, câmara de nebulização duplo passo (Scott, Spectro Analytical Instrument) e tocha com injetor de quartzo com diâmetro interno de 2,5 mm. O plasma foi gerado utilizando Ar (99,998%, White Martins). A determinação dos nutrientes foram expressos em miligrama (mg) g⁻¹ MS, com exceção do zinco (Zn) e cobre (Cu) que foram expressos em micrograma (µg) g⁻¹ MS.

3.2.7 Índice de translocação e acumulação de Al^{3+}

O índice de translocação (IT) de Al^{3+} para a parte aérea foi determinado conforme a equação descrita por Wilson e Pyatt (2007): $[Al]_{raiz} \times MS_{raiz} / ([Al]_{raiz} \times MS_{raiz}) + ([Al]_{parte\ aérea} \times MS_{parte\ aérea})$.

O índice de acumulação (IA) de Al^{3+} na raiz foi determinado de acordo com a equação descrita por Zacchini et al. (2009): $[Al]_{parte\ aérea} \times MS_{parte\ aérea} / [Al]_{raiz} \times MS_{raiz}$.

3.2.8 Análise estatística

Os dados avaliados foram submetidos a ANOVA e quando os efeitos dos tratamentos foram significativos pelo Teste F ($P < 0,05$), as diferenças entre as médias foram comparadas pelo teste de Scott-Knott, seguindo o modelo matemático inteiramente casualizado em esquema bifatorial 4x3 (quatro espécies de gramíneas e três concentrações de Al^{3+}), com quatro repetições, utilizando o SISVAR (Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil) como programa estatístico. Uma análise de componentes principais (ACP) foi realizada para verificar a estrutura de correlação e o grau de associação entre as concentrações de Al^{3+} e as concentrações nutricionais em tecido. Apenas componentes com autovalores maiores que um foram consideradas nesse estudo. A ACP foi realizada por meio do pacote “FactoMineR” (LE; JOSSE; HUSSON, 2008) do ambiente estatístico R (R CORE TEAM, 2019).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Concentração, índice de translocação e acumulação de Al^{3+}

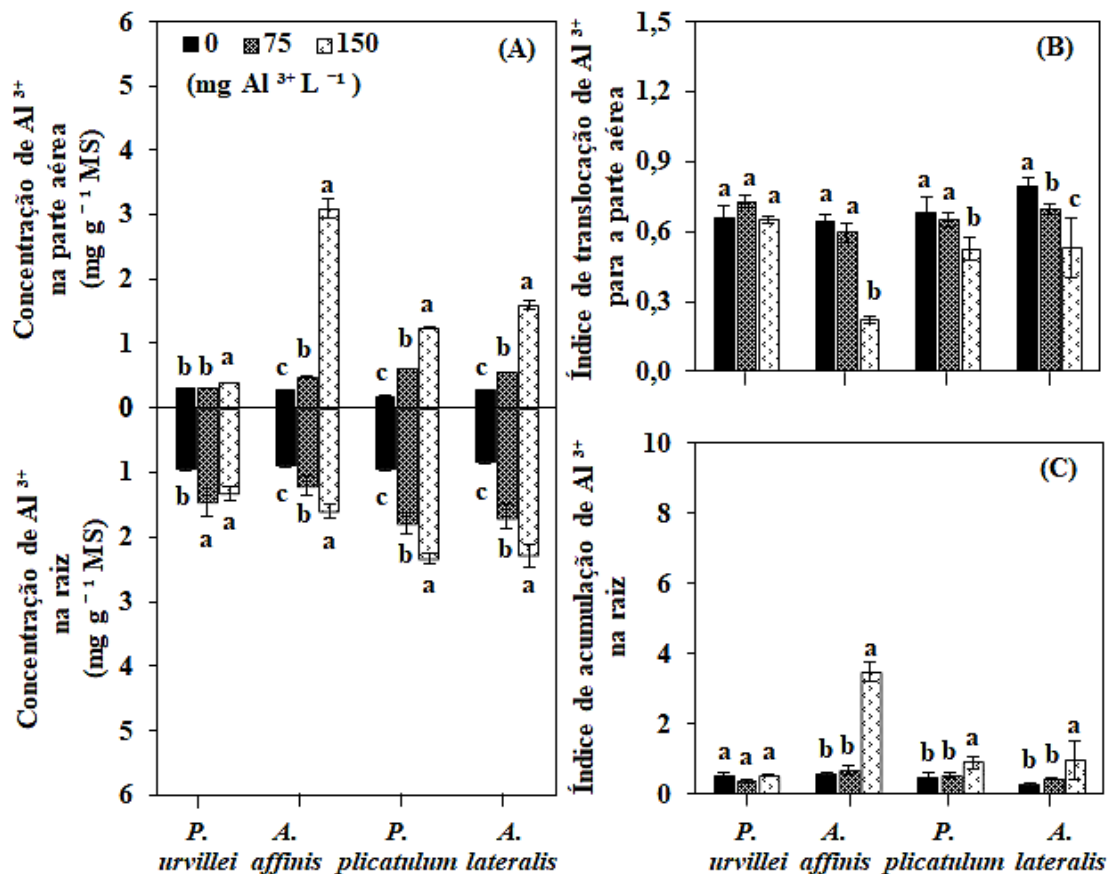
A concentração de Al^{3+} na parte aérea das espécies *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* aumentou com o incremento do Al^{3+} no substrato de cultivo (Figura 1A), proporcionando aumentos de 20%, 92%, 87% e 84% para as referidas espécies em relação aos seus tratamentos controles. Nas raízes, o efeito observado foi semelhante ao encontrado na parte aérea, ocorrendo na concentração de 150 mg $Al^{3+} L^{-1}$ aumentos de 45%, 60% e 63% para as espécies *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*, respectivamente, enquanto que a *P. urvillei* não houve diferença entre as concentrações de 75 e 150 mg $Al^{3+} L^{-1}$.

Na concentração de 150 mg $Al^{3+} L^{-1}$ observou-se redução do índice de translocação (IT) de Al^{3+} para a parte aérea das espécies *A. affinis* e *P. plicatulum* em 65% e 23%, em relação aos seus tratamentos controles, respectivamente (Figura 1B). A espécie *A. lateralis*

apresentou redução no IT com o aumento da concentração de Al^{3+} no substrato de cultivo, enquanto que a *P. urvillei* não mostrou alteração nesse parâmetro.

O índice de acumulação (IC) de Al^{3+} na raiz aumentou em 84%, 48% e 73%, respectivamente nas espécies *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* na presença da maior concentração de Al^{3+} (Figura 1C). A *P. urvillei* não mostrou alteração nesse parâmetro.

Figura 1 - Concentração de Al^{3+} nos tecidos da parte aérea e raiz (A); Índice de translocação de Al^{3+} para a parte aérea (B) e Índice de acumulação de Al^{3+} nas raízes (C) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes de alumínio (0, 75 e 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{L}^{-1}$) na solução nutritiva do cultivo em areia. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P < 0,05$) entre os tratamentos com Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

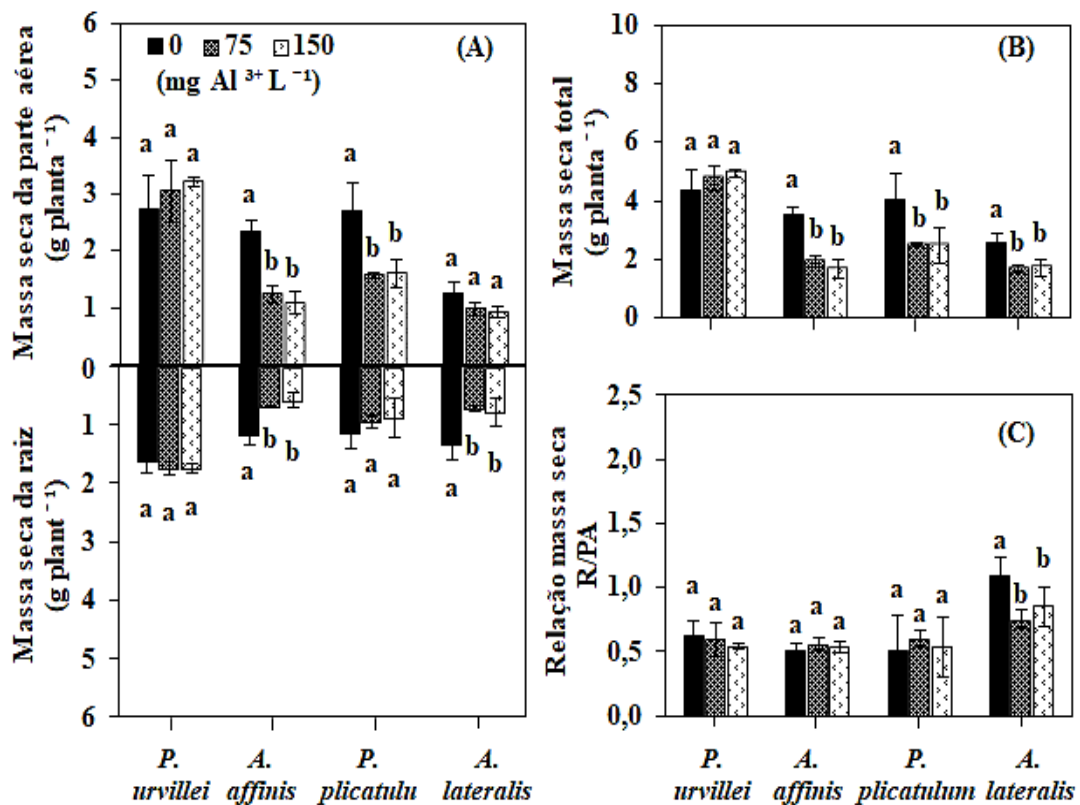
3.3.2 Produção de massa seca

A produção de massa seca da parte aérea (MSPA) diminuiu em 54% e 41% na presença de 75 e 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{L}^{-1}$, respectivamente nas espécies *A. affinis* e *P. plicatulum* (Figura 2A). Nas raízes, a presença do Al^{3+} diminuiu a produção de massa seca (MSR) em 51% e 42% nas espécies *A. affinis* e *A. lateralis*, respectivamente. Das quatro espécies de

gramíneas testadas, a *P. urvillei* foi a única que não apresentou a massa seca alterada pela presença de Al^{3+} no substrato.

A produção de massa seca total (MST) das plantas seguiu a mesma tendência da massa seca das raízes e da parte aérea, sendo afetada negativamente pela presença de Al^{3+} nas espécies *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* (Figura 2B). Por outro lado, o quociente entre a massa seca de raízes e da parte aérea foi somente afetado negativamente pela presença de Al^{3+} na espécie *A. lateralis* (Figura 2C).

Figura 2 - Massa seca da parte aérea e raízes (A); Massa seca total (B) e Relação massa seca de raiz e da parte aérea (R/PA) (C) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes de alumínio (0, 75 e 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{L}^{-1}$) na solução nutritiva do cultivo em areia. Letras distintas indicam diferenças significativas ($P < 0,05$) entre os tratamentos com Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

3.3.3 Trocas gasosas da folha

Na presença de 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{L}^{-1}$ as espécies *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* apresentaram diminuições na taxa de assimilação líquida do CO_2 (A) de 34%, 96%, 57% e 57%, respectivamente (Figura 3A). A *A. affinis*, apresentou redução de 20% da taxa de

assimilação líquida do CO₂ na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹, quando comparada ao tratamento controle.

A concentração intercelular de CO₂ (Ci) nos tratamentos com Al³⁺ aumentou em 48% na espécie *P. plicatum* (Figura 3B). A *A. affinis* e *A. lateralis* aumentaram o Ci somente no tratamento de 150 mg Al³⁺ L⁻¹, enquanto que a *P. urvillei* não foi afetada pelos tratamentos de Al³⁺.

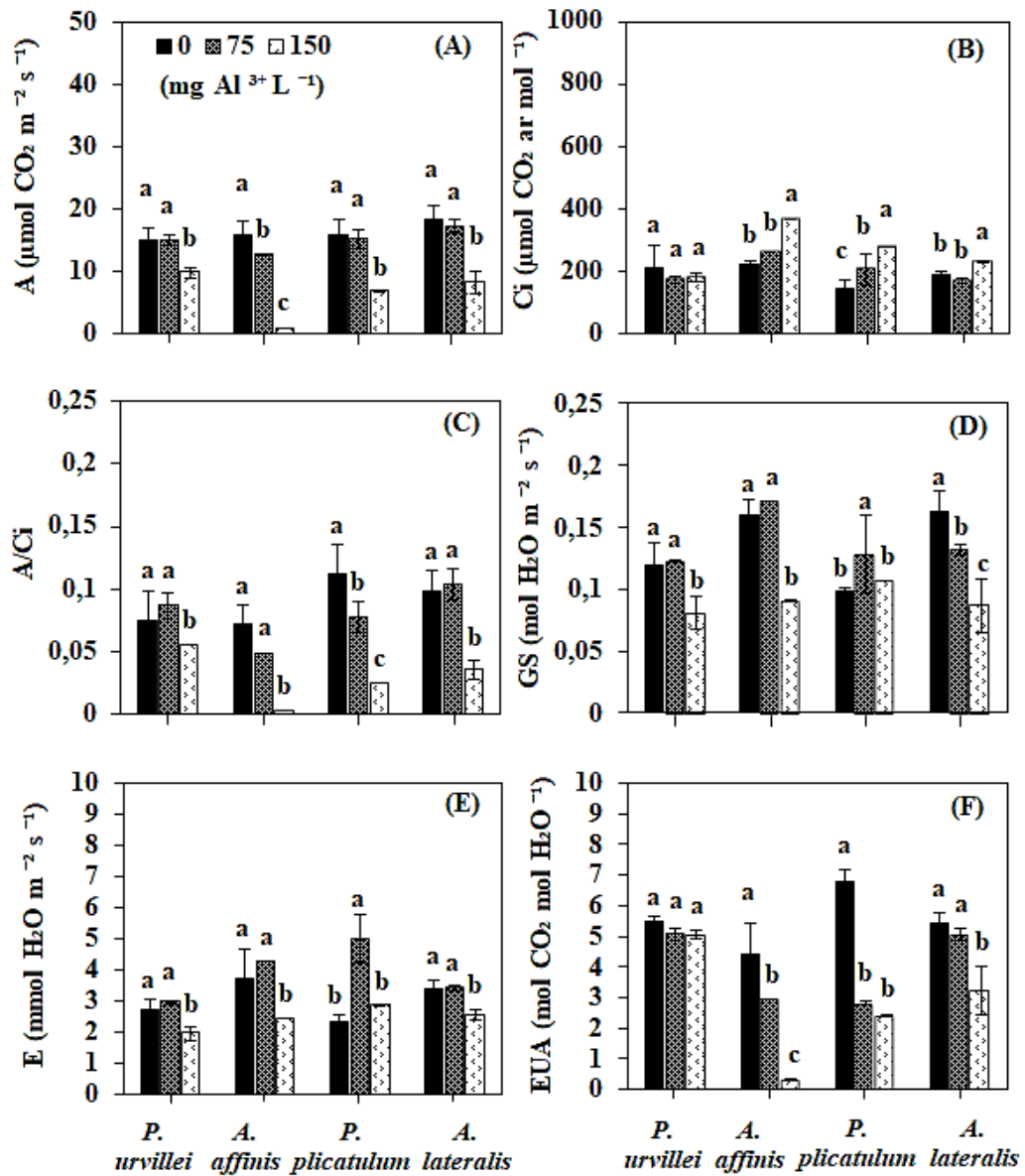
O maior incremento de Al³⁺ no substrato de cultivo afetou negativamente em 29%, 99%, 82% e 70% a eficiência instantânea da carboxilação da rubisco (A/Ci) nas espécies *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatum* e *A. lateralis*, respectivamente (Figura 3C). O tratamento de 75 mg Al³⁺ L⁻¹ diminuiu a A/Ci somente em *P. plicatum*, reduzindo em 36% a eficiência da rubisco quando comparada ao seu tratamento controle.

A concentração de 150 mg Al³⁺ L⁻¹ foi limitante para a condutância estomática (Gs) das espécies *P. urvillei*, *A. affinis* e *A. lateralis*, diminuindo em 33%, 44% e 53%, respectivamente (Figura 3D). A espécie *P. plicatum* somente aumentou a condutância quando exposta ao tratamento de 75 mg Al³⁺ L⁻¹.

A taxa de transpiração (E) reduziu em 150 mg Al³⁺ L⁻¹ para as espécies *P. urvillei*, *A. affinis* e *A. lateralis*, decrescendo em 29%, 34% e 24% em comparação aos seus tratamentos controles, respectivamente (Figura 3E). Por outro lado, a espécie *P. plicatum* foi a única que aumentou a taxa de transpiração no tratamento de 75 mg Al³⁺ L⁻¹.

A eficiência do uso da água (EUA) reduziu em 33% e 92% na espécie *A. affinis* quando submetida aos incrementos de 75 e 150 mg Al³⁺ L⁻¹, respectivamente (Figura 3F). As espécies *P. plicatum* e *A. lateralis* apresentaram diminuição da EUA em 64% e 39% na maior concentração de Al³⁺, enquanto que *P. urvillei* não obteve diferença entre os tratamentos avaliados.

Figura 3 - Taxa de assimilação líquida do CO₂ - A (A), concentração intercelular de CO₂ - Ci (B), eficiência instantânea da carboxilação da rubisco - A/Ci (C), condutância estomática - GS (D), transpiração - E (E) e eficiência do uso da água - EUA (F) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes de alumínio (0, 75 e 150 mg Al³⁺ L⁻¹) na solução nutritiva do cultivo em areia. Letras distintas indicam comparação (P < 0,05) entre concentrações de Al³⁺ para uma mesma espécie. As barras verticais representam ± desvio padrão.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

3.3.4 Pigmentos fotossintéticos

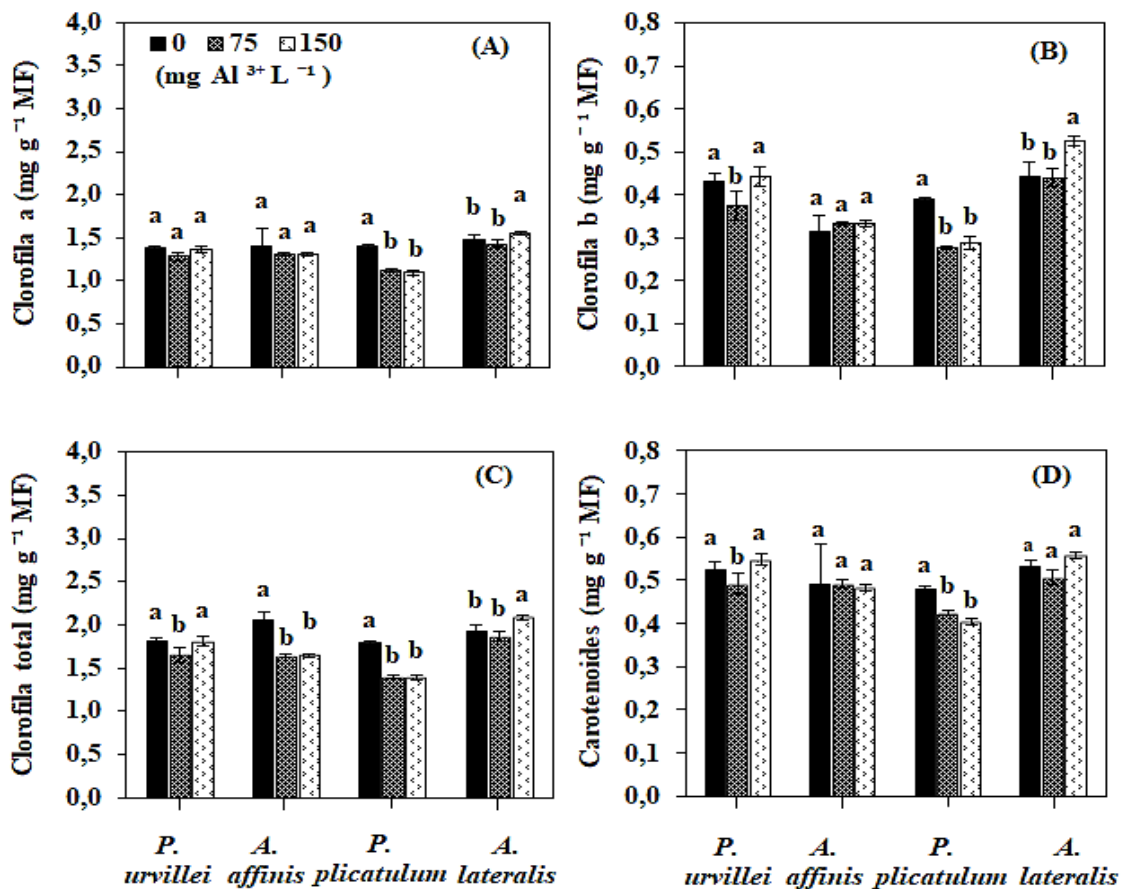
A concentração de clorofila *a* diminuiu em 22% na presença de Al³⁺ somente para a espécie *P. plicatum* (Figura 4A). A concentração da clorofila *b* em *P. urvillei* foi diminuída em 14% na concentração de 75 mg Al³⁺ L⁻¹, afetando também a espécie *P. plicatum*, a qual na presença das concentrações de Al³⁺ apresentou redução da concentração em 28% (Figura

4B). A espécie *A. lateralis* aumentou a concentração de clorofila *a* e *b* em 8% e 18%, respectivamente, na maior concentração de Al^{3+} .

Os incrementos de Al^{3+} (75 e 150 mg L^{-1}) no sistema de cultivo causaram diminuição de 26% e 22% na concentração de clorofila total nas espécies *A. affinis* e *P. plicatum*, enquanto que a *P. urvillei* foi afetada negativamente somente no tratamento com adição de 75 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (Figura 4C). A *A. lateralis*, diferente das outras espécies, obteve incremento da clorofila total em 9% na maior concentração de Al^{3+} .

A concentração de carotenoides em *P. plicatum* diminuiu em 15% nos tratamentos de Al^{3+} . Já *P. urvillei* apresentou decréscimo na concentração de carotenoides apenas na presença de 75 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (Figura 4D). As espécies *A. affinis* e *A. lateralis* não mostraram diferenças na concentração de carotenoides pela variação das concentrações de Al^{3+} .

Figura 4 - Concentração de clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes de alumínio (0, 75 e 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$) na solução nutritiva do cultivo em areia. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

3.3.5 Concentrações de nutrientes

Em *P. urvillei* a concentração de Ca na parte aérea diminuiu na presença de 75 e 150 mg Al³⁺ L⁻¹ no substrato de cultivo (Tabela 1), já a concentração do P foi reduzida apenas na maior concentração de Al³⁺, bem como não houve alteração para o Mg e K (Tabela 1). Em *A. affinis*, houve diminuição das concentrações de P e K com a presença de Al³⁺, porém houve aumento das concentrações de Ca e Mg na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹. A *P. plicatulum*, no geral, apresentou a maior concentração dos macronutrientes nos tecidos de parte aérea na presença da maior concentração de Al³⁺. No entanto, em *A. lateralis* a presença do Al³⁺ não alterou as concentrações de Mg e K, mas, por outro lado, aumentou as concentrações do Ca e P na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹.

Nos tecidos das raízes da *P. urvillei* verificou-se aumento das concentrações de Ca e K com o incremento de Al³⁺ no substrato, mas, por outro lado, houve diminuição da concentração do Mg na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹, não havendo variação para o P. Em *A. affinis*, as concentrações de Ca, Mg e P diminuíram na presença de Al³⁺, já a concentração de K diminuiu somente em 75 mg Al³⁺ L⁻¹. Em *P. plicatulum* a presença de Al³⁺ reduziu a concentração do Ca, entretanto, a concentração de Mg aumentou, e a do K também aumentou, porém somente em 75 mg Al³⁺ L⁻¹, para o P não houve variação. Em *A. lateralis* as concentrações de Ca e Mg reduziram na maior concentração de Al³⁺, enquanto para o P houve aumento, já o K somente aumentou na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹.

Nos tecidos da parte aérea, o incremento do Al³⁺ no substrato de cultivo diminuiu as concentrações de Fe, Zn e Cu em *P. urvillei*, mas não houve alteração na concentração de Mn (Tabela 1). Em *A. affinis* a concentração de Fe diminuiu com o incremento de Al³⁺, já as concentrações de Mn e Cu diminuíram apenas na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹, bem como a concentração de Zn somente diminuiu na maior concentração de Al³⁺. Em *P. plicatulum* a adição de 150 mg Al³⁺ L⁻¹ aumentou as concentrações do Mn e do Cu, enquanto que o Fe e o Zn não foram alterados. Em *A. lateralis*, as concentrações de Fe, Mn e Zn também aumentaram na presença da maior concentração de Al³⁺, já o Cu somente aumentou em 75 mg Al³⁺ L⁻¹.

Nas raízes de *P. urvillei*, o incremento do Al³⁺ promoveu o aumento da concentração do Fe, enquanto a concentração do Zn aumentou apenas na presença da maior concentração de Al³⁺. Por outro lado, a concentração do Mn foi reduzido na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹, e a concentração do Cu não foi alterada. Em *A. affinis*, no geral, a adição de 150 mg Al³⁺ L⁻¹ no substrato de cultivo diminuiu as concentrações dos micronutrientes analisados. Em *P.*

plicatulum as concentrações de Cu e Mn foram diminuídas, respectivamente na presença de 75 e 150 mg Al³⁺ L⁻¹, porém, por outro lado a concentração do Zn aumentou em 150 mg Al³⁺ L⁻¹ e a concentração de Fe não foi alterada. Em *A. lateralis*, as concentrações do Mn e Zn diminuíram com a presença de Al³⁺, mas as concentrações do Fe e Cu diminuíram na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹.

Tabela 1 - Concentrações de nutrientes nos tecidos da parte aérea e raízes de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes (0, 75 e 150 mg Al³⁺ L⁻¹) de alumínio na solução nutritiva do cultivo em areia.

Nutrientes	Concentração de Al ³⁺ (mg L ⁻¹)	Concentração de nutrientes							
		<i>P. urvillei</i>		<i>A. affinis</i>		<i>P. plicatulum</i>		<i>A. lateralis</i>	
		Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz
----- mg g ⁻¹ -----									
Ca	0	5,10 a*	2,62 b	5,24 b	2,73 a	7,24 a	3,15 a	5,68 c	2,68 a
	75	4,03 b	3,05 a	4,54 b	2,31 b	6,52 b	2,89 b	6,38 b	2,45 a
	150	4,37 b	2,94 a	5,64 a	2,51 b	7,45 a	2,25 c	7,21 a	2,10 b
Mg	0	2,07 a	1,29 a	1,86 a	2,15 a	2,55 b	1,08 b	1,90 a	1,06 a
	75	1,82 a	1,67 a	1,51 b	1,57 b	2,74 b	1,43 a	1,96 a	0,95 a
	150	1,87 a	1,77 b	2,09 a	1,38 b	3,17 a	1,29 a	2,10 a	0,65 b
P	0	0,42 a	0,52 a	0,68 a	0,48 a	0,39 b	0,48 a	1,26 b	1,41 c
	75	0,40 a	0,55 a	0,45 c	0,35 b	0,37 b	0,44 a	1,14 c	1,56 b
	150	0,30 b	0,52 a	0,53 b	0,34 b	0,54 a	0,44 a	1,46 a	1,83 a
K	0	15,86 a	7,61 b	17,27 a	7,04 a	15,87 b	4,87 b	14,32 a	7,56 b
	75	15,92 a	9,07 a	13,36 b	6,04 b	16,28 b	6,97 a	14,45 a	10,86 a
	150	15,04 a	8,93 a	14,79 b	7,04 a	16,34 a	4,66 b	15,37 a	7,31 b
Fe	0	1,15 a	0,56 b	0,86 a	0,86 a	0,25 a	0,53 a	0,36 b	1,42 a
	75	0,30 b	0,80 a	0,34 c	0,56 b	0,32 a	0,64 a	0,37 b	0,74 b
	150	0,26 b	0,54 a	0,46 b	0,44 b	0,28 a	0,50 a	0,54 a	1,39 a
Mn	0	0,31 a	0,21 a	0,48 a	0,32 a	0,75 b	0,25 a	0,20 b	0,36 a
	75	0,32 a	0,17 b	0,34 b	0,24 b	0,75 b	0,26 a	0,23 b	0,32 b
	150	0,35 a	0,21 a	0,47 a	0,21 c	0,99 a	0,15 b	0,26 a	0,17 c
----- µg g ⁻¹ -----									
Zn	0	45,77 a	54,51 b	49,41 a	40,72 a	42,05 a	48,73 c	31,38 b	49,52 a
	75	35,96 b	56,21 b	46,59 a	36,91 a	43,96 a	55,81 b	33,33 b	42,60 b
	150	39,00 b	60,87 a	40,99 b	27,31 b	44,19 a	144,51 a	46,71 a	33,72 c
Cu	0	17,91 a	22,33 a	14,77 a	25,17 a	14,10 b	16,41 a	16,38 b	26,43 a
	75	14,04 b	21,55 a	10,57 b	14,77 b	14,63 b	13,03 b	18,58 a	22,28 b
	150	12,33 c	21,27 a	14,02 a	12,17 c	20,69 a	15,58 a	17,35 b	26,43 a

Fonte: Machado, L. C. (2020). Os valores foram obtidos a partir das médias de três repetições referente a cada espécie de gramíneas nativas do bioma Pampa. *Letras distintas indicam diferenças significativas (P < 0,05) entre os tratamentos com Al³⁺ para uma mesma espécie.

3.3.6 Análise de componentes principais

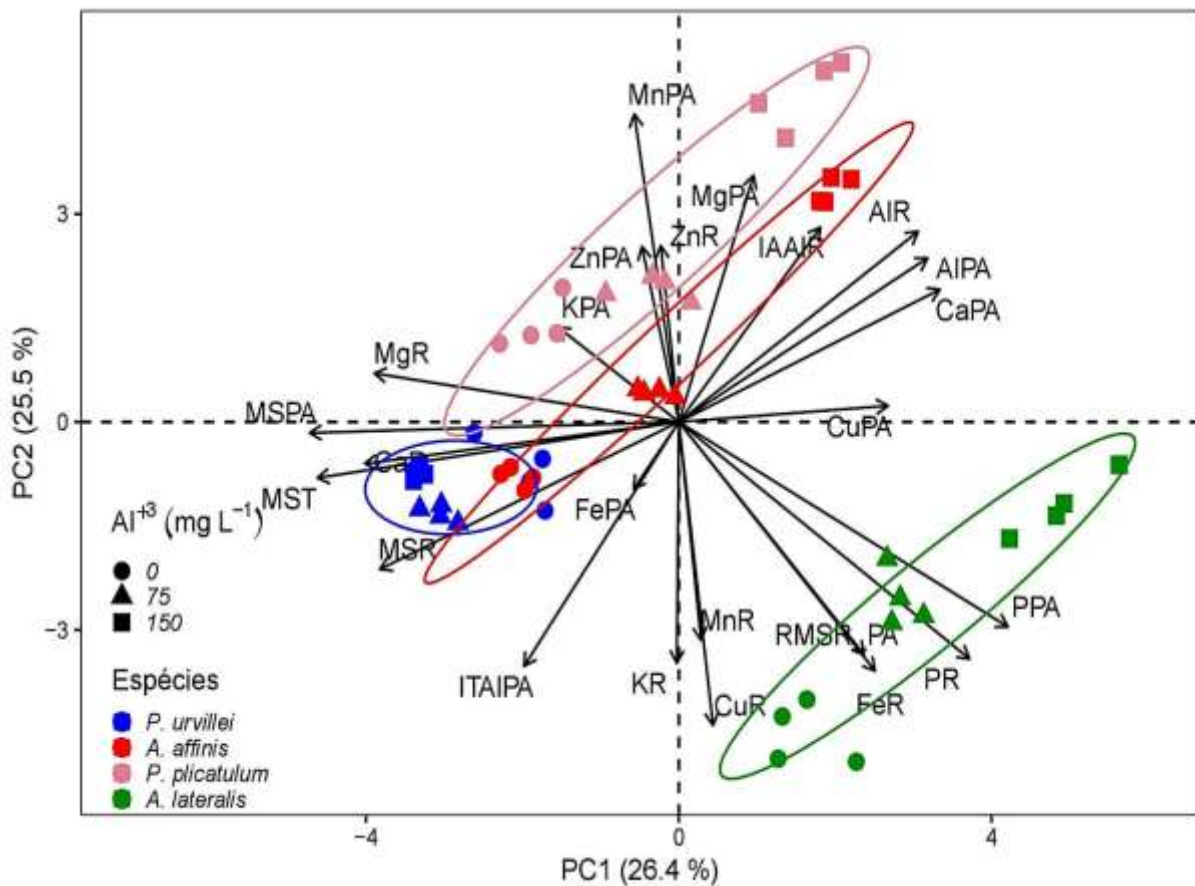
A análise de componentes principais (ACP) demonstrou que a soma da variabilidade nos dois primeiros eixos explicam 51,9% da variação dos resultados originais (Figura 5). Deste total, 26,4% foi explicado pelo componente principal 1 (CP 1) e 25,5% pelo componente principal 2 (CP 2). Em CP 1 avaliam-se os quadrantes direito e esquerdo e em CP 2 avaliam-se os grupos entre os quadrantes superior e inferior.

As espécies *A. affinis* e *P. plicatulum* abrangeram os dois planos cartesianos (quadrante direito e esquerdo), onde as concentrações de 0, 75 e 150 mg Al³⁺ L⁻¹ distribuíram-se de formas similares para ambas, em que as variáveis de maior influência em CP 2 superior foram as concentrações de Al³⁺ nos tecido da parte aérea e raiz, índice de translocação de Al³⁺ para a parte aérea, índice de acumulação de Al³⁺ nas raízes, massa seca da parte aérea, massa seca da raiz, massa seca total e concentrações de macro e micronutrientes como o Ca, Mg, P, Fe, Mn, Zn e Cu na parte aérea, além das concentrações de Ca, Mg, K e Zn no sistema radicular, respectivamente.

O comportamento das variáveis respostas no CP 1 a esquerda em função das concentrações de Al³⁺ na *P. urvillei*, de forma geral, não apresentou grandes variações, ocorrendo ainda uma sobreposição de variáveis incomuns com a *A. affinis*, as variáveis de maior contribuição para essa relação foram a produção de massas seca da parte aérea, massa seca total e a concentração de Ca nas raízes. A *A. lateralis*, por sua vez, apresentou relação oposta nos quadrantes do CP 1 em relação a *P. urvillei*, sendo a relação da massa seca de raiz/parte aérea, concentração de P na parte aérea e as concentrações de P, Fe, Mn e Cu nas raízes as variáveis de maior contribuição.

As concentrações de Al³⁺ na parte aérea e raízes, especificamente, correlacionaram-se positivamente, obtendo forte relação no índice de acumulação de Al³⁺ nas raízes. Por outro lado, uma correlação inversa em CP 1 a esquerda foi observado para o índice de translocação de Al³⁺ para a parte aérea das quatro espécies de gramíneas, além da observada relação inversa entre as concentrações de Al³⁺ e as produções de massa seca. As concentrações de macro e micronutrientes, no geral, apresentaram correlação inversa ou baixa relação positiva às concentrações de Al³⁺.

Figura 5 - Relação entre o componente principal 1 (CP 1) e o componente principal 2 (CP 2) das variáveis de concentração de Al^{3+} no tecido de parte aérea e raiz (AIPA e AIR); índice de translocação de Al^{3+} para a parte aérea (ITAIPA), índice de acumulação de Al^{3+} nas raízes (IAAIR), massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), relação massa seca raiz/parte aérea (RMSR_PA), concentrações de Ca, Mg, P e K nos tecidos de parte aérea e raízes (CaPA, MgPA, PPA, KPA e CaR, MgR, PR, KR) e concentrações de Fe, Mn, Zn e Cu nos tecidos de parte aérea e raízes (FePA, MnPA, ZnPA, CuPA e FeR, MnR, ZnR, CuR), de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes de alumínio (0, 75 e 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{L}^{-1}$) na solução nutritiva do cultivo em areia.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

3.4 DISCUSSÃO

3.4.1 Crescimento e concentração de Al^{3+}

A presença de 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{L}^{-1}$ no substrato de cultivo foi tóxica às espécies *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* causando diminuição da produção de massa seca (Figura 1A). A redução do índice de translocação (IT) de Al^{3+} para a parte aérea nessas gramíneas evidenciou que o excesso de Al^{3+} no substrato induziu o aumento do índice de acumulação (IA) do Al^{3+} no sistema radicular (Figura 1B, C). Desse modo, o acúmulo do metal nas raízes pode estar relacionado aos mecanismos de tolerância da planta. Muhammad, Zvobgo e Guo-ping (2019)

consideraram que o acúmulo de metais nas raízes é um importante mecanismo que contribui para a tolerância das plantas ao metal.

O maior acúmulo de Al^{3+} no tecido radicular pode ser decorrente da imobilização do metal por carboidratos extracelulares na parede celular das raízes, permitindo que menor presença de íons permaneça livre no citoplasma para serem translocados até a parte aérea (ROSSIELLO; JACOB NETTO, 2006; SILVA et al., 2002). O efeito da translocação restrita de Al^{3+} para a parte aérea, confirmada pela forte correlação negativa com a presença de Al^{3+} no sistema radicular, pode estar associado a uma estratégia de defesa das plantas, buscando manter menor concentração do metal nos órgãos fotossintetizantes (POSCHENRIEDER et al., 2008; YANG et al., 2005). Nesse sentido, a *P. urvillei* apresenta-se como a espécie que possivelmente se beneficiou de mecanismos e estratégias de tolerâncias as altas concentrações de Al^{3+} no substrato de cultivo, especificamente por apresentar maior concentração de Al^{3+} nas raízes em relação à parte aérea, além da correlação inversa entre os índices de translocação e acumulação de Al^{3+} . Marques et al. (2020) consideram que a *P. urvillei* é uma espécie em destaque por apresentar alta capacidade funcional na remobilização de elementos minerais, onde o uso eficiente do P contribuiu para o maior crescimento da espécie.

As menores produções de massa seca da parte aérea, massa seca de raiz e massa seca total das espécies *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* (Figura 2A e B) na presença de $150 \text{ mg } Al^{3+} \text{ L}^{-1}$ podem ser justificadas pelas suas correlações inversas observadas na ACP (Figura 5), em que os efeitos do excesso do Al^{3+} tanto no simplasto quanto no apoplasto inviabiliza a extensibilidade das células, promovendo a diferenciação das mesmas e redução do número de células meristemáticas, causando conseqüentemente a menor expansão celular (KOCHIAN et al., 2015; MARIANO et al., 2005). A membrana plasmática é o sítio primário da injúria causada pelas concentrações tóxicas de Al^{3+} (ECHART; CAVALLI-MOLINA, 2001; KOPITTKKE et al., 2015; ZHAO et al., 1987). A integridade da membrana plasmática é dependente da presença do Ca que se liga às proteínas e resíduos de pectina na parede celular, visando manter a impermeabilidade da mesma a íons não desejáveis (ECHART; CAVALLI-MOLINA, 2001; KOCHIAN, 1995; ZHAO et al., 1987). A menor correlação de massa seca de raiz/massa seca da parte aérea (Figura 2C) na *A. lateralis* em relação às concentrações de Al^{3+} indica que o crescimento das raízes foi mais afetado negativamente do que a parte aérea, indicando sensibilidade da espécie ao excesso de Al^{3+} .

Baseando-se na produção de massa seca (Figura 2A, B e C), a espécie *P. urvillei* foi a única que se mostrou tolerante ao Al^{3+} , fato que pode estar correlacionado a menor alteração da concentração do Al^{3+} nos tecidos de raízes e parte aérea (Figura 1), quando comparado as

outras três espécies estudadas. Entretanto, essa espécie não apresentou alteração no índice de acumulação de Al^{3+} nas raízes e índice de translocação do Al^{3+} para a parte aérea (Figura 1), fato que indica que essa espécie se diferenciou das demais nos mecanismos de tolerância ao excesso de Al^{3+} . Já foi observado em outras espécies vegetais que o excesso de Al^{3+} pode induzir aumento da produção de ácidos orgânicos, os quais podem imobilizar o Al^{3+} no apoplasto e no substrato de cultivo (KOCHIAN et al., 2015; KOPITTKKE et al., 2015). Estudos com trigo e cevada identificaram que o gene *TaALMT1* está envolvido com o aumento da exsudação de malato na rizosfera como resposta à presença de Al^{3+} (DELHAIZE et al., 2004; ECHART; CAVALLI-MOLINA, 2001; RYAN, 2011; SASAKI et al., 2016). A tolerância das plantas ao Al^{3+} pode ser dependente da compartimentalização do metal nos vacúolos. Estas duas estratégias são sugeridas como mecanismos utilizados por espécies consideradas mais adaptadas ao excesso de Al^{3+} (KOCHIAN et al., 2015). Tais mecanismos também podem contribuir para a maior eficiência ao uso de nutrientes por espécies do gênero *Paspalum*, quando comparadas às outras espécies do bioma Pampa (OLIVEIRA et al., 2018).

3.4.2 Alterações fisiológicas e estado nutricional

O aumento da concentração intercelular de CO_2 nas espécies *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* em função do incremento de Al^{3+} (Figura 3B), possivelmente, está relacionado à menor taxa de assimilação líquida de CO_2 (Figura 3A), indicando que uma maior quantidade de CO_2 ficou disponível. Segundo Cambrollé et al. (2015), a redução da taxa de fotossíntese líquida, como observado na figura 3A, pode ser atribuída a diferentes efeitos promovidos por metais sobre a integridade ou a função fotoquímica na planta. Essa redução da eficiência do aparato fotossintético possivelmente está relacionada ao excesso de Al^{3+} , o qual pode diminuir a atividade de enzimas envolvidas na fixação e redução do carbono. O aumento da concentração intercelular de CO_2 pode ser proveniente das alterações na atividade da enzima rubisco pela presença do metal (MYSLIWA-KURDZIEL PRASAD; STRZALKA, 2004). A inibição da atividade desta enzima na presença de metais pode ser devido à substituição de Mg^{2+} por íons metálicos no sítio ativo de subunidades da rubisco, resultando em diminuição na atividade da rubisco carboxilase (Figura 3C), interferindo nos processos de condutância estomática, taxas transpiratórias e eficiência do uso da água (Figura 3D, E e F), além de outras funções na planta que estão interligadas ao potencial metabólico do corpo vegetal (SIEDLECKA; KRUPA, 2004).

As diminuições nas concentrações dos pigmentos fotossintéticos (Figura 4), em decorrência do efeito tóxico promovido pelo Al^{3+} , observados principalmente na espécie *P. plicatulum* podem estar associadas à peroxidação de membranas dos cloroplastos, além de danos ao DNA pela formação das espécies reativas de oxigênio em virtude da toxidez do Al^{3+} nessas espécies (GARCIA-OLIVEIRA et al., 2015; GILL; TUTEJA, 2010). Ou ainda, podem estar associadas ao aumento da degradação das clorofilas através do efeito tóxico no transporte de elétrons na fotossíntese (RAMPIM; LANA, 2013). A diminuição da concentração de carotenoides observada em *P. plicatulum* (Figura 4D) pode ter se dado em decorrência da função fotoprotetora do aparato fotoquímico, prevenindo desta forma, danos foto-oxidativos às moléculas de clorofilas (BOSE et al., 2011; MATSUMOTO et al., 2015). O aumento das clorofilas *a* e *b* em *A. lateralis* pode relacionar-se a menor expansão foliar e maior concentração de pigmentos por unidade de massa (BOSE et al., 2011; CHEN et al., 2005; RAMPIM; LANA, 2013), uma vez que esta espécie caracteriza-se por apresentar menor produção de massa seca, e a ação de qualquer distúrbio ambiental restringe drasticamente o seu crescimento (OLIVEIRA et al., 2018).

As concentrações dos macro e micronutrientes nos tecidos de parte aérea e raízes das gramíneas cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (75 e 150 mg Al^{3+} L⁻¹) variaram entre as espécies (Tabela 1) e em sua maioria, as maiores concentrações de nutrientes foram obtidas no tratamento controle. A correlação positiva da concentração de Ca nas raízes da *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* e as produções de massas secas (Figura 5) indica que o Ca tem um papel importante na tolerância ao Al^{3+} . Por outro lado, a correlação positiva entre concentrações de Ca e Mg na parte aérea nas espécies de gramíneas e as concentrações de Al^{3+} evidencia que possivelmente o Ca e o Mg atuaram como agentes atenuadores dos efeitos tóxicos do Al^{3+} (BOSE et al., 2015).

Em estudos com *Triticum aestivum*, a tolerância ao excesso de Al^{3+} , foi correlacionada positivamente aos aumentos nos teores de Ca e Mg no interior da célula, onde estes elementos colaboraram para a estabilização de processos associados ao funcionamento adequado do aparato fotossintético (MOUSTAKA et al., 2016). Apesar do excesso de Al^{3+} nas raízes poder inibir a absorção de Ca e Mg ou competir pelos mesmos transportadores de membranas (BOSE et al., 2015), as espécies de gramíneas em suas partes aéreas mostraram correlações positivas em relação ao Al^{3+} presente no tecido (Figura 5), evidenciando que a absorção e o transporte desses elementos não foi comprometido drasticamente.

Em condições de excesso de Al^{3+} , o Ca atua na estabilização da parede celular das regiões meristemáticas de crescimento, bem como na membrana plasmática contribuindo para

a absorção de outros nutrientes (FREITAS et al., 2006). Em trabalhos realizados com milho em condições de incremento do Al^{3+} no substrato, observou-se que o aumento da concentração de Ca na solução contribuiu para um aumento no comprimento radicular das plantas (CANAL; MIELNICZUK, 1983). Das quatro espécies estudadas, a *P. urvillei* foi a gramínea que apresentou a maior concentração de Ca nos tecidos do sistema radicular.

Danos no desenvolvimento do sistema radicular promovidos pela toxicidade do Al^{3+} podem gerar efeitos negativos sobre a capacidade das plantas em explorar o substrato de cultivo para a aquisição de água e nutrientes (KABATA-PENDIAS, 2011; MARSCHNER, 2012). Dessa forma, a redução das concentrações dos macro e micronutrientes pode estar proporcionalmente relacionada à concentração de Al^{3+} disponível no substrato, estando ligada a baixa mobilidade no meio, através de mecanismos envolvidos no processo de difusão, limitando o desenvolvimento das raízes (MARSCHNER, 2012).

As concentrações dos micronutrientes nas quatro gramíneas variaram com a adição crescente de Al^{3+} no substrato de cultivo (Tabela 1). O excesso de Al^{3+} é capaz de alterar a homeostase absorptiva das plantas, comprometendo o transporte iônico dos elementos através da capacidade de troca iônica nos locais de adsorção dos colóides, presente no ambiente de cultivo (GUO-PING, 2019; MUHAMMAD; ZVOBGO; SPOSITO, 1995). Assim, os dados da ACP entre as concentrações de Fe, Mn, Zn e Cu e da presença de Al^{3+} (Figura 5) podem sugerir desbalanços nutricionais, onde a toxidez por Al^{3+} induz variações nas propriedades da membrana, nas funções de transportadores e canais iônicos, advindo do aumento da permeabilidade da membrana não específica, podendo ocasionar a deficiência ou absorção excessiva de outros nutrientes (KABATA-PENDIAS, 2011).

3.5 CONCLUSÕES

O incremento das concentrações de Al^{3+} no substrato de cultivo (75 e 150 mg Al^{3+} L⁻¹) promoveu alteração na concentração de Al^{3+} nos tecidos das gramíneas, sendo *P. urvillei* a menos afetada.

As alterações nos índices de acumulação nas raízes e de translocação do Al^{3+} para a parte aérea indicam que existem mecanismos de tolerância ao excesso de Al^{3+} , porém esses eventos não conferiram tolerância à toxidez de Al^{3+} em *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*, sendo, portanto, consideradas como mais sensíveis aos efeitos tóxicos do Al^{3+} .

A espécie *P. urvillei* foi tolerante ao excesso de Al^{3+} devido acumular o metal nas raízes, sem que a produção de biomassa seca dos órgãos da planta fosse comprometida.

A assimilação líquida de CO₂ das quatro espécies de gramíneas foi comprometida principalmente pela concentração de 150 mg Al³⁺ L⁻¹.

A *P. plicatulum* teve a concentração de pigmentos fotossintéticos afetados negativamente pelo Al³⁺.

As concentrações de Ca e Mg na parte aérea das gramíneas correlacionaram-se positivamente às concentrações de Al³⁺, evidenciando que possivelmente estes elementos atuam como agentes atenuadores dos efeitos tóxicos do Al³⁺.

REFERÊNCIAS

- ALIA, F. J. et al. Effects of aluminum, iron and/or low pH on rice seedlings grown in solution culture. **International Journal of Agriculture and Biology**, Faisalabad, v.17, p.702-710, 2015.
- BALDI, E. Soil-applied phosphorous is an effective tool to mitigate the toxicity of copper excess on grapevine grown in rhizobox. **Science Horticulture**, Amsterdam, v.227, p.102-111, 2018.
- BANDINELLI, D. G. et al. Composição florística de pastagem natural afetada por fontes de fósforo, calagem e introdução de espécies forrageiras de estação fria. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.35, p.84-91, 2005.
- BLOOM, P. R.; ERICH, M. S. The quantification of aqueous aluminum. In: SPOSITO, G. (Ed.) **The environmental chemistry of aluminum**. Boca Raton: Lewis, 1995. p.1-38.
- BOSE, J. et al. Role of magnesium in alleviation of aluminum toxicity in plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxiford, v.62, p.2251-2264, 2011.
- BOSE, J. et al. Specificity of ion uptake and homeostasis maintenance during acid and aluminium stresses. In: PANDA, S.K., FRANTIŠEK, B. (eds.). **Aluminum stress adaptation in plants**. Springer International Publishing, 2015, p. 229-252.
- CAMBROLLÉ, J. et al. Evaluating wild grapevine tolerance to copper toxicity. **Chemosphere**, Oxiford, v.120, p.171-178, 2015.
- CANAL, I. N.; MIELNICZUK, J. Parâmetros de absorção de potássio em milho (*Zea mays* L.), afetadas pela interação alumínio-cálcio. **Ciência e Cultura**, Campinas, v.35, p.336-340, 1983.
- CHEN, L.S. et al. Effects of aluminum on light energy utilization and photoprotective systems in citrus leaves. **Annals of Botany**, Oxiford, v.96, p.35-41, 2005.
- CONCEIÇÃO, L. D. H. C. S. DA; SERENO, M. J. C. DE M.; BARBOSA NETO, J. F. Aluminum tolerance in plants: toxicity, mechanisms and genes in cultivated species. **Revista Brasileira Agrociência**, Pelotas, p.01-10, 2008.
- CRUZ, P. et al. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the South of Brazil. **Rangeland Ecology and Management**, Lakewood, v.64, p.350-358, 2010.
- DELHAIZE, E. et al. Engineering high-level aluminum tolerance in barley with the ALMT1 gene. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v.101, p.15249-15254, 2004.
- ECHART, C. L.; CAVALLI-MOLINA S. Aluminum phytotoxicity: effects, tolerance mechanisms and its genetic control. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.31, p.531-541, 2001.
- FREITAS, F. A. et al. Absorção de P, Mg, Ca e K e tolerância de genótipos de arroz submetidos a estresse por alumínio em sistemas hidropônicos. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.36, p.72-79, 2006.

- FURLANI, P. R.; FURLANI, A. M. C. Tolerância a alumínio e eficiência a fósforo em milho e arroz: características independentes. **Bragantia**, São Paulo, v.50, p.331-340, 1991.
- GARCIA-OLIVEIRA, A. L. et al. Breeding for Al tolerance by unravelling genetic diversity in bread wheat. In: PANDA, S.K.; BALUSKA, F. (Ed.). **Aluminium Stress Adaptation and Communication in Plants**, Berlin: Springer, 2015. Cap.24, p.125-153.
- HISCOX, J. D.; ISRAELSTAM, G. F. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Canadian Journal of Botany**, Austrália, v.57, p.1132-1334, 1979.
- HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. The water culture method for growing plants without soils. Berkeley: **California Agricultural Experimental Station**, Califórnia, 1950, 347p.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE; 2004. (Série Manuais Técnicos em Geociências n1). Disponível em: www.ibge.gov.br/home Acessado em: 17 de dezembro de 2019.
- KABATA-PENDIAS, A. **Trace elements in soils and plants**. 4 ed. Florida: Boca Raton, 2011, cap 5.
- KOCHIAN, L. et al. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. **Annual Review of Plant Biology**, Michigan, v.55, p.459-493, 2004.
- KOCHIAN, L. et al. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance. **Annual Review of Plant Biology**, Michigan, v.66, p.571-598, 2015.
- KOPITTKE, P. M. et al. Identification of the primary lesion of toxic aluminum in plant roots. **Plant Physiology**, Rockville, v.167, p.1402-1411, 2015.
- KOPITTKE, P. M. et al. Kinetic and nature of aluminium rhizotoxic effects. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.67, p.4451-4467, 2016.
- LANA, M. C. et al. Tolerance of physic nut plants to aluminum activity in nutrient solution. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v.29, p.582-589, 2013.
- LE, S.; JOSSE, J.; HUSSON, F. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. **Journal of Statistical Software**, Los Angeles, v.25, p.1-18, 2008.
- LI, H. et al. Aluminum toxicity-induced alterations of leaf proteome in two citrus species differing in aluminum tolerance. **International Journal of Molecular Sciences**, Switzerland, v.17, p.1180, 2016.
- MACHADO, J. M. et al. Morphogenesis of native grasses of Pampa biome under nitrogen fertilization. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Piracicaba, v.42, p.22-29, 2013.
- MAEJIMA, E. et al. Phosphorus deficiency enhances aluminum tolerance of rice (*Oryza sativa*) by changing the physicochemical characteristics of root plasma membranes and cell walls. **Journal Plant Physiology**, EUA, v.171, p.9-15, 2014.
- MARIANO, E. D. et al. Metabolism and root exudation of organic acid anions under aluminium stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Rio de Janeiro, v.17, p.157, 2005.

- MARQUES, A. C. R. et al. Interaction between growth strategies and phosphorus use efficiency in grasses from South America natural grasslands. **Revista Ceres**, Viçosa, v.67, p.001-007, 2020.
- MARQUES, A. C. R. et al. Phosphorus fractionation in grasses with different resource-acquisition characteristics in natural grasslands of South America. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v.35, p.203-212, 2019.
- MARSCHNER, P., **Marschner's mineral nutrition of higher plants**. 3. ed. Londres: Academic Press, 2012. p.331-346.
- MASSOCATTO, C. L. et al. Quantificação de elementos potencialmente tóxicos presentes em diferentes cultivares de grãos de soja e milho comercializados na região Noroeste do Paraná. **Scientia Agraria Paranaensis**, Paraná, v.12, p.182-192, 2013.
- MATSUMOTO, H. et al. Signaling Pathways of Aluminum Induced Programmed Cell Death in Higher Plants In: PANDA, S. K.; BALUSKA, F. **Aluminium Stress Adaptation and Communication in Plants**, Berlin: Springer, 2015, p.63-80.
- MOUSTAKA, J. et al. Aluminum resistance in wheat involves maintenance of leaf Ca^{2+} and Mg^{2+} content, decreased lipid peroxidation and Al accumulation, and low photosystem II excitation pressure. **Biometal**, Dordrecht, v.29, p.611-623, 2016.
- MUHAMMAD, N.; ZVOBGO, G.; GUO-PING, Z. The beneficial effects and possible mechanisms of aluminum on plant growth in acidic soil. **Journal of Integrative Agriculture**, China, v.18, p.1518-1528, 2019.
- MYSLIWA-KURDZIEL, B.; PRASAD, M. N. V.; STRZALKA, K. Photosynthesis in metal plants. In: PRASAD, M. N. V. (Ed.), Heavy Metal Stress in Plants. **From Molecule to Ecosystems**, Berlin, 2004, p.146-181.
- OLIVEIRA, L. B. De. et al. Phosphorus allocation and phosphatase activity in grasses with different growth rates. **Oecologia**, New York, v.186, p.633-643, 2018.
- POSCHENRIEDER, C. et al. A glance into Aluminum toxicity and resistance in plants. **Science of The Total Environment**, Amsterdam, v.400, p.356-368, 2008.
- QUADROS, F. L. F. DE; TRINDADE, J. P. P.; BORBA, M. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: JACQUES, V. (Ed.). **Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade**. 1. ed. Brasília, 2009, p.208-215.
- R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/> 2019.
- RAMPIM, L.; LANA, M. Do C. Mecanismo de tolerância interna das plantas ao alumínio. **Colloquium Agrariae**, São Paulo, v.9, p.72-89, 2013.
- ROSSIELLO, R. O. P.; JACOB NETTO, J. Toxidez de alumínio em plantas: novos enfoques para um velho problema. In: FERNANDES, M. S. (Ed.). **Nutrição Mineral de Plantas**. 22. ed. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006, p.375-418.
- RYAN, P. R. et al. The identification of aluminium-resistance genes provides opportunities for enhancing crop production on acid soils. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.62,

p.9-20, 2011.

SANTOS, A. B. DOS et al. Morfogênese de gramíneas nativas do Rio Grande do Sul (Brasil) submetidas a pastoreio rotativo durante primavera e verão. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.44, n.1, p.97-103, 2014.

SANTOS, A. B. Dos et al. Morphogenetic characteristics of natural grasses of South Brazil under nitrogen levels. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.43, p.503-508, 2013.

SASAKI, T. et al. A chimeric protein of aluminum-activated malate transporter generated from wheat and Arabidopsis shows enhanced response to trivalent cations. **Acta Biochimica et Biophysica**, Oxford v.1858, p.1427-1435, 2016.

SIEDLECKA, A.; KRUPA, Z. Rubisco activity maintenance in environmental stress conditions-how many strategies. **Cell and Molecular Biology Letters**, v.9, p.56-57, 2004.

SILVA, I. R. et al. F. Physiological aspects of aluminum toxicity and tolerance in plants. In: Alvarez V. et al. **Tópicos em Ciência do Solo**, Viçosa, v.2, p.277-335, 2002.

STEFANELLO, R.; GOERGEN, P. C. H. Aluminum toxicity on the germination of *Cynara scolymus* L. SEEDS. **Cultura Agronômica**, Ilha Solteira, v.28, p.42-49, 2019.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Art Med, 2017. 954p.

TIECHER, T. et al. Phosphorus application and liming effects on forage production, floristic composition and soil chemical properties in the Campos biome, southern Brazil. **Grass and Forage Science**, Malden, v.69, p.567-579, 2014.

WILSON, B.; PYATT, F. B. Heavy metal bioaccumulation by the important food plant, *Olea europaea* L., in an ancient metalliferous polluted area of Cyprus. **Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology**, New York, v.78, p.390-394, 2007.

YANG, J. L. et al. Aluminum resistance requires resistance to acid stress: a case study with spinach that exudes oxalate rapidly when exposed to Al stress. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.56, p.1197-1203, 2005.

ZACCHINI, M., et al. Metal tolerance, accumulation and translocation in poplar and willow clones treated with cadmium in hydroponics. **Water Air Soil Pollut**, Dordrecht, v.197, p.23-34, 2009.

ZHAO, X. J.; SUCOFF, E.; STADELMANN, E. J. Al^{3+} and Ca^{2+} alteration of membrane permeability of *Quercus rubra* root cortex cells. **Plant Physiology**, Rockville, v.83, p.159-162, 1987.

4 ESTUDO II

ALTERAÇÕES BIOQUÍMICO-FISIOLÓGICAS DE QUATRO GRAMÍNEAS NATIVAS DO BIOMA PAMPA COMO MECANISMOS DE TOLERÂNCIA AO EXCESSO DE ALUMÍNIO.

RESUMO

O campo nativo presente no bioma Pampa, em sua maioria, evoluiu em solos ácidos e quimicamente pobres em nutrientes, indicando a versatilidade de algumas espécies com base em suas formas biológicas em desenvolver mecanismos adaptativos às condições ambientais desfavoráveis. O alumínio (Al^{3+}) é um metal frequentemente encontrado em abundância nos solos ácidos e é um dos principais fatores que limitam a produção de diversas culturas, causando danos nos processos bioquímico-fisiológicos, o que gera efeitos negativos para o desenvolvimento vegetal. O presente estudo objetivou avaliar as alterações bioquímico-fisiológicas de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa como mecanismos de tolerância ao excesso de Al^{3+} . Utilizou-se o delineamento inteiramente casualizado em esquema bifatorial (4x3), sendo quatro espécies de gramíneas (*Paspalum urvillei*, *Axonopus affinis*, *Paspalum plicatulum* e *Andropogon lateralis*) e três concentrações de Al^{3+} (0, 75 e 150 mg L^{-1}) com cinco repetições cada. Aos 15 dias de cultivo, em condições de Al^{3+} , avaliaram-se as trocas gasosas da folha, seguido de coletas das plantas para a determinação da concentração de Al^{3+} e nutrientes nos tecidos vegetais, biometria de raízes, produção de massa seca, concentrações de pigmentos fotossintéticos, concentração de proteínas solúveis totais, atividade da guaiacol peroxidase (POD), concentrações do peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e peroxidação lipídica (TBARS). Os incrementos de Al^{3+} (75 e 150 mg L^{-1}) aumentaram a concentração de Al^{3+} , principalmente, nas raízes da *P. urvillei* e *A. affinis*, apresentando-se como as mais tolerantes ao excesso de Al^{3+} , devido a maior presença do metal no sistema radicular. Por outro lado, a *P. plicatulum* e *A. lateralis* caracterizaram-se como as mais sensíveis à toxidez por Al^{3+} . O Al^{3+} afetou negativamente os parâmetros biométrico-morfológicos do sistema radicular, bem como a diminuição da produção de massa seca das quatro espécies. Além de promover nas mesmas, a redução da assimilação líquida de CO_2 . A *P. urvillei* não apresentou alteração nos pigmentos fotossintéticos. A atividade da POD foi comprometida pelo efeito tóxico do Al^{3+} , o qual promoveu principalmente no sistema de parte aérea o aumento do H_2O_2 , ocasionando consequentemente o aumento da peroxidação lipídica, resultando em baixa resposta do sistema antioxidante das espécies de gramíneas. As concentrações de nutrientes foram alteradas com o incremento de Al^{3+} (75 e 150 mg L^{-1}), sendo o Ca, Mg e K os mais afetados, obtendo correlações inversas às concentrações de Al^{3+} .

Palavras-chave: Toxidez por Al^{3+} . Morfologia de raízes. Trocas Gasosas. Estresse oxidativo. Nutrição mineral.

4.1 INTRODUÇÃO

A evolução das espécies vegetais nativas do bioma Pampa se deu em grande parte nos solos ácidos e quimicamente pobres em nutrientes, indicando a presença de mecanismos adaptativos às condições de baixos níveis de nutrientes e à presença de elementos tóxicos (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009; RAMPIM; LANA; FRANDOLOSO, 2013). Segundo Boldrini et al. (2010), o sucesso das gramíneas do bioma Pampa está baseado na variabilidade e versatilidade das suas formas biológicas e adaptativas às pressões impostas pelo meio, tais como limitações a deficiência hídrica e de nutrientes ou ainda através de ações ocasionadas pelo homem ao ambiente natural.

A degradação da matéria orgânica e remoção de cátions básicos reduzem o valor de pH na solução do solo por meio da liberação de H^+ , resultando na formação de um ambiente ácido (KOPITTKE et al., 2015). Os íons de H^+ disponíveis no solo agem sobre os minerais promovendo a liberação do alumínio trivalente (Al^{3+}), que é a principal forma de absorção pelas plantas (BALDI et al., 2018). O Al^{3+} presente no solo é um fator limitante para o crescimento e produção de diversas culturas econômicas, e sua toxicidade ocasiona o desequilíbrio nutricional às plantas, além de promover efeitos primários na morfologia estrutural do sistema radicular, o qual geralmente acumula mais Al^{3+} do que a parte aérea (GUO-PING, 2019; MUHAMMAD; ZVOBGO; SADE et al., 2016). Contudo, elevadas concentrações de Al^{3+} no substrato podem estimular o transporte do metal para a parte aérea e, dessa forma, interferir em vários processos fisiológicos, a exemplo do fluxo de elétrons da fotossíntese, alterações na composição das membranas do cloroplasto e inibição da síntese e/ou alterações na estrutura dos pigmentos fotossintéticos (CAMBROLLÉ et al., 2013; RAMPIM; LANA, 2013). Além disso, o processo de divisão mitótica e expansão celular das raízes em condições de estresse por Al^{3+} tendem a apresentar distúrbios na região distal da zona de transição do ápice radicular, por ser considerada uma região de maior sensibilidade ao Al^{3+} . Dessa forma, isso compromete o crescimento radicular através do encurtamento e o espessamento das pontas radiculares, reduzindo a formação de raízes finas e consequentemente causando a diminuição da produção da biomassa foliar por meio da absorção ineficiente de água e nutrientes pelas raízes (KOCHIAN et al., 2004; KOPITTKE et al., 2016).

Outro aspecto associado à toxidez por Al^{3+} nas plantas é o distúrbio bioquímico celular pelo aumento da síntese de espécies reativas de oxigênio (EROs) através do efeito redox dados pelo excesso de radicais superóxido ($O_2^{\cdot-}$) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2)

(CHOUDHARY et al., 2007; GILL; TUTEJA, 2010). As EROs são altamente reativas e a sua homeostase é controlada pelo sistema de defesa antioxidante (GRATÃO et al., 2005), podendo a absorção excessiva de Al^{3+} pelas plantas ocasionar o estresse oxidativo pelo desequilíbrio existente entre as respostas do sistema de defesa e o aumento da produção de EROs, as quais causam a peroxidação lipídica das membranas celulares (SOTO; GAETE; HIDALGO, 2011).

Algumas plantas visando garantir sua sobrevivência às condições nutricionais desfavoráveis (toxicidade ou deficiência) desencadeiam processos adaptativos. Quanto ao excesso de Al^{3+} , vários mecanismos têm sido reportados, tais como aqueles que dificultam ou impedem a sua entrada nas raízes ou, por outro lado, facilitam a passagem do metal, mas que tendem a imobilizá-lo no simplasto celular, envolvendo processos complexos de transporte iônico, síntese molecular e indução enzimática (LANA et al., 2013; TAIZ; ZEIGER, 2017). Com isso, a caracterização das diferentes respostas bioquímico-fisiológicas das espécies nativas do bioma Pampa, tais como *Paspalum urvillei*, *Axonopus affinis*, *Paspalum plicatulum* e *Andropogon lateralis*, em relação ao excesso de Al^{3+} pode trazer contribuições relevantes às áreas de grandes produções comerciais ou aos sistemas extensivos pastoris. Além disso, essas espécies poderiam atuar como plantas colaboradoras na diminuição dos efeitos tóxicos causados por excesso de Al^{3+} através da coabitação, caracterizando-se como um sistema integrado entre as gramíneas e as lavouras produtoras economicamente. A absorção e acumulação do metal nos tecidos vegetais das espécies de gramíneas podem desencadear estratégias de combate ao efeito tóxico do Al^{3+} , como a exsudação de íons e compostos orgânicos, a exemplo dos ácidos orgânicos de baixo peso molecular. Esses compostos modificam a concentração de ligantes orgânicos e o valor de pH da solução do solo, que influenciam diretamente a solubilidade e distribuição das espécies solúveis de Al^{3+} , ou ainda podem responder aos mecanismos do sistema bioquímico de defesa, pelo aumento da atividade de enzimas colaboradoras ao efeito antioxidante do sistema vegetal em relação à ação tóxica do metal (KABATA - PENDIAS, 2011).

Com base na distribuição da tipologia funcional dos grupos de captura e conservação de recursos (MARQUES et al., 2019, 2020; QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009), relacionada ao comportamento das espécies nativas e sua importância no reconhecimento e manejo dos ambientes de alta diversidade e distúrbios ambientais não específicos, as espécies nativas do bioma Pampa como *P. urvillei*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* são gramíneas que caracterizam-se por hábitos de crescimento mais ereto, as quais podem alterar toda a sua estrutura e tipologia funcional de crescimento com a alta pressão de pastejo. A *Axonopus*

affinis, cresce por estolões e é uma espécie, assim como as outras, comumente encontrada em áreas de planície ou regiões de suaves ondulações que apresentam alta umidade do solo (MACHADO et al., 2013). Desta forma, as respostas bioquímico-fisiológicas das espécies vegetais ajudam na compreensão de estratégias empregadas na absorção, acumulação e tolerância ao excesso de metaloides e metais, bem como em identificar quais espécies são mais adaptadas a ambientes ácidos com excesso de Al^{3+} . Com isso, o presente estudo tem por objetivo avaliar as alterações bioquímico-fisiológicas de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa, pertencentes a diferentes grupos funcionais, como mecanismos de tolerância ao excesso de alumínio.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1 Escolha das espécies e pré-cultivo em substrato

A escolha das espécies vegetais fundamentou-se na representatividade dos gêneros encontrados em áreas de pastagens naturais presente no bioma Pampa (BANDINELLI et al., 2005; TIECHER et al., 2014), além das características relacionadas à tipologia funcional que envolve o crescimento e a adaptabilidade aos ambientes pelas seguintes espécies de gramíneas: *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*, todas com rota metabólica C_4 (MARQUES et al., 2019, 2020; QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009).

As mudas de gramíneas foram coletadas em uma área de campo nativo sem histórico de adubação e correção da acidez do solo, apenas submetida ao pastejo animal. Esse campo nativo é uma área base de pesquisa pertencente ao grupo de estudos de forragicultura do Laboratório de Ecologia de Pastagens Naturais (LEPAN). As gramíneas tiveram seus perfilhos coletados, separados, lavados e padronizados em três folhas e três raízes; e cultivados em bandejas (15 L) contendo areia como substrato, dispostas e inclinadas sobre bancada em ângulo de 20° para evitar o acúmulo de água pela irrigação. O processo de preparação de mudas foi realizado uma vez por mês em casa de vegetação para possibilitar maior uniformidade entre os indivíduos, além de visar a multiplicação das mudas com a finalidade de propagação e, assim, criar um banco de espécies-estudo para pesquisas posteriores. As bandejas com areia foram irrigadas manualmente duas vezes ao dia com solução nutritiva.

4.2.2 Descrição experimental

O estudo foi realizado durante o mês de janeiro no ano de 2019 em casa de vegetação climatizada, pertencente ao Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), no município de Santa Maria, Rio Grande do Sul, região Sul do Brasil (29°42'56,44" S e 53°43'12,57" W). A temperatura média do ar no interior da casa de vegetação foi 28 °C e a umidade relativa do ar 50%. O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado em esquema bifatorial (4x3), consistindo em quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa (*P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*) e três concentrações de Al³⁺ (0, 75 e 150 mg L⁻¹; utilizado na forma AlCl₃.6H₂O), contendo cinco repetições (Apêndice C). A unidade experimental foi constituída por sete mudas de gramíneas. As plantas foram cultivadas em sistema de cultivo hidropônico, onde cada recipiente continha 5 litros de solução nutritiva de Hoagland; Arnon (1950), modificada, contendo as seguintes concentrações (mg L⁻¹): 85,31 N; 7,54 P; 11,54 S; 97,64 Ca; 23,68 Mg; 104,75 K; 176,76 Cl; 0,27 B; 0,05 Mo; 0,01 Ni; 0,13 Zn; 0,03 Cu; 0,11 Mn e 2,68 Fe. Após as mudas serem retiradas da condição de pré-cultivo em areia, o sistema radicular foi lavado em água destilada e as mudas foram padronizadas em três raízes e três folhas completamente expandidas, sendo transplantadas para os baldes contendo solução nutritiva e fixadas por espumas de PVC nas placas de isopor e aeradas com o auxílio de um compressor (Chiaperini, CJ40 AP3V 360L, Brasil). Após a aclimatização das mudas por 10 dias em cultivo em solução nutritiva, fez-se a aplicação dos tratamentos com Al³⁺. Durante o período experimental a solução nutritiva acrescida dos tratamentos de Al³⁺, de acordo com cada concentração de Al³⁺, foi trocada a cada sete dias e o pH foi mantido diariamente em 4,5 com adição de uma solução de HCl ou NaOH (1 M).

4.2.3 Trocas gasosas

As trocas gasosas das folhas com o ambiente foram determinadas aos 25 dias de cultivo por um analisador de gás por radiação infravermelho [Infrared Gas Analyser (IRGA), Mod. Li-COR® 6400 XT] utilizando-se radiação de 1500 μmol m⁻² s⁻¹ e concentração de CO₂ de 400 μmol mol⁻¹ (Apêndice C). As leituras foram realizadas entre as 08:00 e 11:00 horas da manhã e as variáveis analisadas foram: a taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), a concentração intercelular de CO₂ (Ci), a eficiência instantânea de carboxilação da rubisco (A/Ci), obtida pela relação entre a taxa líquida de assimilação de CO₂ e a concentração intercelular de CO₂; a condutância estomática de vapores de água (Gs); a taxa de transpiração

(E) e a eficiência do uso da água (EUA), obtida pela relação entre quantidade de CO₂ fixado pela fotossíntese e quantidade de água transpirada. As avaliações foram realizadas nas folhas bandeiras totalmente expandidas em uma planta de cada repetição. As folhas utilizadas para a realização dos parâmetros de trocas gasosas, juntamente com as raízes das plantas correspondentes, foram coletadas logo após o término das leituras das trocas gasosas e imediatamente congeladas em nitrogênio (N) líquido. Os tecidos foram macerados posteriormente para a determinação das avaliações bioquímicas.

4.2.4 Coleta das plantas e produção de massa seca da parte aérea e raiz

Aos 15 dias após o cultivo na presença de Al³⁺ e após a determinação das trocas gasosas (25 dias), três plantas por unidade experimental tiveram suas raízes e parte aéreas coletadas. Inicialmente, as raízes foram separadas para a avaliação morfológica do sistema radicular e após a avaliação seguiram para a determinação das massas secas. Para a avaliação de massa seca, o sistema radicular foi lavado duas vezes em água destilada e seccionado com o auxílio de um bisturi para a separação da parte aérea e raízes. Os materiais foram acondicionados em sacos de papel e levados para secagem em estufa de ventilação de ar forçado a 65°C até atingirem massas constantes. Os dados foram expressos em g planta⁻¹ MS.

4.2.5 Morfologia de raízes

As plantas coletadas para a avaliação da morfologia (biometria) radicular foram avaliadas através do software WinRhizo Pro 2013 acoplado a um scanner EPSON Expression 11000XL equipado com luz adicional (TPU), com resolução de 600 dpi para a realização da leitura biométrica de raízes. Os parâmetros biométrico-morfológicos determinados foram o comprimento total das raízes (cm planta⁻¹), diâmetro médio total de raízes (mm), área superficial total de raízes (cm² planta⁻¹) e o volume total de raízes (cm³ planta⁻¹).

4.2.6 Concentração de Al³⁺ e concentrações de nutrientes nos tecidos

As partes aéreas e raízes das plantas, após a obtenção de suas massas secas, foram moídas em moinho tipo Wiley e peneiradas em malha de 1mm. As amostras de aproximadamente 100 mg foram digeridas por um procedimento assistido por micro-ondas (Modelo Electrolux) com utilização de HNO₃ concentrado a 65% e H₂O₂ a 30%. As concentrações de Al³⁺, Ca, Mg, P, K, Mn, Fe, Zn e Cu foram determinadas por espectroscopia

de emissão óptica com plasma indutivamente acoplado (ICP-OES) - (Spectro Ciros CCD, Spectro Analytical Instruments). Os dados foram expressos em mg g^{-1} MS (massa seca), com exceção do Fe, Zn e Cu que foram expressos em $\mu\text{g g}^{-1}$ MS.

4.2.7 Avaliações bioquímicas

4.2.7.1 Pigmentos fotossintéticos

A determinação da concentração dos pigmentos fotossintéticos foi realizada de acordo com a metodologia proposta por Hiscox e Israelstam (1979), com auxílio da fórmula de Lichtenthaler (1987). Para isso 0,05 g de material vegetal foram pesados e incubados durante 5 min à 65 °C em 40 ml de dimetilsulfóxido (DMSO) até a remoção completa dos pigmentos do tecido. A absorbância da solução do sobrenadante foi determinada em um espectrofotômetro (Bel Photonics, 1105, Brasil) nos comprimentos de onda de 663, 645 e 470 nm, para a determinação da clorofila a, b e carotenoides, respectivamente. A clorofila total representa a soma dos valores de clorofilas *a* e *b*. As concentrações de clorofilas foram expressos em mg g^{-1} MF (massa fresca).

4.2.7.2 Concentrações de proteínas totais

As concentrações de proteínas solúveis totais foram determinadas segundo a metodologia proposta por Bradford (1976). A absorbância da solução obtida foi determinada em um espectrofotômetro (Bel Photonics, 1105, Brasil) no comprimento de onda de 595 nm. Os teores de proteínas solúveis totais foram expressos em mg g^{-1} de proteína.

4.2.7.3 Atividade da guaiacol peroxidase (POD)

A atividade da enzima guaiacol peroxidase foi determinada segundo Zeraik, Souza e Fatibello-Filho (2008), utilizando-se o guaiacol como substrato. A mistura de reação continha 1,0 mL de tampão fosfato de potássio (100 mM, pH 6,5), 1,0 mL de guaiacol (15 mM) e 1,0 mL de H_2O_2 (3,0 mM). Após a homogeneização e centrifugação, foi adicionado 50 μL do sobrenadante à solução. A atividade da enzima foi medida através da oxidação do guaiacol a tetraguaiacol através da leitura da sua absorbância a 470 nm. Os resultados foram expressos em $\text{nmol de tetraguaiacol min}^{-1} \text{ mg de proteína}$. Para o cálculo, foi utilizado o coeficiente de extinção molar de $26,6 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$.

4.2.7.4 Peróxido de hidrogênio (H_2O_2)

A concentração de H_2O_2 foi determinada conforme a metodologia proposta por Loreto e Velikova (2001). Para isso, 0,1 g do material vegetal foram homogeneizados em 2,0 mL de ácido tricloroacético (TCA) 0,1% (p/v). Posteriormente, o homogeneizado foi centrifugado a 12.000 g por 15 min a 4 °C e 0,5 mL do sobrenadante foi retirado e adicionado em 0,5 mL de tampão fosfato de potássio (10 mM) (pH 7,0) e 1 mL de KI (1mol L⁻¹). As leituras foram realizadas em espectrofotômetro (Bel Photonics, 1105, Brasil) a 390 nm.

4.2.7.5 Peroxidação lipídica (TBARS)

Para a determinação da peroxidação lipídica foi utilizada a metodologia proposta por El-Moshaty et al. (1993), onde determina-se as espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) nos tecidos vegetais, de acordo com o acúmulo de MDA, como produto final da peroxidação lipídica. Para isso, foram homogeneizados 0,5 g de amostra em 4,0 mL de tampão fosfato citrato TFK 0,2 M (pH 6,5) e centrifugados a 4 °C durante 15 min em 20000 g. Para a determinação de TBARS foram coletadas alíquotas de 1,5 mL do sobrenadante ao qual foi adicionado um volume igual de ácido tiobarbitúrico (TBA) 0,5% (p/v) e ácido tricloroacético (TCA) 20% (p/v). Posteriormente, as amostras foram incubadas em banho-maria a 95 °C durante 40 min, sendo a reação paralisada em banho de gelo por 15 min. Após, as amostras foram centrifugadas a 10000 g durante 5 min e foi determinada a absorbância em espectrofotômetro (Bel Photonics, 1105, Brasil) a 532 nm, descontando-se a absorbância inespecífica a 600 nm.

4.2.8 Análise estatística

Os resultados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e testados pelo teste F quando significativo ($P < 0,05$) a probabilidade de erro, as médias foram comparadas pelo teste de Scott Knott seguindo o modelo matemático inteiramente casualizado em esquema bifatorial 4x3 (quatro espécies de gramíneas e três concentrações de Al^{3+}), com cinco repetições, utilizando o SISVAR (Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil) como programa estatístico. Foram também realizadas duas análises de componentes principais – ACP (I e II) para a verificação de possíveis correlações e o grau de associação das diferentes variáveis consideradas neste estudo. Apenas componentes com autovalores maiores que 1 foram considerados nesse estudo. Ambas as ACPs foram criadas por meio do pacote

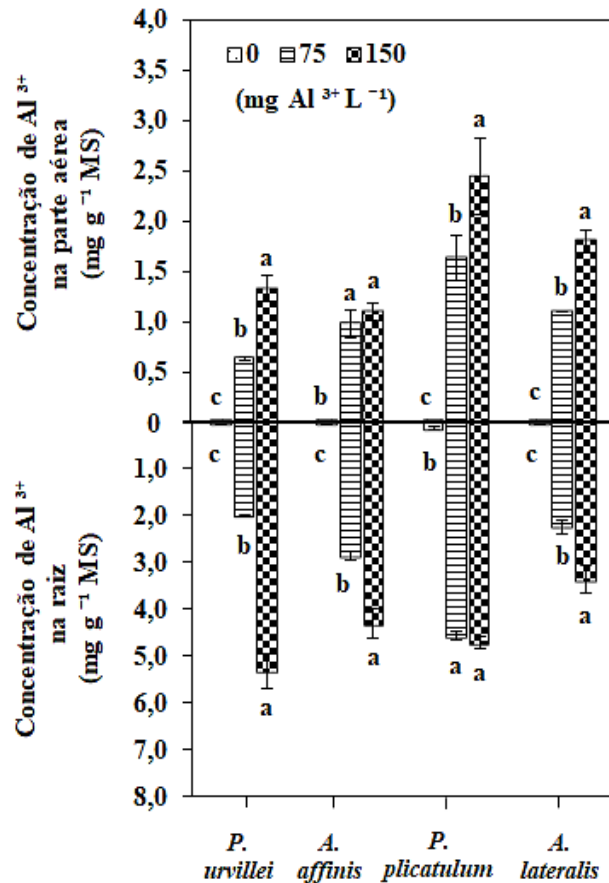
“FactoMineR” (LE; JOSSE; HUSSON, 2008) do ambiente estatístico R (R CORE TEAM, 2019).

5 RESULTADOS

5.1 Concentração de Al^{3+} no tecido

As concentrações de Al^{3+} na parte aérea e raízes das espécies *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* aumentaram com o incremento do Al^{3+} na solução nutritiva (Figura 1). Na parte aérea esse aumento foi de 81%, 87%, 99% e 97% na presença de 75 mg $Al^{3+} L^{-1}$ e de 91%, 88%, 99% e 98% na presença de 150 mg $Al^{3+} L^{-1}$ respectivamente em *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*, em relação aos seus tratamentos controles. Nas raízes, semelhante ao observado na parte aérea, a concentração de Al^{3+} nos tecidos aumentou linearmente em *P. urvillei*, *A. affinis* e *A. lateralis*, enquanto na *P. plicatulum* não houve alteração entre os tratamentos contendo Al^{3+} , porém esses apresentaram aumento de 97% quando comparados ao controle. Na concentração de 75 mg $Al^{3+} L^{-1}$, o aumento da concentração do Al^{3+} foi de 96%, 98% e 97% para a *P. urvillei*, *A. affinis* e *A. lateralis*, respectivamente. Em 150 mg $Al^{3+} L^{-1}$ o aumento correspondeu a 99%, 99% e 98% para as mesmas espécies, em comparação aos seus controles.

Figura 1 - Concentrações de Al^{3+} na parte aérea e raízes de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (0, 75 e 150 mg L^{-1}) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

5.2 Morfologia de raízes

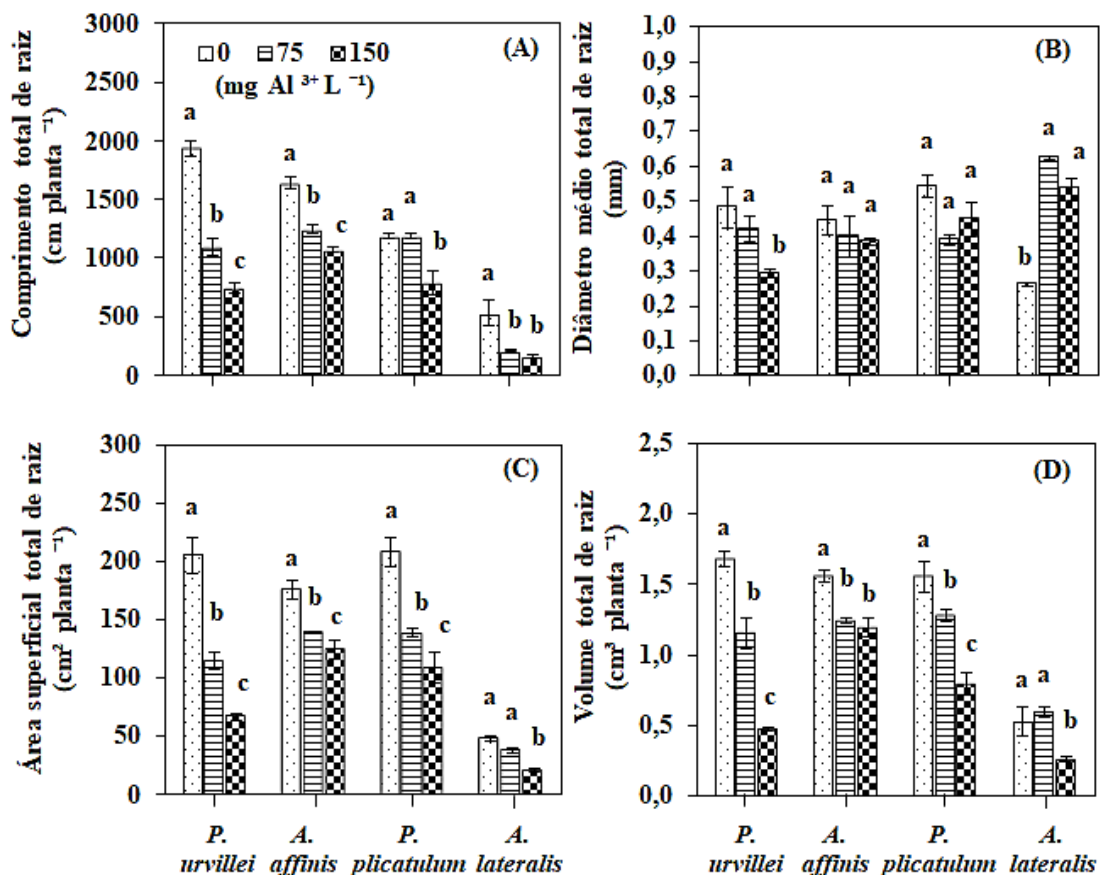
O comprimento total das raízes em *P. urvillei* e *A. affinis* diminuiu com os incrementos de Al^{3+} na solução nutritiva (Figura 2A). A espécie *P. plicatum* apresentou redução em 34% somente em 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$, enquanto a *A. lateralis* diminuiu o comprimento radicular em ambas concentrações de Al^{3+} (75 e 150 mg L^{-1}), em comparação ao controle. Para o diâmetro de raízes, *P. urvillei* apresentou redução de 39% na presença de 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$, quando comparado ao controle. Em *A. lateralis* houve aumento de 58% na presença de Al^{3+} , quando comparada ao controle. *A. affinis* e *P. plicatum* não apresentaram alteração no diâmetro pelo excesso de Al^{3+} .

Na área superficial de raízes, o aumento das concentrações de Al^{3+} afetou negativamente as espécies *P. urvillei*, *A. affinis* e *P. plicatum* (Figura 2C). Enquanto a *A.*

lateralis apenas apresentou redução em 150 mg Al³⁺ L⁻¹. O volume total de raízes, semelhante ao ocorrido na área superficial, sofreu influência negativa com os incrementos de Al³⁺, onde em *P. urvillei* e *P. plicatulum* apresentaram redução de 72% e 49% na presença da maior concentração de Al³⁺ em relação aos controles, respectivamente (Figura 2D). A espécie *A. affinis* apresentou alteração no volume de raízes pela presença de Al³⁺, mas não houve diferenças entre as concentrações de Al³⁺. Por outro lado, a *A. lateralis* teve redução no volume radicular apenas em 150 mg Al³⁺ L⁻¹.

No geral, as espécies *A. affinis* e *P. plicatulum* apresentaram os maiores comprimentos, áreas superficiais e volumes totais de raízes. Por outro lado, ainda em relação às mesmas variáveis, a *P. urvillei* e a *A. lateralis* obtiveram os menores crescimentos de raízes. A *A. lateralis* foi a única entre as espécies que apresentou incremento do diâmetro médio total de raízes em relação ao tratamento controle.

Figura 2 - Comprimento total de raízes (A), diâmetro médio total de raízes (B), área superficial de raízes (C), volume total de raízes (D) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al³⁺ (0, 75 e 150 mg L⁻¹) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al³⁺ para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão.



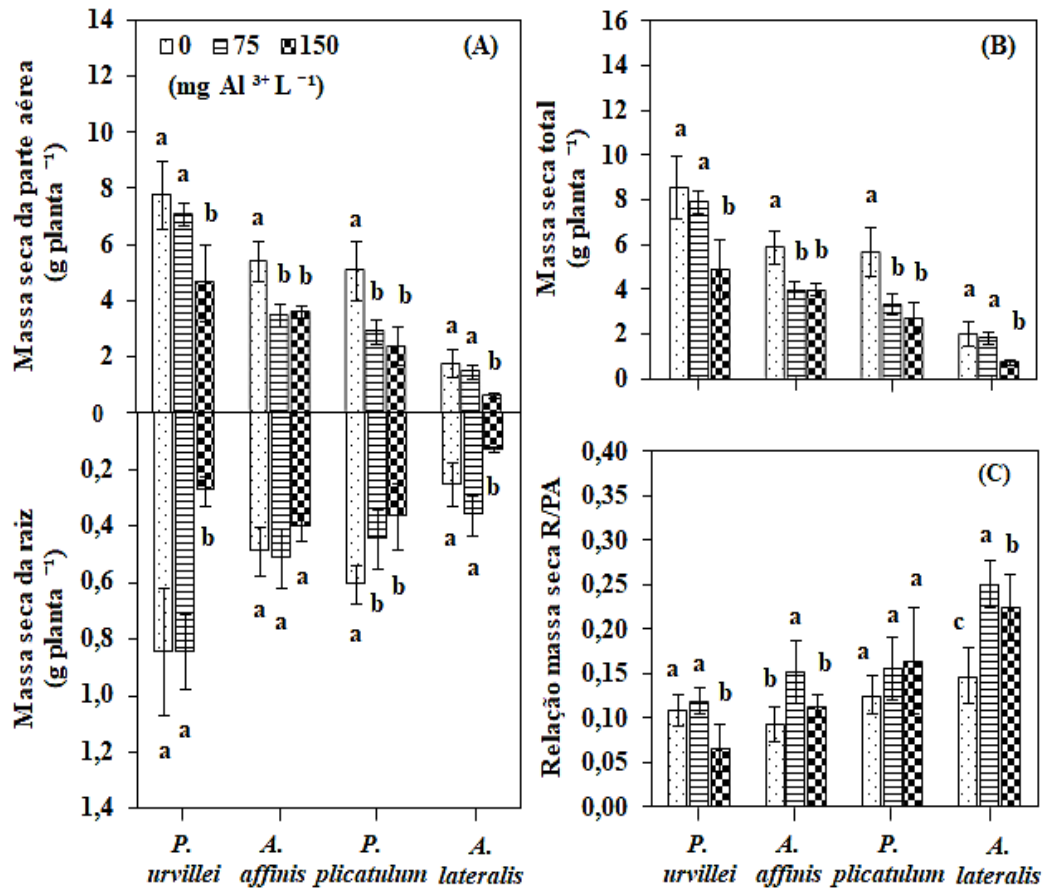
5.3 Produção de massa seca

A produção de massa seca em *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* diminuiu respectivamente em 40%, 34%, 52% e 65% na parte aérea e em 62%, 33% e 48% na raiz quando cultivadas em 150 mg Al³⁺ L⁻¹, em comparação aos tratamentos controles, exceto para *A. affinis* que não apresentou diferenças entre as concentrações de Al³⁺ (Figura 3A).

A produção de massa seca total (Figura 2B) em *P. urvillei* e *A. lateralis* diminuiu respectivamente em 43% e 64% na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹, em relação aos seus tratamentos controles, enquanto em *A. affinis* e *P. plicatulum* houve redução de 32% e 41% com a presença de Al³⁺, respectivamente.

O quociente entre a massa seca de raízes e da parte aérea reduziu em 36% em *P. urvillei* com a presença do maior incremento de Al³⁺. Por outro lado, em *A. affinis* e *A. lateralis* houve aumento de 40% e 44% com a adição de 75 mg Al³⁺ L⁻¹, quando comparados aos seus tratamentos controles, respectivamente (Figura 2C). A *P. plicatulum* não apresentou diferenças no quociente entre a massa seca de raízes e da parte aérea em relação aos tratamentos de Al³⁺.

Figura 3 - Produção de massa seca da parte aérea (A), massa seca da raiz (B), massa seca total e relação massa seca de raiz/parte aérea (R/PA) (C) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (0, 75 e 150 mg L^{-1}) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

5.4 Trocas gasosas

As espécies *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* apresentaram diminuições na taxa de assimilação líquida do CO_2 (A) na presença de 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$, respectivamente, em 34%, 63%, 9% e 23%, quando comparado ao controle (Figura 4A). A *A. affinis* e *P. plicatulum* foram as únicas espécies que apresentaram aumentos da A na presença de 75 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$, sendo respectivamente de 16% e 13%, quando comparada aos tratamentos controles.

A concentração intercelular de CO_2 (C_i) diminuiu em 30% na espécie *P. urvillei* na concentração de 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$. Em *P. plicatulum* houve redução de 41% na presença de 75 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (Figura 4B). As espécies *A. affinis* e *A. lateralis* não mostraram alteração na C_i devido os tratamentos de Al^{3+} .

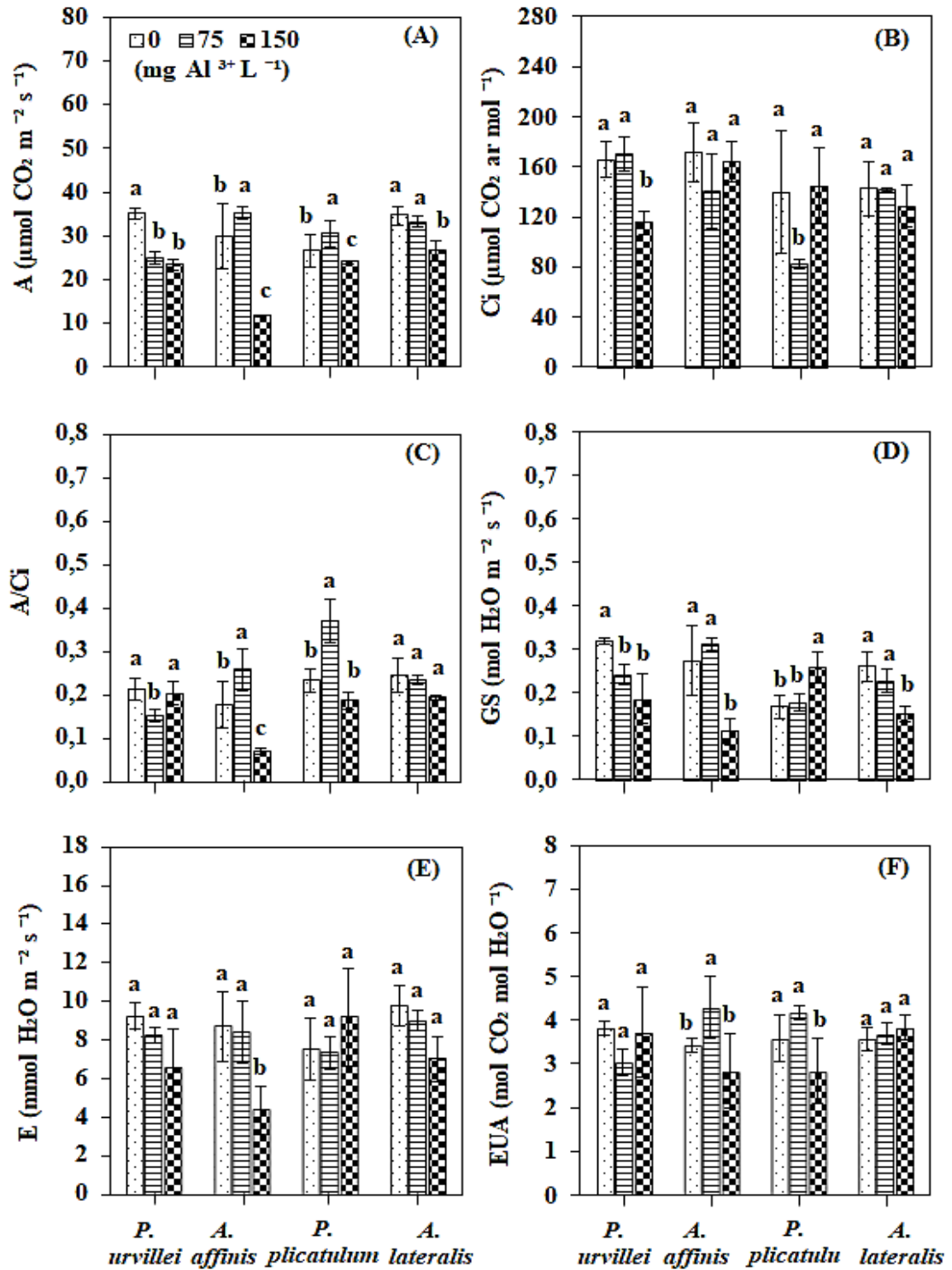
Na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹ houve aumento de 28% e 38% na eficiência instantânea da carboxilação da rubisco (A/Ci) nas espécies *A. affinis* e *P. plicatum*, respectivamente. Por outro lado, na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹ houve diminuição no A/Ci em 61% e 17%, respectivamente para as mesmas espécies (Figura 4C). *P. urvillei* apresentou redução de 28% na A/Ci na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹, quando comparada ao seu tratamento controle. A *A. lateralis* não apresentou alteração em A/Ci pela presença de Al³⁺.

Na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹ houve redução da condutância estomática (Gs) em 42%, 59% e 42%, respectivamente para *P. urvillei*, *A. affinis* e *A. lateralis* (Figura 4D). Por outro lado, em *P. plicatum* houve aumento da Gs.

A taxa de transpiração (E) diminuiu em 29%, 50% e 22%, respectivamente *P. urvillei*, *A. affinis* e *A. lateralis* na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹, em comparação aos seus tratamentos controles (Figura 4E). Por outro lado, *P. plicatum* apresentou aumento na E na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹.

A eficiência do uso da água (EUA) foi reduzida em 26% em *A. affinis* na presença 75 mg Al³⁺ L⁻¹ (Figura 4F). Em *P. plicatum* houve redução de 16% na EUA apenas na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹. Por outro lado, *P. urvillei* e *A. lateralis* não apresentaram alteração na EUA pelo aumento da concentração de Al³⁺.

Figura 4 - Taxa de assimilação líquida do CO₂ - A (A), concentração intercelular de CO₂ - Ci (B), eficiência instantânea da carboxilação da rubisco - A/Ci (C), condutância estomática - GS (D), transpiração - E (E) e eficiência do uso da água - EUA (F) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al³⁺ (0, 75 e 150 mg L⁻¹) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação (P < 0,05) entre concentrações de Al³⁺ para uma mesma espécie. As barras verticais representam ± desvio padrão.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

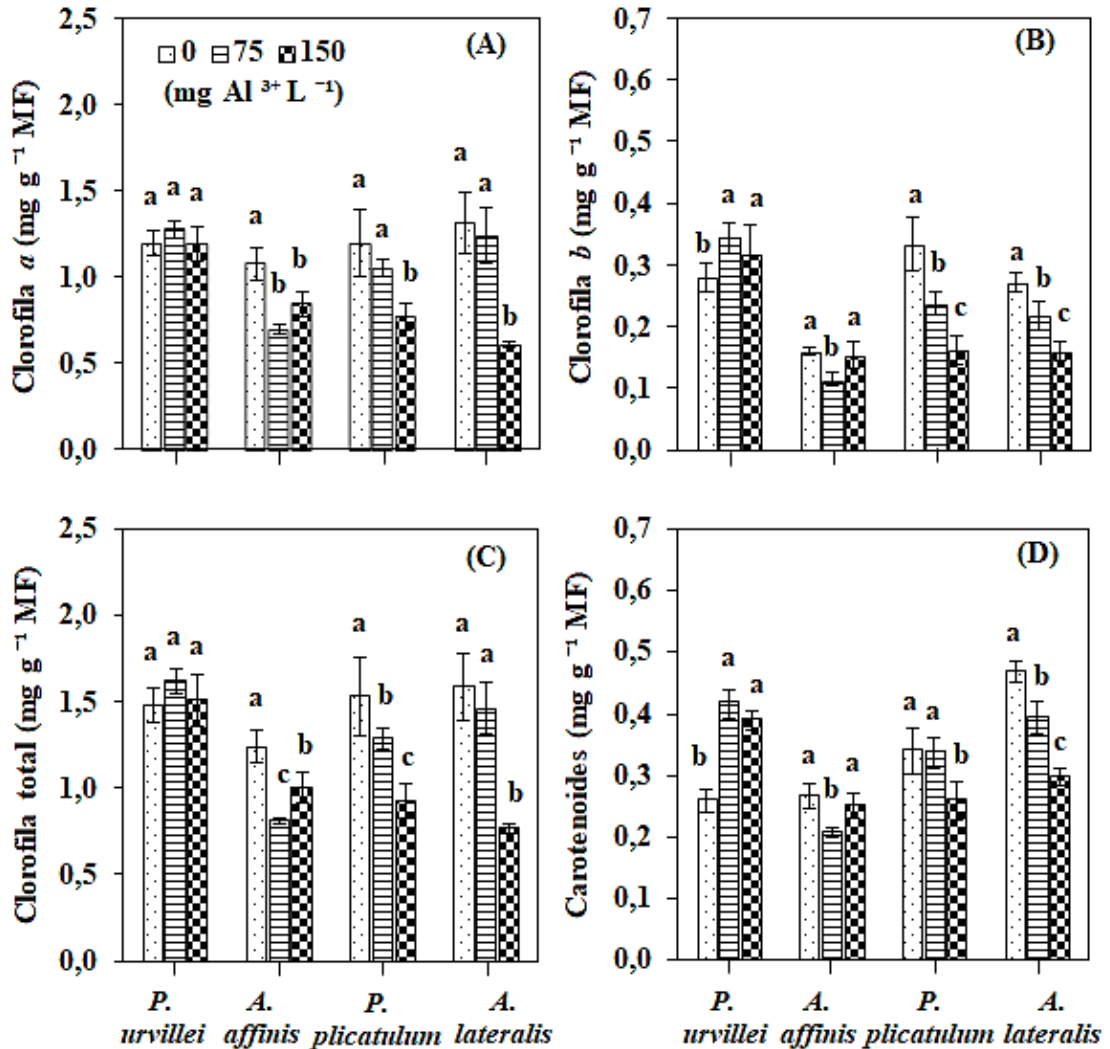
5.5 Parâmetros bioquímicos

Para os pigmentos fotossintéticos observou-se que a concentração de clorofila *a* em *A. affinis*, *P. plicatum* e *A. lateralis* diminuiu respectivamente em 27%, 36% e 53% na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹, quando comparado aos seus controles, enquanto em *P. urvillei* não houve alteração (Figura 5A). A concentração de clorofila *b* em *P. urvillei* aumentou em 11% na presença de Al³⁺, por outro lado, em *P. plicatum* e *A. lateralis* houve diminuição com os incrementos de Al³⁺. Já em *A. affinis* houve redução da concentração da clorofila *b* apenas na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹ (Figura 5B).

Os incrementos de Al³⁺ na solução nutritiva causaram diminuição da concentração de clorofila total nas espécies *A. affinis* e *P. plicatum*, enquanto a *P. urvillei* não foi afetada pela adição de Al³⁺ (Figura 5C). A *A. lateralis* apresentou redução da concentração da clorofila total em 52% na maior concentração de Al³⁺.

As concentrações de carotenoides, no geral, variaram entre as espécies de gramíneas. A *P. urvillei* apresentou aumento da concentração de carotenoides em 35% na presença de Al³⁺. No entanto, *A. affinis* apresentou redução na concentração de carotenoides somente na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹, enquanto a *P. plicatum* mostrou diminuição na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹. A concentração de carotenoides em *A. lateralis* diminuiu em 17% e 38%, respectivamente na presença de 75 e 150 mg Al³⁺ L⁻¹ (Figura 5D).

Figura 5 - Concentração de clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (0, 75 e 150 mg L^{-1}) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação ($P < 0,05$) entre concentrações de Al^{3+} para uma mesma espécie. As barras verticais representam \pm desvio padrão.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

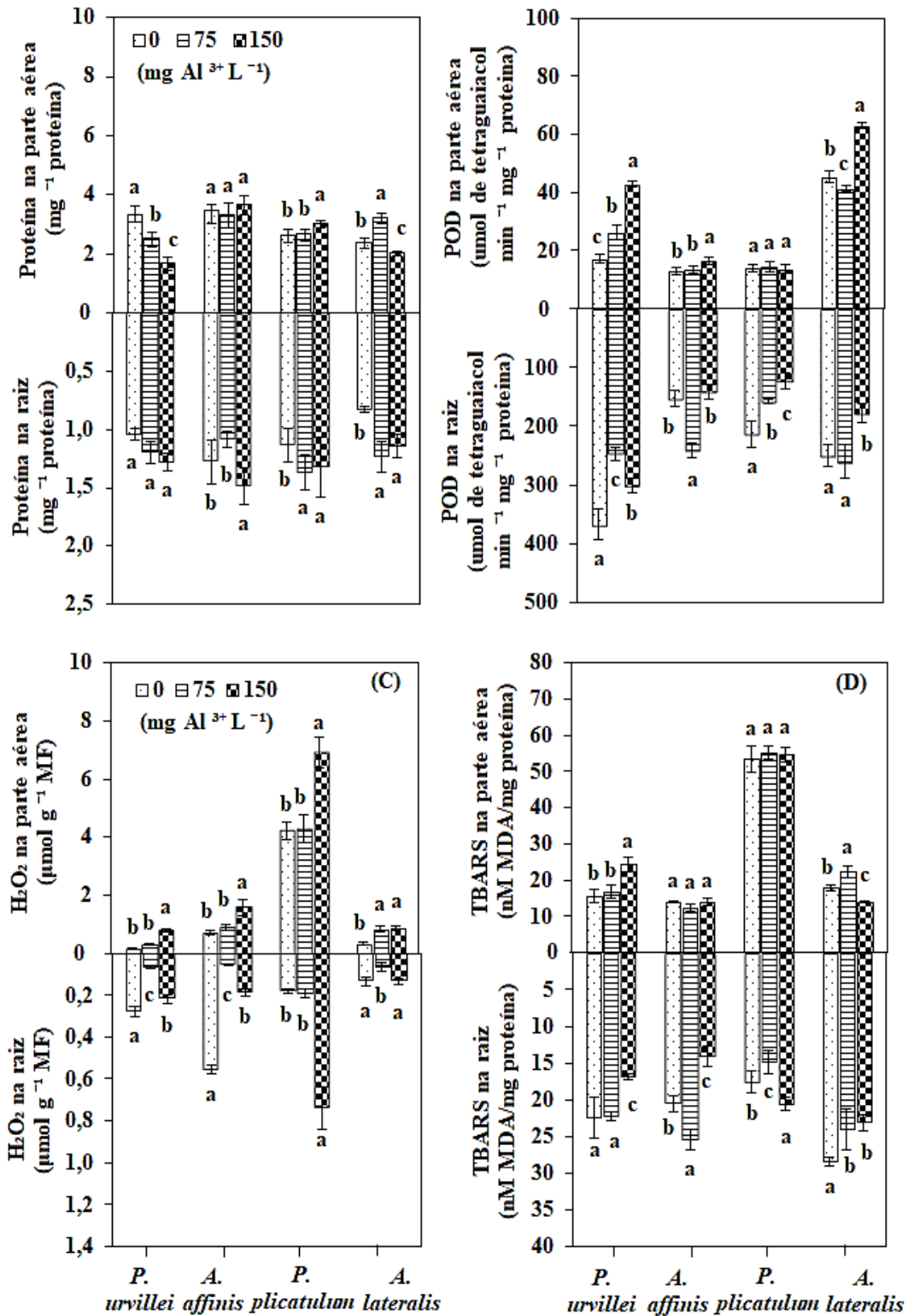
A concentração de proteínas solúveis totais na parte aérea de *P. urvillei* diminuiu com o incremento de Al^{3+} na solução nutritiva. Por outro lado, houve aumento em 13% em *P. plicatulum* na presença de 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (Figura 6A). A concentração de proteína solúveis em *A. lateralis* aumentou 25% na presença de 75 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$, mas, por outro lado, houve redução em 18% na presença de 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$, quando comparada ao controle. Por outro lado, em *A. affinis* não houve diferença. No sistema radicular, a concentração de proteínas em *P. urvillei* (Figura 6A) não foi afetada pela presença de Al^{3+} . Por outro lado, houve aumento de 14% em *A. affinis* na presença de 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$. Já as espécies *P. plicatulum* e *A. lateralis* apresentaram aumento da concentração de proteínas totais na presença do Al^{3+} .

A atividade da POD nos tecidos da parte aérea das espécies *P. urvillei*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* aumentou na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹, por outro lado não houve alteração em *A. affinis* (Figura 6B). Nas raízes, a maior concentração de Al³⁺ reduziu em 41% a atividade da POD em *A. lateralis*. Em *P. urvillei* e *P. plicatulum* houve decréscimo da atividade da POD na presença do Al³⁺ na solução nutritiva, enquanto em *A. affinis* só houve aumento da POD em 75 mg Al³⁺ L⁻¹ (Figura 6B).

P. urvillei, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* apresentaram aumento da concentração de H₂O₂ na parte aérea devido a presença de ambas concentrações de Al³⁺ na solução nutritiva (Figura 6C). Nas raízes, na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹, a concentração de H₂O₂ diminuiu em 22% e 67% , respectivamente em *P. urvillei* e *A. affinis*, quando comparado ao ao controle. Em *P. plicatulum* e *A. lateralis* houve aumento da concentração de H₂O₂ na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹ (Figura 6C).

Na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹ a concentração de malondialdeído (MDA) na parte aérea de *P. urvillei* aumentou em 35%. Em *A. lateralis* houve aumento de MDA na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹ e, por outro lado, diminuição na maior concentração de Al³⁺ (Figura 6D). As espécies *A. affinis* e *P. plicatulum* não apresentaram diferenças na concentração de MDA na parte aérea em relação aos controles. Nas raízes, a menor concentração de MDA ocorreu na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹ para as espécies *P. urvillei* e *A. affinis* (Figura 6D). Em *P. plicatulum* a concentração de MDA só aumentou em 150 mg Al³⁺ L⁻¹, reduzindo na *A. lateralis* na presença de Al³⁺ na solução nutritiva.

Figura 6 - Concentração de proteínas solúveis totais (A), atividade da guaiacol peroxidase - POD (B), concentração de peróxido de hidrogênio - H₂O₂ (C) e concentração de malondialdeído - TBARS (D) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al³⁺ (0, 75 e 150 mg L⁻¹) na solução nutritiva. Letras distintas indicam comparação (P < 0,05) entre concentrações de Al³⁺ para uma mesma espécie. As barras verticais representam ± desvio padrão.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

5.6 Análise de componentes principais I

A análise de componentes principais (ACP) demonstrou que a somatória da variabilidade nos dois primeiros eixos explicaram 46,2% da variação dos resultados originais (Figura 7). Sendo que 27,5% foi explicado pelo componente principal 1 (CP1) e 18,7% pelo componente principal 2 (CP 2). Para o CP 1 avaliaram-se os quadrantes direito e esquerdo e para o CP 2 avaliaram-se os grupos entre os quadrantes superior e inferior.

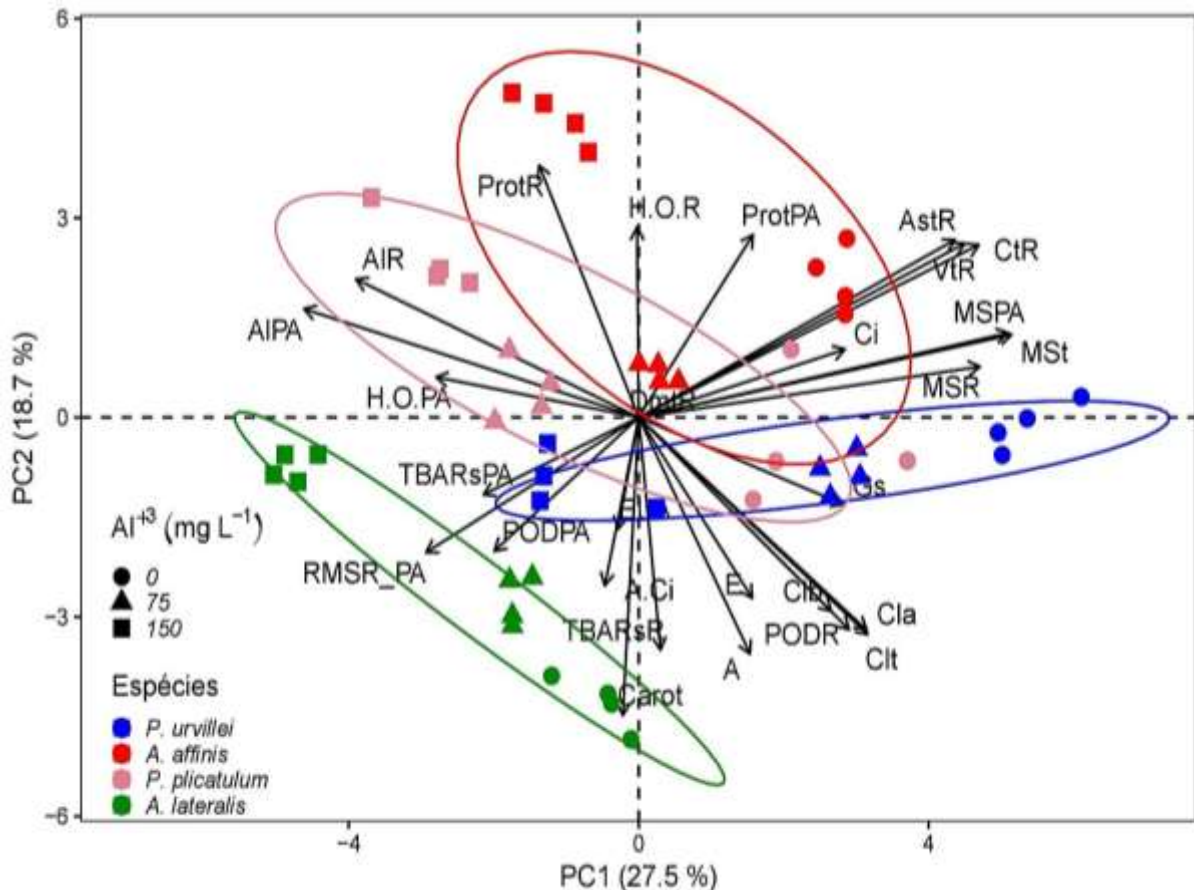
As espécies *P. urvillei*, *A. affinis* e *P. plicatum* abrangeram ambos os quadrantes direito e esquerdo do plano cartesiano, com observações distintas das distribuições das concentrações de Al^{3+} (0, 75 e 150 mg L⁻¹). As mesmas espécies, ainda apresentaram entre si uma sobreposição de variáveis respostas incomuns, principalmente àquelas observadas no quadrante direito do CP 1, em que as variáveis de maior contribuição e correlações positivas foram os dados de pigmentos fotossintéticos, parâmetros fotossintéticos e a atividade da enzima POD no sistema radicular, as quais obtiveram correlações opostas e negativas às concentrações de Al^{3+} presentes em seus tecidos vegetais.

Em *A. affinis* e *P. plicatum* as concentrações de Al^{3+} distribuíram-se de formas semelhantes no plano cartesiano da ACP. Ambas as espécies também apresentaram relações comuns entre variáveis respostas, sendo elas, a produção de massa seca, morfologia de raízes, concentração intercelular de CO₂, concentrações de proteínas solúveis totais na parte aérea e raízes, além da concentração de H₂O₂ nas raízes. Essas variáveis obtiveram comportamentos opostos aos dados de TBARS na parte aérea e raízes, fotossíntese, transpiração e relação massa seca raiz/parte aérea visualizadas no CP 1 a esquerda.

A espécie *A. lateralis* também apresentou distintas das distribuições das concentrações de Al^{3+} , sendo esta observada exclusivamente na CP 1 a esquerda e CP 2 inferior. Assim, as variáveis de maior contribuição foram as concentrações de TBARS na parte aérea e raízes, fotossíntese, transpiração e relação massa seca raiz/parte.

As concentrações de Al^{3+} encontradas nos tecidos de parte aérea e raízes das plantas neste estudo correlacionaram-se fortemente entre si, sendo observados exclusivamente em CP 1 a esquerda e CP 2 inferior.

Figura 76 - Relação entre o componente principal 1 (CP 1) e o componente principal 2 (CP 2) das concentrações de Al^{3+} nos tecidos de parte aérea e raízes (AIPA e AIR), massa seca da parte aérea e raízes (MSPA, MSR), massa seca total (MSt), relação massa seca raiz/parte aérea (RMSR_PA), clorofila *a* e *b* (Cla e Clb), clorofila total (Clt) e carotenoides (Carot), parâmetros fotossintéticos de taxa de assimilação líquida do CO_2 (A), concentração intercelular de CO_2 (Ci), eficiência instantânea da carboxilação da rubisco (A.Ci), condutância estomática (Gs), transpiração (E) e eficiência do uso da água (EUA), concentração de proteínas solúveis totais na parte aérea e raízes (ProtPA e ProtR), atividade da enzima antioxidante POD na parte aérea e raízes (PODPA e PODR), concentração de H_2O_2 na parte aérea e raízes (H.O.PA e H.O.R) e peroxidação lipídica - TBARS na parte aérea e raízes (TBARSPA e TBARSR) de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (0, 75 e 150 mg L^{-1}) na solução nutritiva.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

5.7 Concentrações de nutrientes

As espécies *P. urvillei* e *A. affinis* apresentaram reduções das concentrações de Ca, Mg e P na parte aérea com a presença de 75 e 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ na solução nutritiva (Tabela 1), já concentração do K foi reduzida apenas na maior concentração de Al^{3+} nestas espécies. Em *P. plicatulum* a concentração Ca diminuiu na presença de Al^{3+} , porém as concentrações de Mg e P somente reduziram na presença de 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$, bem como não houve alteração para o K. Em *A. lateralis* a presença do Al^{3+} não alterou as concentrações de Mg e K, mas, por outro

lado, em 150 mg Al³⁺ L⁻¹ houve aumento da concentração do Ca; já a concentração de P reduziu com os incrementos de Al³⁺.

Nas raízes, das concentrações de Mg e K em *P. urvillei* diminuíram na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹, mas, por outro lado, houve aumento da concentração do P, bem como não houve variação para o Ca. Em *A. affinis*, as concentrações de Ca, Mg e K diminuíram principalmente na presença da maior concentração de Al³⁺, enquanto o P, por outro lado, aumentou somente em 75 mg Al³⁺ L⁻¹. Em *P. plicatulum*, as concentrações de Ca, Mg e P diminuíram na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹, já o K apresentou redução em ambas concentrações de Al³⁺. Em *A. lateralis*, as concentrações de Mg e K foram diminuídas na maior concentração de Al³⁺, por outro lado, a concentração do P aumentou na presença do Al³⁺, mas o Ca somente aumentou na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹.

Nos tecidos da parte aérea, o incremento do Al³⁺ na solução nutritiva diminuiu as concentrações de Fe, Zn e Cu em *P. urvillei*, porém houve aumento da concentração do Mn na presença de 150 mg Al³⁺ L⁻¹ (Tabela 1). Em *A. affinis*, as concentrações de Mn, Fe e Zn diminuíram com o incremento de Al³⁺, no entanto, o Cu teve sua concentração aumentada em 150 mg Al³⁺ L⁻¹. Em *P. plicatulum*, a adição de Al³⁺ promoveu a redução das concentrações de Mn, Zn e Cu, enquanto que o Fe reduziu somente na presença da maior concentração do metal e aumentou na presença de 75 mg Al³⁺ L⁻¹. Em *A. lateralis*, as concentrações de Fe, Zn e Cu também reduziram com os incrementos de Al³⁺, enquanto o Mn não apresentou variação.

Nas raízes de *P. urvillei*, a adição de 150 mg Al³⁺ L⁻¹ promoveu o aumento das concentrações do Fe e Zn, enquanto a concentração do Cu reduziu apenas na presença da maior concentração de Al³⁺ e a concentração do Mn não foi alterada. Em *A. affinis*, a adição de 150 mg Al³⁺ L⁻¹ na solução nutritiva diminuiu as concentrações de Mn, Zn e Cu, enquanto o Fe somente reduziu em 75 mg Al³⁺ L⁻¹. Em *P. plicatulum*, a concentração do Cu foi reduzida com os incrementos de Al³⁺ e o Mn, por outro lado, aumentou em 75 mg Al³⁺ L⁻¹, já o Fe e Zn não apresentaram diferenças. Em *A. lateralis*, a concentração do Mn diminuiu com a presença de Al³⁺, enquanto o Fe somente diminuiu em 75 mg Al³⁺ L⁻¹, já as concentrações de Zn e Cu não apresentaram diferenças.

Tabela 1 - Concentrações de nutrientes nos tecidos da parte aérea e raízes de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa submetidas a concentrações crescentes (0, 75 e 150 mg Al³⁺ L⁻¹) de alumínio na solução nutritiva.

Nutrientes	Concentração de Al ³⁺ (mg L ⁻¹)	Concentração de nutrientes							
		<i>P. urvillei</i>		<i>A. affinis</i>		<i>P. plicatulum</i>		<i>A. lateralis</i>	
		Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz
----- mg g ⁻¹ -----									
Ca	0	3,45 a*	1,94 a	4,24 a	1,53 a	4,57 a	2,52 a	4,21 b	1,24 b
	75	2,29 b	1,54 a	2,71 b	1,68 a	4,13 b	2,54 a	3,52 c	1,67 a
	150	1,65 c	1,52 a	2,52 b	0,82 b	2,39 c	1,88 b	4,63 a	0,86 b
Mg	0	2,48 a	0,85 a	2,43 a	0,98 a	2,43 a	1,05 b	1,97 a	0,49 a
	75	1,26 b	0,78 a	1,89 b	0,76 b	2,50 a	1,19 a	1,76 a	0,51 a
	150	0,96 b	0,66 b	1,39 c	0,46 c	1,47 b	0,70 c	1,56 a	0,35 b
P	0	2,73 a	8,26 c	3,55 a	2,16 b	2,53 a	1,85 c	4,83 a	1,74 b
	75	1,86 b	2,01 b	3,11 b	3,54 a	2,52 a	3,68 a	2,49 b	2,43 a
	150	1,12 c	2,41 a	1,57 c	2,22 b	1,09 b	2,44 b	1,54 c	2,27 a
K	0	27,84 a	2,47 c	28,47 a	4,60 a	23,66 a	3,55 a	15,61 a	2,59 a
	75	27,50 a	3,76 a	29,35 a	4,73 a	23,09 a	2,90 b	14,43 a	2,60 a
	150	21,09 b	3,08 b	22,74 b	1,43 b	21,58 a	2,20 c	13,89 a	1,62 b
Mn	0	16,95 b	14,78 a	26,24 a	20,03 a	62,99 a	20,44 b	31,19 a	22,78 a
	75	14,99 b	14,32 a	20,57 b	20,71 a	48,51 b	25,01 a	27,54 a	15,53 c
	150	19,45 a	12,81 a	11,90 c	12,34 b	43,60 c	22,08 b	28,95 a	18,54 b
----- µg g ⁻¹ -----									
Fe	0	119,37 a	0,77 b	116,56 a	2,47 b	110,58 b	2,26 a	190,84 a	2,20 a
	75	73,51 b	1,25 a	85,40 b	3,65 a	128,91 a	2,48 a	115,24 c	1,57 b
	150	72,17 b	1,41 a	84,13 b	2,16 b	80,12 c	2,38 a	132,56 b	1,64 a
Zn	0	26,85 a	58,43 b	38,73 a	85,02 a	31,79 a	144,55 a	37,71 a	81,82 a
	75	14,50 c	45,98 b	28,19 b	78,77 a	23,51 b	148,05 a	27,30 c	94,10 a
	150	15,37 b	84,62 a	22,04 c	50,93 b	18,30 c	137,58 a	30,45 b	70,61 a
Cu	0	8,20 a	20,38 a	7,79 a	12,67 a	9,00 a	27,94 a	6,23 a	12,25 a
	75	5,75 b	21,73 a	8,11 a	12,70 a	6,85 b	21,95 c	5,00 b	11,06 a
	150	4,60 c	15,46 b	4,92 c	10,75 b	5,22 c	24,22 b	4,21 b	12,41 a

Fonte: Machado, L. C. (2020). Os valores foram obtidos a partir das médias de três repetições referentes às espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa. *Letras distintas indicam diferenças significativas (P < 0,05) entre os tratamentos com Al³⁺ para uma mesma espécie.

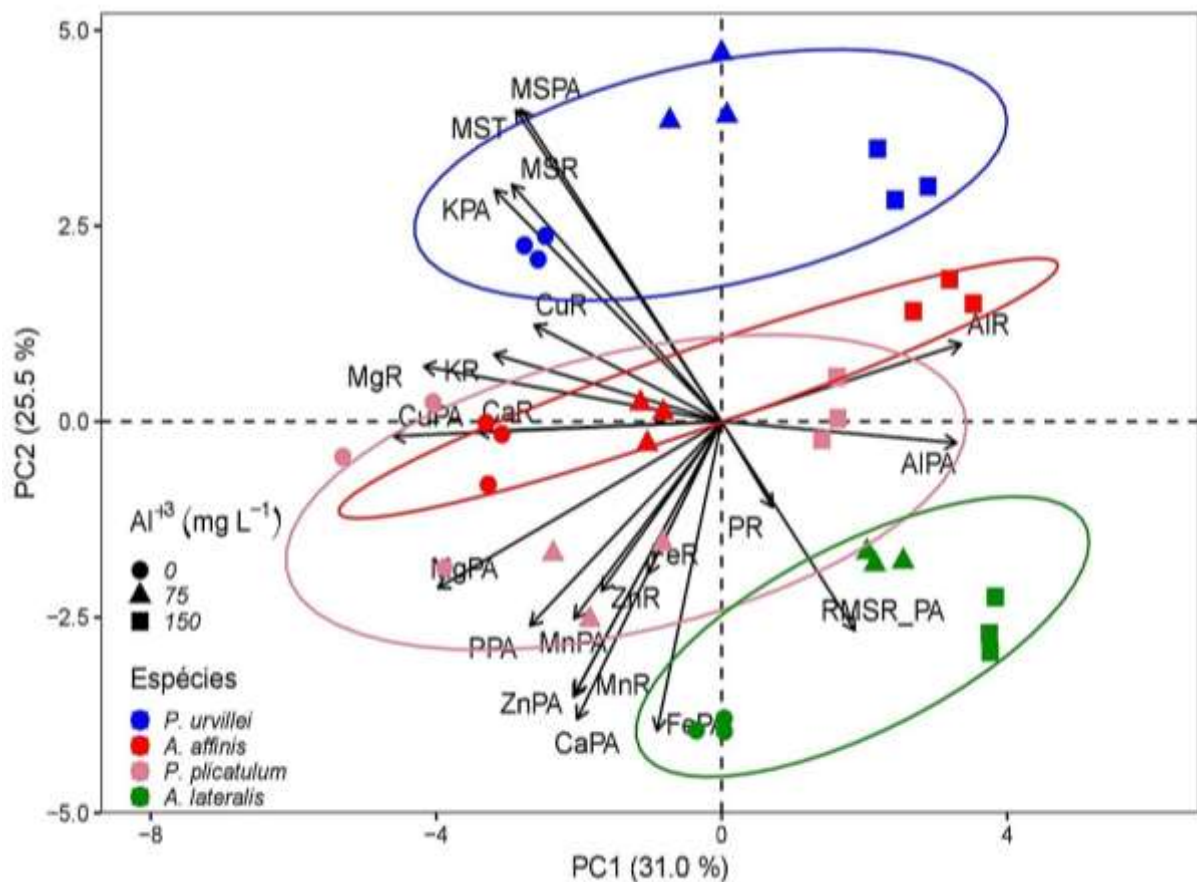
5.8 A análise de componentes principais II

A análise de componentes principais (ACP) demonstrou que a soma da variabilidade nos dois primeiros eixos explicam 56,5% da avaliação dos resultados originais (Figura 3). Sendo que 31,0% deste total foi explicado pelo componente principal 1 (CP 1) nos quadrantes

direito e esquerdo e 25,5% pelo componente principal 2 (CP 2) nos quadrantes superior e inferior.

A variabilidade das variáveis respostas referente aos dados nutricionais de *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* abrangeram quase que integralmente a região esquerda da CP 1 no plano cartesiano, onde os dados de concentrações de macro e micronutrientes em CP 2, especificou claramente uma correlação forte às concentrações de Al^{3+} quanto a variabilidade dos nutrientes, expressos pela oposição observada no plano cartesiano da ACP. As concentrações de 0, 75 e 150 $mg Al^{3+} L^{-1}$ comportaram-se de formas similares nas espécies de gramíneas.

Figura 87 - Relação entre o componente principal 1 (CP 1) e o componente principal 2 (CP 2) das variáveis de concentração de Al^{3+} no tecido de parte aérea e raiz (AIPA e AIR), massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), relação massa seca raiz/parte aérea (RMSR_PA), concentrações de Ca, Mg, P e K nos tecidos de parte aérea e raízes (CaPA, MgPA, PPA, KPA e CaR, MgR, PR, KR) e concentrações de Fe, Mn, Zn e Cu nos tecidos de parte aérea e raízes (FePA, MnPA, ZnPA, CuPA e FeR, MnR, ZnR, CuR), de quatro espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa cultivadas em concentrações crescentes de Al^{3+} (0, 75 e 150 $mg L^{-1}$) na solução nutritiva no cultivo hidropônico.



Fonte: Machado, L. C. (2020).

6 DISCUSSÃO

6.1 Concentrações de Al^{3+} , crescimento e trocas gasosas

As espécies *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* cultivadas em 75 e 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ apresentaram aumento marcante na concentração de Al^{3+} nos tecidos de raízes e parte aérea (Figura 1). Este fato, provavelmente, explica a diminuição no crescimento dessas espécies de gramíneas e a modificação na biometria radicular em concordância com a análise multivariada (Figuras 7), em que os parâmetros biométrico-morfológicos de raízes e a produção de massa seca apresentaram-se em eixos diferentes quando relacionados com as concentrações de Al^{3+} .

A maior parte do Al^{3+} absorvido foi acumulada nas raízes das quatro espécies de gramíneas, sendo translocado para a parte aérea em menores proporções (Figura 1). Dentre elas, *P. urvillei* e *A. affinis* destacam-se por apresentar as maiores concentrações de Al^{3+} retidos no sistema radicular em relação à translocação do metal para a parte aérea. Tal efeito pode estar associado com os mecanismos de tolerância ao estresse por Al^{3+} , minimizando danos para a parte aérea. O aumento de Al^{3+} nas raízes tem sido sugerido como um mecanismo de tolerância de várias espécies vegetais quando expostas ao excesso de Al^{3+} . Esse mecanismo pode prevenir ou reduzir a translocação de íons livres para a parte aérea das plantas (CAMBROLLÉ et al., 2015; HE et al., 2015; SASAKI et al., 2004). Assim, a diminuição do crescimento das raízes também pode estar associada à maior resistência mecânica, sendo resultado do acúmulo de compostos fenólicos nas células endodérmicas constituintes da parede celular, que reforçam e formam uma barreira mecânica contra a entrada e distribuição de íons tóxicos, reduzindo o transporte para a parte aérea, onde maiores danos podem ser causados (AMBROSINI et al., 2015; HORST; WANG; ETICHA, 2010; SILVA et al., 2012).

A maior presença de Al^{3+} nas raízes de *P. urvillei* e *A. affinis* também pode estar relacionada com a compartimentalização intracelular do Al^{3+} em compartimentos de baixa atividade metabólica, a exemplo dos vacúolos das células radiculares, onde o Al^{3+} livre fica complexado com compostos orgânicos, íons fosfato ou também pela interação com proteínas encontradas nos apoplasto das células radiculares, impedindo sua movimentação para o simplasto (BALDI et al., 2018; KOPITKE et al., 2016; MUHAMMAD; ZVOBGO; GUO-PING, 2019). Diante do exposto, as espécies *P. plicatulum* e *A. lateralis* caracterizaram-se como as mais sensíveis ao Al^{3+} devido à proporção semelhante da concentração do metal nas raízes e parte aéreas, além de mostrarem menor produção total de massa seca.

Os incrementos de Al^{3+} (75 e 150 mg L^{-1}) na solução nutritiva, no geral, comprometeram os parâmetros biométrico-morfológicos de raízes das quatro espécies de gramíneas, como observado através dos efeitos visuais (Figura 9). *P. urvillei*, *A. affinis* e *P. plicatulum* apresentaram os maiores comprimentos e áreas superficiais de raízes (Figura 2A, C). Este fato possivelmente esteja relacionado ao grupo funcional de captura de recursos aos quais as espécies pertencem, justificando o melhor desempenho delas. Neste sentido, o grupo de captura de recursos (*A. affinis*) e a relação intermediária das espécies *P. urvillei* e *P. plicatulum* a esse grupo, apresentam-se com a melhor atuação e eficiência do crescimento em condições de estresse por Al^{3+} (MARQUES et al. 2019; 2020; QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009).

Figura 98 - Sistema radicular das gramíneas nativas do bioma Pampa *Paspalum urvillei* (A), *Axonopus affinis* (B), *Paspalum plicatulum* (C) e *Andropogon lateralis* (D) expostas à concentrações crescentes de Al^{3+} em solução nutritiva. Concentração de 0 $\text{mg Al}^{3+} \text{L}^{-1}$ (esquerda), 75 $\text{mg Al}^{3+} \text{L}^{-1}$ (centro), e 150 $\text{mg Al}^{3+} \text{L}^{-1}$ (direita).



As alterações morfológicas radiculares também podem ser relacionadas a funções da alteração hormonal ou outro desequilíbrio induzido pela presença de Al^{3+} , o qual pode modificar ou inibir a multiplicação celular, especialmente nas regiões meristemáticas (BOCHICCHIO et al., 2015; MUHAMMAD; ZVOBGO; GUO-PING, 2019; RYAN et al., 1993; YU et al., 2015). O aumento no diâmetro das raízes em *P. urvillei*, *A. affinis* e *P. plicatum* no tratamento sem a adição do Al^{3+} pode ser explicado, em parte, pelo maior crescimento e emissão de raízes laterais das mesmas, em que o estresse causado por Al^{3+} comprometeu o desenvolvimento normal do sistema radicular dessas espécies (Figura 2B). Por outro lado, o aumento do diâmetro de raízes na presença de Al^{3+} , como observado na *A. lateralis*, pode ser atribuído às mudanças na divisão e organização das células corticais, aumentando a área do córtex e diâmetro (AMBROSINI et al., 2015).

As espécies *A. affinis* e *P. plicatum* apresentaram os maiores volumes radiculares, enquanto *P. urvillei* e *A. lateralis* corresponderam ao menor incremento dessa variável principalmente sob o efeito de $150\text{ mg }Al^{3+}\text{ L}^{-1}$, evidenciando os efeitos fitotóxicos causados pelo Al^{3+} em alta concentração (KOPITTKKE et al., 2016). Referente aos dados biométrico-morfológicos de raízes, a espécie *A. lateralis* caracterizou-se como a mais sensível ao efeito do Al^{3+} .

As diminuições do rendimento de massa seca da parte aérea, de raiz e do total das plantas de gramíneas cultivadas em Al^{3+} (Figura 3A e B) demonstram e confirmam, pelas correlações inversas (Figura 7), o efeito tóxico promovido pelo excesso de Al^{3+} nas raízes e crescimento geral das plantas (BALDI et al., 2018; KOPITTKKE et al., 2016). Isso é devido às alterações bioquímico-fisiológicas que inibem os processos de alongamento e divisão celular (KABATA-PENDIAS, 2011; KOCHIAN et al., 2004). Bian et al. (2015) e Kochian et al. (2015) relatam que o excesso de Al^{3+} no corpo vegetal afeta drasticamente o funcionamento dos transportadores de membrana e canais iônicos, reduzindo a capacidade seletiva e o aumento da permeabilidade não específica da membrana, gerando com isso o desequilíbrio nutricional nos ambientes ácidos, colaborando também para o menor crescimento vegetal.

As correlações inversas observadas na ACP (Figura 7) em *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatum* e *A. lateralis* quanto a taxa de assimilação líquida de CO_2 (A) (Figura 4A) e a presença, principalmente, de $150\text{ mg }Al^{3+}\text{ L}^{-1}$ na solução nutritiva são provenientes da ação tóxica do Al^{3+} na integridade ou função fotoquímica nos cloroplastos, bem como na diminuição das concentrações dos pigmentos fotossintéticos (RAMPIM; LANA, 2013). Nas quatro espécies estudadas, os efeitos do excesso de Al^{3+} nesses parâmetros são às vezes contrastantes, a exemplo do observado pela relação indireta da assimilação líquida de CO_2 e

condutância estomática, bem como a redução da concentração intercelular de CO_2 (C_i) na mesma concentração de Al^{3+} . Outro fator que explica a correlação inversa da assimilação líquida de CO_2 e o incremento em Al^{3+} na solução nutritiva, é que o excesso de Al^{3+} pode interagir negativamente na atividade de enzimas chaves na fixação do carbono (GILL; TUTEJA, 2010). O aumento da concentração intercelular de CO_2 em plantas cultivadas em concentrações elevadas de Al^{3+} tem sido atribuído às alterações na atividade da rubisco, onde o impedimento da atividade regular desta enzima pode ser atribuído à substituição dos íons de Mg^{2+} por íons metálicos em seu sítio ativo, reduzindo dessa maneira o processo de carboxilação da rubisco (MOUSTAKA et al., 2016).

A diminuição da condutância estomática (GS) na maior concentração de Al^{3+} em *P. urvillei*, *A. affinis* e *A. lateralis*, provavelmente, está relacionada com a redução na taxa de transpiração (E) das espécies de gramíneas (Figura 4D e E) influenciando também na variação de resposta da eficiência de uso da água (EUA) (Figura 4F). A diminuição da Gs e E, está relacionada à redução do potencial da água na folha, onde a diminuição desse potencial provoca o mecanismo de fechamento estomático, diminuindo a Gs e, conseqüentemente, decréscimos na E (LANA et al., 2013; TAIZ; ZEIGER, 2017). Ou também podem ser efeitos provenientes da formação de EROS devido à presença de Al^{3+} (MOUSTAKA et al., 2016). Tais efeitos são confirmados pela resposta multivariada das variáveis em relação aos teores de Al^{3+} (Figura 7).

6.2 Bioquímica e estado nutricional

O efeito tóxico promovido principalmente pela concentração mais elevada de Al^{3+} (150 mg L^{-1}) sobre as concentrações dos pigmentos fotossintéticos das espécies *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* (Figura 5) pode estar associado às modificações na estrutura dos tilacóides, peroxidação de membranas no cloroplasto e danos ao DNA pela formação de excesso das EROs (GARCIA-OLIVEIRA et al., 2015; GILL; TUTEJA, 2010). Além do que, os carotenoides podem colaborar para a função fotoprotetora do aparato fotoquímico, prevenindo os danos foto-oxidativos às moléculas de clorofila (BOSE et al., 2011; MATSUMOTO et al., 2015), inferindo que a diminuição da concentração de clorofilas na presença de Al^{3+} também pode ser efeito resultante, em parte, da diminuição da concentração de carotenoides (Figura 5D). Assim, o efeito adverso da alta concentração de Al^{3+} no transporte de elétrons na fotossíntese, causa a diminuição e a degradação da síntese de clorofila (RAMPIM; LANA, 2013).

Em contrapartida, a *P. urvillei* na presença de Al^{3+} não sofreu alterações dos pigmentos fotossintéticos, evidenciando maior tolerância por essa espécie em relação ao efeito tóxico por Al^{3+} , estando esse aumento relacionado à maior concentração de pigmentos por unidade de massa em meios estressantes (BOSE et al., 2011; CHEN et al., 2005; RAMPIM; LANA, 2013). Tal espécie apresenta como característica particular a alta densidade de forragem, além do crescimento acelerado, estando atribuída ao grupo de captura de recursos ou ao processo intermediário quanto a classificação dos grupos funcionais como é sugerido por Marques et al. (2020), justificando por este fato, o bom desempenho da *P. urvillei* em condições de ambientes ácidos.

A concentração de proteínas solúveis totais (Figura 6A) nas quatro espécies de gramíneas variou entre as concentrações de Al^{3+} nos tecidos vegetais. Os níveis tóxicos Al^{3+} podem ter diminuído a produção de proteínas na parte aérea da *P. urvillei* e *A. lateralis* por danos ao mecanismo de síntese proteica ou também, através do dano oxidativo resultando na degradação das mesmas (CHEN et al., 2015; SUN et al., 2018). O aumento da concentração de proteínas nas raízes pode estar associado ao ajuste osmótico celular, que promove mecanismos de proteção à tolerância ou efeitos antioxidantes das plantas (JIANG et al., 2013). Diferentes estresses ambientais induzem a síntese de novas proteínas nas plantas, as quais possivelmente apresentam valor adaptativo para as mesmas aumentarem sua capacidade de sobrevivência (CARDOSO et al., 2017). Segundo Lima et al. (2015), espécies vegetais que estão sob condições de estresses são estimuladas a sintetizar novas proteínas que atuarão na síntese e transporte dos ácidos orgânicos pelas células radiculares.

O aumento na atividade da enzima POD (Figura 6B) na parte aérea da *P. urvillei*, *A. affinis* e *P. plicatulum* promoveu baixa correlação positiva (Figura 7) com a maior concentração de Al^{3+} , podendo estar associado à função da redução ou eliminação do H_2O_2 no tecido, o qual é um subproduto advindo da dismutação de $O_2^{\cdot-}$ (MATSUMOTO et al., 2015; MOUSTAKA et al., 2016). A maior atividade da enzima POD na parte aérea, quando comparada às raízes, pode também ter relação com as isoformas da enzima presente nos cloroplastos (PILON; RAVET; TAPKEN, 2011). Já nas raízes a correlação inversa aos teores de Al^{3+} promoveu a inibição da atividade da POD devido ao maior acúmulo de íons tóxicos está presente no sistema radicular.

O H_2O_2 nos tecidos da parte aérea (Figura 6C) aumentou principalmente na concentração de $150\text{ mg }Al^{3+}\text{ L}^{-1}$ nas quatro espécies de gramíneas, porém nas raízes os efeitos foram variados, refletindo em uma baixa correlação (Figura 7) em relação às concentrações de Al^{3+} . Desse modo, entre as espécies avaliadas, a *P. plicatulum* na presença

de 150 mg Al^{3+} L^{-1} foi quem apresentou nas raízes a maior concentração de H_2O_2 , evidenciando proporções semelhantes do seu conteúdo na parte aérea. Tal efeito, possivelmente é proveniente do acúmulo de Al^{3+} nos tecidos, o qual, segundo Garcia-Oliveira et al. (2015) está associado aos danos oxidativos das biomoléculas, contribuindo para a modificação da membrana plasmática quanto à permeabilidade seletiva da mesma. Moustaka et al. (2016) sugerem ainda que os danos oxidativos está diretamente relacionado com a inibição do alongamento radicular induzida pelo Al^{3+} , como observado nos efeitos visuais na Figura 9C. Por este fato, a *P. plicatulum* pode ser considerada uma das espécies que mais sofreu com o estresse proveniente da toxidez por Al^{3+} , considerada, portanto, como sensível.

O aumento da concentração de H_2O_2 na parte aérea das espécies de gramíneas estudadas, possivelmente, está diretamente relacionado à baixa concentração dos pigmentos fotossintéticos, uma vez que a formação de H_2O_2 e os radicais HO^\cdot e O_2^\cdot ocorrem naturalmente no espaço intercelular dos cloroplastos e mitocôndrias (MATSUMOTO et al., 2015; SUN et al., 2018). Devido a isso, a ocorrência da peroxidação lipídica (TBARS) na parte aérea das espécies de gramíneas em relação à presença do Al^{3+} no tecido foliar pode está associado ao aumento do H_2O_2 no mesmo tecido, indicando um alto dano peroxidativo promovidos pelas EROS na presença do Al^{3+} tóxico (Figura 6D) (CHOUDHARY et al., 2007), por outro lado, nas raízes a peroxidação lipídica mostrou-se baixa em relação a presença de Al^{3+} .

Em geral, as concentrações dos nutrientes foram negativamente afetadas na presença do Al^{3+} em *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*. Dentre os macronutrientes, a variabilidade das concentrações de Ca, Mg e K eventualmente estão relacionadas com o aumento das concentrações de Al^{3+} nos tecidos vegetais (Figura 9). As diminuições nas concentrações dos macronutrientes, conforme estudos realizados por Foy (1974) e Furlani (1989), podem estar relacionados à interferência do excesso do Al^{3+} nas reações enzimáticas e na disposição de polissacarídeos presentes nas paredes celulares, causando desta forma, danos à absorção, transporte e desbalanço de vários outros nutrientes, ou ainda, pode está associado à competição por cátions nos sítios ativos de absorção no complexo de troca, onde o Ca, Mg e K, passam a ser substituídos por íons solúveis de Al^{3+} (FAQUIN; VALE, 1991; MALAVOLTA et al., 1997). A *P. urvillei* e a *A. lateralis* apresentaram aumento da concentração de P nas raízes, o que possivelmente está vinculado à formação de fosfato de alumínio (Al-P). Desse modo, o Al^{3+} presente nas raízes causou a precipitação em parte do fósforo absorvido, reduzindo, desta maneira, sua translocação para a parte aérea (MUHAMMAD; ZVOBGO; GUO-PING, 2019; OLIVEIRA, 1979).

As concentrações dos micronutrientes apresentam uma fraca correlação com o Al^{3+} (Figura 9), principalmente no sistema radicular da *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*. Entretanto, o excesso de Al^{3+} pode afetar a absorção de Mn, Fe, Zn e Cu e alterar a homeostase celular, causando o desequilíbrio no transporte iônico desses elementos nas regiões internas das plantas (MUHAMMAD; ZVOBGO, GUO-PING, 2019; SPOSITO, 1995). As concentrações de Fe, Zn e Cu na parte aérea correlacionaram-se inversamente as concentrações de Al^{3+} nas quatro espécies de gramíneas estudadas.

O efeito tóxico do Al^{3+} é bastante conhecido por promover danos aos processos fisiológicos das plantas, principalmente naqueles voltados para a aquisição de nutrientes. Contudo, alguns relatos sobre efeitos estimulantes foram encontrados por Fageria e Zimmermann (1979) para arroz e Oliveira e Malavolta (1982) para feijão. Efeitos ainda não muito bem conhecidos, mas que segundo Foy (1974) e Marschner (1995) uma possível ação benéfica do Al^{3+} pode está associado a uma correção ou prevenção da deficiência de Fe; a liberação de cátions adsorvidos em sítios metabolicamente inativos dentro da planta; o bloqueio de sítios, na parede celular, carregados negativamente, promovendo menor absorção de P ou também a prevenção da toxidez de Cu e Mn.

7 CONCLUSÕES

As espécies *P. urvillei* e *A. affinis* foram as mais tolerantes ao excesso de Al^{3+} devido a maior produção de massa seca da parte aérea e raízes. Por outro lado, *P. plicatulum* e *A. lateralis* apresentaram-se como as mais sensíveis à toxidez por Al^{3+} .

A presença de Al^{3+} (75 e 150 mg $\text{Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$) comprometeu negativamente o sistema morfológico de raízes e, conseqüentemente, a produção de massa seca das quatro espécies de gramíneas. *A. lateralis* foi a espécie mais sensível ao excesso de Al^{3+} , fato salientado pelo maior aumento do diâmetro radicular.

As elevadas concentrações de Al^{3+} , em geral, contribuíram negativamente para a assimilação líquida de CO_2 das espécies de gramíneas.

A espécie *P. urvillei* mostrou-se tolerante ao excesso de Al^{3+} devido os pigmentos fotossintéticos não terem sido afetados com o excesso de Al^{3+} .

O excesso de Al^{3+} promoveu na parte aérea das espécies de gramíneas uma baixa atividade da guaiacol peroxidase, permitindo o aumento do peróxido de hidrogênio e, conseqüentemente, a peroxidação lipídica.

Os incrementos de Al^{3+} (75 e 150 mg L^{-1}) promoveram alterações nas concentrações de nutrientes, sendo o Ca, Mg e K os mais afetados. Tais nutrientes apresentaram correlações inversas às concentrações de Al^{3+} .

Espécies com características de captura de recursos apresentaram maior tolerância ao excesso de Al^{3+} , enquanto, as espécies de conservação de recursos apresentaram maior sensibilidade à toxidez por Al^{3+} .

REFERÊNCIAS

- AMBROSINI, V. G. et al. Reduction of copper phytotoxicity by liming: a study of the root anatomy of young vines (*Vitis labrusca* L.). **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v.96, p.270-280, 2015.
- BAI, X. Y. et al. Effects of lead and nitric oxide on photosynthesis, antioxidative ability, and mineral element content of perennial ryegrass. **Biologia Plantarum**, Dordrecht, v.59, p.163-170, 2015.
- BALDI, E. Soil-applied phosphorous is an effective tool to mitigate the toxicity of copper excess on grapevine grown in rhizobox. **Science Horticulture**, Amsterdam, v.227, p.102-111, 2018.
- BANDINELLI, D. G. et al. Composição florística de pastagem natural afetada por fontes de fósforo, calagem e introdução de espécies forrageiras de estação fria. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.35, p.84-91, 2005.
- BIAN, M. et al. A new allele of acid soil tolerance gene from a malting barley variety. **BMC Genetic**, Londres, v.16, p.1-11, 2015.
- BLOOM, P. R.; ERICH, M. S. The quantification of aqueous aluminum. In: SPOSITO, G. (Ed.) **The environmental chemistry of aluminum**. Boca Raton: Lewis, 1995. p.1-38.
- BOCHICCHIO, R. et al. Root architecture and morphometric analysis of *Arabidopsis thaliana* grown in Cd/Cu/Zn gradient agar dishes: a new screening technique for studying plant response to metals. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v.91, p.20-27, 2015.
- BOLDRINI, I. I. et al. **Bioma Pampa – diversidade florística e fisionômica**. Porto Alegre: Palloti, 2010, 64 p.
- BOSE, J. et al. Role of magnesium in alleviation of aluminum toxicity in plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxiford, v.62, p.2251-2264, 2011.
- BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**. Georgia, v.72, p.248-254, 1976.
- CAMBROLLÉ, J. et al. Evaluating wild grapevine tolerance to copper toxicity. **Chemosphere**, Oxiford, v. 120, p.171-178, 2015.
- CAMBROLLÉ, J. et al. Growth and photosynthetic responses to copper in wild grapevine. **Chemosphere**, Oxiford, v.93, p.294-301, 2013.
- CARDOSO, K. P. S. et al. Physiological and biochemical metabolism in Jatoba plants (*Hymenaea courbaril* L.) affected by water stress and flooding. **Australian Journal of Crop Science**, Austrália, v.11, p. 844-852, 2017.
- CHEN, J. et al. Copper induced oxidative stresses, antioxidant responses and phytoremediation potential of Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*). **Scientific Reports**, Londres, v.5, p.1-9, 2015.

- CHEN, L. S. et al. Effects of aluminum on light energy utilization and photoprotective systems in citrus leaves. **Annals of Botany**, Oxiford, v.96, p.35-41, 2005.
- CHOUDHARY, M. et al. Effect of heavy metal stress on proline, malondialdehyde, and superoxide dismutase activity in the cyanobacterium *Spirulina platensis*-S5. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, San Diego, v.66, p.204-209, 2007.
- EL-MOSHATY, F. I. B. et al. Lipid peroxidation and superoxide production in cowpea (*Vigna unguiculata*) leaves infected with tobacco rings pot virus or southern bean mosaic virus. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, Londres, v.43, p.109-119, 1993.
- FAGERIA, N. K.; ZIMMERMANN, F. J. P. Seleção de cultivares de arroz para tolerância à toxidez de alumínio em solução nutritiva. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.14, p.41-47, 1979.
- FAQUIN, V.; VALE, F. R. Toxidez de alumínio e manganês. **Informática Agropecuária**, Campinas, v.15, p.28-38, 1991.
- FOY, C. D. Effect of aluminum on plant growth. In: CARLSON, F. W. ed. The plant root and its environment. **Charlottesville**, Virginia, p.601-640, 1974.
- FURLANI, P. R. Efeitos fisiológicos do alumínio em plantas. In: Simpósio Avançado de Solos e Nutrição de Plantas. **Anais...** Campinas, Fundação Cargill Piracicaba, v.2, p.73-90, 1989.
- GARCIA-OLIVEIRA, A. L. et al. Breeding for Al tolerance by unravelling genetic diversity in bread wheat. In: PANDA, S.K.; BALUSKA, F. (Ed.). **Aluminium Stress Adaptation and Communication in Plants**, Berlin: Springer, 2015. Cap. 24, p.125-153.
- GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v.48, p.909-930, 2010.
- GIROTTI, E. et al. Biochemical changes in black oat (*Avena strigosa* Schreb) cultivated in vineyard soils contaminated with copper. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v.103, p.199-207. 2016.
- GRATÃO, P. L. et al. Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. **Functional Plant Biology**, Austrália, v.32, p.481-494, 2005.
- HE, H. et al. Signal transduction during aluminum-induced secretion of organic acids in plant. **Biologia Plantarum**, Dordrecht, v.59, p.601-608, 2015.
- HISCOX, J. D.; ISRAELSTAM, G. F. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Canadian Journal of Botany**, Austrália, v.57, p.1132-1334, 1979.
- HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. The water culture method for growing plants without soils. **California Agricultural Experimental Station**, Berkeley, 1950, 347p.
- HORST, W. J.; WANG, Y.; ETICHA, D. The role of the root apoplast in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: A review. **Annals of Botany**, Oxiford, v.106, p.185-197, 2010.

JIANG, H-P., et al. Physiological and Biochemical Responses of *Ulva prolifera* and *Ulva linza* to Cadmium Stress. **The Scientific World Journal**, Newbury, v.2013, p.1-11, 2013.

KABATA-PENDIAS, A. **Trace elements in soils and plants**. 4 ed. Florida: Boca Raton, 2011, cap 5.

KOCHIAN, L. et al. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. **Annual Review of Plant Biology**, Michigan, v.55, p.459-493, 2004.

KOCHIAN, L. et al. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance. **Annual Review of Plant Biology**, Michigan, v.66, p.571-598, 2015.

KOPITTKE, P. M. et al. Identification of the primary lesion of toxic aluminum in plant roots. **Plant Physiology**, Minneapolis, v.167, p.1402-1411, 2015.

KOPITTKE, P. M. et al. Kinetic and nature of aluminium rhizotoxic effects. **Journal of Experimental Botany**, Oxiford, v.67, p.4451-4467, 2016.

LANA, M. C. et al. Tolerance of physic nut plants to aluminum activity in nutrient solution. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v.29, n.3, p.582-589, 2013.

LE, S.; JOSSE, J.; HUSSON, F. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. **Journal of Statistical Software**, Los Angeles, v.25, p.1-18, 2008.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, San Diego, v.148, p.350-382, 1987.

LIMA, E. G. S. et al. Biochemical and physiological responses of andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.) seedlings subjected to water deficit. **Australian Journal of Crop Science**, Austrália, v.9, p.517-522, 2015.

LORETO, F.; VELIKOVA, V. Isoprene produced by leaves protects the photosynthetic apparatus against ozone damage, quenches ozone products, and reduces lipid peroxidation of cellular membranes. **Plant Physiology**, Minneapolis, v.127, p.1781-1787, 2001.

MACHADO, J. M. et al. Morphogenesis of native grasses of Pampa biome under nitrogen fertilization. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Piracicaba, v.42, p.22-29, 2013.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional das plantas; princípios e aplicações**. Piracicaba, POTAFOS, 1997. 319p.

MARQUES, A. C. R. et al. Interaction between growth strategies and phosphorus use efficiency in grasses from South America natural grasslands. **Revista Ceres**, Viçosa, v.67, p.001-007, 2020.

MARQUES, A. C. R. et al. Phosphorus fractionation in grasses with different resource-acquisition characteristics in natural grasslands of South America. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v.35, p.203-212, 2019.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. Londres, Academic Press, 1995. 889p.

MATSUMOTO, H. et al. Signaling Pathways of Aluminum-Induced Programmed Cell Death in Higher Plants In: PANDA, S.K.; BALUSKA, F. (Ed.). **Aluminium Stress Adaptation and Communication in Plants**, Berlin: Springer, 2015. Cap. 4, p. 63-80.

MOUSTAKA, J. et al. Aluminum resistance in wheat involves maintenance of leaf Ca^{2+} and Mg^{2+} content, decreased lipid peroxidation and Al accumulation, and low photosystem II excitation pressure. **Biometal**, Dordrecht, v.29, p.611-623, 2016.

MUHAMMAD, N.; ZVOBGO, G.; GUO-PING. The beneficial effects and possible mechanisms of aluminum on plant growth in acidic soil. **Journal of Integrative Agriculture**, China, v.18, p.1518-1528, 2019.

OLIVEIRA P. I; MALAVOLTA E. Efeito do alumínio e do manganês no feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.17, p.549-557, 1982.

OLIVEIRA, L. E. M. **Crescimento e comportamento nutricional de cultivares de mandioca (*Manihot esculenta*, Grantz), submetidos a níveis de alumínio**. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 1979. 39p. (Tese de Mestrado)

PILON, M.; RAVET, K.; TAPKEN, W. The biogenesis and physiological function of chloroplast superoxide dismutase. **Biochimica et Biophysica Acta**, Amsterdam, v.1807, p.989-998, 2011.

QUADROS, F. L. F. DE; TRINDADE, J. P. P.; BORBA, M. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: JACQUES, V. (Ed.). **Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade**. 1. ed. Brasília: [s.n.]. 2009, p.206-215.

RAMPIM, L.; LANA, M. C.; FRANDOLOSO, J. F. Fósforo e enxofre disponível, alumínio trocável e fósforo remanescente em latossolo vermelho submetido ao gesso cultivado com trigo e soja. **Revista de Ciências Agrárias**, Londrina, v.34, p.1623-1638, 2013.

RAMPIM, L.; LANA, M. Do C. Mecanismo de tolerância interna das plantas ao alumínio. **Colloquium Agrariae**, São Paulo, v.9, p.72-89, 2013.

RYAN, P. R. et al. Aluminum toxicity in roots: an investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.45, p.437-446, 1993.

SADE, H. et al. Toxicity and tolerance of aluminum in plants: tailoring plants to suit to acid soils. **Biometals**, Dordrecht, v.29, p.187-210, 2016.

SASAKI, T. et al. A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. **Plant Journal**, Malden, v.37, p.645-653, 2004.

SILVA, S. et al. Zonal responses of sensitive vs. tolerant wheat roots during Al exposure and recovery. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v.169, p.760-769, 2012.

SOTO, P.; GAETE, H.; HIDALGO, M. E. Assessment of catalase activity, lipid peroxidation, chlorophyll-a, and growth rate in the freshwater green algae *Pseudokirchneriella subcapitata* exposed to copper and zinc. **Latin American Journal of Aquatic Research**, Chile, v.39, p.280-285, 2011.

SUN, C. et al. Nitric oxide acts downstream of hydrogen peroxide in regulating aluminum-induced antioxidant defense that enhances aluminum resistance in wheat seedlings. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v.145, p.95-103, 2018.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Art Med, 2017. 954p.

TIECHER, T. et al. Phosphorus application and liming effects on forage production, floristic composition and soil chemical properties in the Campos biome, southern Brazil. **Grass and Forage Science**, Malden, v.69, p.567-579, 2014.

YU, Y. et al. Elevation of arginine decarboxylase-dependent putrescine production enhances aluminum tolerance by decreasing aluminum retention in root cell walls of wheat. **Journal of Hazardous Materials**, Amsterdam, v.299, p.280-288, 2015.

ZERAIK, A. E.; SOUZA, F. S.; FATIBELLO-FILHO, O. Desenvolvimento de um spot test para o monitoramento da atividade da peroxidase em um procedimento de purificação. **Química Nova**, São Paulo, v.31, p.731-734, 2008.

8 DISCUSSÃO GERAL

A caracterização dos mecanismos utilizados por plantas para conseguir se desenvolver em ambientes pouco férteis e ácidos ou que apresentam outros distúrbios bióticos e abióticos contribuem para o entendimento do sistema fisiológico dos vegetais. Nesse sentido, sob condições de excesso de Al^{3+} as variações de respostas entre espécies e/ou entre cultivares dentro de uma mesma espécie são fundamentais para o conhecimento aprofundado dos processos fisiológicos (MASSOCATTO et al., 2013). As respostas obtidas nos levam descobrir novas estratégias funcionais relacionadas à absorção, acumulação e tolerância de espécies vegetais em relação à ação dos metais, bem como, demonstrar quais são as mais adaptadas aos ambientes com excesso de Al^{3+} . Com base na tipologia funcional de plantas nativas do bioma Pampa e sua importância no reconhecimento e manejo dos ambientes de alta diversidade e distúrbios ambientais em interação ao efeito do Al^{3+} , quatro espécies de gramíneas nativas (*P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*) foram utilizadas para a realização de dois trabalhos dissertativos em respostas ao excesso de Al^{3+} em dois ambientes de cultivo.

No primeiro estudo a presença de Al^{3+} foi considerada tóxica às espécies *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* por apresentarem reduções na produção de massa seca. O Al^{3+} foi absorvido pelas raízes e transportado para a parte aérea em todas as espécies de gramíneas, evidenciando maior acumulação de Al^{3+} . Esse acúmulo do metal nas raízes está associado aos mecanismos de tolerância da planta. As concentrações de macro e micronutrientes nos tecidos de parte aérea e raízes das espécies apresentaram variabilidades distintas em relação aos efeitos promovidos pelo Al^{3+} . O Ca nas raízes foi entre os cátions básicos quem apresentou uma correlação positiva as concentrações de Al^{3+} , estando relacionado à produção de massa seca, isso porque o Ca atua nos compartimentos de parede celular, viabilizando a estabilização da membrana plasmática, estrutura que influencia na absorção de outros nutrientes (MOUSTAKA et al., 2016). O efeito do Al^{3+} pode gerar processos não desejáveis as plantas como o processo de divisão mitótica e expansão celular, e quando inibidos promovem consequentemente o menor crescimento e produção de massa foliar por meio da absorção ineficiente de água e nutrientes pelas raízes (KOCHIAN et al., 2004; KOPITKE et al., 2016).

No segundo estudo as espécies *P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis* cultivadas em 75 e 150 mg $Al^{3+} L^{-1}$ apresentaram maiores concentrações de Al^{3+} nos tecidos de parte aérea e raízes. Sendo, a maior presença de Al^{3+} encontrado nas raízes de *P. urvillei* e

A. affinis, apresentando-se como as espécies mais tolerantes ao excesso do metal. Por outro lado, a *P. plicatulum* e *A. lateralis* apresentaram distribuição semelhantes entre as concentrações de Al^{3+} nos tecidos vegetais, caracterizando-se como as espécies mais sensíveis à toxidez promovida por Al^{3+} . O excesso de Al^{3+} ainda contribuiu negativamente para o desenvolvimento do sistema morfológico das raízes e, conseqüentemente, redução na produção das massas secas das plantas. No geral, os íons tóxicos de Al^{3+} afetaram negativamente a composição das membranas do cloroplasto e dos pigmentos fotossintéticos, comprometendo desta maneira, a assimilação líquida de CO_2 das plantas através da inibição do fluxo de elétrons na cadeia transportadora. Dentre as espécies, *P. urvillei* foi a única que não teve as concentrações dos pigmentos fotossintéticos afetadas pelo excesso de Al^{3+} . Danos oxidativos também foram observados pelo desbalanço entre a atividade do sistema antioxidante da planta e a produção de espécies reativas de oxigênio (GARCIA-OLIVEIRA et al., 2015; GILL; TUTEJA, 2010). A alteração da homeostase redox afetou diretamente na produção da massa seca das espécies de gramíneas. As alterações nas concentrações de nutrientes, em sua maioria, foram correlacionadas inversamente às concentrações de Al^{3+} , onde provavelmente o excesso de Al^{3+} provocou alterações na estrutura das membranas e paredes celulares, as quais afetaram a absorção, transporte e desbalanço nutricional (FAQUIN; VALE, 1991; MALAVOLTA et al., 1997; SPOSITO, 1995).

Diante disso, é visível a variação de crescimento e adaptação de espécies vegetais à frente das diferentes formas de cultivo. Os tratamentos com Al^{3+} , de modo geral, em ambos os estudos, corresponderam a um grau de toxidez elevado nas espécies de gramíneas (*P. urvillei*, *A. affinis*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*), variando de forma distinta quanto à capacidade de tolerância das mesmas aos ambientes ácidos. Também, com o presente estudo, foi possível evidenciar a existência de gêneros e grupos funcionais de gramíneas nativas do bioma Pampa capazes de suportar amplamente altas concentrações de Al^{3+} . As espécies de captura de recursos, por corresponder ao maior crescimento relativo e maior capacidade de produção, tanto de área foliar e radicular por unidade de matéria seca, representam maior demanda de nutrientes para o seu metabolismo. Tal demanda conforme Marques et al. (2020) é assegurada pela obtenção de maior área e comprimento radicular específico, além de transportadores com maior afinidade e absorção de elementos minerais em menor concentração, correspondendo também a raízes de menor diâmetro, além de associações vantajosas microbiológicas do solo. Esses mesmos mecanismos são utilizados por espécies de conservação de recursos, entretanto, com menor eficiência, estando possivelmente relacionado à menor necessidade na aquisição por nutrientes em função do menor crescimento relativo.

O gênero *Paspalum*, de modo geral, destacou-se por apresentar tolerância ao Al^{3+} . Tal gênero apresenta vasta distribuição pelas pastagens da América do Sul, em que as espécies pertencentes a esse grupo taxonômico geralmente são caracterizadas por atributos foliares intermediários. A eficiência de uso de nutrientes, talvez seja um dos fatores responsáveis por essa ampla distribuição, em que possivelmente, esse gênero possui eficientes mecanismos intercelulares favoráveis a remobilização nutricional, ou também, seja beneficiado pela obtenção de nutrientes do solo através de associações com microrganismos ou exsudação de compostos como enzimas e ácidos orgânicos, que apresentam a capacidade de aumentar a disponibilidade nutricional, contribuindo para o menor efeito da ação tóxica pelo Al^{3+} nos ambientes ácidos. Essas seriam, possivelmente, com base nas literaturas as prováveis causas empregadas a maior tolerância ao Al^{3+} pela espécie *Paspalum urvillei* em específico. No entanto, mais estudos são necessários para maiores comprovações dessa espécie, além das outras espécies de gramíneas abordadas neste estudo.

Diante do exposto, torna-se evidente que a ampliação dos estudos acadêmico-científicos voltados à caracterização da tolerância de plantas a fatores abióticos, são necessárias em virtude da relevância ao potencial adaptativo por espécies vegetais aos ambientes ácidos. Permitindo ampliar a compreensão das estratégias e mecanismos empregados pelas espécies nos processos de eficiência e uso dos nutrientes, produção e desenvolvimento, além de auxiliar nas práticas de manejo que beneficiam a manutenção da acidez do solo (correção de pH), algo fundamental para reduzir a disponibilidade de metais tóxicos (Al^{3+}) às plantas agricultáveis de importância econômica, minimizando o potencial de toxidez, além de melhorar a disponibilidade de nutrientes. Outro fator de aporte para as pesquisas nessa área está associado à importância de seleção de genótipos capazes de maximizar a eficiência de utilização dos insumos, minimizando o risco imposto pela combinação de diversas características restritivas do ambiente.

REFERÊNCIAS

- BLOOM, P. R.; ERICH, M. S. The quantification of aqueous aluminum. In: SPOSITO, G. (Ed.) **The environmental chemistry of aluminum**. Boca Raton: Lewis, 1995. p.1-38.
- FAQUIN, V.; VALE, F. R. Toxidez de alumínio e manganês. **Informática Agropecuária**, Campinas, v.15, p.28-38, 1991.
- GARCIA-OLIVEIRA, A. L. et al. Breeding for Al tolerance by unravelling genetic diversity in bread wheat. In: PANDA, S.K.; BALUSKA, F. (Ed.). **Aluminium Stress Adaptation and Communication in Plants**, Berlin: Springer, 2015. Cap.24, p.125-153.
- GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v.48, p.909-930, 2010.
- KOCHIAN, L. et al. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. **Annual Review of Plant Biology**, Michigan, v.55, p.459-493, 2004.
- KOPITTKE, P. M. et al. Kinetic and nature of aluminium rhizotoxic effects. **Journal of Experimental Botany**, Oxiford, v.67, p.4451-4467, 2016.
- MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional das plantas; princípios e aplicações**. Piracicaba, POTAFOS, 1997. 319p.
- MARQUES, A. C. R. et al. Interaction between growth strategies and phosphorus use efficiency in grasses from South America natural grasslands. **Revista Ceres**, Viçosa, v.67, p.001-007, 2020.
- MASSOCATTO, C. L. et al. Quantificação de elementos potencialmente tóxicos presentes em diferentes cultivares de grãos de soja e milho comercializados na região Noroeste do Paraná. **Scientia Agraria Paranaensis**, Paraná, v. 12, p.182-192, 2013.
- MOUSTAKA, J. et al. Aluminum resistance in wheat involves maintenance of leaf Ca^{2+} and Mg^{2+} content, decreased lipid peroxidation and Al accumulation, and low photosystem II excitation pressure. **Biometal**, Dordrecht, v.29, p.611-623, 2016.

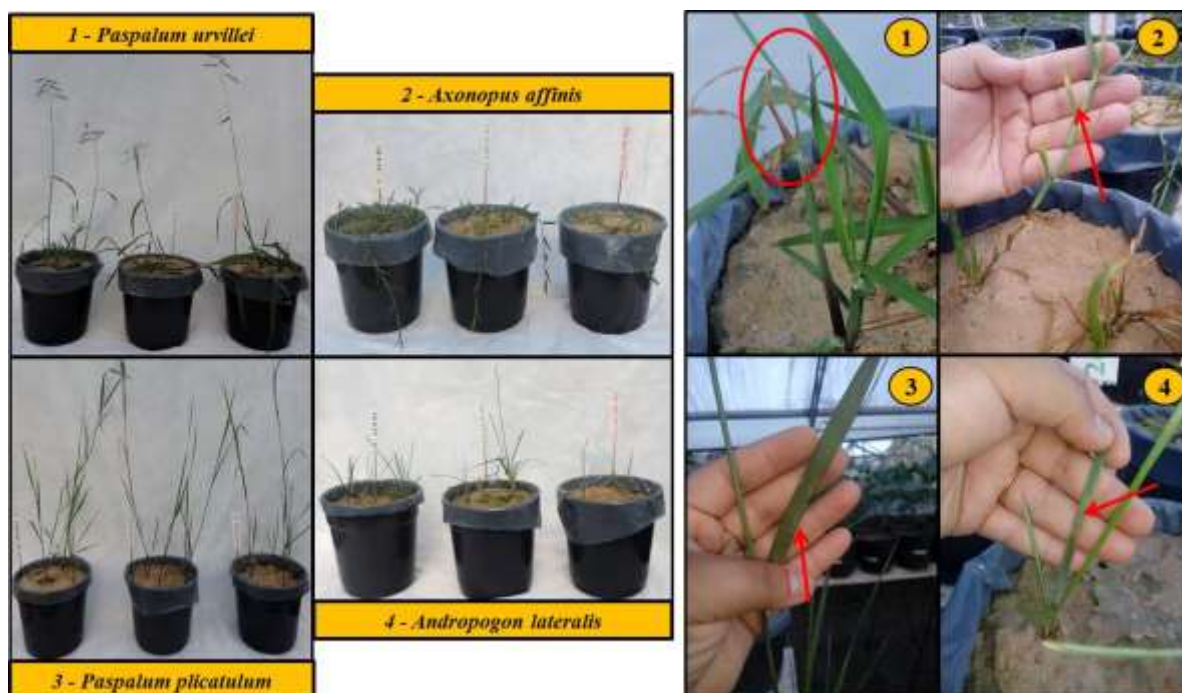
APÊNDICES

Apêndice A - Espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa (*Paspalum urvillei*, *Axonopus affinis*, *Paspalum plicatulum* e *Andropogon lateralis*) na instalação do sistema experimental do cultivo em areia em casa de vegetação.



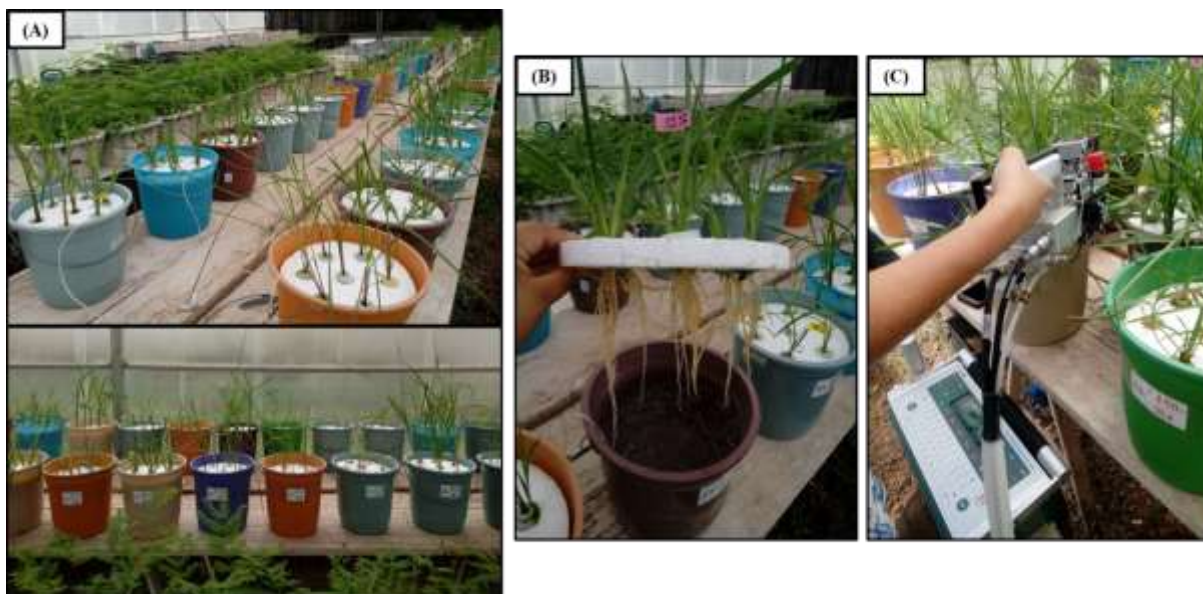
Fonte: Machado, L. C. (2018).

Apêndice B - Espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa aos 40 dias de cultivo em areia em exposição à concentrações crescente de Al^{3+} . Concentração de $0\text{ mg } Al^{3+} L^{-1}$ (esquerda), $75\text{ mg } Al^{3+} L^{-1}$ (centro), e $150\text{ mg } Al^{3+} L^{-1}$ (direita).



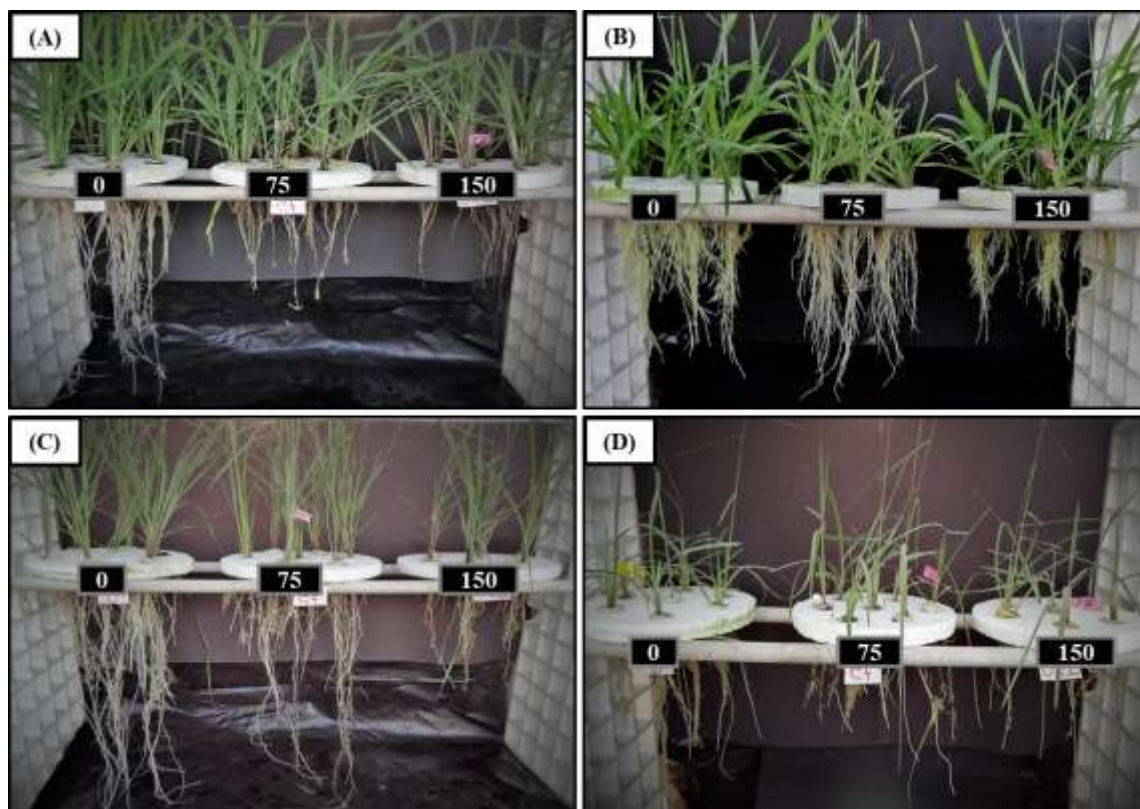
Fonte: Machado, L. C. (2018).

Apêndice C - Espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa no cultivo em solução nutritiva expostas à concentrações crescentes de Al^{3+} . Sistema experimental (A), Sistema Hidropônico (B), Avaliação de trocas gasosas (C).



Fonte: Machado, L. C. (2019).

Apêndice D - Espécies de gramíneas nativas do bioma Pampa: *Paspalum urvillei* (A), *Axonopus affinis* (B), *Paspalum plicatulum* (C) e *Andropogon lateralis* (D) aos 16 dias de cultivo em solução nutritiva expostas à concentrações crescentes de Al^{3+} . Concentração de $0\text{ mg } Al^{3+} L^{-1}$ (esquerda), $75\text{ mg } Al^{3+} L^{-1}$ (centro), e $150\text{ mg } Al^{3+} L^{-1}$ (direita).



Fonte: Machado, L. C. (2019).

Apêndice E - Efeito visual das gramíneas nativas do bioma Pampa: *Paspalum urvillei* (A), *Axonopus affinis* (B), *Paspalum plicatulum* (C) e *Andropogon lateralis* (D) expostas à concentrações crescentes de Al^{3+} em solução nutritiva. Concentração de $0 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (esquerda), $75 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (centro), e $150 \text{ mg Al}^{3+} \text{ L}^{-1}$ (direita).



Fonte: Machado, L. C. (2019).