

# NUTRIÇÃO VEGETAL E BIORREGULAÇÃO NO DESENVOLVIMENTO DAS PLANTAS

Paulo Roberto de Camargo e Castro<sup>1</sup>  
Valdinei Moreira dos Santos<sup>2</sup>  
Sílvia Regina Stipp<sup>3</sup>

## 1. INTRODUÇÃO

Reguladores vegetais e nutrientes inorgânicos compartilham o controle de funções fisiológicas na planta, uma vez que eles influenciam seu metabolismo e desenvolvimento. Os reguladores dirigem o mecanismo interno de desenvolvimento enquanto os nutrientes controlam o crescimento por meio de funções específicas nas plantas, entre as quais o próprio crescimento, a manutenção do controle osmótico de células e tecidos, e funcionam como cofatores de importantes reações biológicas. Qualquer interação entre reguladores vegetais e transporte inorgânico pode modificar o balanço orgânico e, conseqüentemente, afetar a morfologia e a fisiologia da planta (TAVARES, 1996).

O uso de biorreguladores na agricultura tem se tornado um fator indispensável para se atingir altos níveis de produção e de qualidade da colheita. Os biorreguladores são compostos orgânicos não nutrientes que atuam na regulação ativa de processos fisiológicos da planta, propiciando respostas viáveis economicamente. Pertencem ao grupo das auxinas, giberelinas, citocininas, retardadores, inibidores e etileno.

As auxinas têm sido amplamente utilizadas no enraizamento de estacas para a propagação vegetativa. Esta é a principal técnica de propagação de muitas culturas hortícolas, frutícolas e ornamentais, pois reproduz de forma exata as características genéticas da planta original. É, portanto, um manejo importante do ponto de vista agrônomo, pois permite a multiplicação em larga escala de uma única planta, aliada a simplicidade e baixo custo operacional. Segundo Silva (1985), a propagação vegetativa por meio de estacas é o único método de multiplicação de plantas cujo custo de execução pode competir com o da propagação por sementes. A capacidade de um caule emitir raiz depende das características da planta, do tratamento recebido e da interação de fatores que se encontram presentes nas células da estaca, mas também das substâncias transportáveis produzidas nas suas folhas e gemas. Dentre essas substâncias estão as auxinas, os carboidratos, compostos nitrogenados e as vitaminas, sendo que as substâncias que agem em conjunto com as auxinas para atuar na formação de raízes podem ser denominados cofatores do enraizamento (JANICK, 1966).

De acordo com Smart et al. (2003), é necessário manter a nutrição adequada das estacas para promover os melhores índices de enraizamento adventício e assegurar o desenvolvimento radicular.

No que diz respeito aos nutrientes minerais, constatou-se que nitrogênio (N), magnésio (Mg), zinco (Zn) e boro (B) são os que influenciam significativamente a formação de raízes adventícias, pois estão relacionados com os processos de diferenciação e formação de meristemas radiculares. Segundo Hartmann et al. (2002), o Zn promove a formação do precursor da auxina, o triptofano, que, por sua vez, irá produzir ácido indolilacético (AIA), enquanto o Mn atua como ativador da enzima AIA-oxidase e o B aumenta a atividade da AIA-oxidase, regulando, deste modo, os níveis endógenos de auxina.

## 2. BIORREGULADORES E NUTRIENTES

### • Auxinas

Comparando-se o efeito do nitrato e do amônio sobre o conteúdo de auxinas nas raízes e o crescimento de mudas de trigo (*Triticum durum*) em diferentes temperaturas (18 °C, 21 °C e 22 °C), verificou-se que o comprimento das raízes, a relação parte aérea/raiz e o conteúdo de auxinas foram maiores nas plantas que receberam nitrato. O efeito sobre o comprimento das raízes foi mais pronunciado nas condições de elevadas temperaturas (21° e 24 °C), conforme mostra a Tabela 1. A maior taxa de crescimento das raízes na presença de nitrato e nas temperaturas mais elevadas esteve associada ao incremento temporário da concentração de auxinas (KUDOYAROVA et al., 1997).

**Tabela 1.** Massa fresca da parte aérea e da raiz e relação parte aérea/raiz em mudas de trigo observadas aos 70 dias após a transferência para soluções nutritivas contendo amônio e nitrato.

Temperatura (°C)	Forma do nitrogênio	Massa fresca da parte aérea (mg muda <sup>-1</sup> )	Massa fresca da raiz	Relação parte aérea/raiz
24	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	33,2 ± 2	22 ± 1	1,5
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	23 ± 2	18 ± 1	1,8
21	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	29 ± 2	19 ± 1	1,6
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	26 ± 1	12 ± 1	2,2
18	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	22 ± 1	10 ± 0,5	2,2
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	23 ± 2	7 ± 0,5	3,2

Fonte: Kudoyarova et al. (1997).

**Abreviações:** ABA = ácido abscísico; AIB = ácido indulbutírico; Al = alumínio; B = boro; Ca = cálcio; Fe = ferro; AIA = ácido indolilacético; K = potássio; Mg = magnésio; N = nitrogênio; P = fósforo; S = enxofre; Zn = zinco.

<sup>1</sup> Professor Titular do Departamento de Ciências Biológicas da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP; e-mail: [prcastro@usp.br](mailto:prcastro@usp.br)

<sup>2</sup> Doutorando em Ciências (Fisiologia e Bioquímica de Plantas) pela Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP.

<sup>3</sup> Engenheira Agrônoma, MS, IPNI Brasil, Piracicaba, SP.

## • Giberelinas

Aljuburi (1996) estudou o efeito da salinidade e da giberelina sobre a concentração de N, P, K, Na, Cl, Mn, Zn e Fe em mudas de tamareira (*Phoenix dactylifera*). Os tratamentos foram constituídos da aplicação isolada de sal nas concentrações de 0, 12 e 24 mg L<sup>-1</sup> (NaCl + CaCl<sub>2</sub> em uma mistura de 1:1 com base no peso), giberelina nas concentrações de 0, 0,05 e 0,15 mg L<sup>-1</sup> e a combinação destes. Os autores verificaram que a irrigação das mudas com 24 mg L<sup>-1</sup> de sal, na presença de giberelina, reduziu o efeito salino, proporcionando menor concentração de Na e Cl nas brotações e raízes, em comparação com a aplicação isolada de 24 mg L<sup>-1</sup> de sal.

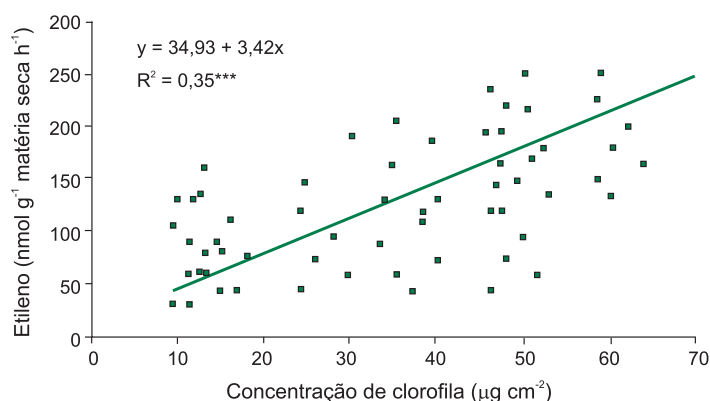
## • Citocininas

Bondok (1996) estudou o papel do B na regulação do crescimento, produção e balanço hormonal em beterraba (*Beta vulgaris* var. *vulgaris*). Aplicações foliares de B a 0, 25, 50, 100 e 200 mg L<sup>-1</sup> foram realizadas aos 80 e 100 dias após a semeadura. A aplicação reduziu significativamente a massa fresca das brotações, mas aumentou a massa fresca e o comprimento das raízes, além da produção e da qualidade das beterrabas (porcentagem de açúcar e o total de açúcar solúvel). A maior produtividade foi alcançada mediante a aplicação de 100 mg L<sup>-1</sup> de B aos 80 dias após a semeadura. Observou-se, ainda, que a aplicação de B reduziu o nível de auxina mas aumentou o de citocininas nas brotações e raízes. Ocorreu aumento do nível de H<sup>+</sup> nas brotações e decréscimo nas raízes com a aplicação de B.

## • Etileno

Legé et al. (1997) estudaram o efeito da aplicação de N (0, 50, 100 e 150 kg ha<sup>-1</sup>) e da idade da folha (folhas superiores, medianas e inferiores, conforme posição na copa) sobre a produção de etileno em algodoeiro (*Gossypium hirsutum*), durante o primeiro estágio vegetativo (14 a 42 dias após a emergência). Inicialmente, a elevada concentração de etileno esteve associada à deficiência de N, sugerindo que a maior produção de etileno ocorreu em resposta ao estresse devido à carência de N (Figura 1). Com o desenvolvimento das plantas, entretanto, verificou-se um incremento da produção de etileno com a aplicação de doses mais elevadas de N. Constatou-se também que a maior produção de etileno ocorria quando as plantas apresentavam maior concentração de clorofila (Figura 2). A produção de etileno nas plantas que receberam pequenas quantidades de N inicialmente aumentou e posteriormente decresceu com a idade da folha. A dinâmica desta afinidade sugere que a exigência de N altera-se durante o desenvolvimento da planta e que a taxa relativa de produção de etileno é significativamente influenciada pela idade da folha.

O efeito da aplicação foliar de ethephon (uma alternativa ao uso do etileno) nas doses de 0, 100, 200 e 300 mg L<sup>-1</sup> e de P (0, 6, 12 e 18 g planta<sup>-1</sup>) sobre o crescimento, florescimento e absorção de nutrientes em *Viola odorata* foi investigado em condições de campo. Observou-se que a aplicação de ethephon na concentração de 200 mg L<sup>-1</sup> aumentou a altura das plantas, promoveu a produção



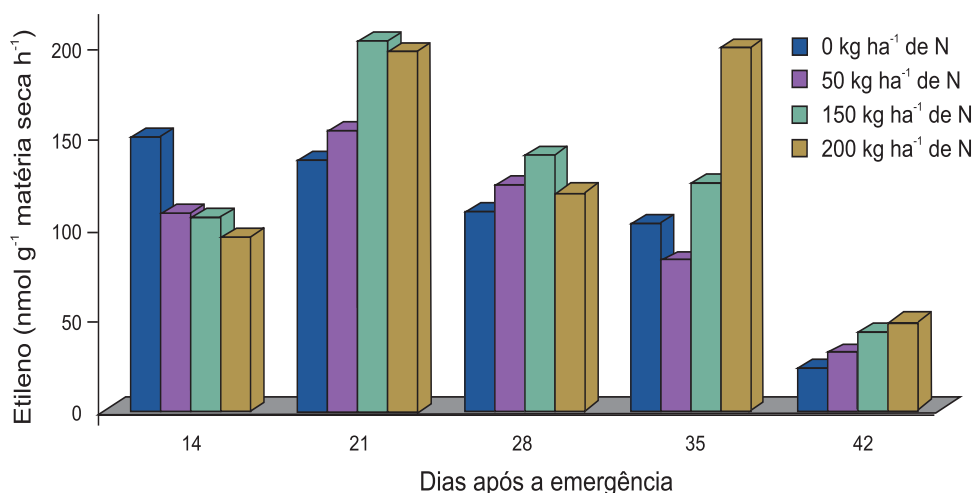
**Figura 2.** Relação entre produção de etileno e concentração de clorofila nas folhas inferiores da copa de algodoeiro.

**Fonte:** Legé et al. (1997).

de flores com conteúdos mais elevados de carboidratos e melhorou as características das flores, como massa fresca e comprimento do pedúnculo. Além disso, aumentou a concentração de P nas folhas. Na concentração de 300 mg L<sup>-1</sup> proporcionou maior crescimento vegetativo, expresso em número e massa fresca de folhas, e aumentou a concentração de N, K e Fe nas folhas e o conteúdo total de carboidratos das folhas e raízes. A melhor combinação foi a de 18 g planta<sup>-1</sup> de P e 300 mg L<sup>-1</sup> de ethephon, pois nesta ocorreu maior estimulação da produção e qualidade das flores.

## • Retardadores e outros

Em 1991 e 1992, foram conduzidos dois experimentos em Akure, Nigéria, com a finalidade de verificar o efeito da aplicação de paclobutrazol e N sobre o crescimento e a produção do milho (*Zea mays* cv. DMR Amarelo). Nos dois experimentos foram utilizadas as mesmas dosagens de N (0, 75 e 150 kg ha<sup>-1</sup>) combinadas com 6 doses de paclobutrazol (0; 0,12; 0,4; 1,2; 4,0 e 12 mg L<sup>-1</sup>), no experimento de 1991, e 4 doses (0, 4, 12 e 24 mg L<sup>-1</sup>), no experimento de 1992. Observou-se que a aplicação de doses mais elevadas de paclobutrazol reduziu a altura das plantas na época da maturidade em ambos os anos. Em 1991, a aplicação de 150 kg ha<sup>-1</sup> proporcionou plantas mais altas e também maior circunferência do colmo e produção de matéria seca. Em 1991, a produção de matéria seca de grãos e espiga aumentou com as maiores doses de N; entretanto, em 1992 a aplicação de



**Figura 1.** Produção de etileno nas folhas inferiores da copa de algodoeiros adubados com 0, 50, 150 e 200 kg ha<sup>-1</sup> de N em função da idade das folhas.

**Fonte:** Legé et al. (1997).

4 a 24 mg L<sup>-1</sup> de paclobutrazol aumentou a produção de espiga por m<sup>2</sup> em comparação ao controle. Notou-se ainda que o teor das clorofilas *a* e *b* nas folhas da espiga aumentou com a aplicação de doses mais elevadas de paclobutrazol e N, exceto em 1992, quando a alta concentração de N nas folhas tendeu a mascarar o efeito do paclobutrazol (IREMIREN et al., 1997).

Tavares (1996) fez uma avaliação nutricional de *Zea mays* e *Crotalaria juncea* sob o efeito de biorreguladores. As plantas foram cultivadas em silca, receberam solução nutritiva completa de Hoagland e foram pulverizadas com soluções aquosas de giberelina (100 mg L<sup>-1</sup>), ácido naftalenacético (100 mg L<sup>-1</sup>), chlormequat (1.500 mg L<sup>-1</sup>) e daminozide (3.000 mg L<sup>-1</sup>), com o objetivo de determinar o efeito desses biorreguladores nas concentrações de N, P, K, Ca, Mg e S. Os resultados mostraram que as plantas de milho tratadas com daminozide apresentaram aumento na concentração de N nas folhas. A aplicação de daminozide aumentou a concentração de K nas folhas de crotalaria, em relação às plantas tratadas com ácido naftalenacético. A pulverização com ácido naftalenacético diminuiu o conteúdo de S no colmo de milho em relação ao controle. Este promotor de crescimento ainda reduziu o conteúdo de Mg em folhas de crotalaria em relação ao controle e às plantas tratadas com giberelina e daminozide.

O mesmo autor fez uma revisão sobre o efeito de reguladores vegetais na nutrição mineral das plantas. As Tabelas 2 e 3 mostram o efeito positivo ou negativo dos reguladores vegetais sobre o nutriente no órgão da planta. Nota-se que as respostas dos reguladores vegetais variam de acordo com a espécie e com o órgão analisado.

### 3. CONTROLE HORMONAL DO CRESCIMENTO

Auxinas e citocininas apresentam-se relacionadas ao desenvolvimento do caule e das raízes das plantas. Auxinas geralmente inibem o desenvolvimento das gemas em função de sua síntese no meristema apical e do estabelecimento de um gradiente de concentração até o colo da planta. Essas mesmas auxinas são utilizadas para estimular a formação de primórdios radiculares, sendo, porém, hormônios vegetais produzidos principalmente no caule (DAVIES, 1995). O transporte das auxinas ocorre através do parênquima, de forma basípeta, atingindo as regiões mais basais da planta, onde ocorrem os sítios de iniciação dos primórdios radiculares. Citocininas estimulam a iniciação de gemas do caule e inibem a formação de raízes. A síntese de citocininas ocorre nas raízes, sendo transportadas pelo fluxo de massa do xilema para os sítios de iniciação de gemas no caule (PERES e KERBAUY, 2000).

O desenvolvimento integrado do sistema raiz-caule pode ser compreendido quando um intenso crescimento do sistema radicular implica em aumento da produção e transporte de citocininas, estimulando a iniciação de gemas no caule. Essas novas gemas formadas possibilitam o suprimento de auxinas necessárias à iniciação de novas raízes. O desenvolvimento radicular implica em uma sequência de processos que ocorrem desde a iniciação da radícula no embrião, ou a indução de raízes adventícias no caule, até o crescimento longitudinal e/ou radial das raízes formadas (PERES e KERBAUY, 2000).

A indução de raízes adventícias em estacas é estimulada por auxinas (WENT e THIMANN, 1937), sendo que o transporte desses hormônios endógenos para a parte inferior das estacas promove, nessa região, a formação de raízes. A dificuldade na formação de raízes, particularmente em muitas espécies lenhosas, pode estar relacionada à alta atividade enzimática inativadora de auxinas por degradação oxidativa (NORMANLY, 1997), ou por conjugação

**Tabela 2.** Efeito da ação dos reguladores vegetais sobre N, P, K, Ca e Mg em várias culturas.

Regulador	Cultura	Órgão	Nutriente	Ação
Daminozide	Maçã	Folhas	N	-
Paclobutrazol	Arroz	Raiz	N	+
Paclobutrazol	Arroz	Folhas	N	+
Daminozide	Amendoim	Planta	P	+
Daminozide	Tomate	Folhas	P	+
Paclobutrazol	Maçã	Folhas	P	+
Chlormequat	Tomate	Folhas	K	-
Daminozide	Maçã	Folhas	K	-
Chlormequat	Tomate	Raiz	K	+
Daminozide	Amendoim	Haste	K	+
Daminozide	Amendoim	Folhas	K	+
Giberelina	Palmeira	Planta	K	+
Paclobutrazol	Arroz	Raiz	K	+
Chlormequat	Tomate	Raiz	Ca	-
Paclobutrazol	Arroz	Raiz	Ca	-
Paclobutrazol	Maçã	Planta	Ca	-
Tiba	Maçã	Fruto	Ca	-
Chlorfurenol	Feijão	Planta	Ca	+
Chlormequat	Tomate	Planta	Ca	+
Chlormequat	Uva	Planta	Ca	+
Daminozide	Maçã	Folhas	Ca	+
Daminozide	Maçã	Planta	Ca	+
Ethephon	Tomate	Haste	Ca	+
Paclobutrazol	Arroz	Parte aérea	Ca	+
Paclobutrazol	Arroz	Planta	Ca	+
Paclobutrazol	Maçã	Folhas	Ca	+
Paclobutrazol	Maçã	Planta	Mg	-
Chlormequat	Tomate	Parte aérea	Mg	+
Chlormequat	Tomate	Planta	Mg	+
Daminozide	Maçã	Folhas	Mg	+
Daminozide	Amendoim	Folhas	Mg	+
Giberelina	Maçã	Folhas	Mg	+
Paclobutrazol	Maçã	Haste	Mg	+

Fonte: Tavares (1996).

**Tabela 3.** Efeito da ação dos reguladores vegetais sobre Mn, Cu e Zn em várias culturas.

Regulador	Cultura	Órgão	Nutriente	Ação
Giberelina	Maçã	Folhas	Mn	+
Paclobutrazol	Maçã	Folhas	Mn	+
Paclobutrazol	Maçã	Haste	Mn	+
Daminozide	Maçã	Folhas	Cu	-
Paclobutrazol	Arroz	Raiz	Cu	-
Daminozide	Maçã	Folhas	Cu	+
Giberelina	Maçã	Folhas	Cu	+
Paclobutrazol	Maçã	Haste	Cu	+
Daminozide	Maçã	Folhas	Zn	+
Paclobutrazol	Maçã	Haste	Zn	+

Fonte: Tavares (1996).



(COHEN e BANDURSKI, 1982), ou ainda pela presença de substâncias inibidoras da iniciação radicular (citocininas) e pela ausência de resposta à auxina acumulada (TREWAVAS, 1981).

A auxina (AIA) e o ácido abscísico (ABA) podem inibir o crescimento das raízes quando aplicados em concentrações relativamente altas. O teor endógeno de auxina nas raízes aumenta durante seu crescimento de tal modo que, após alcançar uma concentração supra-ótima, a aplicação de auxina provoca inibição no crescimento (PILET et al., 1979). Semelhantemente, raízes cujo crescimento pode ser estimulado pela aplicação de ABA possuem concentrações sub-ótimas desse hormônio (PILET e SAUGY, 1987).

O etileno é o principal inibidor do crescimento das raízes (STENLID, 1982). Tanto as auxinas como as citocininas inibem o crescimento das raízes devido ao seu efeito na produção de etileno (BERTELL e ELIASSON, 1992; CARY et al., 1995). A constatação de que as auxinas estimulam a produção de etileno explica parcialmente seu duplo papel, promovendo a iniciação radicular e inibindo o crescimento das raízes formadas (PERES e KERBAUY, 2000).

#### 4. INTERAÇÕES HORMONAIIS NAS RAÍZES

Itai e Vaadia (1965) demonstraram que o nível de um hormônio afeta o nível dos outros hormônios endógenos na planta. Assim, a aplicação de um inibidor da biossíntese de giberelina em sementes de soja restringiu o crescimento radicular e elevou em três ou quatro vezes o teor de citocininas. Já o nível de ácido abscísico (ABA) diminuiu a menos da metade em relação ao controle. O efeito foi inibitório para a parte aérea, sendo que as alterações no conteúdo hormonal obedeceram o mesmo padrão verificado nas raízes.

Arteca et al. (1980) mostraram que o enriquecimento do sistema radicular de plantas de batata com  $\text{CO}_2$  afeta a parte aérea. Observaram mudanças nos teores de citocinina, ABA e AIA nas raízes por seis dias, após o tratamento. Foi notado principalmente decréscimo na quantidade de citocinina nas raízes, acompanhado por maior quantidade de zeatina ribosídica que atingiu a parte aérea. O conteúdo de AIA e ABA nas raízes aumentou. Os resultados indicam que alterações no meio em que se encontram as raízes provocam mudanças no equilíbrio hormonal e no desenvolvimento das plantas.

Hubick et al. (1986) submeteram raízes de girassol a déficit hídrico durante uma semana. Plantas sob estresse aumentaram em 32 vezes o teor de ABA nas raízes, em relação ao controle, enquanto o nível de citocininas nas folhas foi reduzido pela metade. Observaram-se alterações qualitativas no conteúdo de citocininas nas raízes sob déficit hídrico, as quais mostraram grande aumento de zeatina glucosídica. Raízes sob baixas temperaturas ( $8^\circ\text{C}$  a  $13^\circ\text{C}$ ) causaram redução no crescimento da parte aérea e diminuíram os teores de giberelina e citocinina no sistema radicular do milho. Ao mesmo tempo, aumentaram o nível de ABA no exsudato. Quando as plantas se encontram sob altas temperaturas ( $18^\circ\text{C}$  a  $33^\circ\text{C}$ ), o conteúdo de giberelina e citocinina na seiva do xilema é mais alto, mas o ABA decresce (ATKIN et al., 1973).

Alvim et al. (1976) estudaram as mudanças nos níveis de ABA e de citocinina no exsudato do xilema de *Salix viminalis* durante seu ciclo de crescimento anual. O crescimento da primavera é precedido por um decréscimo no nível de ABA e por um aumento no de citocininas. A quebra da dormência no outono foi associada à redução nos teores de citocininas e ao aumento nos níveis de ABA. Deste modo, pôde-se verificar uma variação estacional nos teores de diferentes hormônios endógenos nas plantas.

#### 5. BORO E ENRAIZAMENTO DAS PLANTAS

Apesar da ação do B sobre as plantas ainda merecer amplos estudos e discussões, têm-se evidenciado em numerosos trabalhos os efeitos desse micronutriente no desenvolvimento radicular. Em função desses efeitos, o elemento tem sido utilizado, juntamente com as auxinas, para promover o desenvolvimento de raízes adventícias na propagação vegetativa por estacas.

O B é um elemento frequentemente mencionado em discussões envolvendo a formação de raízes adventícias (GORTER, 1958). Segundo Taiz e Zeiger (2004), evidências sugerem que o B desempenha funções no alongamento celular, síntese de ácidos nucleicos, respostas hormonais e funcionamento de membranas.

Gauch e Dugger Junior (1953) mostraram evidências convincentes sobre a hipótese de que uma via do B envolve reações com açúcares para formar um complexo borato-açúcar ionizável, que passa através das membranas celulares mais rapidamente do que moléculas de açúcar não ionizadas, sem o borato, sendo translocado mais rapidamente para células de crescimento. Os autores sugerem que sintomas de deficiência de B são uma expressão da deficiência de açúcar no câmbio, botões florais, caule e raízes, e que, na ausência do nutriente, carboidratos podem ficar concentrados nas regiões da sua síntese.

De acordo com Neales (1960), o crescimento das raízes de todas as espécies estudadas em seu trabalho foi significativamente reduzido pela ausência de B no meio de crescimento. Com isso, o autor evidenciou o fato do elemento ser necessário para a divisão celular em meristemas primários e secundários, em muitas diferentes espécies.

A deficiência do B pode acarretar distúrbios no desenvolvimento dos tecidos meristemáticos, como extremidades de raiz e de partes aéreas das plantas ou tecidos do câmbio. Portanto, um contínuo fornecimento de B é necessário para manter a atividade meristemática. A razão para este requerimento ainda não é conhecida, mas tem sido verificado que o B é necessário para síntese de bases nitrogenadas como uracil. Uracil é um componente essencial do RNA, e se ele estiver ausente o RNA não pode ser formado, afetando desta maneira a síntese proteica. A síntese de ácido ribonucleico, a formação de ribose e a síntese de proteínas são os processos mais importantes nos tecidos meristemáticos. Se eles são alterados por carência de B, todo o processo de crescimento meristemático fica prejudicado (MENGEL e KIRKBY, 1982).

No cafeeiro, a deficiência de B causa acentuada redução do sistema radicular pela morte das extremidades das raízes (FRANCO, 1982). Isto reduz a eficiência do sistema radicular na absorção de água e nutrientes tornando o cafeeiro mais sensível à seca e prejudicando possíveis respostas às adubações. Causa ainda o abortamento de flores e o chochamento de frutos, resultando em baixas produções.

Segundo Shelp (1993), o crescimento radicular é resultante dos processos de divisão e alongação celular e o B é necessário em ambos os processos. Grassi Filho (1991), estudando os efeitos de doses de B ( $0,065$ ;  $0,125$ ;  $0,25$  e  $0,5 \text{ mg dm}^{-3}$ ) e de Ca ( $50$ ,  $100$ ,  $200$ , e  $400 \text{ mg dm}^{-3}$ ) e a interação desses dois nutrientes no crescimento radicular do limoeiro Cravo, observou que a dose máxima de B proporcionou maior comprimento das raízes, não sendo observada interação positiva entre os níveis de Ca e B na variável avaliada. Já Grassi Filho (1995), trabalhando com três níveis de B ( $0,5$ ;  $1,5$  e  $4,5 \text{ mg dm}^{-3}$ ) aplicados em cova de plantio do limoeiro Siciliano, o qual havia sido enxertado sobre limão cravo, observou

diminuição no peso e no comprimento radicular na menor dose de B testada, sendo que a dose máxima mostrou-se prejudicial ao desenvolvimento da cultura com a ocorrência de queima nas folhas, brotos terminais e pontas dos ramos.

Middleton et al. (1978) e Jarvis et al. (1983a) relataram uma correlação entre níveis de B e fotoperíodo. Assim, estacas com folhas na luz podem se tornar deficientes em B mais cedo que estacas com folhas no escuro. Da mesma forma, sem o fornecimento de B exógeno, nenhuma raiz aparece em estacas que crescem na luz. Essas diferenças entre tecidos sob luz e sob escuro poderiam ser explicadas pelo alto nível de metabólitos secundários presentes nos tecidos crescidos sob luz. Muitos desses, como ácidos fenólicos, têm altas constantes de associação com borato e, assim, podem se combinar com o B endógeno e tornar real sua severa limitação.

Trabalho de Jarvis e Ali (1984) mostrou que a radiação induziu a necessidade por B para o enraizamento de *Phaseolus aureus*. Em tecidos com B limitado, a radiação pode criar uma relativa deficiência, reduzindo a habilidade do tecido em responder ao estímulo do enraizamento. Condições de escuro durante o período de enraizamento superam parcialmente o requerimento por uma fonte de B. Os pesquisadores consideram a possibilidade de que a radiação pode atuar no sentido de tornar o B não disponível através de modificações no metabolismo desse micronutriente por meio da síntese de orto-dihidroxi fenóis, providos de grupamentos cis-hidroxi, capazes de formar complexos com o B. Foi demonstrado que o Ca pode incrementar a resposta em enraizamento nas estacas tratadas com B (JARVIS e YASMIN, 1985).

Kersten (1990) verificou que a aplicação de B em estacas de ameixeira (*Prunus salicina*) aumentou o teor de triptofano das estacas, quando comparadas ao controle.

Já autores como Murray et al. (1957) e Weiser e Blaney (1960) afirmaram que a presença do B não influi na iniciação do enraizamento das estacas, mas é essencial para seu posterior crescimento. Folhas de plantas deficientes em B apresentaram, comparativamente, maiores concentrações de açúcares e amido, contudo, a concentração nos ramos mostrou-se baixa. Isso indica que a presença de B em quantidade adequada é necessária à translocação dos açúcares das folhas para os ramos. Utilizando-se sacarose e B juntos e em separado, em solução nutritiva, observou-se estreita dependência da translocação do açúcar em presença de B (GAUCH e DUGGER JUNIOR, 1953).

Outra evidência da importância do B no desenvolvimento radicular foi observada nos trabalhos realizados por LeNoble et al. (1993). Estes autores notaram que os sintomas de toxidez por Al e de deficiência por B se apresentam primeiramente como inibição do crescimento radicular. Tendo em vista estes sintomas similares, os autores desenvolveram vários experimentos para determinar se altos ou adequados níveis de B poderiam minimizar os sintomas de toxidez por Al, especialmente por meio do incremento no crescimento radicular. Estes experimentos realizados com a cultura da alfafa mostraram que a aplicação de 2,24 kg ha<sup>-1</sup> de B na forma de ácido bórico “protegeram” as raízes em situações de elevados teores de Al, os quais seriam prejudiciais ao seu desenvolvimento. De acordo com Lukaszewsky e Blevins (1996) o fenômeno ocorre pela maior produção de ascorbato nas plantas supridas com B. Plantas com deficiência de B recuperavam o desenvolvimento radicular com adição de ascorbato ao meio. O mecanismo da interação boro-ascorbato pode estar relacionado à associação do B com o ciclo de oxi-redução do ascorbato e com o transporte de elétrons na membrana plasmática, o que pode influenciar no

crescimento do tecido. Em experimento realizado com plantas de abóbora, os autores verificaram que quanto menor foi o suprimento de B à planta, menor foi a concentração de ascorbato no ápice das raízes. Quando foi adicionado ascorbato na solução nutritiva, este promoveu aumento no crescimento radicular das plantas que estavam sendo cultivadas em solução sem B ou com baixo fornecimento do nutriente.

## 6. INTERAÇÕES DE BORO E HORMÔNIOS NO ENRAIZAMENTO DAS PLANTAS

O principal hormônio vegetal responsável pelo enraizamento é a auxina, oriunda de regiões meristemáticas da planta. O ácido indolbutírico (AIB) e o ácido naftalenacético (ANA) são as auxinas mais utilizadas no tratamento das estacas.

Foi verificado em estacas de *Vigna radiata* que os primórdios radiculares foram iniciados pela ação de auxinas, mas o crescimento, a partir do início do desenvolvimento, era dependente da presença de B (MIDDLETON et al., 1978).

Segundo Weiser (1959), tem-se observado que o B age como estimulador do enraizamento em várias estacas de ornamentais híbridas, como é o caso da Clematis. O autor verificou que a porcentagem de enraizamento de estacas de Clematis foi grandemente aumentada pela utilização de 50 ppm de AIB + 50 ppm de B, por 12 horas em imersão, quando comparada com o uso de 50 ppm de AIB sozinho, com os respectivos valores de 86,7% e 55,6% de enraizamento. Estes dados estão de acordo com a afirmação de Gorter (1958) de que a associação de B com auxinas aumenta a produção de raízes.

Ono et al. (1992), estudando o enraizamento de estacas de camélia, observaram que tratamentos de AIB e ANA com a adição de B apresentaram maior número de estacas enraizadas, comparados àqueles compostos só com auxinas (Tabela 4). O melhor tratamento encontrado foi o de 100 mg L<sup>-1</sup> de AIB + 150 µg mL<sup>-1</sup> de B, por 18 horas em embebição (83%), quando comparado com 100 mg L<sup>-1</sup> de AIB (40%) e com o controle (33%). Esses dados estão de acordo com Ribas (1993) que, estudando o enraizamento de estacas herbáceas de macadâmia, verificou que tratamentos com 200 mg L<sup>-1</sup> de IBA + 150 µg mL<sup>-1</sup> de B, por 16 horas em embebição, foram os melhores para promover a indução radicular (10,94%), quando comparados com 200 ppm de IBA (1,56%) e com o controle (0%).

Jarvis et al. (1983b) avaliaram o papel de poliaminas no desenvolvimento de raízes adventícias em estacas caulinares de *Vigna radiata* cv. Berkin e verificaram que a aplicação de espermina sozinha, ou com ácido indolbutírico (AIB), possui efeito estimulatório na formação dessas raízes, na presença de B.

Em estacas foliares de *Vigna radiata* cv. Taiman Select 3, a promoção de enraizamento pela aplicação de poliaminas ou AIB não depende da aplicação exógena de B (SHYR e KAO, 1985), o que sugere que as estacas contêm suficiente B endógeno.

Segundo Coke e Whittington (1968), plantas deficientes em B têm excesso de hormônios endógenos, portanto, o acréscimo de auxinas sintéticas aumentaria a deficiência deste micronutriente. Estes autores sugeriram que a necrose em pontos de crescimento deficientes em B é causada por acúmulo de auxina. O B protege o sistema AIA-oxidase por formar complexos com os inibidores do sistema AIA-oxidase. Assim, o acúmulo de auxinas e de compostos fenólicos deve ser a causa primária da necrose em plantas com deficiência de B.

**Tabela 4.** Resultados obtidos no enraizamento de estacas de camélia (*Camellia japonica* L.) após 120 dias do plantio, em câmara de nebulização a temperatura ambiente.

Tratamento <sup>1</sup> (mg L <sup>-1</sup> )	Enraizamento (%)	Calos (%)	Nº total de raízes	Comprimento total (mm)	Matéria fresca (g)		Matéria seca (g)	
					Total	Média	Total	Média
H <sub>2</sub> O	33 c <sup>2</sup>	53 a	28,0 a	394,3 b	0,54 c	0,17 b	0,08 c	0,03 b
AIB 100	40 abc	37 abc	50,0 ab	764,1 ab	1,88 abc	0,33 ab	0,34 abc	0,06 ab
AIB 200	67 abc	33 abc	44,7 ab	850,3 ab	2,38 abc	0,36 ab	0,41 abc	0,06 ab
ANA 100	30 bc	50 ab	29,3 b	490,0 b	1,61 bc	0,38 ab	0,29 bc	0,06 ab
ANA 200	67 abc	27 abc	69,7 a	1.069,0 ab	3,11 abc	0,46 ab	0,54 abc	0,08 ab
AIB 100 + B	83 a	17 c	72,3 a	1.481,0 a	4,30 a	0,52 a	0,79 a	0,10 a
AIB 200+ B	80 ab	20 bc	73,3 a	1.477,0 a	3,54 ab	0,44 ab	0,64 ab	0,08 ab
ANA 100 + B	60 abc	37 abc	48,7 ab	838,0 ab	2,01 abc	0,33 ab	0,35 abc	0,06 ab
ANA 200 + B	70 ab	23 abc	70,7 a	1.356,7 a	3,22 ab	0,45 ab	0,54 abc	0,08 ab
B	60 abc	37 abc	49,3 ab	1.011,7 ab	2,35 abc	0,36 ab	0,43 abc	0,07 ab

<sup>1</sup> AIB = ácido indolbutírico; ANA = ácido naftalenacético.

<sup>2</sup> Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si (P < 0,05).

Fonte: Ono et al. (1992).

Altman e Bachrach (1981) observaram aumentos no teor de putrescina e de espermidina em hipocótilos estaqueados de *Vigna radiata* tratados com AIB. Possivelmente essas estacas continham níveis limitados de B.

A associação de B com auxinas aumenta o enraizamento de estacas, porém, quando existe grande quantidade de ácido indolilacético (AIA) endógeno na estaca, não é necessária a atividade do cofator (JACKSON e HARNEY, 1970).

Para Jarvis et al. (1983a), a possibilidade do B regular os níveis de auxina endógena durante o desenvolvimento da raiz é ainda discutível, tendo em vista não ser o B exógeno requerido até 48 horas depois das estacas serem colocadas em solução de auxina, podendo ser suprimido a qualquer tempo prévio, inclusive durante o período de iniciação radicular.

## 7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os biorreguladores podem apresentar sinergismo, antagonismo ou mostrarem-se indiferentes aos efeitos dos nutrientes minerais. A aplicação foliar conjunta de sais minerais e biorreguladores geralmente não parece uma boa alternativa, uma vez que a cinética de absorção e ação dos biorreguladores é muito mais rápida e eficiente do que a cinética de absorção e ação dos fertilizantes foliares, os quais necessitam ainda ser utilizados nos processos metabólicos dos vegetais para que as plantas sintetizem seus carboidratos, os quais irão suprir as demandas do vegetal, inclusive a causada pelos efeitos dos biorreguladores aplicados.

A mistura de fertilizantes foliares com giberelinas, promotoras do crescimento vegetal, por exemplo, foi prática comum no passado. Isso representava ao produtor, dias ou semanas após a pulverização, que a planta estava mais vigorosa. Mas muitas vezes esse fato era um sintoma de estiolamento, que tornava a planta menos produtiva e mais suscetível ao acamamento e ao ataque de doenças e pragas.

Considera-se, assim, que a utilização de biorreguladores, principalmente em cultivos perenes, deve ser precedida pela aplicação dos nutrientes minerais balanceados, para que a planta, nutricionalmente apta, receba tais produtos em condições de responder favoravelmente aos seus efeitos.

## REFERÊNCIAS

- ALJUBURI, H. J. Effects of salinity and gibberellic acid on mineral concentration of date palm seedlings. *Fruits*, v. 51, n. 6, p. 429-435, 1996.
- ALTMAN, A.; BACHRACH, U. Involvement of polyamines in plant growth and senescence. In: **Advances in polyamine research**. CALDARERA, C. M.; ZAPPALÀ, V.; BACHRACH, U. (Ed.). New York: Raven Press, v. 3, 1981. p. 365-375.
- ALVIM, R.; HEWETT, E. W.; SAUNDERS, P. F. Seasonal variation in the hormone content of willow: 1. Changes in abscisic acid content and cytokinin activity in the xylem sap. *Plant Physiology*, v. 57, p. 474-476, 1976.
- ARTECA, R. N.; POOVAIAH, B. W.; SMITH, O. E. Use of high performance liquid chromatography for the determination of endogenous hormone levels in *Solanum tuberosum* L. subjected to carbon dioxide enrichment of the root zone. *Plant Physiology*, v. 65, p. 1216-1219, 1980.
- ATKIN, R. K.; BARTON, G. E.; ROBINSON, D. K. Effect of root-growing temperature on growth substances in xylem exudate of *Zea mays*. *Journal of Experimental Botany*, v. 24, p. 475-487, 1973.
- BERTELL, G.; ELIASSON, L. Cytokinin effects on root growth and possible interactions with ethylene and indole-3-acetic acid. *Physiologia Plantarum*, v. 84, p. 255-261, 1992.
- BONDOK, M. A. The role of boron in regulating growth, yield and hormonal balance in sugar beet (*Beta vulgaris* var. *vulgaris*). *Annals of Agricultural Science*, v. 41, n. 1, p. 15-33, 1996.
- CARY, A. J.; LIU, E.; HOWELL, S. H. Cytokinin action is coupled to ethylene in this effects on the inhibition of root and hypocotyls elongation in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Physiology*, v. 107, p. 1075-1082, 1995.
- COHEN, J. D.; BANDURSKI, R. S. Chemistry and physiology of the bound auxins. *Annual Review of Plant Physiology*, v. 33, p. 403-430, 1982.
- COKE, L.; WHITTINGTON, W. J. The role of boron in plant growth. IV. Interrelationships between boron and indol-3yl-acetic acid in the metabolism of bean radicles. *Journal of Experimental Botany*, v. 19, p. 295-308, 1968.
- DAVIES, P. J. The plant hormones concept: concentration, sensitivity, and transport. In: DAVIES, P. J. (Ed.). **Plant hormones: physiology, biochemistry and molecular biology**. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 1995. p. 13-38.
- FRANCO, C. M. Micronutrientes na cultura do cafeeiro. In: FUNDAÇÃO CARGILL (Ed.). **Micronutrientes**. Campinas, 1982. p. 75-90.



- GAUCH, H. G.; DUGGER JUNIOR, W. M. The role of boron in the translocation of sucrose. **Plant Physiology**, v. 28, p. 457-466, 1953.
- GORTER, C. J. Synergism of indole and indole-3-acetic acid in the root production of *Phaseolus* cuttings. **Physiologia Plantarum**, v. 11, p. 1-9, 1958.
- GRASSI FILHO, H. **Níveis de cálcio e boro e suas interações, afetando o desenvolvimento do sistema radicular, a composição mineral e o vigor do limoeiro Cravo (*Citrus limonia* (L) OSBECK), em condições controladas**. 1991. 92f. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1991.
- GRASSI FILHO, H. **Adições de calcário e boro influenciando características fenológicas e composição foliar do limoeiro Siciliano enxertado sobre dois porta-enxertos**. 1995. 77f. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1995.
- HARTMANN, H. T.; KESTER, D. E.; DAVIS Jr, F. T.; GENEVE, R. L. **Plant propagation: principles and practices**. 7th ed. New Jersey: Prentice-Hall, 2002. 880 p.
- HUBICK, K. T.; TAYLOR, J. S.; REID, D. M. The effect of drought on levels of abscisic acid, cytokinins, gibberellins and ethylene in aeroponically – grown sunflower plants. **Plant Growth Regulation**, v. 4, p. 139-151, 1986.
- IREMIREN, G. O.; ADEWUMI, P. O.; ADULOJU, S. O.; IBITOYE, A. A. Effects of paclobutrazol and nitrogen fertilizer on the growth and yield of maize. **Journal of Agricultural Science**, v. 128, n. 4, p. 425-430, 1997.
- ITAI, C.; VAADIA, Y. Kinetin-like activity in root exudate of water-stressed sunflower plants. **Physiologia Plantarum**, v. 18, p. 941-944, 1965.
- JACKSON, M. B.; HARNEY, P. M. Rooting cofactors, indoleacetic acid, and adventitious root initiation in mung cuttings (*Phaseolus aureus*). **Canadian Journal of Botany**, v. 48, p. 943-946, 1970.
- JANICK, J. **A ciência da horticultura**. Rio de Janeiro: F. Bastos, 1966. 485 p.
- JARVIS, B. C.; ALI, A. H. N. Irradiance and adventitious root formation in stem cuttings of *Phaseolus aureus* Roxb. **New Phytologist**, v. 97, p. 31-36, 1984.
- JARVIS, B. C.; YASMIN, S. The influence of calcium on adventitious root development in mung bean cuttings. **Biochemie und Physiologie der Pflanzen**, v. 180, p. 697-701, 1985.
- JARVIS, B. C.; ALI, A. H. N.; SHAHEED, A. I. Auxin and boron in relation to the rooting response and ageing of mung bean cuttings. **New Phytologist**, v. 95, p. 509-518, 1983a.
- JARVIS, B. C.; SHANNON, P. R. M.; YASMIN, S. Involvement of polyamines with adventitious root development in stem cuttings of mung bean. **Plant Cell Physiology**, v. 24, p. 677-683, 1983b.
- KERSTEN, E. **Efeito do boro, zinco e ácido indolbutírico no enraizamento de estacas de dois cultivares de macieira (*Prunus salicina*, Lindl.)**. 1990. 109f. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1990.
- KUDOYAROVA, G. R.; FARLHUTDINOV, R. G.; VESELOV, S. Y. U. Comparison of the effects of nitrate and ammonium forms of nitrogen on auxin content in roots and the growth of plants under different temperatures. **Plant Growth Regulation**, v. 23, n. 3, p. 207-208, 1997.
- LEGÉ, K. E.; COTHREN, J. T.; MORGAN, P. W. Nitrogen fertility and leaf age effects on ethylene production of cotton in a controlled environment. **Plant Growth Regulation**, v. 22, n. 1, p. 23-28, 1997.
- LeNOBLE, M. E.; BLEVINS, D. G.; MILES, R. J. Extra boron maintains root growth under toxic aluminum conditions. **Better Crops**, Summer 1993, p. 3-5.
- LUKASZEWSKI, K. M.; BLEVINS, D. G. Root growth inhibition in boron-deficient or aluminum-stressed squash may be a result of impaired ascorbate metabolism. **Plant Physiology**, v. 112, p. 1135-1140, 1996.
- MENDEL, K.; KIRKBY, E. A. **Principles of plant nutrition**. Bern: International Potash Institute, 1982. p. 444-450.
- MIDDLETON, W.; JARVIS, B. C.; BOOTH, A. The boron requirement for root development in stem cuttings of *Phaseolus aureus* Roxb. **New Phytologist**, v. 81, p. 287-297, 1978.
- MIDDLETON, W.; JARVIS, B. C.; BOOTH, A. The role of leaves in auxin and boron-dependent rooting of stem cuttings of *Phaseolus aureus* Roxb. **New Phytologist**, v. 84, p. 251-259, 1980.
- MURRAY, H. R.; TAPER, C. D.; PICKUP, T.; NUSSEY, A. N. Boron nutrition of softwood cuttings of geranium and currant in relation to root development. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 69, p. 498-501, 1957.
- NEALES, T. F. Some effects of boron on root growth. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 13, p. 232-248, 1960.
- NORMANLY, J. Auxin metabolism. **Physiologia Plantarum**, v. 100, p. 431-442, 1997.
- ONO, E. O.; RODRIGUES, J. D.; RODRIGUES, S. D. Interações entre auxinas e boro no enraizamento de estacas de camélia. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 4, p. 107-112, 1992.
- PERES, L. E. P.; KERBAUY, G. B. Controle hormonal do desenvolvimento das raízes. **Universa**, v. 8, p. 181-195, 2000.
- PILET, P. E.; SAUGY, M. Effect of root growth of endogenous and applied IAA and ABA. A critical reexamination. **Plant Physiology**, v. 83, p. 33-38, 1987.
- PILET, P. E.; ELLIOTT, M. C.; MOLONEY, M. M. Endogenous and exogenous auxin in the control of root growth. **Planta**, v. 146, p. 405-408, 1979.
- RIBAS, K. C. **Efeito de auxinas, ácido bórico e suas interações no enraizamento de estacas de *Macadamia integrifolia* Maiden & Betche**. 1993. 128f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, 1993.
- SHELP, B. J. Physiology and biochemistry of boron in plant. In: GUPTA, U. C. **Boron and its role in crop production**. Boca Raton: CRC Press, 1993. p. 53-85.
- SHYR, Y.; KAO, C. Polyamines and root formation in mung bean hypocotyl cuttings. **Botanical Bulletin of Academia Sinica**, v. 26, p. 179-184, 1985.
- SILVA, I. C. **Propagação vegetativa: aspectos morfofisiológicos**. Itabuna: CEPLAC, 1985. 26 p. (Boletim Técnico, 4)
- SMART, D. R.; KOCSIS, L.; WALKER, M. A.; STOCKERT, C. Dormant buds and adventitious root formation by *Vitis* and other woody plants. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 21, p. 296-314, 2003.
- STENLID, G. Cytokinins as inhibitors of root growth. **Physiologia Plantarum**, v. 56, p. 500-506, 1982.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology**. 3. ed. Sinauer Associates, Inc., 2002. 690 p.
- TAVARES, A. R. **Avaliação nutricional de *Zea mays* L. e *Crotalaria juncea* L. sob efeito de reguladores vegetais**. 1996. 60f. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1996.
- TREWAVAS, A. How do plant growth substances work? **Plant, Cell and Environment**, v. 4, p. 203-228, 1981.
- WEISER, C. J. Effect of boron on the rooting of clematis cuttings. **Nature**, v. 183, p. 559-560, 1959.
- WEISER, C. J.; BLANEY, L. T. The effects of boron on the rooting of english holly cuttings. **Proceedings of Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 75, p. 707-710, 1960.
- WENT, F. W.; THIMANN, K. V. **Phytohormones**. Experimental Biol. Monogr. The Mac Millan Co., 1937. 294 p.