

MICRONUTRIENTES NA FISIOLOGIA DE PLANTAS: FUNÇÕES, ABSORÇÃO E MOBILIDADE¹

*Ernest Arnold Kirkby²
Volker Römheld³*

RESUMO

Os micronutrientes de plantas, os quais abrangem B, Cl, Cu, Fe, Mn, Mo, Ni e Zn são requeridos pelas plantas em concentrações muito baixas para adequado crescimento e reprodução. Entretanto, apesar de suas baixas concentrações dentro dos tecidos e dos órgãos das plantas, os micronutrientes têm a mesma importância dos macronutrientes para a nutrição delas. Nessas baixas concentrações, os micronutrientes são fundamentais para o crescimento e o desenvolvimento das plantas, agindo como constituintes das paredes celulares (B) e das membranas celulares (B, Zn), como constituintes de enzimas (Fe, Mn, Cu, Ni), como ativadores de enzimas (Mn, Zn) e na fotossíntese (Fe, Cu, Mn, Cl). Os especialistas em nutrição de plantas e os agrônomos vêm mostrando crescente interesse pelos micronutrientes em decorrência de sua importância para a produção das culturas. O teor inadequado de micronutrientes nas culturas, que é limitante ao seu crescimento, e que pode passar despercebido, não só tem efeito direto sobre o desenvolvimento da cultura, mas também reduz a eficiência de uso dos fertilizantes contendo macronutrientes. Além disso, os micronutrientes (Cu, Mn, Zn, B) estão particularmente envolvidos na fase reprodutiva do crescimento das plantas e, conseqüentemente, na determinação da produtividade e da qualidade da cultura colhida. Eles também conferem resistência (Mn, Zn, Mo) contra estresses bióticos e abióticos, incluindo pragas e doenças. Além do mais, há uma conscientização cada vez maior sobre a importância dos micronutrientes para a saúde do ecossistema solo, culturas, seres humanos e animais. As culturas nos campos dos produtores rurais requerem teores ótimos de micronutrientes para que estes possam cumprir suas funções específicas na formação da produção, na qualidade do produto e na resistência aos estresses. Sob condições normais no campo, o requerimento das plantas é suprido via rizosfera a partir das frações solúveis em água e facilmente trocáveis do solo. O passo mais limitante nesta aquisição é a adequada mobilização dos nutrientes na rizosfera, considerada em conjunto com um sistema de absorção radicular eficiente e com "alta afinidade". Na maioria dos casos, a absorção é atingida para micronutrientes específicos por transportadores correspondentes na membrana, caracterizados fisiologicamente e geneticamente por meio de técnicas moleculares modernas. A distribuição ótima de micronutrientes mobilizados, portanto, torna-se crítica em solos nos quais as condições são adversas para a solubilização dos nutrientes (disponibilidade química) e para o crescimento vigoroso das raízes (disponibilidade espacial da planta). Além desses dois processos (mobilização e absorção), a mobilidade interna dos micronutrientes dentro da planta e, em particular, a retranslocação em estádios de crescimento e períodos específicos (por exemplo, no florescimento, nos ataques por doenças) têm sido alvo de interesse crescente.

Ainda há grande falta de conscientização por parte dos produtores sobre a importância dos micronutrientes para a produção das culturas. Esta

publicação, então, se encerra trazendo três estudos de caso que claramente salientam a importância dos micronutrientes e a necessidade de se considerar estratégias de manejo para melhorar a absorção de micronutrientes da rizosfera ou pela aplicação de fertilizantes contendo micronutrientes empregando técnicas inovadoras.

ÍNDICE

Resumo	1
1. Introdução	2
2. Principais funções dos micronutrientes de plantas	3
2.1. Ferro	3
2.2. Manganês	5
2.3. Cobre	6
2.4. Molibdênio	7
2.5. Zinco	8
2.6. Boro	9
2.7. Cloro	10
2.8. Níquel	11
3. Absorção de micronutrientes	11
3.1. Aquisição de ferro pelas raízes	12
3.2. Aquisição de manganês pelas raízes	14
3.3. Aquisição de cobre pelas raízes	15
3.4. Aquisição de molibdênio pelas raízes	15
3.5. Aquisição de zinco pelas raízes	16
3.6. Aquisição de boro pelas raízes	16
3.7. Aquisição de cloro pelas raízes	17
3.8. Aquisição de níquel pelas raízes	17
4. Mobilidade dos micronutrientes dentro das plantas	18
4.1. Mobilidade do ferro nas plantas	18
4.2. Mobilidade do manganês nas plantas	18
4.1. Mobilidade do cobre nas plantas	19
4.1. Mobilidade do molibdênio nas plantas	19
4.1. Mobilidade do zinco nas plantas	19
4.1. Mobilidade do boro nas plantas	19
4.1. Mobilidade do cloro nas plantas	20
5. Estratégias de manejo para melhorar o teor de micronutrientes – estudos de casos	20
5.1. Mal-do-pé em trigo	20
5.2. Síndrome da seca de ponteiro em citros no Brasil	21
5.3. Interferência do glifosato na aquisição de micronutrientes e na resistência a doenças e pragas	21
6. Referências	22-24

¹ Versão em português do boletim **Micronutrients in plant physiology: functions, uptake and mobility**, de E. A. Kirkby e V. Römheld, Proceedings 543, The International Fertiliser Society, P. O. Box 4, York, YO32 5YS, Reino Unido.

Tradução: Suzana Oellers Ferreira, Engenheira Agrônoma, Goiânia, GO, fone (62) 3281-3438, email: suzanaoellers@yahoo.com

² Professor, University of Leeds, Leeds, Reino Unido, email: ekirkby@ukonline.co.uk

³ Professor, Universidade de Hohenheim, Stuttgart, Alemanha, email: roemheld@uni-hohenheim.de

Agradecimentos: À The International Fertiliser Society, em especial ao Mr. Chris Dawson e aos autores Dr. E. A. Kirkby e Dr. V. Römheld, pela permissão concedida ao IPNI Brasil para a tradução e impressão desta publicação.

1. INTRODUÇÃO

Os elementos com funções específicas e essenciais no metabolismo das plantas são geralmente classificados em dois grupos, os macronutrientes e os micronutrientes, em relação às suas concentrações na planta, conforme são requeridos para crescimento e reprodução adequados (MARSCHNER, 1995; MENGEL e KIRKBY, 2001; EPSTEIN e BLOOM, 2004). Os nutrientes minerais que são essenciais para as plantas foram estabelecidos em experimentos com cultivos em água e em areia, comparando o crescimento e os sintomas visuais de plantas que receberam soluções completas de nutrientes com aquelas que receberam soluções nas quais foram suprimidos elementos específicos. A partir de tais experimentos, os micronutrientes de plantas são agora reconhecidos como ferro (Fe), manganês (Mn), cobre (Cu), molibdênio (Mo), zinco (Zn), boro (B), cloro (Cl) e níquel (Ni). As concentrações requeridas de todos os nutrientes, incluindo os micronutrientes, são mostradas na Tabela 1. As concentrações comparativas, expressas tanto em termos de matéria seca como do número relativo de átomos presentes em relação ao Mo, indicam claramente as concentrações consideravelmente mais baixas dos micronutrientes. Contudo, deve-se sempre lembrar que, apesar dessas baixas concentrações, os micronutrientes têm importância igual à dos macronutrientes para o crescimento das culturas.

Tabela 1. Níveis adequados nos tecidos dos nutrientes requeridos pelas plantas.

Elemento	Conteúdo mineral (mg kg ⁻¹ PS)	Número de átomos relativo ao Mo
MICRONUTRIENTE		
Níquel (Ni)	0,05	1
Molibdênio (Mo)	0,1	1
Cobre (Cu)	6	100
Zinco (Zn)	20	300
Manganês (Mn)	50	1.000
Ferro (Fe)	100	2.000
Boro (B)	20	2.000
Cloro (Cl)	100	3.000
MACRONUTRIENTE		
Enxofre (S)	1.000	30.000
Fósforo (P)	2.000	60.000
Magnésio (Mg)	2.000	80.000
Cálcio (Ca)	5.000	125.000
Potássio (K)	10.000	250.000
Nitrogênio (N)	15.000	1.000.000
Oxigênio (O)	450.000	30.000.000
Carbono (C)	450.000	40.000.000
Hidrogênio (H)	60.000	60.000.000

Fonte: EPSTEIN e BLOOM (2004).

Além dos elementos citados na Tabela 1, ao longo dos anos houve relatos de que vários outros elementos mostraram efeitos positivos sobre o crescimento de algumas espécies de plantas, enquanto outros elementos parecem ser essenciais para espécies específicas. Por exemplo, os efeitos benéficos de altos teores de fertilizantes contendo sódio (Na) sobre o crescimento de culturas são bem conhecidos no caso da produção de beterraba açucareira, como discutido em detalhes por Marschner (1995). A essencialidade do Na também foi demonstrada para algumas espécies de plantas C4 (BROWNELL, 1979), mas não para todas (por exemplo, milho). O

silício (Si) também é de interesse, pois tanto para arroz como para *Equisetum* já foram demonstradas reduções de crescimento e sintomas foliares específicos para plantas submetidas a baixos teores deste nutriente. Em cana-de-açúcar, redução de crescimento e sardas nas folhas foram associados com solos altamente intemperizados apresentando baixos teores de Si. A cultura mais importante que responde a Si é o arroz (SAVANT et al., 1997). Park (1975) obteve uma relação significativa entre a concentração de Si em palha de arroz e a produtividade de arroz marrom (brown rice). O Si parece especialmente promover os órgãos reprodutivos do arroz, como observado por Okuda e Takahashi (1965) quando estes pesquisadores revisaram experimentos com cultura em solução para arroz irrigado. Entretanto, não foi demonstrado nenhum problema para completar o ciclo de vida em ausência de Si. Há agora evidências substanciais de que o Si também é benéfico para diferentes espécies de plantas submetidas a estresses abióticos [por exemplo, alumínio (Al), toxicidade por sais ou metais pesados] e bióticos (doenças de plantas) (SAVANT et al., 1997; EPSTEIN, 1999; LIANG et al., 2003). Foi demonstrado que o cobalto (Co) é essencial para a fixação simbiótica de N₂ em soja (AHMED e EVANS, 1960) e agora este micronutriente é reconhecido como essencial para leguminosas e não-leguminosas fixadoras de N₂ (ver ASHER, 1991). Este elemento ocorre nos nódulos na forma da co-enzima cobalamina (vitamina B12 e seus derivados) e estabeleceu-se que *Rhizobium* e outros organismos fixadores de N₂ têm necessidade absoluta de Co. Embora haja alguns relatos de efeitos benéficos do Co sobre o crescimento das plantas, não há nenhuma evidência convincente até o momento de que este elemento seja essencial para as plantas superiores. Outros possíveis micronutrientes de plantas incluem Al, lantânio (La) e cério (Ce). Os elementos benéficos, os nutrientes funcionais e os possíveis novos elementos essenciais foram revisados por Asher (1991).

Deve-se mencionar também que as plantas absorvem um grande número de elementos que parecem não desempenhar nenhum papel no metabolismo delas, mas alguns deles são micronutrientes essenciais para o homem e os animais. Desde 1970, a lista desses micronutrientes vem crescendo e agora é consideravelmente maior do que a daqueles essenciais somente para as plantas e incluem arsênio (As), cromo (Cr), Co, flúor (F), iodo (I), chumbo (Pb), lítio (Li) e selênio (Se). Esses elementos vêm atraindo cada vez mais interesse em termos de nutrição de culturas, porque as culturas fornecem a fonte principal de nutrientes minerais para os animais e os seres humanos. No Reino Unido, por exemplo, a ingestão diária de Se diminuiu para a metade do que era há 30 anos, o que é atribuído à redução da importação de cereais ricos em proteínas provenientes da América do Norte e à maior dependência do trigo cultivado domesticamente para a produção de pães (ADAMS et al., 2002).

Recentemente, os micronutrientes têm sido alvo de crescente interesse específico por parte dos especialistas em nutrição de plantas, fisiologistas de plantas e agrônomos. Há muitas razões para isso, mas as mencionadas a seguir são provavelmente as mais importantes. Em muitos agroecossistemas, os micronutrientes são limitantes ao crescimento das culturas e este problema pode frequentemente estar escondido; em decorrência do aumento do suprimento de micronutrientes para a cultura a um nível adequado, os benefícios obtidos pelo aumento da produtividade da cultura e da sua qualidade podem ser extremamente altos. Também deve ser lembrado que um nível adequado de micronutrientes na planta é essencial para a obtenção do uso eficiente de fertilizantes contendo nitrogênio (N) e fósforo (P). Pesquisas recentes sobre fisiologia indicam que os micronutrientes desempenham importante papel na

resistência a estresses abióticos e bióticos (resistência a doenças e pragas) e as razões e as conseqüências disso só agora estão se tornando claras. Do mesmo modo, os micronutrientes são reconhecidos como vitais para o crescimento reprodutivo e o significado disso, tanto em nível fisiológico como agrônômico, está agora sendo averiguado. A enorme importância dos micronutrientes para a saúde de plantas, seres humanos e animais coloca esses nutrientes em uma posição de destaque nas pesquisas biológicas nas quais o sistema solo-planta é de especial interesse.

Nesta publicação é discutida a fisiologia em termos de função, absorção e mobilidade dos micronutrientes de plantas já estabelecidos: Fe, Mn, Cu, Mo, Zn, B, Cl e Ni. A abordagem deste assunto em detalhes fica claramente além do escopo desta publicação e para obter tais informações os leitores devem se dirigir a vários livros textos e revisões excelentes que fornecem extensos relatos de bioquímica, fisiologia e sintomas de deficiências de todos os micronutrientes (MORTVEDT et al., 1991; BERGMANN, 1992; MARSCHNER, 1995; MENGEL e KIRKBY, 2001; EPSTEIN e BLOOM, 2004). O formato desta publicação visa fornecer uma descrição breve e bastante vívida do que vemos como as principais funções de cada um dos micronutrientes juntamente com suas variações de concentração apropriadas dentro das culturas e descrever brevemente os sintomas das deficiências. Então, discutimos a importância dos processos que ocorrem na rizosfera para a absorção dos micronutrientes pelas culturas, com exemplos representativos dos processos de transporte envolvidos na absorção e distribuição dentro de toda a planta e até mesmo dentro das células individualmente. Finalmente, apresentamos alguns estudos de casos de estratégias de manejo requeridas para a manutenção dos níveis adequados de micronutrientes nas culturas.

2. PRINCIPAIS FUNÇÕES DOS MICRONUTRIENTES DE PLANTAS

As concentrações muito mais baixas dos micronutrientes em comparação com as dos macronutrientes nos tecidos das plantas implica diferentes papéis para estes dois grupos de nutrientes no crescimento e no metabolismo das plantas, e na maior parte das vezes isto é verdade. As concentrações mais baixas dos micronutrientes se refletem em sua função como constituintes de grupos prostéticos em metaloproteínas e como ativadores de reações enzimáticas. Sua presença em grupos prostéticos permite que eles catalisem processos redox por transferência de elétrons (principalmente os elementos de transição Fe, Mn, Cu e Mo). Os micronutrientes também formam complexos enzimáticos ligando a enzima ao substrato (por exemplo, Fe e Zn). Atualmente também se sabe que vários micronutrientes (Mn, Zn, Cu) estão presentes nas isoenzimas superóxido dismutase (SD), as quais agem como sistemas de varredura para erradicar radicais de oxigênio tóxicos de modo a proteger as biomembranas, o DNA, a clorofila e as proteínas. Para os não-metais B e Cl não há nenhuma enzima ou outros compostos orgânicos essenciais bem definidos que contenham esses elementos micronutrientes. Porém, já se encontra estabelecido que o B é um constituinte essencial das paredes celulares. As principais funções dos micronutrientes estão indicadas na Tabela 2.

2.1. Ferro

A alta afinidade do Fe para formar complexos com vários ligantes (por exemplo, ácidos orgânicos e fosfatos) e para sofrer uma mudança de valência são as duas características importantes que formam a base dos numerosos efeitos fisiológicos deste nutriente.

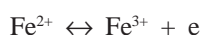
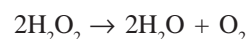


Tabela 2. Principais funções dos micronutrientes de plantas.

Micronutriente	Função
Fe, Mn, Cu, Ni	Constituinte de enzimas (metaloproteínas)
Mn, Zn	Ativação de enzimas
Fe, Cu, Mn, (Cl)	Envolvimento no transporte de elétrons na fotossíntese
Mn, Zn, Mo	Envolvimento na tolerância ao estresse
Cu, Mn, Zn, B	Envolvimento no crescimento reprodutivo (indução ao florescimento, polinização, estabelecimento do fruto)
B, Zn	Constituinte de paredes celulares e membranas

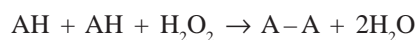
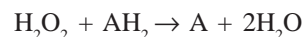
Há dois principais grupos de proteínas contendo Fe: as proteínas heme e as proteínas Fe-S. As proteínas heme são caracterizadas pela presença de um complexo Fe heme-porfirina, o qual age, por exemplo, como um grupo prostético dos citocromos que facilitam o transporte de elétrons na respiração. Outras proteínas heme incluem citocromo oxidase, catalase, peroxidase e leghemoglobina, a proteína que confere cor rosa aos nódulos das raízes. O papel do Fe na biossíntese dessas proteínas é ilustrado na Figura 1, a qual mostra que este micronutriente também ativa algumas enzimas, incluindo ácido aminolevulínico sintetase e coproporfirinogênio oxidase. Esta figura também demonstra que a biossíntese da clorofila compartilha a mesma via de biossíntese das proteínas heme até a protoporfirina e, embora a clorofila seja uma molécula que não contém Fe, necessita deste micronutriente em três estágios de sua biossíntese.

As atividades das enzimas heme diminuem sob condições de deficiência de Fe, como é particularmente o caso de catalase e peroxidase. A catalase facilita a dismutação do peróxido de hidrogênio em água e O₂, de acordo com a reação:



Esta enzima heme desempenha um importante papel em associação com a superóxido dismutase (SD), a qual será considerada posteriormente em relação ao Zn (ver em 2.5), assim como na fotorrespiração e na via do glicolato.

As peroxidases têm ocorrência bastante difundida catalisando as reações:



As peroxidases ligadas à parede celular catalisam o segundo tipo de reação na polimerização de fenóis para a formação de lignina. A atividade da peroxidase é particularmente diminuída em raízes deficientes em Fe e já foram relatados problemas na formação da parede celular e na lignificação, juntamente com a ocorrência de acúmulo de substâncias fenólicas na rizoderme de raízes deficientes em Fe. Certas substâncias fenólicas, tal como o ácido caféico, são muito efetivas na quelação e na redução de Fe(III) e como um componente da Estratégia 1 na aquisição de Fe (MARSCHNER et al., 1986). As atividades de ambas as heme enzimas, catalase e peroxidase, diminuem acentuadamente em plantas deficientes em Fe e são um bom indicador do nível deste micronutriente na planta (MACHOLD, 1968).

A cadeia de transporte de elétrons durante a fotossíntese nas membranas tilacóides dos cloroplastos consiste de vários gru-

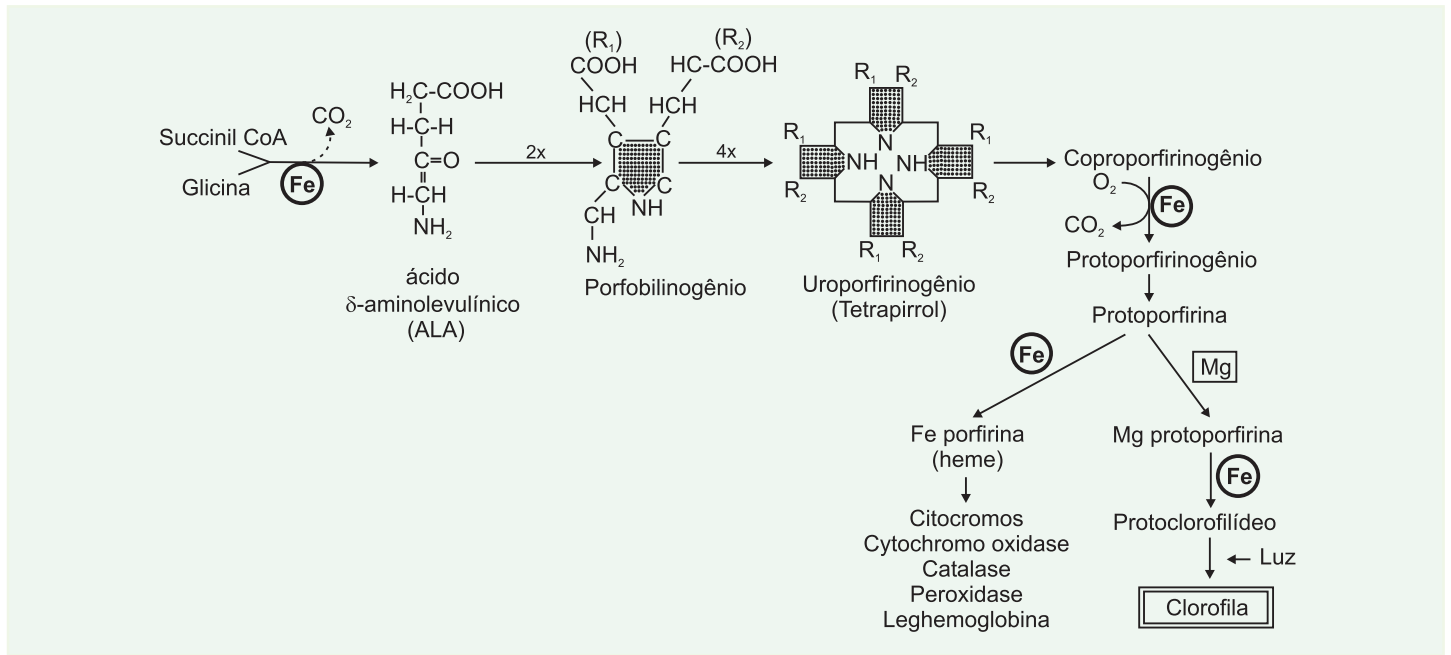


Figura 1. Biossíntese de clorofila.

Fonte: MARSCHNER (1995).

pos heme contendo Fe e agrupamentos Fe-S. Sob deficiência de Fe há diminuição da clorofila e de outros pigmentos que captam luz, assim como das atividades de carregadores de elétrons de ambos os fotossistemas. Portanto, a deficiência de Fe afeta inicialmente o desenvolvimento e a função do cloroplasto. A proteína Fe-S mais conhecida é a ferridoxina, a qual é o primeiro composto redox estável na cadeia de transporte de elétrons durante a fotossíntese. O alto potencial redox negativo desta proteína significa que ela é um redutor muito forte e transfere elétrons para vários processos metabólicos básicos, como mostrado na Figura 2. A falta de Fe deprime a produção de ferridoxina, o que, por sua vez, afeta o transporte de elétrons para estes processos, incluindo a redução de nitrato e de sulfato, de tal modo que tanto o nitrato quanto o sulfato estão freqüentemente presentes em níveis elevados em plantas deficientes neste micronutriente.

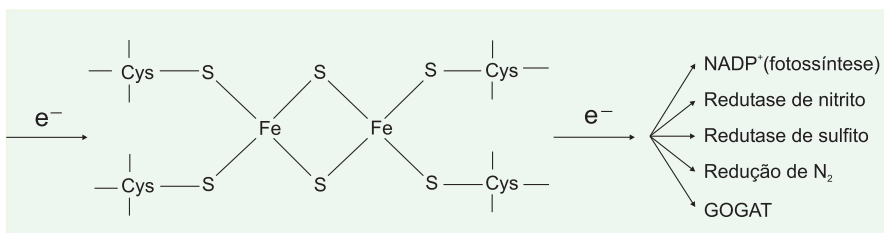


Figura 2. A ferridoxina e seu papel na transferência de elétrons para vários processos metabólicos.

As várias funções do Fe no desenvolvimento e na função dos cloroplastos indicam que as causas da clorose não são simplesmente uma expressão da necessidade de Fe para a biossíntese da clorofila. As menores concentrações de carboidratos em plantas deficientes em Fe também são indicativas da diminuição da atividade fotossintética.

As pesquisas mais recentes dos biólogos moleculares estão enfocando a detecção e a sinalização do Fe nas plantas. O Fe é um nutriente modelo para os biólogos moleculares no estudo dos transportadores regulados por este micronutriente na planta, que é altamente coordenado. Uma complexa rede de tráfego de Fe intra

intercelularmente parece conduzir a um nível de distribuição de Fe de acordo com as necessidades da planta (SCHMIDT, 2003).

O primeiro sintoma visível nas brotações é o desenvolvimento de clorose nas folhas jovens. Na maioria das espécies, a clorose é internerval e um padrão de reticulado fino pode ser encontrado nas folhas recém-formadas, as nervuras verde-escuras contrastando bastante com um fundo verde mais claro ou amarelo. As folhas mais jovens podem ficar totalmente destituídas de clorofila. Em cereais, a deficiência de Fe é evidenciada por faixas verdes e amarelas alternadas. Como 80% do Fe das folhas está localizado nos cloroplastos, e este é o sítio primário da função do Fe, não é de surpreender que a deficiência deste micronutriente cause mudanças marcantes na ultraestrutura dessas organelas e, sob extrema deficiência, os grana de tilacóide podem estar ausentes.

O intervalo de deficiência situa-se em torno de 50 mg kg⁻¹ a 100 mg kg⁻¹, dependendo da espécie de planta e até mesmo da cultivar. No entanto, as folhas das plantas nas quais as concentrações de Fe são maiores podem mostrar sintomas de deficiência deste micronutriente em decorrência da inibição do crescimento da folha em extensão.

2.2. Manganês

O Mn está presente nas plantas principalmente na forma divalente (MnII). Esta forma apenas ligações fracas com ligantes orgânicos, nos quais pode ser prontamente oxidado a Mn(III) e Mn(IV). Além disso, o Mn desempenha um papel importante nos processos redox, tais como no transporte de elétrons na fotossíntese e na desintoxicação de radicais livres de oxigênio. O Mn é uma metaloproteína, isto é, um componente integrante de somente duas enzimas, a enzima que quebra a molécula da água no fotossistema II (FS II) e a superóxido dismutase que contém Mn. Também é ativador de várias enzimas.

O papel mais bem documentado e exclusivo do Mn em plantas verdes é aquele da reação de quebra da molécula da água e do sistema de evolução de O₂ na fotossíntese que ocorre nos cloroplastos, denominado reação de Hill. Os elétrons são liberados pela

enzima que quebra a água, a qual contém quatro átomos de Mn, e são transferidos para o FS II. No processo de fotólise, duas moléculas de água liberam uma molécula de O₂ e quatro H⁺ com a doação simultânea de quatro elétrons. Em decorrência desta função-chave na reação de quebra da água, a deficiência de Mn afeta principalmente a fotossíntese e a evolução de O (Figura 3).

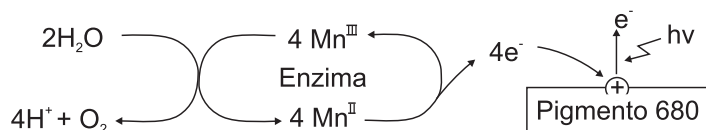


Figura 3. Atividade do manganês na reação de quebra da molécula de água.

Até mesmo deficiências leves de Mn afetam a fotossíntese e diminuem o nível de carboidratos solúveis na planta, mas o resuprimento deste micronutriente reativa a evolução fotossintética de oxigênio. Com deficiência mais severa de Mn, entretanto, ocorre uma quebra na estrutura do cloroplasto que não pode ser revertida. Por causa da importância fundamental do Mn na cadeia de transporte de elétrons durante a fotossíntese, quando ocorre deficiência deste micronutriente a reação à luz durante a fotossíntese é seriamente prejudicada e todas as outras reações associadas com o transporte de elétrons também o são. Isto inclui a fotofosforilação, a redução de CO₂, de nitrito e de sulfito. O nitrito acumulado pode exercer um controle em *feedback* sobre a nitrato redutase de tal modo que o NO₃⁻ se acumula, como, algumas vezes, é observado em plantas deficientes em Mn.

Como ocorre com outras superóxido dismutases (Cu-Zn-SOD e Fe-SOD), a Mn-SOD também desempenha um papel na proteção das células contra os efeitos deletérios dos radicais superóxido livres, os quais são formados nas várias reações em que oxigênio molecular está envolvido (ver em 2.5). A enzima ocorre na mitocôndria, nos peroxisomas e nos glioxisomas.

O Mn também atua como um importante co-fator para várias enzimas-chave na biossíntese dos metabólitos secundários da planta associados com a via do ácido chiquímico, incluindo aminoácidos aromáticos fenólicos, cumarinas, ligninas e flavonóides (BURNELL, 1988). Deste modo, concentrações mais baixas de compostos fenólicos, lignina e flavonóides foram detectadas em tecidos deficientes em Mn, o que pode, em parte, ser a causa da maior suscetibilidade a doenças das plantas deficientes neste micronutriente (GRAHAM, 1983).

Esta relação com o metabolismo secundário também provavelmente pode ser a causa da influência que a deficiência deste micronutriente tem sobre a diminuição da viabilidade do pólen. Plantas de milho deficientes em Mn desenvolveram sintomas visíveis de deficiência e apresentaram baixo pendoamento e desenvolvimento tardio das anteras. Tanto a produção de sementes das plan-

tas deficientes em Mn como a taxa de germinação das sementes produzidas foram especialmente diminuídas, como pode ser observado na Tabela 3 (SHARMA et al., 1991).

Os cloroplastos são as mais sensíveis de todas as organelas celulares à deficiência de Mn, o que leva à desorganização do sistema lamelar e a sintomas visíveis de clorose. A deficiência de Mn, portanto, se parece com a deficiência de Mg, pois em ambas ocorre clorose internerval nas folhas. Porém, em contraste com a deficiência de Mg, os sintomas da deficiência de Mn são primeiramente visíveis nas folhas mais jovens, enquanto na deficiência de Mg as folhas mais velhas são afetadas primeiro. Nas dicotiledôneas, freqüentemente aparecem pequenas manchas amarelas nas folhas mais jovens. Nas monocotiledôneas, particularmente em aveia, que é uma cultura-teste, os sintomas de deficiência de Mn aparecem na parte basal das folhas como manchas ou listras cinza-esverdeadas e é conhecida como “grey speck”. O nível crítico de deficiência deste nutriente para a maioria das espécies de plantas situa-se no intervalo de 10 mg kg⁻¹ a 20 mg kg⁻¹.

2.3. Cobre

O Cu é um pouco semelhante ao Fe, pois forma quelatos altamente estáveis e permite a transferência de elétrons (Cu²⁺ + e⁻ ↔ Cu⁺). Deste modo, desempenha um papel comparável ao do Fe em processos fisiológicos redox. No entanto, diferentemente do Fe, as enzimas que contêm Cu podem reagir com oxigênio molecular e preferencialmente catalisam processos de oxidação terminais.

Várias proteínas contendo Cu desempenham papel fundamental em processos tais como fotossíntese, respiração, desintoxicação de radicais superóxido e lignificação. Quando há deficiência de Cu, as atividades de todas essas enzimas ficam drasticamente reduzidas. O decréscimo do transporte fotossintético de elétrons, como conseqüência especialmente dos menores teores da plastocianina, uma proteína contendo Cu, diminui a taxa de fixação de CO₂, de tal modo que o teor de amido e de carboidratos solúveis (especialmente sacarose) é diminuído. Este é o principal fator que causa a redução da produção de matéria seca em plantas que sofrem deficiência de Cu durante o crescimento vegetativo. A falta de suprimento de carboidratos para os nódulos das leguminosas, causando crescimento restrito e deficiência de N na planta hospedeira, também parece ser um efeito indireto da deficiência de Cu, pois não há evidência de que o Cu seja requerido especificamente no processo de fixação de N₂.

As enzimas superóxido dismutases têm atraído especial atenção recentemente por causa do papel que desempenham na desintoxicação de radicais superóxido, os quais podem danificar severamente as células de vários modos (CAKMAK, 2000) (ver 2.5). A Cu-Zn-SOD está localizada no estroma dos cloroplastos, onde o átomo de Cu está diretamente envolvido na desintoxicação de O₂ gerado durante a fotossíntese. A atividade da enzima é muito mais baixa em presença de deficiência de Cu.

Tabela 3. Efeito do fornecimento de manganês sobre o crescimento da brotação, a concentração de manganês, a produção de sementes e a taxa de germinação em plantas de milho (cultura em areia).

Fornecimento de Mn (mg L ⁻¹)	Concentração de Mn		MS da brotação (g por planta)	Produção de sementes (g por espiga)	Taxa de germinação (%)
	Folha-bandeira	Pólen			
0,0055	18	9	57,8	11,8	9,4
0,55	366	37	82,5	69,3	85,6

Fonte: SHARMA et al. (1991).

O papel do Cu no metabolismo secundário pode ser mais bem relacionado com o aparecimento dos sintomas de deficiência. As enzimas polifenoloxidase, ascorbato oxidase e diamino oxidase contêm Cu, ocorrem nas paredes celulares e desempenham um papel nas vias biossintéticas desde fenol via quinona até substâncias melanóticas e lignina (Figura 4).

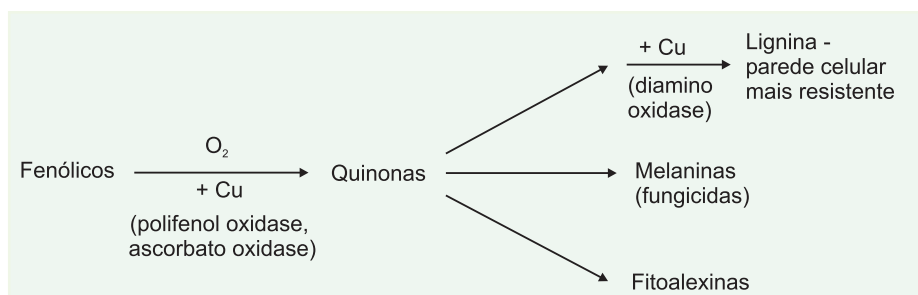


Figura 4. Ilustração da função crítica do cobre nas vias de transformação do fenol.

A deficiência de Cu diminui a atividade dessas enzimas, levando ao acúmulo de fenóis e à diminuição da lignificação (Tabela 4) e de substâncias melanóticas. Este papel do Cu no metabolismo secundário indica uma função importante do elemento para conferir à planta resistência a doenças. A formação da lignina significa uma barreira mecânica contra a entrada de organismos assim como a produção de substâncias melanóticas também aumenta a resistência, pois alguns desses compostos são ativos como fitoalexinas, as quais inibem a germinação de esporos e o crescimento fúngico.

O atraso no florescimento e na senescência, que são frequentemente observados em plantas deficientes em Cu (REUTER et al., 1981), parecem ser causados por concentrações elevadas de ácido indolacético (AIA) resultantes do acúmulo de certas substâncias fenólicas, as quais inibem a ação da IAA oxidase.

A falta de Cu afeta o crescimento reprodutivo (formação de grãos, sementes e frutos) muito mais do que o crescimento vegetativo. Nas flores de plantas adequadamente supridas com Cu, as anteras (contendo pólen) e os ovários têm o maior teor e demanda deste nutriente. Assim, o pólen proveniente de plantas deficientes em Cu não é viável (AGARWALA et al., 1980). Outras causas de esterilidade masculina incluem falta de amido no pólen e inibida liberação dos estames como resultado de problemas na lignificação das paredes celulares das anteras. Jewell et al. (1988) também sugerem que o desenvolvimento anormal tanto do tapete quanto dos micrósporos pode ser uma causa de esterilidade masculina. O efeito marcante da falta de Cu na diminuição do crescimento reprodutivo do trigo, expresso pela produção de grãos, é mostrado na Tabela 5.

Sintomas típicos de deficiência de Cu são clorose, necrose, distorção foliar e dieback (seca de ponteiro). Os sintomas ocorrem preferencialmente em tecidos das brotações e são indicativos de

redistribuição pobre de Cu em plantas deficientes neste nutriente (LONERAGAN, 1981).

Plantas de cereais deficientes apresentam aparência arbusciva, com as pontas das folhas enroladas e brancas e redução da formação de panículas. As espigas não se desenvolvem totalmente e podem ficar parcialmente chochas. A redução da lignificação é outro sintoma típico, o qual é associado com murcha, tombamento das brotações e acamamento, principalmente em cereais, e baixa resistência a doenças. A deficiência de Cu reduz drasticamente as produções de frutos e sementes em decorrência de seu efeito indutor da esterilidade masculina.

2.4. Molibdênio

O Mo difere de Fe, Mn e Cu pelo fato de estar presente nas plantas como ânion principalmente em sua forma mais altamente oxidada, Mo(VI), mas também como Mo(V) e Mo(IV). Além disso, diferentemente de todas as outras deficiências de micronutrientes, a de Mo está associada com condições de pH do solo baixo e não alto. Também é interessante notar que, dentre todos os micronutrientes, o Mo é o que está presente nas plantas em menor concentração sendo que menos de 1 mg kg⁻¹ de matéria seca já é suficiente para suprir as plantas adequadamente. Há apenas algumas poucas enzimas contendo Mo nas plantas superiores. As duas mais importantes, e mais bem pesquisadas, são a nitrato redutase e, em leguminosas noduladas, a nitrogenase. As enzimas contendo Mo podem ser descritas como proteínas multicentro de transferência de elétrons.

A nitrato redutase, que causa a redução de NO₃ a NO₂, ocorre no citoplasma. É uma enzima dímera, com três grupos prostéticos transferidores de elétron por subunidade, flavina, heme e Mo (Figura 5). Durante a redução, os elétrons são transferidos diretamente do Mo para o nitrato. Há uma relação estreita entre o suprimento de Mo, a atividade da nitrato redutase e o crescimento. O suprimento

Tabela 5. Efeito do suprimento de cobre sobre o crescimento vegetativo e reprodutivo do trigo (cultura em areia).

Suprimento de Cu (mg por vaso)	Crescimento vegetativo da palha (g por vaso)	Crescimento reprodutivo dos grãos (g por vaso)
0,0	6,7	0,0
0,1	10,5	0,0
0,4	12,9	1,0
2,0	12,7	10,5

Fonte: NAMBIAR (1976).

Tabela 4. Efeito do estado nutricional de cobre sobre a composição da parede celular das folhas de trigo mais jovens totalmente abertas.

Tratamento	Concentração de Cu (mg kg ⁻¹ MS)	Parede celular (% MS)	Composição da parede celular (% da parede celular)		
			α-celulose	Hemicelulose	Lignina
- Cu	1,0	42,9	55,3	41,4	3,3
+ Cu	7,1	46,2	46,8	46,7	6,5

Fonte: ROBSON et al. (1981).

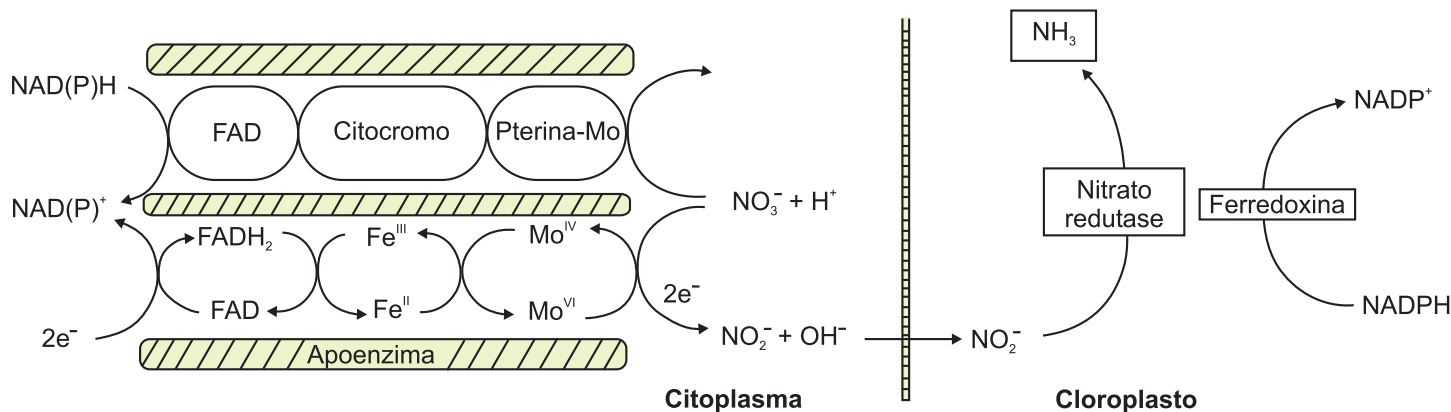


Figura 5. Modelo estrutural da nitrato redutase com suas duas subunidades. Cada subunidade contém três grupos prostéticos: FAD, Fe-heme e pterina-Mo. **Fonte:** CAMPBELL (1988).

de Mo está, portanto, intimamente associado com a utilização e o metabolismo de N.

Como era de se esperar, as plantas supridas com $N-NH_4$ apresentam requerimento de Mo muito mais baixo do que aquelas supridas com NO_3 e os sintomas de deficiência de Mo são menos severos ou até mesmo ausentes em comparação com plantas que receberam este último.

A fixação biológica de N_2 é catalisada pela enzima nitrogenase, que contém Mo, a qual também contém duas metaloproteínas: a proteína Mo-Fe-S e a proteína com grupamento Fe-S. O Mo do grupamento Fe-S transfere elétrons diretamente para N_2 , enquanto o Fe age como transmissor de elétrons. Esta função do Mo na fixação de N_2 significa que a necessidade deste micronutriente nos nódulos das leguminosas e das não-leguminosas (por exemplo, *Alnus glutinosa*) é muito alta. A energia requerida na fixação é derivada do ATP suprido pelos fotossintatos da planta hospedeira (Figura 6).

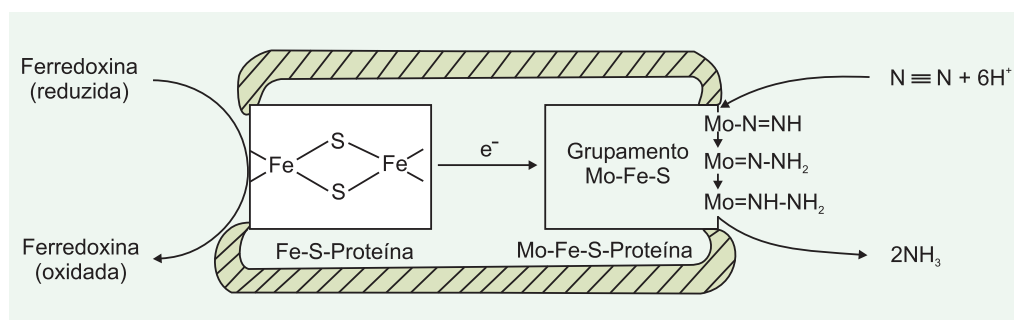


Figura 6. Modelo da redução em etapas de N_2 pela nitrogenase contendo molibdênio.

As plantas com deficiência de Mo mostram aumento de compostos solúveis de N, tais como amidas, e na atividade da ribonuclease, enquanto a concentração de proteínas diminui, indicando envolvimento deste micronutriente na síntese de proteínas. Este papel na síntese de proteínas pode ser responsável pelo efeito deletério do Mo sobre a concentração de clorofila, a estrutura do cloroplasto e o crescimento. Os sintomas de deficiência de Mo diferem entre as espécies de plantas, mas mosqueado internerval, clorose marginal das folhas mais velhas e enrolamento para cima das margens das folhas são todos sintomas típicos. À medida que a deficiência progride, aparecem manchas necróticas nas pontas e nas margens das folhas, as quais são associadas com altas concentrações de nitrato no tecido. Talvez o exemplo mais bem conhecido desta deficiência

ocorra em couve-flor, na qual a lamela foliar não é formada adequadamente e, em casos extremos, somente as nervuras da folha estão presentes e, por esta razão, a deficiência é conhecida como “rabo de chicote”.

Alguns aspectos do papel do Mo nas plantas ainda não são completamente entendidos. Em várias culturas, a deficiência de Mo parece afetar mais a fase reprodutiva do que o crescimento vegetativo. Em milho apresentando deficiência de Mo, o estágio de pendoamento é atrasado, uma grande proporção de flores não se abre e a formação de pólen, tanto em termos de tamanho do grão quanto de viabilidade, é grandemente reduzida (AGARWALA et al., 1979). Do mesmo modo, o florescimento pobre e tardio e a viabilidade reduzida dos grãos de pólen também podem explicar a redução da formação de frutos em plantas de melão deficientes em Mo cultivadas em solos ácidos (GUBLER et al., 1982 citados por RÖMHELD e MARSCHNER, 1991).

Há várias outras mudanças metabólicas que não são tão fáceis de explicar em termos das funções conhecidas do Mo. Por exemplo, em plantas deficientes neste micronutriente, a resistência a baixas temperaturas e a encharcamento é diminuída (VUNKOVA-RADEVA et al., 1988). Quando ocorre deficiência de Mo em grãos de milho, o risco de brotação prematura aumenta e este efeito é acentuado pela aplicação de N (TANNER, 1978). Parece que o Mo é um componente da aldeído oxidase e funciona na síntese de ABA (LEYDECKER et al., 1995) e quando há deficiência deste

micronutriente, especialmente quando há alto suprimento de N, então a síntese de ABA é bloqueada.

2.5. Zinco

Em contraste com Fe, Mn, Cu e Mo, o elemento de transição Zn não está sujeito a mudanças de valência e ocorre nas plantas somente como Zn(II). O elemento funciona principalmente como cátion divalente em metaloenzimas, em algumas das quais liga as enzimas a seus substratos correspondentes, enquanto em outras o Zn forma complexos tetraédricos com N e O e, particularmente, ligantes de S com uma variedade de compostos orgânicos.

Em plantas superiores há apenas algumas poucas enzimas contendo Zn e estas incluem álcool desidrogenase, anidrase

carbônica (AC), Cu-Zn-SOD e RNA polimerase. Entretanto, há muitas enzimas que são ativadas por Zn. Embora as mudanças provocadas pela deficiência de Zn sobre o crescimento e o desenvolvimento das plantas sejam bastante complexas, há algumas mudanças que são típicas e podem ser relacionadas com as funções deste micronutriente em reações ou em passos específicos das vias metabólicas. Tais mudanças induzidas no metabolismo incluem efeitos sobre os carboidratos, as proteínas, as auxinas e o comprometimento da integridade das membranas.

Muitas enzimas dependentes de Zn desempenham papel no metabolismo dos carboidratos e nas folhas em especial. Quando ocorre deficiência de Zn, a atividade da AC diminui acentuadamente. Esta enzima é localizada no citoplasma e nos cloroplastos e pode facilitar a transferência de $\text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$ para a fixação fotossintética de CO_2 . Como mostrado pela baixíssima taxa de fotossíntese no citossol das células do mesófilo de plantas C4, e possivelmente também de plantas C3, AC é de grande importância para garantir uma alta taxa de fotossíntese (HATCH e BURNELL, 1990). Duas outras enzimas também são afetadas pela deficiência de Zn e também estão presentes nos cloroplastos e no citoplasma. Estas são a frutose 1,6 difosfato, a qual regula a quebra dos açúcares C6 no cloroplasto e no citoplasma, e a aldolase, a qual promove a transferência dos fotossintatos C3 do cloroplasto para o citoplasma e, dentro do citoplasma, o fluxo de metabólitos da via glicolítica. Em todos os casos, a atividade destas enzimas é diminuída pela deficiência de Zn; porém, apesar desta diminuição, a taxa de fotossíntese em grande parte não é afetada e os amidos e açúcares frequentemente se acumulam em plantas deficientes neste nutriente. Pode-se, portanto, concluir que as mudanças no metabolismo de carboidratos induzidas pela deficiência de Zn não são fundamentalmente responsáveis nem pelo retardamento do crescimento, nem pelos sintomas visíveis da deficiência deste micronutriente.

O distúrbio no metabolismo de auxina, particularmente do ácido indolacético (AIA), está intimamente relacionado com os mais distintos sintomas de deficiência de Zn, que são plantas enfezadas e roseta, isto é, a inibição da elongação dos internódios e a redução do tamanho da folha. O modo como o Zn funciona no metabolismo das auxinas ainda não está completamente claro, mas parece provável que o triptofano, o qual requer Zn em sua formação, seja o precursor na biossíntese de AIA. Quando ocorre deficiência de Zn, entretanto, não somente menos AIA é sintetizado, como também aquele que é produzido está sujeito a uma maior degradação oxidativa (Figura 7).

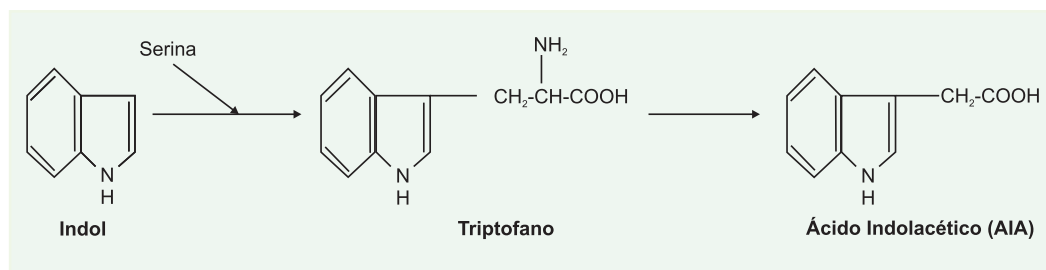


Figura 7. Esquema mostrando a provável dependência de suprimento de zinco para a síntese de ácido indolacético.

A deficiência de Zn está intimamente relacionada com o metabolismo de N. Quando o Zn é deficiente, a concentração de proteínas é diminuída e a de aminoácidos é aumentada. O resuprimento de Zn rapidamente induz a síntese de proteínas. Este efeito da deficiência deste micronutriente inibindo a síntese de proteínas é principalmente o resultado de um declínio do ácido ribonucléico

(RNA). Isto é atribuído à atividade mais baixa da Zn polimerase, à menor integridade estrutural dos ribossomos ou à maior degradação de RNA. A forte inibição do crescimento em decorrência da inibição da síntese de proteínas sob deficiência de Zn resulta em um consumo mais baixo de carboidratos, o que, por sua vez, diminui a fotossíntese e propicia maior produção de radicais de O_2^- , os quais não são removidos e levam a sintomas mais fortes de deficiência de Zn, particularmente sob alta intensidade luminosa.

A isoenzima superóxido dismutase (SD) (Cu-Zn-SD), que contém Zn, desempenha papel importante na remoção dos radicais superóxido (O_2^-) e, portanto, na proteção das membranas e das proteínas contra a oxidação (Figura 8). O Zn controla a geração de radicais tóxicos de O_2^- por sua interferência na oxidação de NADPH, bem como pela captação de radicais de O_2^- em seu papel como Cu-Zn-SOD. Sob deficiência de Zn, a geração de O_2^- é aumentada e há um aumento característico da permeabilidade da membrana plasmática à medida que os radicais livres de O_2^- tóxicos destroem as ligações duplas dos ácidos graxos poliinsaturados e dos fosfolípidos das membranas, levando a uma perda de açúcares, aminoácidos e potássio (K). O aumento da oxidação de lípidos nas folhas leva a destruição de clorofila, necrose e crescimento atrofiado via oxidação de AIA, particularmente sob alta intensidade luminosa (MARSCHNER e CAKMAK, 1989; CAKMAK, 2000).

Há cada vez mais evidências de que o Zn, pelo fato de manter a estrutura e a integridade da membrana e de controlar a permeabilidade, também protege a planta contra vários patógenos. Em plantas deficientes neste micronutriente, as membranas tornam-se permeáveis, de tal modo que os carboidratos e os aminoácidos são liberados, atraindo patógenos e insetos tanto para as raízes quanto para as brotações.

Concentrações críticas deficientes características para Zn nos tecidos encontram-se entre 15 mg kg^{-1} e 30 mg kg^{-1} e podem ser maiores em plantas com alto teor de P. Os sintomas visuais mais característicos em dicotiledôneas são os internódios curtos e a diminuição da expansão foliar (folhas pequenas). Nas monocotiledôneas, faixas cloróticas se formam em ambos os lados da nervura central, as quais, posteriormente, tornam-se necróticas. A ocorrência de plantas enfezadas e especialmente de necrose das folhas mais velhas em plantas deficientes em Zn é intensificada com alta intensidade luminosa. Em árvores no campo, o lado voltado para o sol é particularmente afetado, indicando o envolvimento de radicais superóxido (MARSCHNER e CAKMAK, 1989; CAKMAK, 2000). O Zn também é requerido para o crescimento generativo e a viabilidade do pólen é altamente dependente de um adequado suprimento deste nutriente (SHARMA et al., 1990).

2.6. Boro

O B é o menos compreendido de todos os nutrientes minerais, embora em termos molares seja requerido pelas dicotiledôneas nas maiores quantidades dentre todos os micronutrientes. Não parece ser requerido por fungos ou bactérias e não há evidências de que seja nem um ativador, nem um constituinte de qualquer enzima. É relativamente fácil induzir deficiência de B e os sintomas aparecem rapidamente, junto com mudanças distintas na atividade metabólica. Ao longo dos anos, estas mudanças foram sendo investigadas e as funções que se sugere para o B nas plantas incluem o transporte de

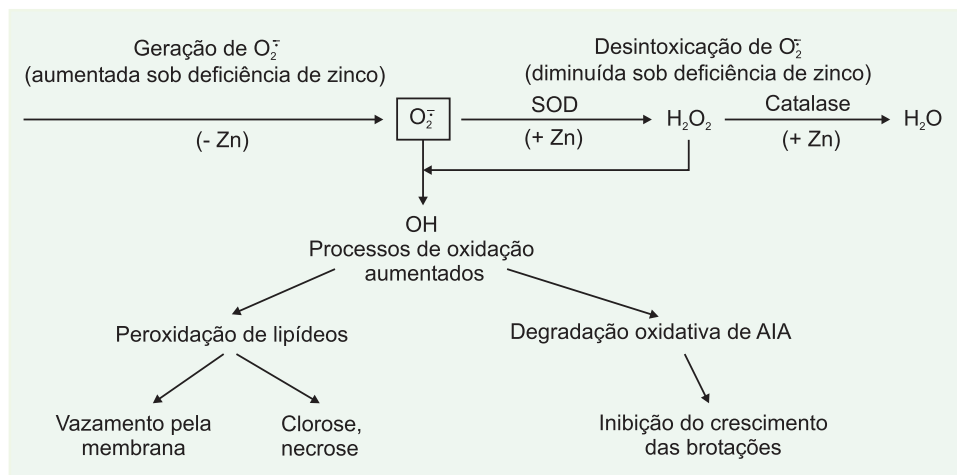


Figura 8. Envolvimento do zinco na geração e remoção de radicais superóxido e efeitos dos radicais livres de oxigênio sobre o funcionamento da membrana e o metabolismo de ácido indolacético.
Fonte: MARSCHNER (1995).

açúcar, a lignificação da parede celular, a estruturação da parede celular, o metabolismo de carboidratos, o metabolismo do RNA, a respiração, o metabolismo do AIA, o metabolismo dos fenóis, a função da membrana, a fixação de N_2 , o metabolismo do ascorbato e a diminuição da toxicidade de Al. Há evidências crescentes de que alguns destes efeitos são o que Marschner (1995) descreveu como uma cascata de efeitos secundários originados de falta de B na parede celular e na interface membrana plasmática/parede celular.

Quantidades substanciais de B podem ser ligadas às paredes celulares e uma função primária deste nutriente nas paredes celulares é refletida na mudança da composição química e da ultraestrutura de tecidos deficientes em B. Cerca de 3-6 horas após a interrupção do suprimento de B, ocorre espessamento da parede celular caracterizado por depósitos irregulares de agregados vesiculares intercalados com materiais membranosos nos meristemas apicais das raízes. Kobayashi et al. (1996), que isolaram de plantas um complexo polissacarídeo péctico contendo B, o boro ramnogalacturonan 11 (B-RG 11), estabeleceram que o B tem realmente uma função nas paredes celulares. Descobriu-se que o B-RG 11 é composto de ácido bórico e duas cadeias de polissacarídeos pécticos ligados transversalmente por meio do diéster borato, formando uma rede de polissacarídeos pécticos nas paredes celulares. Parece que este é o modo exclusivo de ligação dos polissacarídeos às paredes celulares e está presente em todas as plantas superiores.

Há evidências crescentes de que o B desempenha um papel na função da membrana plasmática. Em tecidos deficientes em B, a atividade da ATPase ligada à membrana plasmática e as taxas de absorção de íons são diminuídas. As membranas tornam-se permeáveis, mas podem ser rapidamente restauradas pelo suprimento deste nutriente. Este efeito da deficiência de B sobre a diminuição da função da membrana plasmática pode estar ligado a mudanças no metabolismo dos fenóis na parede celular associadas com a deficiência. Sob condições de deficiência de B, a via da pentose fosfato e não a da glicólise torna-se o meio predominante de degradação dos carboidratos, levando à formação de compostos fenólicos (e triptofano) pela via do ácido chiquímico. O conseqüente acúmulo de fenóis e o aumento da atividade da polifenoloxidase levam a compostos intermediários altamente reativos, tais como as quinonas. Estes compostos, bem como os fenóis fotoativados, são altamente efetivos na produção de radicais superóxido, os quais são potencialmente capazes de danificar as membranas em decorrência da peroxidação de lipídeos.

Um exemplo prático, mostrando como a qualidade e a produtividade de uma cultura podem ser prejudicadas pela deficiência de B em relação ao metabolismo da planta, foi mostrado por Shelp et al. (1992). Esses pesquisadores conseguiram demonstrar que o sabor desagradável de brócolis cultivado sob deficiência de B é causado por aumento do teor de indolmetilglucosinolato (Tabela 6). Este composto é derivado do triptofano, um produto secundário da via do ácido chiquímico, que fica extremamente aumentado sob deficiência de B, como mostrado na Figura 9.

Os papéis do B na germinação do pólen e no crescimento do tubo polínico são particularmente importantes para a produção das culturas. Ambos os processos são severamente inibidos pela deficiência

deste micronutriente. Para que ocorra o crescimento do tubo polínico são necessárias altas concentrações de B no estigma e no estilete para a inativação fisiológica de calose por intermédio da formação de complexos borato-calose na interface tubo polínico/estilete (LEWIS, 1980). Este alto requerimento para o crescimento generativo foi observado por vários autores e um exemplo mostrando o efeito do B sobre o crescimento vegetativo e os vários parâmetros do crescimento reprodutivo de trevo vermelho são mostrados na Tabela 7 (SHERELL, 1983).

Tabela 6. Acúmulo de glucosinolatos (óleos de mostarda) em folhas jovens de brócolis (*Brassica oleracea* var. *Itálica*) sob deficiência de boro.

Suprimento de B	Conteúdo de óleos de mostarda ($\mu\text{g g}^{-1}$ PS)	
	Cultivar Baccus	Cultivar Commander
- B	7,2	1,7
+ B	1,3	0,8

Fonte: SHELP et al. (1992).

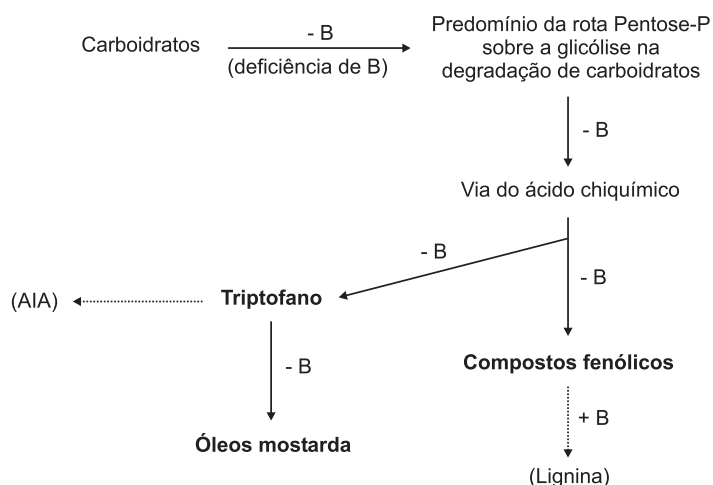


Figura 9. Esquema mostrando a formação do óleo mostarda em relação ao metabolismo secundário aumentado sob deficiência de boro.

A importância do suprimento adequado de B para que ocorra a infecção micorrízica para o crescimento de plântulas de citros pode ser inferida a partir do trabalho de Dixon et al. (1989). Parece

Tabela 7. Efeito do suprimento de boro sobre o crescimento vegetativo e vários parâmetros do crescimento reprodutivo.

Aplicação de B (mg kg ⁻¹ solo)	Peso seco brotações (g por vaso)	Flores (nº por vaso)	Sementes (nº por vaso)	Produção sementes (mg por vaso)
0,0	12,8	0	0	0
0,25	13,0	6	0	0
0,5	12,6	13	0	0
1,0	12,3	37	7	430
2,0	12,3	37	20	1.190
4,0	8,7	34	12	740

Fonte: SHERELL (1983).

que o B age por meio de alterações no metabolismo dos fenóis, especificamente no reconhecimento hospedeiro/microrganismo para o estabelecimento da simbiose.

As espécies de plantas variam em termos de requerimento de B. As plantas produtoras de látex, tais como a papoula (plantas do gênero *Papaver*) e o dente-de-leão (plantas do gênero *Taraxacum*) apresentam valores de 80-100 mg kg⁻¹; as dicotiledôneas, de 20-70 mg kg⁻¹; e as monocotiledôneas, de 5-10 mg kg⁻¹. Essas diferenças provavelmente decorrem de diferenças na composição da parede celular. Para muitas culturas nas quais a mobilidade do B dentro da planta é baixa, as folhas mais jovens e as brotações terminais mostram crescimento retardado ou necrose. Os internódios ficam mais curtos e as lâminas foliares, deformadas. Os diâmetros dos caules e dos pecíolos ficam aumentados e isto pode levar à “rachadura da haste” em aipo. Áreas encharcadas e queima das pontas são sintomas típicos em alface. Podridão da coroa e do coração ocorrem em beterraba açucareira, com necrose das áreas meristemáticas, podendo facilitar a instalação de infecções. A deficiência de B aumenta a queda de botões florais, flores e frutos em desenvolvimento, bem como o insucesso do estabelecimento de sementes e de frutos.

2.7. Cloro

O Cl é um nutriente de plantas excepcional, pois, embora seja classificado como um micronutriente, e geralmente seja requerido em concentrações muito baixas, está presente nos tecidos das plantas em concentrações muito maiores, semelhantes àquelas que seriam normalmente associadas com os macronutrientes. Isto reflete a larga distribuição do Cl por toda a natureza. De fato, quando Broyer et al. (1954) estavam demonstrando que o Cl era um elemento essencial para as plantas, foram necessárias medidas extremas para evitar contaminações. Comparado com as altas concentrações de Cl nos tecidos da maioria das plantas, seu requerimento para o crescimento ótimo da maioria das plantas é muito mais baixo (100-200 mg kg⁻¹).

A reação de quebra da água no FS II é a função mais bem conhecida do Cl como co-fator junto com o Mn no sistema de quebra da água. Porém, é mais fácil demonstrar a necessidade de Cl no FS II usando fragmentos de cloroplasto do que em experimentos com cloroplastos intactos isolados de plantas deficientes neste nutriente. Isto provavelmente ocorre por causa da regulação rigorosa da concentração de Cl nos cloroplastos *in vivo*, o que torna difícil a obtenção de cloroplastos com deficiência deste micronutriente (ver RÖMHELD e MARSCHNER, 1991). O Cl pode afetar o crescimento das plantas indiretamente por intermédio da regulação estomática, como um contra-íon móvel para o K⁺. Esta compensa-

ção por Cl em vez de malato é de grande importância para plantas nas quais os cloroplastos das células-guarda não estão presentes ou estão apenas pouco desenvolvidos, tal como em cebola ou em palmeiras como o coqueiro. Nestas espécies, a inibição do crescimento por deficiência de Cl parece ser causada por uma diminuição do controle do fechamento estomatal durante estresse pela seca. As plantas de kiwi também apresentam requerimento muito alto de Cl, o que parece estar relacionado com o uso preferencial deste micronutriente em vez de ânions orgânicos no balanço de cargas (BUWALDA e SMITH,

1991). Este papel do Cl no balanço de cargas é provavelmente a razão para a resposta dessas espécies de plantas à aplicação deste nutriente. Outros efeitos promotores do crescimento exercidos pelo Cl podem ser consequência da supressão de doenças, tais como a mancha cinza das folhas em coqueiros, o mal-do-pé (*Gaeumannomyces graminis*) em trigo e o míldio (*Pseudoperonospora cubensis*) em milho (ver RÖMHELD e MARSCHNER, 1991).

Sintomas típicos de deficiência deste nutriente incluem murcha das folhas, enrolamento dos folíolos, bronzeamento e clorose similares à deficiência de Mn e severa inibição do crescimento radicular (BERGMANN, 1992). Para uma revisão bastante útil e mais detalhada sobre o Cl como nutriente de plantas, ver Xu et al. (2000).

2.8. Níquel

Até recentemente, somente os efeitos tóxicos do Ni eram considerados na nutrição de plantas e especialmente como certas espécies de plantas eram capazes de tolerar as altas concentrações de Ni presentes em solos serpentinos. Cerca de 30 anos atrás, entretanto, Dixon et al. (1975) fizeram a importante descoberta de que a urease de feijão de porco (*Canavalia ensiformis* L.) é uma metaloproteína contendo Ni. Como mostrado em uma revisão feita por Asher (1991), esta descoberta elevou a condição do Ni à de nutriente funcional. Shimada e Ando (1980 citados por ASHER, 1991), trabalhando com plantas de tomate e de soja com baixo teor de Ni, puderam demonstrar que houve acúmulo de uréia nos tecidos concomitantemente com o desenvolvimento de necrose da ponta da folha. Em plantas de soja com baixo teor de Ni, dependentes de fixação de N₂ ou supridas com N-NO₃ e N-NH₄, foram encontradas concentrações extremamente altas de uréia nas pontas das folhas, o que pôde ser evitado pela adição de Ni (ESKEW et al., 1983; ESKEW et al., 1984). A partir deste e de outros experimentos semelhantes, porém, não foi possível concluir que o Ni era um elemento essencial, pois, embora tivesse sido demonstrada sua função na atividade da urease, não houve nenhuma evidência de que a falta deste nutriente diminuísse a produção de sementes ou a viabilidade delas.

A confirmação final de que o Ni é um nutriente essencial para as plantas veio a partir do trabalho de Brown e seus colaboradores, os quais foram capazes de demonstrar que o Ni é requerido para a viabilidade da cevada (BROWN et al., 1987a). Cultivando plantas de cevada por três gerações em meio nutritivo sem Ni, as sementes produzidas apresentaram concentrações extremamente baixas deste micronutriente. A porcentagem de germinação dessas sementes decresceu linearmente com concentrações de Ni abaixo do nível crítico de 100 µg kg⁻¹. A viabilidade dessas sementes deficientes em Ni não pôde ser restabelecida por sua imersão em solu-

ção contendo o nutriente, demonstrando que ele é essencial para o desenvolvimento normal das plantas-mãe e, portanto, para que o ciclo de vida da planta de cevada se complete. Os autores também conseguiram induzir sintomas de deficiência de Ni em trigo, aveia e cevada mostrando clorose internerval e similaridades com as deficiências de Fe, Mn, Zn e Cu (BROWN et al., 1987b).

A deficiência de Ni em plantas cultivadas em solo foi relatada em apenas uma cultura, de árvores de noz pecan no sudeste dos Estados Unidos, as quais apresentaram folhas pequenas em forma de concha (“orelha-de-rato”) e madeira quebradiça (WOOD et al., 2003).

3. ABSORÇÃO DE MICRONUTRIENTES

A discussão anterior sobre as funções dos micronutrientes e particularmente de seu envolvimento na produção, na qualidade do produto e na tolerância aos estresses abióticos e bióticos das culturas torna clara a necessidade básica que as plantas apresentam pelo suprimento adequado com micronutrientes. Sob condições de campo, o suprimento de micronutrientes para as plantas ocorre principalmente a partir da absorção do pool solúvel em água da rizosfera, a menos que haja um suprimento para as folhas por intermédio de aplicação foliar. Embora a aplicação foliar seja importante na prática, o estudo da absorção dos micronutrientes através das folhas é um assunto bastante vasto e aqui restringimos nossa discussão à interface planta/solo. O pool da rizosfera é reabastecido por fluxos de nutrientes por meio de fluxo de massa e de difusão (Figura 10), sendo o último processo o que traz a maior contribuição para a maioria dos micronutrientes. No entanto, para a maior parte dos solos agricultáveis (mas não, por exemplo, solos contaminados com metal pesado), o suprimento de espécies inorgânicas solúveis de micronutrientes a partir deste pool, incluindo o reabastecimento por fluxo de massa, é muito mais baixo do que o necessário para satisfazer as necessidades da planta para seu crescimento ótimo.

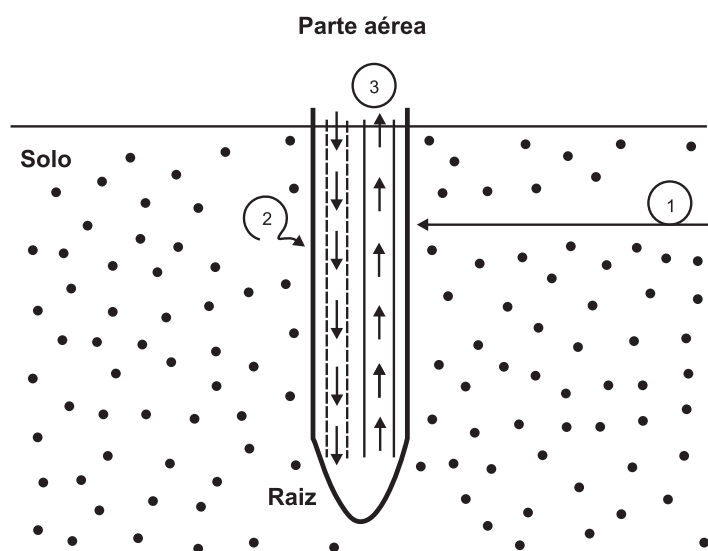


Figura 10. Apresentação esquemática do movimento de micronutrientes para a superfície das raízes de plantas cultivadas em solo por meio de fluxo de massa (1) e difusão (2) e o transporte das raízes para as brotações principalmente por intermédio do xilema (3).

Fonte: MARSCHNER (1995).

Isto pode ser facilmente demonstrado pelos dois modelos simples de cálculo usando Fe como exemplo para mostrar a enorme discrepância entre o Fe inorgânico na solução do solo e a necessidade da planta (Quadro 1).

Quadro 1. Comparação da necessidade de ferro para o crescimento adequado das plantas e a solubilidade de ferro inorgânico em um solo mineral bem aerado e a discrepância calculada por intermédio de duas diferentes abordagens (A e B).

A:	
• Necessidade de Fe = 1 kg Fe ha ⁻¹ a (10 t MS com concentração de 100 ppm Fe)	10 g Fe ha ⁻¹ dia ⁻¹
• Solução do solo densidade em volume 1,5; profundidade 0-30 cm; teor de água 23% → 10 ⁶ L solução do solo	f ~ 2.000
• Solubilidade do Fe 10 ⁻¹⁰ M → 10 ⁻¹⁰ x 10 ⁶ x 55 g	5,5 mg Fe ha ⁻¹ dia ⁻¹
B:	
• Necessidade de água: 500 L kg ⁻¹ MS de parte aérea (coeficiente de transpiração 300-600)	
• Solubilidade do Fe 10 ⁻¹⁰ M Fe _{inorg} → 55 g x 10 ⁻¹⁰ x 500 =	2,75 µg kg ⁻¹ MS
	f ~ 20.000
• Necessidade de Fe (teor de Fe na MS da folha)	50-100 mg kg ⁻¹ MS

Em princípio, o mesmo é verdadeiro para a maioria dos outros micronutrientes na maior parte das condições de campo. Porém, para atingir as necessidades da planta, os processos de mobilização induzidos pela raiz da planta que ocorrem na rizosfera são essenciais para aumentar a concentração de micronutrientes individualmente na solução do solo na rizosfera. Esses processos incluem mudanças de pH e de potencial redox, quelção por vários compostos orgânicos de exsudatos de raiz e atividade dos microrganismos da rizosfera (Figura 11).

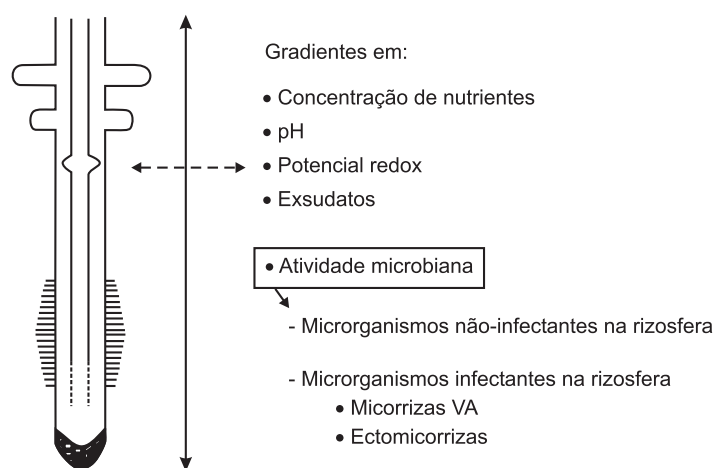


Figura 11. Gradientes na interface raiz-solo (rizosfera) ao longo do eixo da raiz em vários processos induzidos pela raiz que são importantes para a mobilização ou a imobilização de micronutrientes.

Fonte: NEUMANN e RÖMHELD (2002).

Esses processos de mobilização são decisivos para a aquisição e a absorção de micronutrientes e freqüentemente são sobre-regulados sob condições de baixa nutrição das plantas e, além disso, podem diferir bastante entre espécies de plantas e até mesmo entre cultivares da mesma espécie (ERENOGLU et al., 1996; NEUMANN e RÖMHELD, 2002). Conseqüentemente, para a absorção de micronutrientes individualmente não basta levar em consideração o processo de absorção através das biomembranas das células da rizo-

derme nas raízes, mas também esses processos de mobilização dinâmica na rizosfera. Para estudos detalhados sobre esses processos complexos e altamente regulados, o Fe tornou-se um nutriente modelo nos últimos anos (RÖMHELD e SCHAAF, 2004).

Considerando-se a absorção de micronutrientes individualmente, os biólogos moleculares descobriram vários transportadores potenciais e alguns desses foram genética e fisiologicamente caracterizados, principalmente na planta modelo *Arabidopsis thaliana* (HALL e WILLIAMS, 2003).

Esses transportadores da membrana podem ser caracterizados como bombas, carregadores ou canais dirigidos por hidrólise de ATP ou por um gradiente de prótons (Figura 12). Além disso, o movimento dos micronutrientes pelos transportadores da membrana é feito principalmente na forma catiônica, com exceção da absorção de Fe por gramíneas, nas quais uma forma quelada atravessa a membrana plasmática. Os transportadores podem ser agrupados naqueles de alta ou baixa afinidade com uma regulação geral complexa, como indicado pela absorção de Fe pelas raízes de espécies não-gramíneas e gramíneas (Figura 13). Além desses transportadores na membrana plasmática das células do córtex da raiz, incluindo os pêlos radiculares, há inúmeros outros transportadores, que são ainda menos pesquisados, em nível celular (Figura 14). Na discussão a seguir são considerados os aspectos mais importantes da mobilização e da absorção (aquisição) dos micronutrientes individualmente.

3.1. Aquisição de ferro pelas raízes

O micronutriente mais bem estudado em relação à aquisição é o Fe. Os vários processos envolvidos na aquisição deste micronutriente pelas plantas foram classificados em diferentes estratégias (RÖMHELD, 1987; MARSCHNER, 1995). Além da redução de FeIII induzida pela deficiência de Fe, bomba de prótons e secreção de exsudatos das raízes que mobilizam Fe nas zonas

apicais radiculares, diferentes transportadores de Fe em espécies de plantas com estratégia 1 e estratégia 2 foram caracterizados em níveis fisiológico e genético (Figura 13).

A clorose decorrente de deficiência de Fe, largamente observada em várias culturas em vários locais (particularmente em solos calcários), pode ser explicada por fatores adversos de solo e de manejo que inibem os mecanismos de resposta adaptativa das raízes e/ou por fatores da planta, como resumido na Figura 15 e no Quadro 2.

Usando o esquema mostrado na Figura 15 e levando em consideração os fatores adversos do solo apontados no Quadro 2, as várias medidas possíveis para sanar a clorose decorrente da deficiência de Fe podem ser facilmente formuladas, tais como melhorar a estrutura do solo para reduzir a concentração de bicarbonato na solução do solo ou aumentar a acidificação na rizosfera pelo uso de fertilizante amoniacal estabilizado com o uso de inibidor de nitrificação. Uma outra medida poderia ser a seleção ou o cruzamento para maior resistência à clorose (NEUMANN e RÖMHELD, 2002), incluindo a abordagem molecular, por exemplo, através da sobre-regulação da secreção de exsudatos de raiz mobilizadores de Fe (por exemplo, fitosideróforos em arroz) (TAKAHASHI et al., 1999). É interessante observar que este transportador de Fe, IRT1 para Fe²⁺, em espécies não-gramíneas pode ser geneticamente modificado através de “cruzamento molecular”, de tal modo que transporta com alta especificidade um de vários micronutrientes (Fe²⁺, Zn²⁺, Mn²⁺, Cu²⁺) ou os metais pesados tóxicos (por exemplo, Cd²⁺) (ROGERS et al., 2000).

3.2. Aquisição de manganês pelas raízes

Em contraste com o Fe, os processos de mobilização e imobilização de Mn por microrganismos da rizosfera, incluindo patógenos, podem estar muito mais envolvidos na aquisição de Mn pelas raízes em adição aos processos de mobilização deste

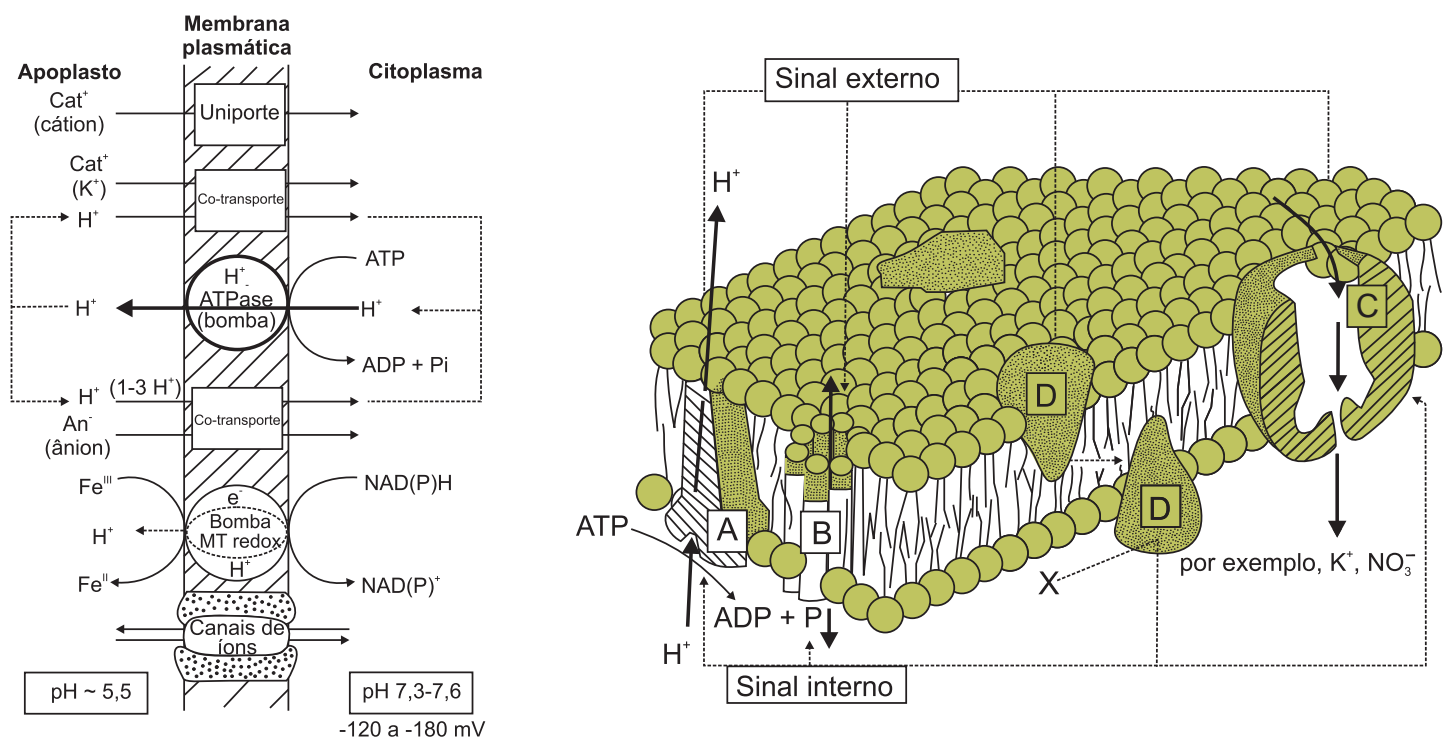
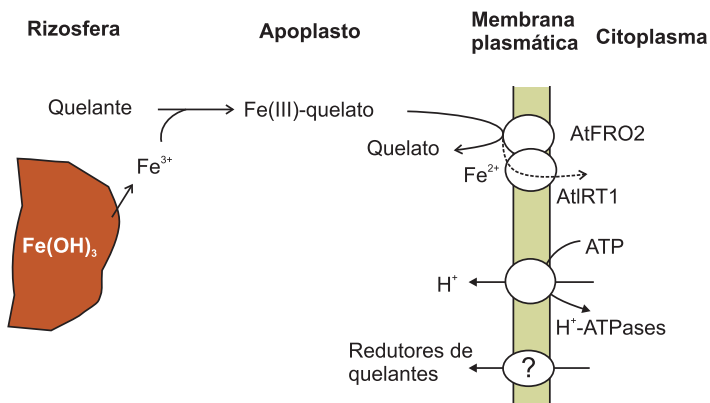


Figura 12. Diferentes formas de transporte de nutrientes através da membrana plasmática em raízes (esquerda) e modelos de transporte (direita), tais como bombeamento de H⁺ por ATPase (A), canais de íons (B), carregador (C) e proteínas conjugadas para percepção e transdução de sinais (D).
Fonte: MARSCHNER (1995).

Estratégia I: Espécies de plantas dicotiledôneas e não-gramíneas



Estratégia II: Espécies de plantas gramíneas

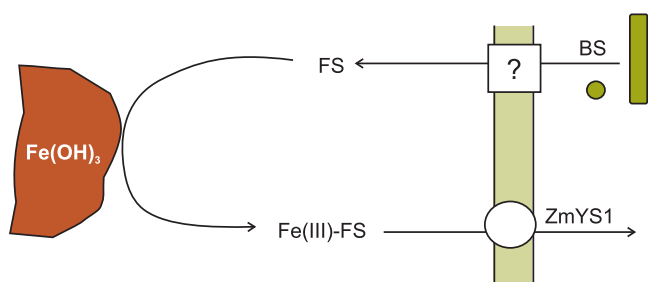


Figura 13. Estratégias das plantas para aquisição de ferro em resposta à deficiência deste nutriente em dois grupos diferentes (plantas com estratégia 1 e plantas com estratégia 2). IRT 1 é um transportador para Fe^{2+} e YS1 é um transportador para fitosideróforos FeIII (FS-FeIII).

Fonte: RÖMHELD e SCHAAF (2004).

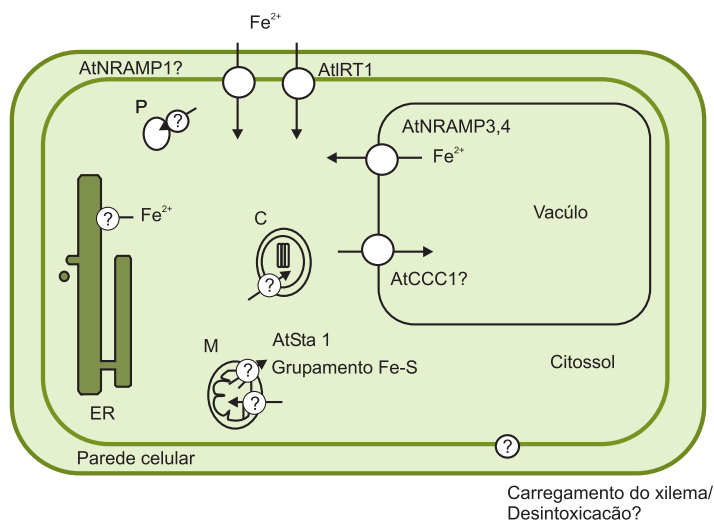


Figura 14. Modelo de transporte de ferro em *Arabidopsis* em nível sub-celular. Os processos de transporte de ferro por carregamento do xilema e o transporte em peroxissomas (P), cloroplastos (C), mitocôndria (M) e outros compartimentos ainda precisam ser encontrados.

Fonte: RÖMHELD e SCHAAF (2004).

micronutriente induzidos pela raiz (Figura 16). Dependendo se as bactérias dominantes em um solo são aquelas que oxidam Mn ou as que o reduzem, a esterilização química ou por fumigação do solo pode induzir toxicidade ou deficiência deste micronutriente nas culturas, como relatado para couve-flor e brócolis. A infecção com micorriza arbuscular geralmente resulta em menor aquisição de Mn, como observado em milho (Tabela 8) e isto foi verificado como consequência de uma atividade mais baixa de bactérias redutoras de Mn na rizosfera, como mostrado na Figura 16 (KOTHARI et al., 1990; POSTA et al., 1994). Além disso, mudanças induzidas pelas raízes, tais como aumento da deficiência de Fe reduzindo a atividade nas zonas apicais das raízes de linho e

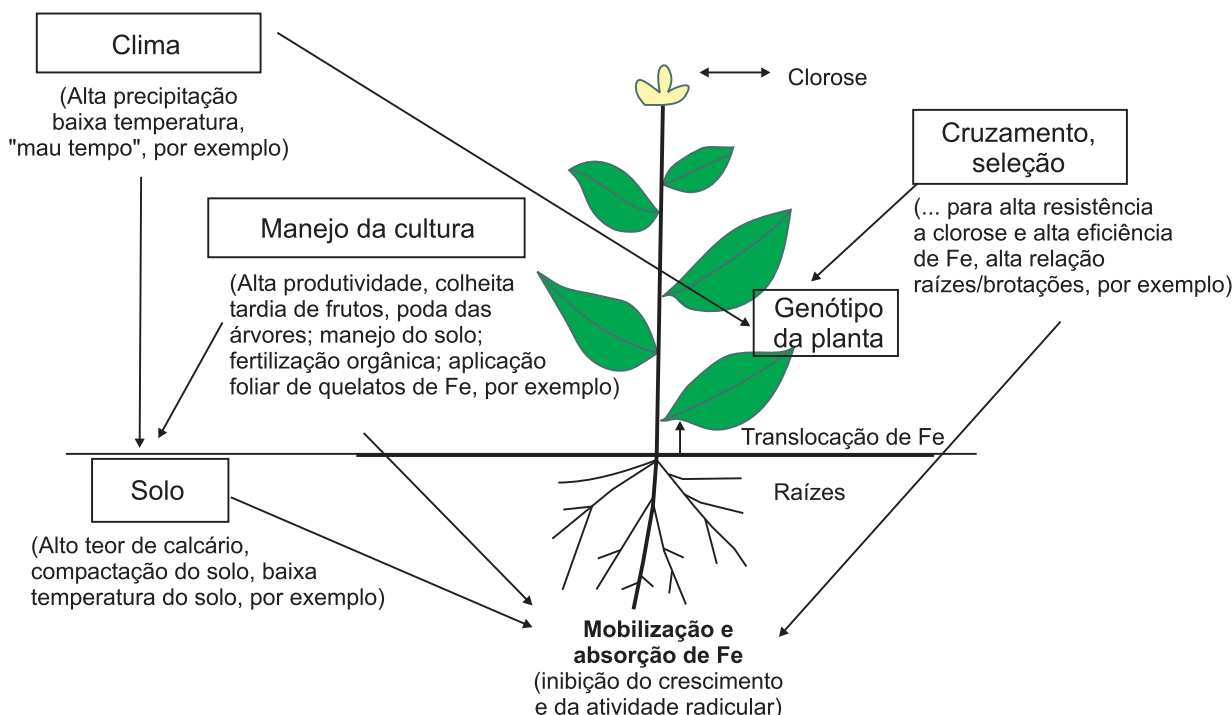


Figura 15. Apresentação esquemática de vários fatores causais e suas interações mútuas responsáveis pela indução de clorose decorrente de deficiência de ferro. [Nota: original em preto e branco].

Quadro 2. Fatores indutores de clorose decorrente de deficiência de ferro que são freqüentemente observados e sinônimos desses sintomas de clorose.

Fator indutor de clorose	Sinônimo
Fatores climáticos	
Alta precipitação	Clorose decorrente de mau tempo
Alto teor de água no solo	
Baixa temperatura do solo	
Fatores do solo	
Alto teor de calcário	Clorose decorrente de calcário
Alta concentração de bicarbonato	Clorose induzida por bicarbonato
Baixa concentração de O ₂	Clorose induzida por etileno
Alta concentração de etileno	
Alta compactação do solo	
Alto teor de metais pesados	
Fatores do manejo	
Compactação do solo	Clorose decorrente de trator
Alta fertilização com P	Clorose induzida por P
Alta aplicação de fungicidas contendo Cu	Clorose decorrente de Cu
Liberação inadequada de assimilados e colheita tardia	Clorose decorrente de fraqueza e clorose decorrente de estresse
Fatores da planta	
Baixo crescimento radicular	
Alta relação MS brotações/raízes	
Baixa eficiência de Fe	

Tabela 8. Efeito de micorriza vesicular-arbuscular (MVA) sobre a absorção de micronutrientes por *Zea mays*.

Tratamento	Absorção (mg g ⁻¹ MS de raiz)				
	Zn	Cu	Mn	Fe	B
- MVA	0,15	0,04	0,80	0,34	0,20
+ MVA	0,33	0,10	0,62	0,28	0,18

↓ ↓ ↓ ↓ ↓

Teores mais altos em decorrência do transporte pelas hifas

↓

Teores mais baixos em decorrência da diminuição da redução microbiana de Mn

↓ ↓

Teores mais baixos em decorrência da inibição do crescimento radicular (menos raízes laterais)

Fonte: KOTHARI et al. (1990).

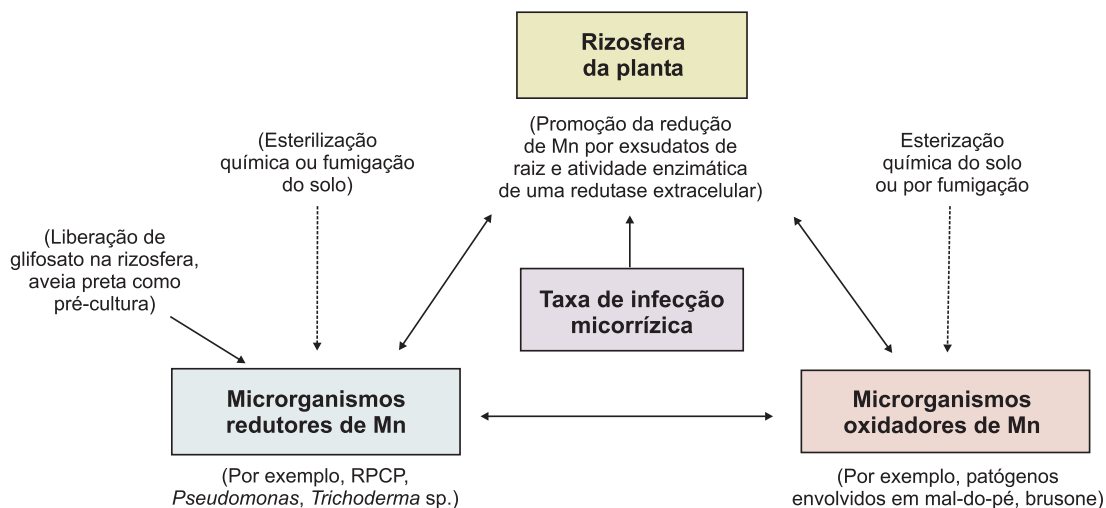


Figura 16. Interações na rizosfera entre rizobactérias promotoras do crescimento de plantas (RPCP) como os redutores de manganês e os patógenos oxidantes de manganês (por exemplo, *Gaeumannomyces graminis*).
Fonte: MARSCHNER (1988).

secreção de carboxilatos em tremoço branco induzida por deficiência de P, podem resultar em aumento da mobilização de Mn na rizosfera, com subseqüentes sintomas de toxicidade por Mn (Tabela 9 e Tabela 10).

São de interesse especial as antigas descobertas de Timonin (1946) de que cultivares de aveia podem diferir no número de bactérias que oxidam Mn na rizosfera e, assim, na suscetibilidade dessas cultivares à deficiência deste micronutriente. Esse papel de cultivares específicas de aveia em aumentar a mobilização de Mn ainda é

aplicado na prática em cooperativas na Região Sul do Brasil por meio do uso de aveia preta (*Avena spp*) como adubo verde na forma de uma das quatro culturas utilizadas em rotação ao longo de dois anos para melhorar a saúde do solo (por exemplo, a supressão do fungo do mal-do-pé). Diferenças genotípicas quanto à eficiência de Mn são bem descritas na literatura e são de importância para a resistência a doenças, como por exemplo em diferentes cultivares de trigo (RENGEL et al., 1993). Entretanto, em contraste com diferenças na aquisição de Mn entre espécies de plantas que podem ser atribuídas a diferenças em exsudação de carboxilados (ver acima), as diferenças entre cultivares dentro da mesma espécie ainda não são bem entendidas (MARSCHNER et al., 2003).

O Mn é absorvido na forma de Mn²⁺ pelas raízes, mas nenhum transportador específico, com alta ou baixa afinidade, foi identificado até o momento (HALL e WILLIAMS, 2003), embora um transportador deste micronutriente, o AtCAX2 para desintoxicação de Mn, tenha sido estabelecido (SCHAAF et al., 2002). Porém, fica claro que em pH baixo, tal como em sistemas de produção de horta-

Tabela 9. Toxicidade de manganês induzida por deficiência de ferro em linho cultivado em um solo calcário.

Tratamento	Peso seco das brotações (g por vaso)	Concentração nas brotações (mg kg ⁻¹ PS)	
		Mn	Fe
Controle (- Fe)	3,6	881	83
+ 2 mg Fe por vaso	5,6	64	174

Fonte: MARSCHNER (1988).

Tabela 10. Toxicidade de manganês induzida por deficiência de fosfato em tremoço branco cultivado em um solo calcário.

Tratamento (aplicação foliar de P)	Número de agrupamentos de raízes	Concentração nas brotações (mg kg ⁻¹ PS)	
		Mn	Zn
+ P	Nenhum	833	16
- P	Muitos	4.970	30

Fonte: WIRÉN (dados não publicados).

liças usando técnicas de filme de nutrientes, a deficiência de Mn pode ser uma consequência do tratamento preferencial com fertilizante contendo N-NH₄ (ELAMIN e WILCOX, 1986). Isto pode ser explicado pela inibição do bombeamento de prótons como força-motriz em pH baixo. Esta dependência do pH que a absorção de Mn pelas raízes apresenta contrasta com a mobilização deste micronutriente na rizosfera, pois uma acidificação da rizosfera induzida por um suprimento preferencial de N-NH₄ resulta em aumento da absorção de Mn, bem como de Zn e de Si (Tabela 11), três minerais de importância para a resistência a doenças.

Tabela 11. Efeito de N-amônio com um inibidor de nitrificação (Entec®, 3,4-fosfato dimetilpirazole) sobre o crescimento de plantas de pepino e sua absorção de manganês, zinco e silício.

Tratamento	Crescimento (g PS por vaso)	Concentração do mineral (mg kg ⁻¹ PS)		
		Mn	Zn	Si
Nitrato	0,46	20	30	1.500
Amônio + Entec®	0,46	33	51	3.200

Fonte: ZHANG (dados não publicados).

Além da relação com o pH, inúmeras outras interações foram observadas, tais como aquelas com fornecimento de P, concentração de Fe²⁺ na rizosfera de arroz inundado e fornecimento de Ca (ROBSON e LONERAGAN, 1970).

3.3. Aquisição de cobre pelas raízes

Há grandes diferenças genotípicas quanto à eficiência de Cu entre as espécies de plantas (NAMBIAR, 1976). De especial interesse são as diferenças entre trigo (ineficiente em termos de Cu), centeio (eficiente em termos de Cu), e o híbrido triticale de trigo-centeio, o qual tem eficiência em termos de Cu alta e semelhante à do centeio (GRAHAM e PEARCE, 1979). Embora a genética desta eficiência em termos de Cu seja bem descrita, a causa fisiológica ainda é desconhecida, não se sabendo nem mesmo se a aquisição de Cu ou a eficiência de uso interno é a causa principal. Já

foi mostrado que as micorrizas arbusculares podem melhorar a aquisição de Cu, assim como no caso do Zn (Tabela 8).

O Cu é principalmente absorvido como cátion (Cu²⁺) e espécies queladas deste micronutriente não desempenham papel importante na absorção, mas possivelmente têm importância na liberação para a superfície da raiz por meio de difusão (Figura 10). Vários supostos transportadores de influxo foram isolados de *Arabidopsis* para Cu²⁺, mas eles não estão presentes nas raízes (KAMPFENKEL et al., 1995).

3.4. Aquisição de molibdênio pelas raízes

Considerando-se a necessidade relativamente baixa de Mo para as plantas e uma concentração média de 1 x 10⁻⁶ g L⁻¹ deste nutriente na solução do solo, pode-se calcular que cerca de 80% da necessidade das plantas pode ser suprida para as raízes por fluxo de massa. No entanto, esta alta liberação por meio de fluxo de massa não ocorre em solos ácidos. Como consequência da forte adsorção de ânions em baixo pH, a disponibilidade de Mo pode ser limitada, o que resulta em deficiência deste micronutriente para as leguminosas (REBAFKA et al., 1993). Há indicações de que em solos ácidos tropicais, a exsudação de carboxilatos induzida por deficiência de P pode aumentar a aquisição de Mo na rizosfera via desorção de molibdato (TESFAMARIAM et al., 2004). O mesmo mecanismo também é responsável pelo aumento da aquisição de Mo após fornecimento por breve período de fertilizante fosfatado solúvel em água.

Há somente um trabalho na literatura sobre diferenças genotípicas em termos de eficiência de Mo, as quais não foram atribuídas a um aumento da aquisição deste micronutriente, mas sim a uma melhora na retranslocação dele (ver em 4.4). Também ainda não se sabe se o teor geral maior de Mo e de Ni em sementes de leguminosas, comparado com o de gramíneas, é decorrente da maior aquisição ou do aumento da retranslocação dentro da planta durante a formação das sementes (ver Tabela 17 em 4.4).

Quando o estado nutricional das plantas em termos de P é baixo, o que é um fenômeno bastante difundido em solos ácidos tropicais, a absorção radicular de molibdato pode ser diretamente aumentada, presumivelmente pelo transportador de fosfato da membrana (HEUWINKEL et al., 1992). Além disso, o molibdato pode também ser absorvido pelo transportador de sulfato da membrana (MENDEL e HÄNSCH, 2002). Até o presente momento, nenhum transportador específico de Mo foi identificado geneticamente; entretanto, é bastante conhecido que a absorção de Mo como ânion por meio de um co-transporte de próton é promovida em pH baixo (STOUT et al., 1951), o que contrasta com a disponibilidade deste micronutriente nos solos (ver acima e na Figura 17). Mas esta absorção de Mo promovida por baixo pH, como estudado em um experimento com solução nutritiva, pode ser facilmente revertida em estudos de longo prazo como consequência da polimerização do molibdato em polimolibdato, o que, preferencialmente, ocorre em baixo pH, como mostrado na Figura 17 (TROBISCH, 1966).

Além disso, uma forte competição entre a absorção de sulfato e a de molibdato pode intensificar a deficiência de Mo em solos ácidos após a aplicação de fertilizantes contendo sulfato (REBAFKA et al., 1993). Este forte efeito depressor do sulfato sobre a absorção de Mo também pode ser usado para curar problemas de toxicidade deste micronutriente em animais (molibdenose), como observado na parte oeste dos Estados Unidos, na Austrália e na Nova Zelândia (MARSCHNER, 1995).

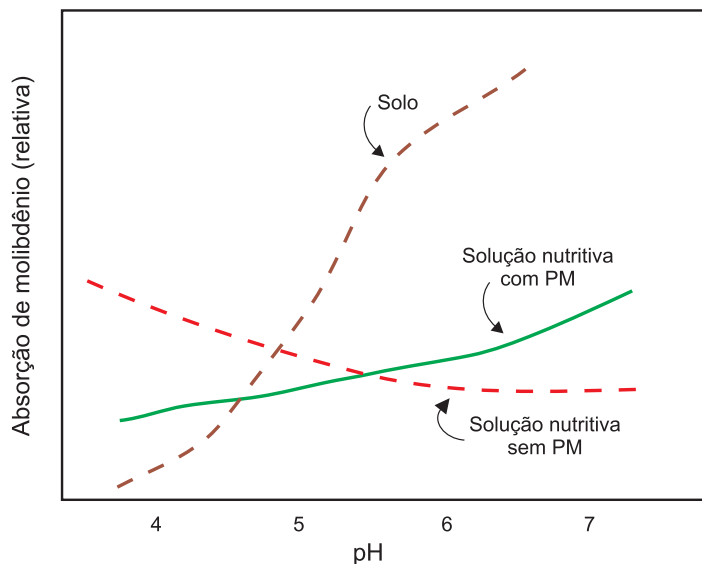


Figura 17. Efeito do pH na absorção de molibdênio por raiz de planta cultivada em solo e em solução nutritiva com e sem polimerização (PM) a longo prazo de molibdato em polimolibdato.
Fonte: TROBISCH (1966).

É interessante observar que a diminuição da absorção de Mo pelo sulfato também pode ser vista na análise dos anéis do cedro vermelho, nos quais o teor de Mo cai em consequência de um aumento do teor de S após o aumento do uso de carvão e, conseqüentemente, de emissões de SO₂ (GUYETTE et al., 1989).

3.5. Aquisição de zinco pelas raízes

Na maioria dos solos, a concentração de Zn na solução do solo é baixa em relação às necessidades das plantas e, portanto, a difusão é o mecanismo principal para o transporte adequado até os sítios de absorção nas raízes. Isto é indicado por uma zona evidente de depleção do Zn disponível para as plantas na rizosfera (WILKINSON et al., 1968). Além disso, como consequência do fato de que a difusão é o mecanismo principal de transporte do Zn para absorção radicular, um baixo teor de água no solo e um crescimento radicular inibido (por exemplo, baixa densidade de comprimento da raiz) diminuem a aquisição de Zn pelas plantas. Uma concentração mais alta de compostos orgânicos solúveis, como por exemplo MOS (matéria orgânica do solo) (SINHA e PRASAD, 1977), ou exsudatos de raiz que mobilizam Zn secretados sob deficiência deste micronutriente, tais como os fitosideróforos (ZHANG et al., 1989; CAKMAK et al., 1994), podem aumentar a aquisição de Zn em decorrência de uma maior taxa de difusão. Diferenças genotípicas em eficiência de Zn entre espécies de gramíneas podem ser explicadas, pelo menos parcialmente, pela taxa de liberação de fitosideróforos (ERENOGLU et al., 1996). No entanto, as causas fisiológicas para a diferença genotípica em eficiência de Zn entre cultivares de trigo ou de cevada ainda são desconhecidas. O mesmo é verdadeiro para as diferenças observadas em cultivares de soja (Tabela 12).

Um efeito positivo das micorrizas arbusculares sobre a aquisição de Zn é bem documentado (Tabela 8) e deve estar envolvido parcialmente na eficiência deste micronutriente. O Zn é principalmente absorvido na forma catiônica como Zn²⁺. O Zn quelado, especialmente com alta estabilidade, resulta em absorção claramente mais baixa, como mostrado na Tabela 13 (ZHANG, 1989). Em capins, a absorção de Zn quelado como fitosideróforo de Zn também pode ocorrer através do transportador YS1, além do Zn²⁺ (Figura 18). Do mesmo modo que o YS1 como transportador de

Tabela 12. Concentração de zinco em brotações e produção de grãos de dois genótipos de soja que diferem em eficiência de zinco cultivados em solo com baixo teor deste micronutriente.

Genótipo	Tratamento ZnSO ₄ (kg ha ⁻¹)	Concentração de Zn (mg kg ⁻¹)	Produção de grãos (kg ha ⁻¹)
D 82-3298 ineficiente em Zn	0	19,7	397
	28	35,7	1.380
D 77-6056 eficiente em Zn	0	28,3	1.478
	28	33,3	1.698

Fonte: HARTWIG et al. (1991).

Tabela 13. Taxa de absorção de zinco por trigo em solução nutritiva afetada pela forma de fornecimento.

Forma de fornecimento de Zn (1 x 10 ⁻⁶ M)	Taxa de absorção de Zn (nmol g ⁻¹ na MS de raiz)
ZnSO ₄	370
Fitosideróforo com Zn	385
ZnEDTA	155
ZnEDTA + NaEDTA	10

Fonte: ZHANG (1989).

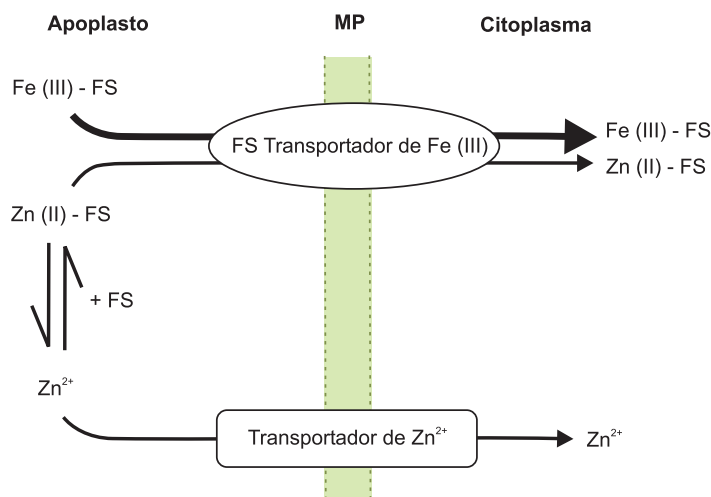


Figura 18. Absorção radicular de quelatos de fitosideróforo de zinco e Zn²⁺ por espécies de gramíneas (plantas com estratégia I). MP = membrana plasmática; FS = fitosideróforos.

Fonte: WIRÉN et al. (1996).

fitosideróforos de Zn em capins, vários outros transportadores da membrana foram caracterizados por biólogos moleculares, incluindo IRT 1,2 e ZIPs 1-3, os quais são expressos em raízes de plantas submetidas a baixo nível de Zn (HALL e WILLIAMS, 2003). Estes são de especial interesse para uma fitoextração melhorada por plantas hiperacumuladoras.

3.6. Aquisição de boro pelas raízes

Na maioria dos solos e, particularmente, em solos com pH baixo, o B está presente como ácido bórico indissociável, com liberação preferencial para sítios de absorção radicular por meio de fluxo de massa. Somente em solos com pH alto, o B está presente como ânion borato e adsorvido à matriz do solo. Com relação às diferenças genotípicas em termos de eficiência de B, até o momento

não se sabe ainda se os processos de aquisição deste micronutriente e a sua absorção também estão envolvidos, assim como diferenças em sua mobilidade dentro das plantas (ver Seção 4).

Pensava-se que a absorção radicular de B era um processo passivo. Porém, recentemente foi mostrado que, em baixas concentrações de B no meio radicular, um transporte dependente de energia é ativado por intermédio de um sistema de absorção com alta afinidade em girassol e em outras espécies de plantas dicotiledôneas, como mostrado na Figura 19 (DANNEL et al., 2002). Sob baixo suprimento de B, um outro sistema de transporte deste nutriente dependente de energia e com alta afinidade é induzido (provavelmente um exportador de B), o qual é responsável pelo carregamento do xilema nas raízes. Este último sistema de transporte já foi bem caracterizado em níveis fisiológico e genético usando diferentes mutantes defeituosos em B de *Arabidopsis thaliana* (NOGUCHI et al., 2000; TAKANO et al., 2002). Um transportador de B para carregamento do xilema foi recentemente identificado por Takano et al. (2002).

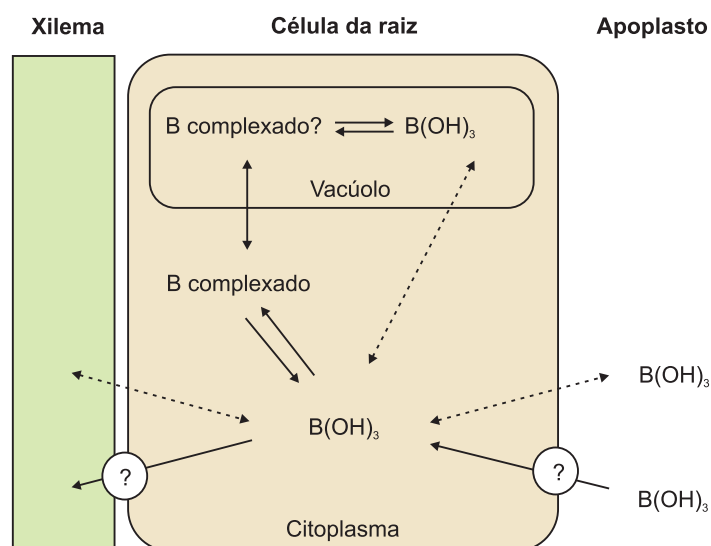


Figura 19. Modelo para absorção radicular de boro por plantas de girassol e seu carregamento no xilema. As setas pontilhadas indicam transporte passivo transmembrana; os pontos de interrogação representam mecanismos não identificados de transporte transmembrana para boro.

Fonte: DANNEL et al. (2002).

Esses processos de transporte ativo de B em espécies de plantas dicotiledôneas são de particular interesse para a absorção de Si em capins, devido à similaridade de funções do B e do Si em ambos os grupos de espécies de plantas (MA et al., 2004).

3.7. Aquisição de cloro pelas raízes

O Cl tem ocorrência bastante difundida no ambiente e, portanto, os sintomas de deficiência deste nutriente não são frequentemente observados.

Recentemente, um complexo de manchas foliares em trigo duro foi identificado como deficiência de cloro em Montana, nos Estados Unidos (ENGEL et al., 2001). Somente em algumas poucas espécies de plantas com alta necessidade específica alta de Cl, tais como as palmeiras, a deficiência deste nutriente pode ser frequentemente observada em locais muito distantes da costa marítima e longe de atividades industriais (OLLAGNIER e WAHYUNI, 1986). Também há relatos de experimentos de campo

com trigo e outros cereais nos quais foram obtidos aumentos de produtividade de grãos com aplicação de Cl. Esta observação está estreitamente relacionada com a supressão do mal-do-pé e com o suprimento de N-NH₄, como poderá ser visto na Tabela 20 (CHRISTENSEN et al., 1981). Provavelmente, o Cl inibe a nitrificação do N amoniacal, desta forma possibilitando a acidificação prolongada da rizosfera, a qual pode inibir o crescimento das hifas do fungo que causa o mal-do-pé (RÖMHELD, 1990). Em contraste com os transportadores de Cl na membrana, responsáveis pelos fluxos através do tonoplasto ou nas células-guarda, ainda não há nenhuma informação disponível sobre a absorção radicular de Cl.

3.8. Aquisição de níquel pelas raízes

Há somente alguns poucos relatos sobre inadequada disponibilidade de Ni em solos, com sintomas de deficiência deste nutriente em microrganismos ou em plantas (DALTON et al., 1985; WOOD et al., 2003). Compostos quelantes na solução do solo e exsudatos de raiz, tais como fitosideróforos e queladores sintéticos, podem aumentar a mobilização de Ni (AWAD e RÖMHELD, 2000). A absorção de Ni quelado pelas raízes é evidentemente mais baixa do que a de Ni²⁺; um fenômeno semelhante é relatado também para Zn (Tabela 13).

Alguns transportadores de Ni, tais como canais CNGC ou transportador da membrana MTP1, são provavelmente responsáveis pela desintoxicação de Ni em plantas hiperacumuladoras, tal como *Thlaspi goesingense* (HALL e WILLIAMS, 2003); não há informações disponíveis sobre transportadores específicos para absorção radicular de Ni.

4. MOBILIDADE DOS MICRONUTRIENTES DENTRO DAS PLANTAS

Como já indicado anteriormente, assim como a necessidade de adequada mobilização de micronutrientes na rizosfera e a subsequente absorção radicular, a mobilidade interna – translocação e retranslocação – dos vários micronutrientes pode desempenhar papel decisivo na eficiência dos micronutrientes nos específicos genótipos de plantas. Em geral, diferentemente do que ocorre com a absorção, há relativamente poucos estudos sobre processos de translocação e retranslocação de micronutrientes. Nesta seção será considerada a mobilidade dos micronutrientes nos casos para os quais há informações disponíveis.

A translocação das raízes para as brotações via xilema é conduzida ou pela corrente transpiratória, ou por pressão radicular e raramente é uma etapa limitante, exceto em mutantes que apresentam defeito no carregamento do xilema, como por exemplo para B e Si (NOGUCHI et al., 2000; MA et al., 2004). No entanto, para tecidos em crescimento, nos quais a taxa de transpiração é baixa, tais como os ápices de brotações jovens, as flores e os frutos jovens, a distribuição via floema constitui importante processo de transporte. Assim, a troca de micronutrientes via células de transferência no xilema/floema ou o carregamento do floema em folhas mais velhas e a mobilidade no floema para a retranslocação devem ser considerados na nutrição de tecidos jovens de plantas. Além da remobilização de micronutrientes específicos em uma forma de transporte prontamente móvel em folhas mais velhas, o carregamento do floema e a quelação na seiva do floema podem ser etapas limitantes da taxa de transporte. Como mostrado por Takahashi et al. (2003), usando uma planta transgênica de fumo, a quelação de metais por nicotianamida foi identificada como fator importante na retranslocação de micronutrientes catiônicos.

4.1. Mobilidade do ferro nas plantas

O Fe incorporado nos cloroplastos tem mobilidade bastante limitada dentro das plantas, o que está de acordo com a observação de que os sintomas de deficiência deste micronutriente são restritos às brotações jovens (TERRY e LOW, 1982). Entretanto, Rissmüller (1874 citado por MOLISCH, 1892) mostrou, há mais de 100 anos, que o Fe pode ser translocado através do floema durante a senescência das folhas (Tabela 14). Esta mobilidade do Fe dentro da planta foi confirmada mais recentemente por Zhang et al. (1995) em feijão fava (*Vicia faba*) submetido a sombreamento. Além disso, os mesmos autores mostraram que uma alta proporção de Fe que foi translocada das raízes para as brotações no xilema pode ser retranslocada pelo floema até os ápices das brotações em crescimento após a transferência no xilema/floema nas folhas mais velhas sem a necessidade de senescência como pré-requisito. Para isso, a transferência no xilema/floema ou o carregamento do floema com Fe-nicotianamina é obviamente requerido, pois a nicotianamina é quelador de micronutrientes catiônicos. Esses dados claramente enfatizam que, em princípio, o Fe é móvel no floema. Este fato é importante para aplicações foliares deste micronutriente. Porém, deve-se levar em consideração que, antes de atingir o apoplasto das folhas, o Fe tem que passar através da parede celular da epiderme, com sua camada cutinizada e cera epicuticular e, para atingir isto, é essencial estar em uma forma quelada. O Fe pode ser facilmente transportado dentro do xilema ou do floema antes que seja rapidamente desintoxicado por imobilização para evitar danos às folhas por formação de radicais de oxigênio.

4.2. Mobilidade do manganês nas plantas

O Mn, da mesma forma que o Fe, é facilmente translocado através do xilema das raízes até as brotações, mesmo as localizadas nos ápices da planta (HORST, 1976); já a translocação no floema é limitada. Este é particularmente o caso para Mn aplicado via foliar (EL-BAZ et al., 1990), sendo a retranslocação de Mn quelado como MnEDTA um tanto melhor do que a de $MnSO_4$. Em contraste com Fe, Zn e Cu, assim que o Mn é incorporado ou imobilizado nas folhas, não pode mais ser retranslocado, mesmo sob senescência induzida, como mostrado na Tabela 15 (WOOD et al., 1986).

Particularmente interessante é a redistribuição a curto prazo do Mn junto com o Si após ataque de patógenos (LEUSCH e BUCHENAUER, 1988), a qual está estreitamente relacionada com o aumento da biossíntese de substâncias fenólicas que aumentam a resistência a doenças (MARSCHNER, 1995). Também está bem documentado que o Si pode alterar a mobilidade do Mn e o padrão de redistribuição deste nutriente e, portanto, diminuir os sintomas de toxicidade de Mn quando há alto suprimento deste micronutriente (HORST e MARSCHNER, 1978).

Em algumas leguminosas, entretanto, possivelmente durante o estágio de enchimento de vagens, uma concentração relativamente alta de Mn já foi relatada na seiva do floema, o que está estreitamente correlacionado com a ocorrência de sintomas da desordem denominada “semente partida” em treçoço (CAMPBELL e

Tabela 15. Mudanças na concentração de micronutrientes em folhas de plantas de soja durante o enchimento de vagens.

Parâmetro	Enchimento de vagens inicial-médio (64 dias)	Enchimento de vagens tardio (88 dias)
Peso fresco (g por 3 folíolos)	1,96	2,57
Elemento ($\mu\text{g g}^{-1}$ em peso fresco)		
Fe	48,9	30,2
Zn	45,1	21,6
Mn	36,3	56,2
Cu	1,01	0,87
B	17,4	24,2
Mo	0,45	0,09

Fonte: WOOD et al. (1986).

NABLE, 1988). Esta descoberta sugere alta dependência da retranslocação de Mn para o genótipo da planta e o estágio de crescimento e requer pesquisas sistemáticas adicionais.

4.3. Mobilidade do cobre nas plantas

A mobilidade do Cu dentro das plantas é limitada e particularmente dependente do estado nutricional em termos de Cu e de N. Devido a sua forte ligação com as paredes celulares, a translocação do Cu das raízes para as brotações é lenta. Além disso, um alto suprimento de N diminui a disponibilidade de Cu dentro das plantas com a consequência de um requerimento crítico maior de Cu para a máxima produtividade de grãos (Tabela 16). Em adição a isso, como um alto suprimento de N retarda a senescência, a possível retranslocação de Cu induzida pela senescência também é retardada, como já mostrado na Tabela 15 (WOOD et al., 1986).

Tabela 16. Concentração mínima de cobre nas brotações de trigo de primavera para atingir a produtividade máxima em diferentes níveis de suprimento de nitrogênio.

Nível de N	Cu nas brotações (mg kg^{-1} PS)	Balanco Cu/N ¹
N1	3,4	1,8
N2	4,6	1,8
N3	6,2	2,0
N4	7,5	2,0

¹ Balanco Cu (mg kg^{-1})/N (%).

Fonte: KRÄHMER (dados não publicados).

4.4. Mobilidade do molibdênio nas plantas

Não há muitas informações sobre a mobilidade do Mo dentro das plantas e os poucos relatos existentes ainda são contraditórios. Em leguminosas parece que há uma alta taxa de retrans-

Tabela 14. Mudanças no teor de ferro das folhas (valores relativos com base em peso seco) de *Fagus sylvatica* L. durante o período de crescimento.

Mês	Maio	Junho	Julho	Agosto	Setembro	Outubro	Novembro
Teor de ferro	0,35	0,51	0,58	0,75	1,03	0,60	0,59

Fonte: RISSMÜLLER (1874 citado por MOLISCH, 1892).

locação deste micronutriente durante o estágio de enchimento de grãos (Tabela 15), para garantir um alto armazenamento de Mo nas sementes (Tabela 17). As diferenças relatadas em termos de eficiência de Mo em cultivares de feijão fava (*Vicia faba*) podem ser atribuídas a diferentes níveis de acúmulo de Mo nos nódulos e a diferentes taxas de retranslocação das raízes para as vagens e dessas para os grãos durante o estágio de amadurecimento de grãos (BRODRICK e GILLER, 1991).

4.5. Mobilidade do zinco nas plantas

Pensa-se que a mobilidade do Zn dentro das plantas é baixa e sua translocação ocorre principalmente durante a senescência, como mostrado na Tabela 15 (WOOD et al., 1986). No entanto, estudos recentes indicaram que há retranslocação substancial deste micronutriente via floema em folhas de trigo jovens em desenvolvimento (ERENOGLU et al., 2002) e em arroz, como mostra a Tabela 18 (HAJIBOLAND et al., 2001). Nesta última cultura, a taxa de retranslocação de Zn mostrou correlação com a eficiência de Zn observada para os genótipos estudados. Esta descoberta enfatiza a importância de uma mobilidade interna do Zn em adição à aquisição pelas raízes na determinação da eficiência deste micronutriente. A importância da mobilidade do Zn, portanto, deve ser considerada na obtenção de genótipos melhorados com alta eficiência em Zn.

Tabela 18. Mudanças no teor de zinco de folhas individuais durante o crescimento foliar de genótipos de arroz diferindo na eficiência em zinco sob baixo suprimento deste micronutriente em solução nutritiva após dois dias de colocação do nutriente.

Número da folha	Genótipo	
	IR 26 (ineficiente em Zn)	IR 36 (eficiente em Zn)
----- Teor de Zn (ng folha ⁻¹) -----		
Nº 3 (estádio inicial)		
Como a folha mais jovem	294	331
Como a segunda folha mais jovem	155	128
Redução (ng por folha)	139	203
Relativo (%)	(47)	(61)
Nº 4 (estádio inicial)		
Como a folha mais jovem	371	376
Como a segunda folha mais jovem	280	151
Redução (ng por folha)	91	225
Relativo (%)	(24)	(60)

Fonte: HAJIBOLAND et al. (2001).

Tabela 17. Concentração de níquel, molibdênio e outros micronutrientes nas brotações e sementes de tremoço (*Lupinus polyphyllus*) e centeio (*Secale cereale*).

Espécie de planta	Parte da planta	Concentração (mg kg ⁻¹ PS)					
		Mo	Ni	Cu	Zn	Mn	Fe
Tremoço	Brotações	0,08	0,81	3,6	28	298	178
	Sementes	3,26	5,53	6,0	41	49	47
Centeio	Brotações	0,17	0,62	1,6	7	16	78
	Sementes	0,33	0,28	4,4	25	27	26

Fonte: HORAK (1985).

4.6. Mobilidade do boro nas plantas

Há uma crença generalizada, baseada na literatura mais antiga, de que o B é imóvel no floema (OERTLI e RICHARDSON, 1970) e isto é realmente verdadeiro para a maioria das espécies de plantas. Porém, recentemente reconheceu-se que o B é móvel, em variados graus, no floema de várias espécies de plantas, incluindo uma grande gama de culturas agrícolas e olerícolas, como por exemplo brássicas, cenoura, ervilha, aipo e cebola. Nessas espécies, nas quais os álcoois de açúcar e os polióis (sorbitol, manitol e dulcitol) são as principais formas de exportação de C das folhas, o B é ligado e transportado na forma de complexos poli-ol-B (BROWN e SHELP, 1997). As diferenças em mobilidade do B no floema entre as espécies resulta em um padrão típico de concentração deste micronutriente nas folhas e nos frutos de árvores que cresceram no campo, com uma distribuição muito mais equânime em espécies nas quais o B é móvel no floema (Tabela 19).

Tabela 19. Distribuição de boro nas folhas e nos frutos de espécies arbóreas cultivadas no campo diferindo no teor de sorbitol.

Órgão	Espécie arbórea			
	Almond	Maçã	Pistache	Walnut
	Com sorbitol		Sem sorbitol	
----- Teor de B (mg kg ⁻¹ PS) -----				
Folha	42	41	130	295
Cálice	170	51	33	40
Semente	43	54	1	4
Casca	34	34	2	9

Fonte: BROWN e SHELP (1997).

A importância da translocação de B mediada por sorbitol no floema foi provada em plantas de fumo geneticamente modificadas para sintetizar sorbitol. A síntese de sorbitol aumentou acentuadamente a mobilidade do B dentro da planta, o que, por sua vez, aumentou o crescimento da planta e a produtividade pelo fato de ter ajudado a superar deficiências transitórias de B no solo (BROWN et al., 1999).

4.7. Mobilidade do cloro e do níquel nas plantas

Não há informações específicas disponíveis na literatura a respeito da mobilidade de Cl ou sobre a relevância deste como micronutriente. Do mesmo modo, muito pouco se sabe a respeito da mobilidade do Ni dentro das plantas. Entretanto, o grande acúmulo específico de Ni em sementes, semelhante ao que ocorre para Mo (Tabela 17), provavelmente requer alta regulação da mobilização e da retranslocação de Ni das folhas mais velhas e durante o estágio de enchimento de grãos.

5. ESTRATÉGIAS DE MANEJO PARA MELHORAR O TEOR DE MICRONUTRIENTES – ESTUDOS DE CASOS

Ao reconhecer que vários micronutrientes desempenham papel importante na determinação do crescimento, na formação da colheita, na qualidade do produto e na resistência ao estresse das culturas, o produtor frequentemente se vê às voltas com o problema prático de otimizar o estado nutricional de um micronutriente específico em suas culturas. Para isto, ele tem que considerar a disponibilidade no solo no local específico, a capacidade do genótipo plantado que ele está cultivando em melhorar a disponibilidade na rizosfera e, em particular, a mobilidade do micronutriente dentro da planta nos diferentes estádios de crescimento. Finalmente, com todas essas informações, ele tem que desenvolver a melhor estratégia de manejo para otimizar o estado nutricional daquele micronutriente em especial. Um enfoque, como medida direta, pode ser o suprimento de fertilizante contendo micronutrientes, que pode ser obtido em diferentes formas químicas e formulações (sal/quelatos; fluido/sólido) usando diferentes técnicas de aplicação. Como medida indireta, podem e devem ser utilizadas mudanças na rizosfera para melhorar a mobilização de micronutrientes (Seção 3, Figura 11), por intermédio da adaptação do manejo da rizosfera.

Como os produtores geralmente não estão cientes do fato de que os micronutrientes podem estar envolvidos na determinação da baixa produtividade ou da baixa qualidade de suas culturas, esta contribuição é encerrada com três estudos de casos, nos quais a participação imperceptível do baixo teor de micronutrientes é responsável pela produtividade econômica inadequada. Aqui são oferecidos ao produtor meios para o manejo da rizosfera ou a aplicação de fertilizantes para solucionar o problema.

5.1. Mal-do-pé em trigo

É de conhecimento geral que, à medida que houve aumento da contribuição da cultura do trigo em rotação, também houve redução de sua produtividade causada pelo fungo *Gaeumannomyces graminis* (mal-do-pé). Até recentemente, não havia a disponibilidade de nenhum fungicida efetivo para combater este patógeno. Outras medidas, como o manejo benéfico da rizosfera, foram formuladas e aplicadas na prática. Reconhece-se que pH baixo pode inibir o crescimento das hifas do fungo e, portanto, o alastramento desta doença. Para suprimir o fungo é necessário somente acidificar o pH da rizosfera e não o solo como um todo e, para assegurar isto, a aplicação de fertilizante contendo N-NH₄ pode ser efetiva (Figura 20 e Figura 21). Para a obtenção de alta eficiência, porém, é necessário que o N-NH₄ esteja disponível no momento de maior pressão da doença, o que pode ser conseguido pela estabilização do N-NH₄ pelo uso de um inibidor da nitrificação, tais como aqueles conhecidos comercialmente como N-serve® nos Estados Unidos e como Entec® na Europa.

Obviamente, como o cloreto em altas concentrações também pode funcionar como um inibidor da nitrificação, a aplicação de N-NH₄ junto com cloreto na forma de NH₄Cl ou em combinação com NaCl ou KCl pode diminuir a redução de produtividade por mal do pé em trigo, como observado nos Estados Unidos (Tabela 20).

Além do efeito direto do pH, a alta disponibilidade de Mn, quer seja por fornecimento deste micronutriente, quer seja resultado de uma diminuição do pH na rizosfera, ou mesmo pela seleção de cultivares de trigo com alta eficiência em Mn, pode reduzir significativamente a severidade dos sintomas do mal-do-pé (HUBER e McCAY-BUIS, 1993; RENGEL et al., 1993).

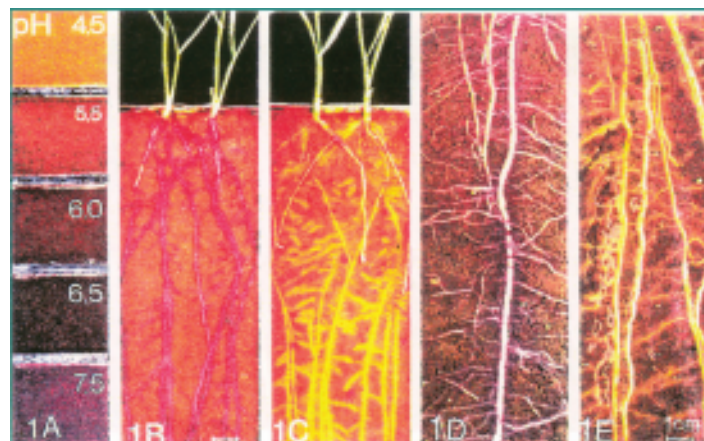


Figura 20. Efeito da forma de nitrogênio (NO₃⁻/NH₄⁺) nos valores de pH na rizosfera de trigo de verão com duas semanas (*Triticum aestivum* L., cv. 'Sirokko') em ambiente controlado (B/C), e na rizosfera de plantas de milho com dois meses (*Zea mays* L., cv. 'Garbo') em condições de campo (D/E).

A = escala de pH padrão; B = 66 mg kg⁻¹ de N-NO₃⁻ no solo (~ 200 kg ha⁻¹ de N); C = 66 mg kg⁻¹ de N-NH₄⁺ no solo; D = 200 kg ha⁻¹ de N-NO₃⁻; E = 200 kg ha⁻¹ de N-NH₄⁺.

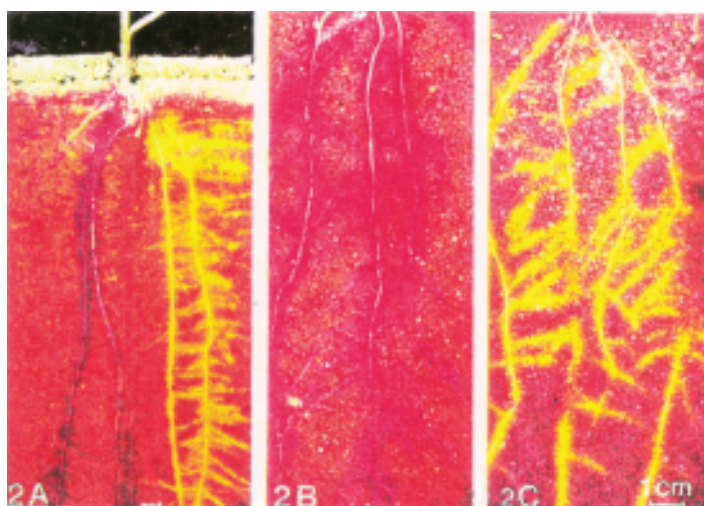


Figura 21. Foto 2A. Mudanças no pH da rizosfera de planta de milho (*Zea mays* L., cv. 'Pinto') com três semanas, com o sistema radicular dividido. À esquerda, 66 mg kg⁻¹ de N-NO₃⁻ no solo; à direita, 66 mg kg⁻¹ de N-NH₄⁺ no solo (~ 200 kg ha⁻¹ de N).

Fotos 2B e 2C. Efeito do inibidor da nitrificação (Dicyandiamide, DIDIN) sobre os valores de pH da rizosfera de trigo de inverno com duas semanas (*Triticum aestivum* L., cv. 'Okapi'), tratado com estercor líquido de gado (40 ml de estercor por kg de solo = ~ 60 mg kg⁻¹ de N-NH₄⁺ = ~ 180 kg ha⁻¹ de N-NH₄⁺). Solo incubado com estercor líquido com ou sem DIDIN por 20 dias, a 25°C, antes do plantio. B = sem DIDIN; C = com DIDIN (10 mg kg⁻¹ de solo).

Tabela 20. Efeito do suprimento de cloreto sobre a incidência de mal-do-pé (*Gaeumannomyces graminis*) em trigo que recebeu N-amônia.

Tratamento com Cl (kg ha ⁻¹)		Raízes infectadas (%)	Produtividade de grãos (t ha ⁻¹)
Outono	Primavera		
0	0	45	5,3
56	0	34	5,7
56	185	11	6,5

Fonte: CHRISTENSEN et al. (1981).

No Sul do Brasil, os produtores adotam uma outra estratégia para suprimir problemas com mal do pé e outros patógenos do solo em seus campos de produção. Eles cultivam uma vez a aveia preta dentro de quatro cultivos em rotação dupla de dois anos para aumentar o teor de Mn do trigo; esta prática segue o exemplo de experiências anteriores na Austrália, nas quais descobriu-se que cultivares específicos de aveia branca promoviam o crescimento de bactérias redutoras de Mn na rizosfera (Tabela 21). Como consequência da utilização de aveia como pré-cultura, o teor de Mn no trigo é aumentado e a severidade do mal-do-pé, reduzida (Tabela 22). Este último exemplo mostra, de forma impressionante, que a diversidade funcional das plantas e dos microrganismos da rizosfera deve ser levada em consideração muito mais seriamente em futuros planejamentos de rotações para melhorar a resistência a doenças.

Tabela 21. Relação entre bactérias oxidantes de manganês na rizosfera e suscetibilidade de cultivares de aveia à deficiência deste micronutriente.

Local	Total	Bactérias (n°)	
		Oxidantes de Mn	
		(10 ⁶ g ⁻¹ de solo)	(%)
Solo como um todo	129	8,0	6,2
Solo da rizosfera			
Cultivar resistente	266	41,8	15,7
Cultivar suscetível	564	255,0	42,2

Fonte: TIMONIN (1946).

Tabela 22. Efeito da aveia como pré-cultura sobre a concentração de manganês nas brotações, incidência de doença e produtividade de trigo.

Seqüência de culturas	Doença do tecido		Produtividade (kg ha ⁻¹)
	Mn (mg kg ⁻¹ PS)	Índice ¹	
Trigo-trigo-trigo	20	4,2	1.450
Trigo-aveia-trigo	55	1,8	3.900
Aveia-aveia-trigo	76	1,0	4.160

¹Taxa de sintomas da doença.

Fonte: HUBER (dados não publicados).

5.2. Síndrome da seca de ponteiro em citros no Brasil

Por muitos anos, os produtores de citros têm enfrentado uma seca de ponteiro caracterizada como “clorose variegada de citros” (CVC) e sintomas de “morte súbita”, o que parece envolver uma bactéria patogênica, a *Xylella fastidiosa*, e um vírus, respectivamente. Esta seca de ponteiro pode ser observada particularmente em propriedades nas quais os citros são cultivados com manejo convencional, utilizando-se herbicidas sob as árvores para controle de plantas daninhas. Porém, ela não aparece, ou pelo menos se expressa muito menos, em propriedades com manejo biológico, nas quais é feito uso intensivo e repetido de *Brachiaria* como cobertura morta sob as árvores, sem a aplicação de herbicidas (GULDNER et al., 2004).

Como mostram os dados da análise de plantas (Tabela 23), baixos teores de Mn e de Zn podem estar envolvidos, por causarem diminuição da resistência contra a seca de ponteiro em citros, o que está de acordo com o papel do Mn no mal do pé e em outras doenças

Tabela 23. Concentrações de manganês e de zinco nas brotações de citros provenientes de pomares com diferentes manejos no Estado de São Paulo, Brasil.

Sistema de manejo	Mn	Zn
	---- (mg kg ⁻¹ PS) -----	
Convencional	12,3	13,3
“Biológico”	49,0	57,3

dependentes deste micronutriente (HUBER e WILHELM, 1988; GRAHAM e WEBB, 1991). Foi sugerido que a cobertura morta de *Brachiaria* libera um inibidor natural da nitrificação (SUBBARAO et al., 2004), de tal modo que o N-amônio produzido pela mineralização é estabilizado, com uma subsequente acidificação da rizosfera que resulta em um aumento da aquisição de Mn pelas raízes dos citros. Esta sugestão concorda com as observações feitas na Indonésia, onde problemas com CVC em citros têm sido resolvidos pela infusão de soluções de Mn dentro dos troncos das árvores (AIYEN, dados não publicados).

5.3. Interferência de glifosato na aquisição de micronutrientes e na resistência a doenças e pragas

É reconhecido que as aplicações do herbicida glifosato podem inibir a infecção por bactérias fixadoras de N₂ em leguminosas (JAWORSKI, 1972) e micorrizas (SANGO, 2002). Além disso, há um número crescente de observações a campo mostrando que o uso repetido de glifosato aumenta a suscetibilidade a várias doenças e nematóides (HUBER e MCCAY-BUIS, 1993; KING et al., 2001; KREMER et al., 2001; CHARLSON, et al., 2004; JOLLEY e HANSEN, 2004). Essas observações mais antigas e mais recentes devem ser consideradas em relação ao fato de que o glifosato inibe a aquisição de micronutrientes como Mn, Fe e Zn, mesmo quando aplicado apenas em taxas de aplicação extremamente baixas na faixa de concentração da deriva do herbicida (1%-10% das doses recomendadas). A aquisição inibida de Mn e de outros micronutrientes (Tabela 24) pode resultar em menor resistência geral a doenças, como observado para mal do pé e outros patógenos (ver acima).

Tabela 24. Efeito de glifosato em concentrações da deriva do herbicida (2% e 6% da dose de aplicação recomendada) sobre a translocação de manganês e de zinco em plantas de girassol e de soja cultivadas em solução nutritiva.

Glifosato em pulverização foliar (% da dose recomendada)	Translocação (valores relativos)				
	Girassol			Soja	
	Mn	Zn	Fe	Mn	Zn
0	100	100	100	100	100
2	4	13	1	12	43
6	3	(45)	2	4	26

Fonte: OZTURK e GULDNER (dados não publicados).

É interessante salientar que não só o glifosato via contaminação por deriva do herbicida, mas também via transferência raiz-raiz entre as ervas daninhas (plantas-alvo) tratadas com este herbicida e as plantas das culturas não tratadas (por exemplo, citros) pode causar problemas, como mostrado em um sistema modelo (GULDNER et al., 2004). Em tal modelo, tanto para os experimentos com cultivo

em solução nutritiva como para aqueles com cultivo em solo em rizocaixas (rhizoboxes), foi observada a transferência raiz-a-raiz de glifosato entre as plantas-alvo e as plantas indicadoras. Essas observações recentes e experimentos modelo mostrando interações entre o uso de um agroquímico, a aquisição de micronutrientes e o aumento da suscetibilidade a doenças devem ser seriamente considerados em relação à saúde das plantas, dos solos e dos ecossistemas.

Visando o aumento da produtividade e da qualidade das culturas, é necessário melhorar o estado nutricional dos micronutrientes das culturas pelo emprego de manejo adequado dos mesmos. Para atingir este objetivo, faz-se necessário utilizar uma gama de estratégias, dentre as quais se incluem o fornecimento de fertilizantes com micronutrientes, o melhoramento genético para a obtenção de cultivares melhoradas em termos de eficiência de absorção de micronutrientes e a rotação de culturas para aumentar a resistência contra inúmeros patógenos e outros estresses bióticos e abióticos.

6. REFERÊNCIAS

ADAMS, M. L.; LOMBI, E.; ZHAO, F.-J.; McGRATH, S. P. Evidence of low selenium concentrations in UK bread-making wheat grains. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, London, v. 82, p. 1160-1165, 2002.

AGARWALA, S.C.; SHARMA, P.N.; CHATERJEE, C.; SHARMA, P.C. Copper deficiency changes induced in wheat anther. **Proceedings of the Indian National Science Academy**, Calcutta, v. B46, n. 2, p. 172-176, 1980.

AGARWALA, S. C.; CHATTERJEE, C.; SHARMA, P. N.; SHARMA, C. P.; NAUTIYAL, N. Pollen development in maize plants subjected to molybdenum deficiency. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 57, p. 1946-1950, 1979.

AHMED, S.; EVANS, H. J. Cobalt: a micronutrient element for the growth of soybean plants under symbiotic conditions. **Soil Science**, Baltimore, v. 90, p. 205-210, 1960.

ASHER, C. J. Beneficial elements, functional nutrients and possible new essential elements. In: MORTVEDT, J. J.; COX, F. R.; SHUMAN, L. M.; WELSH, R. M. (Ed.). **Micronutrients in agriculture**. 2. ed. Madison: Soil Science Society of America, 1991. p. 703-723.

AWAD, F.; RÖMHELD, V. Mobilization of heavy metals from contaminated calcareous soils by plant born, microbial and synthetic chelators and their uptake by wheat plants. **Journal of Plant Nutrition**, Athens, v. 23, 1847-1855. 2000.

BERGMANN, W. **Nutritional disorders of plants: development, visual and analytical diagnosis**. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1992. 741 p.

BRODRICK, S. J.; GILLER, K. E. Genotypic difference in molybdenum accumulation affects N₂-fixation in tropical *Phaseolus vulgaris*. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 42, p. 1339-1343, 1991.

BROWN, P. H.; SHELP, B. J. Boron mobility in plants. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 193, p. 85-101, 1997.

BROWN, P. H.; BELLALLOUI, H. H.; DANDEKAR, A. Transgenically enhanced sorbitol synthesis facilitates phloem boron transport and increases tolerance of tobacco to boron deficiency. **Plant Physiology**, Rockville, v. 119, p. 17-20, 1999.

BROWN, P. H.; WELCH, R. M.; CARY, E. E. Nickel: a micronutrient essential for higher plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 85, p. 801-803, 1987a.

BROWN, P. H.; WELCH, R. M.; CARY, E. E.; CHECKAI, R. T. Beneficial effects of nickel on plant growth. **Journal of Plant Nutrition**, Athens, v. 10, p. 2125-2135. 1987b.

BROWNELL, P. F. Sodium as an essential micronutrient element for plants and its possible role in metabolism. **Advances in Botanical Research**, Oxford, v. 7, p. 117-224, 1979.

BROYER, T.; CARLTON, A. B.; JOHNSON, C. M.; STOUT, P. R. Chlorine – a micronutrient element for higher plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 29, p. 526-532, 1954.

BURNELL, J. N. The biochemistry of manganese in plants. In: GRAHAM, R. D.; HANNAM, R. J.; UREN, N. C. **Manganese in soils and plants**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 125-137.

BUWALDA, J. G.; SMITH, G. S. Influence of anions on the potassium status and productivity of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) vines. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 133, p. 209-218, 1991.

CAKMAK, I. Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. **New Phytologist**, Cambridge, v. 146, p. 185-205, 2000.

CAKMAK, I.; GÜLÜT, K. Y.; MARSCHNER, H.; GRAHAM, R. D. Effects of zinc and iron deficiency on phytosiderophore release in wheat genotypes differing in zinc efficiency. **Journal of Plant Nutrition**, Athens, v. 17, p. 1-17, 1994.

CAMPBELL, L. C.; NABLE, R. O. Physiological functions of manganese in plants. In: GRAHAM, R. D.; HANNAN, R. J.; UREN, N. C. (Ed.). **Manganese in soils and plants**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 139-154.

CAMPBELL, W. H. Nitrate reductase and its role in nitrate assimilation in plants. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 74, p. 214-219, 1988.

CHARLSON, D. V.; BAILEY, T. B.; CIANZIO, S. R.; SHOEMAKER, R. C. Breeding soybeans for resistance to iron-deficiency chlorosis and soybean cyst nematodes. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 50, n. 7, p. 1055-1062, 2004.

CHRISTENSEN, N. W.; TAYLOR, R. G.; JACKSON, T. L.; MITCHEL, B. L. Chloride effect on water potentials and yield of winter wheat infected with take-all root rot. **Agronomy Journal**, Madison, v. 73, p. 1053-1058, 1981.

DALTON, D. A.; EVANS, H. J.; HANUS, E. J. Simulation by nickel of soil microbial urease activity and urease and hydrogenase activity in soybeans grown in a low-nickel soil. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 88, p. 245-258, 1985.

DANNEL, F.; PFEFFER, H.; RÖMHELD, V. Uptake of boron in higher plants – Uptake, primary translocation and compartmentation. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 4, p. 193-204, 2002.

DIXON, N. E.; GAZOLA, C.; BLAKELEY, R. L.; ZERNER, B. Jack bean urease (EC 3.5.1.5), a metalloenzyme. A simple biological role for nickel? **Journal of the American Chemistry Society**, Columbus, v. 97, p. 4131-4133, 1975.

DIXON, R. K.; GARRET, H. E.; COX, G. S. Boron fertilization, vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization and growth of *Citrus jambhiri* Lush. **Journal of Plant Nutrition**, Athens, v. 12, p. 687-700, 1989.

ELAMIN, O. M.; WILCOX, G. E. Manganese toxicity development in muskmelons as influenced by the nitrogen form. **Journal of the American Society for Horticultural Sciences**, Alexandria, v. 111, p. 323-327, 1986.

EL-BAZ, F. K.; MAIER, P.; WISSEMEIER, A. H.; HORST, W. J. Uptake and distribution of manganese applied to leaves of *Vicia faba* (cv. Herzfrenya) and *Zea mays* (cv. Regent) plants. **Zeitung Pflanzenernährung Bodenk.**, Braunschweig, v. 153, p. 279-282, 1990.

ENGEL, R. E.; BRUEBAKER, L.; EMBORG, T. J. A chloride deficient leaf spot of durum wheat. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v. 65, p. 1448-1454, 2001.

EPSTEIN, E. Silicon. **Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology**, Palo Alto, v. 50, p. 641-644, 1999.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Mineral nutrition of plants: principles and perspectives**. 2. ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2004.

ERENOGLU, B.; CAKMAK, I.; MARSCHNER, H.; RÖMHELD, V.; EKER, S.; DAGHAN, H.; KALAYCY, M.; EKIZ, H. Phytosiderophore release does not relate well with zinc efficiency in different bread wheat genotypes. **Journal of Plant Nutrition**, Athens, v. 19, p. 1569-1580, 1996.

ERENOGLU, B.; NIKOLIC, M.; RÖMHELD, V.; CAKMAK, I. Uptake and transport of foliar applied zinc (⁶⁵Zn) in bread and durum wheat cultivars differing in zinc efficiency. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 241, p. 251-257, 2002.

ESKEW, D. L.; WELCH, R. M.; CARY, E. E. An essential micronutrient for legumes and possibly all higher plants. **Science**, Washington, v. 222, p. 621-623, 1983.

ESKEW, D. L.; WELCH, R. M.; NORWEL, W. A. Nickel in higher plants. Further evidence for an essential role. **Plant Physiology**, Rockville, v. 76, p. 691-693, 1984.

GRAHAM, R. D. Effect of nutrient stress on susceptibility of plants to disease with particular reference to the trace elements. **Advances in Botanical Research**, London, v. 10, p. 221-276, 1983.

GRAHAM, R. D.; PEARCE, D. T. The sensitivity of hexaploid and octaploid triticales and their parent species to copper deficiency. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, v. 30, p. 791-799, 1979.

GRAHAM, R. D.; WEBB, M. J. Micronutrients and plant disease resistance and tolerance in plants. In: MORTVEDT, J. J.; COX, F. R.; SHUMANN, L. M.; WELCH, R. M. (Ed.). **Micronutrients in agriculture**. Madison: Soil

- Science Society of America, 1991. p. 329-370. (Soil Science Society of America Book Series, 4).
- GULDNER, M.; YAMADA, T.; EKER, S.; CAKMAK, I.; KANIA, A.; NEUMANN, G.; RÖMHELD, V. Release of foliar-applied glyphosate (Roundup®) into the rhizosphere and its possible effect on non-target organisms. In: HARTMANN, A.; SCHMID, M.; WENZEL, W.; HINSINGER, P. (Ed.). **Rhizosphere 2004**: a tribute to Lorenz Hiltner. Munich: Neuberger, 2004. (GSF-Report).
- GUYETTE, R. P.; CUTTER, B. E.; HENDERSON, G. S. Long-term relationships between molybdenum and sulphur concentrations in red cedar tree rings. **Journal of Environmental Quality**, Madison, v. 18, p. 385-389, 1989.
- HAIJIBOLAND, R.; SINGH, B.; RÖMHELD, V. Retranslocation of Zn from leaves as an important factor for zinc efficiency of rice genotypes. In: HORST, W. J. et al. (Ed.). **Plant nutrition**: food security and sustainability of agroecosystems. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001. p. 226-227.
- HALL, J. L.; WILLIAMS, L. E. Transition metal transporters in plants. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 54, p. 2601-2613, 2003.
- HARTWIG, E. E.; JONES, W. F.; KIOLLEN, T. C. Identification and inheritance of inefficient zinc absorption in soybean. **Crop Science**, Madison, v. 31, p. 61-63, 1991.
- HATCH, M. D.; BURNELL, J. N. Carbonic anhydrase activity in leaves and its role in the first step of C₄ photosynthesis. **Plant Physiology**, Rockville, v. 93, p. 825-828, 1990.
- HEUWINKEL, H.; KIRKBY, E. A.; LE BOT, J.; MARSCHNER, H. Phosphorus deficiency enhances molybdenum uptake by tomato plants. **Journal of Plant Nutrition**, Athens, v. 15, p. 549-568, 1992.
- HORAK, O. Zur Bedeutung des Nickels für Fabaceae. I. Vergleichende Untersuchungen über den Gehalt vegetativer Teile und Samen an Nickel und anderen Elementen. **Phyton**, v. 25, p. 135-146, 1985.
- HORST, W. **Einfluss von Silizium auf die Mangan-Toleranz von Buschbohnen (*Phaseolus vulgaris* L.)**. 1976. Dissertation (Master's Degree) - Technische Universität Berlin, Berlin, 1976.
- HORST, W. J.; MARSCHNER, H. Effect of silicon on manganese tolerance of beanplants (*Phaseolus vulgaris* L.). **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 50, p. 287-303, 1978.
- HUBER, D. M.; MCCAY-BUIS, T. S. A multiple component analysis of the take-all disease of cereals. **Plant Disease**, St. Paul, v. 77, p. 437-447, 1993.
- HUBER, D. M.; WILHELM, N. S. The role of manganese in resistance to plant diseases. In: GRAHAM, R. D.; HANNAN, R. J.; UREN, N. C. (Ed.). **Manganese in soils and plants**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 155-173.
- JAWORSKI, E. G. Mode of action of N-phosphomethyl-glycine: inhibition of aromatic amino acid biosynthesis. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, Easton, v. 20, p. 1195-1198, 1972.
- JEWELL, A. W.; MURRAY, B. G.; ALLOWAY, B. J. Light and electron microscope studies on pollen development in barley (*Hordeum vulgare*, L.) grown under copper deficient and sufficient conditions. **Plant Cell and Environment**, London, v. 22, p. 273-281, 1988.
- JOLLEY, V. D.; HANSEN, N. C. Explanation for factors that interact with iron-deficiency stress. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 50, 2004.
- KAMPFENKEL, L.; KUSHNIR, S.; BABIYCHUK, E.; INZÉ, D.; VAN MONTAGU, M. Molecular characterization of a putative *Arabidopsis thaliana* copper transporter and its yeast homologue. **Journal of Biological Chemistry**, Bethesda, v. 270, p. 28479-28486, 1995.
- KING, C. A.; PURCELL, C. C.; VORIES, E. D. Plant growth and nitrogenase activity of glyphosate-tolerant soybean in response to foliar glyphosate applications. **Agronomy Journal**, Madison, v. 93, p. 179-180, 2001.
- KOBAYASHI, M.; MATOH, T.; AZUMA, J. Two chains of rhamnogalacturonan 11 are cross linked by borate-diol ester bonds in higher plants cell walls. **Plant Physiology**, Rockville, v. 110, p. 1017-1020, 1996.
- KOTHARI, S. K.; MARSCHNER, H.; RÖMHELD, V. Direct and indirect effects of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on acquisition of mineral nutrients by maize (*Zea mays* L.) in a calcareous soil. **New Phytologist**, Cambridge, v. 116, p. 637-645, 1990.
- KREMER, R. J.; DONALD, P. A.; KLASER, A. J.; MINOR, H. C. **Herbicide impact on *Fusarium* spp. and soybean cyst nematode in glyphosate 'tolerant' soybean**. Madison: American Society of Agronomy, Title summary, 503-104D, 2001.
- LEUSCH, H.-J.; BUCHENAUER, H. Si-Gehalte und Si-Lokalisation im Weizenblatt und deren Bedeutung für die Abwehr einer Mehltauinfektion. **Kali-Briefe**, Büntehof, v. 19, p. 13-24, 1998.
- LEWIS, D. H. Are there any inter-relations between the metabolic role of boron, synthesis of phenolic phytoalexins and the germination of pollen? **New Phytologist**, Cambridge, v. 84, p. 261-270, 1980.
- LEYDECKER, M.-T.; MOUREAUX, T.; KRAEPIEL, Y.; SCHNORR, K.; CABOCHE, M. Molybdenum cofactor mutants, specifically impaired in xanthine dehydrogenase activity and abscisic acid biosynthesis, simultaneously overexpress nitrate reductase. **Plant Physiology**, Rockville, v. 107, p. 1427-1431, 1995.
- LIANG, Y. C.; CHEN, Q.; LUI, Q.; ZHANG, W. H.; DING, R. X. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 160, n. 10, p. 1157-1164, 2003.
- LONERAGAN, J. F. Distribution and movement of copper in plants. In: LONERAGAN, J. F.; ROBSON, A. D.; GRAHAM, R. D. **Copper in soils and plants**. London: Academic Press, 1981.
- MA, J.; MITANI, N.; NAGAO, S.; KONISHI, S.; TAMI, K.; IWASHITA, T.; YANO, M. Characterization of the silicon uptake system and molecular mapping of the silicon transporter gene in rice. **Plant Physiology**, Rockville, v. 136, p. 3248-3289, 2004.
- MACHOLD, O. Einfluss der Ernährungsbedingungen auf den Zustand des Eisens in den Blättern, den Chlorophyllgehalt und die Katalase –sowie Peroxidaseaktivität. **Flora (Jena)**, v. 159, p. 1-25, 1968.
- MARSCHNER, H. Mechanism of manganese acquisition by roots from soils. In: GRAHAM, R. D.; HANNAN, R. J.; UREN, N. C. (Ed.). **Manganese in soils and plants**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 191-204.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2. ed. New York: Academic Press, 1995. 889 p.
- MARSCHNER, H.; CAKMAK, I. High light intensity enhances chlorosis and necrosis in leaves of zinc, potassium and magnesium deficient bean (*Phaseolus vulgaris*) plants. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 134, p. 308-315, 1989.
- MARSCHNER, H.; RÖMHELD, V.; KISSEL, M. Different strategies in higher plants in mobilization and uptake of iron. **Journal of Plant Nutrition**, Stuttgart, v. 9, p. 695-713, 1986.
- MARSCHNER, H.; FU, Q.; RENGEL, Z. Manganese availability and microbial populations in the rhizosphere of genotypes differing in tolerance to Mn deficiency. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, Weinheim, 166, 712-718, 2003.
- MENDEL, R. R.; HÄNSCH, R. Molybdoenzymes and molybdenum cofactor in plants. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 53, p. 1689-1698, 2002.
- MENGEL, K.; KIRKBY, E. A. **Principles of plant nutrition**. 5. ed. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001. 849 p.
- MOLISCH, H. (Ed.). **Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen**. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1892.
- MORTVEDT, J. J.; COX, F. R.; SHUMAN, L. M.; WELSH, R. M. (Ed.). **Micronutrients in agriculture**. 2. ed. Madison: Soil Science Society of America, 1991. 760 p.
- NABLE, R. O.; LONERAGAN, J. F. Translocation of manganese in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L. cv. Seaton Park). II. Effects of leaf senescence and of restricting supply of manganese to part of a split root system. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 11, p. 113-118, 1984.
- NAMBIAR, E. K. S. Genetic differences in copper nutrition of cereals. 1. Differential responses of genotypes to copper. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, v. 27, p. 453-463, 1976.
- NEUMANN, G.; RÖMHELD, V. Root-induced changes in the availability of nutrients in the rhizosphere. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **Plant roots: the hidden half**. New York: Marcel Dekker, 2002. p. 617-649.
- NOGUCHI, K.; DANIEL, F.; PFEFFER, H.; RÖMHELD, V.; HAYASHI, H.; FUJIWARA, T. Defect in root-shoot translocation of boron in *Arabidopsis thaliana* mutant bor 1-1. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 156, p. 751-755, 2000.
- OERTLI, J. J.; RICHARDSON, W. F. The mechanism of boron immobility in plants. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 23, p. 108-116, 1970.

- OKUDA, A.; TAKAHASHI, E. The role of silicon. In: SYMPOSIUM OF MINERAL NUTRITION OF RICE PLANT OF THE INSTITUTE OF RICE RESEARCH. **Proceedings...** Baltimore: John Hopkins, 1965. p. 123-146.
- OLLAGNIER, M.; WAHYUNI, M. Die Ernährung und Düngung mit Kalium und Chlor der Kokospalme, Hybride Nain de Malaisie x Grand Quest Africain. Kali-Briefe, Int. Kali-Institut Bern. Fachgeb, v. 27, n. 2, p. 1-8, 1986.
- PARK, C. S. The micronutrient problem of Korean culture. In: NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE REPUBLIC OF KOREA. Symposium commemorating the 30th anniversary of Korean liberation. Seoul, 1975. p. 847-862.
- PFEFFER, H.; DANNEL, F.; RÖMHED, V. Are there two mechanisms for boron uptake in sunflower? **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 155, p. 34-40, 1999.
- POSTA, K.; MARSCHNER, H.; RÖMHED, V. Manganese reduction in the rhizosphere of mycorrhizal and non-mycorrhizal maize. **Mycorrhiza**, Berlin, v. 5, p. 119-124, 1994.
- REBAFKA, F.-P.; NDUNGURU, B. J.; MARSCHNER, H. Single superphosphate depresses molybdenum uptake and limits yield response to phosphorus in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) grown on an acid sandy soil in Niger, West Africa. **Fertilizer Research**, Dordrecht, v. 34, p. 233-242, 1993.
- RENGEL, Z.; GRAHAM, R. D.; PEDLER, J. F. Manganese nutrition and accumulation of phenolics and lignin as related to differential resistance of wheat genotypes to the take-all fungus. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 151, p. 255-263, 1993.
- REUTER, D. J.; ROBSON, A. D.; LONERAGAN, J. F.; TRANTHIM-FRYER, D. J. Copper nutrition of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L. cv Seaton Park). 11 Effects of copper supply on the distribution of copper and the diagnosis of copper deficiency by plant analysis. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, v. 32, p. 267-282, 1981.
- ROBSON, A. D.; LONERAGAN, J. F. Sensitivity of annual *Medicago* species to manganese toxicity as affected by calcium and pH. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, v. 21, p. 223-232, 1970.
- ROBSON, A. D.; HARTLEY, R. D.; JARVIS, S. C. Effect of copper deficiency on phenolic and other constituents of wheat cell walls. **New Phytologist**, Cambridge, v. 89, p. 361-373, 1981.
- ROGERS, E. E.; EIDE, D. J.; GUERINOT, M. L. Altered selectivity in an *Arabidopsis* metal transporter. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 97, p. 12356-12360, 2000.
- RÖMHED, V. Different strategies for iron acquisition in higher plants. What's new in plant physiology. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 70, p. 231-234, 1987.
- RÖMHED, V. The soil-root interface in relation to mineral nutrition. **Symbiosis**, Rehovot, v. 9, p. 19-27, 1990.
- RÖMHED, V.; MARSCHNER, H. Functions of micronutrients in plants. In: MORTVEDT, J. J.; COX, F. R.; SHUMAN, L. M.; WELCH, R. M. (Ed.). **Micronutrients in agriculture**. 2. ed. Madison: SSSA, 1991. p. 297-328. (Book Series, N24)
- RÖMHED, V.; SCHAFF, G. Iron transport in plants. Future research in view of a plant nutritionist and a molecular biologist. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 50, p. 1003-1012, 2004.
- SANGO, S. Effects of herbicides on *Fusarium solani* sp. *Glycines* and development of sudden death syndrome on glyphosate tolerant soybean. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 90, p. 57-68, 2002.
- SAVANT, N. K.; SNYDER, G. H.; DATNOFF, L. E. Silicon management and sustainable rice production. **Advances in Agronomy**, New York, v. 58, p. 151-199, 1997.
- SCHAFF, G.; CATONI, E.; FITZ, M.; SCHWACKE, R.; SCHNEIDER, A.; WIRÉN, N. von; FROMMER, W. B. A putative role for the vacuolar calcium/manganese proton antiporter AtCAX2 in heavy metal detoxification. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 4, p. 512-618, 2002.
- SCHMIDT, W. Iron homeostasis in plants: sensing and signaling pathways. **Journal of Plant Nutrition**, Athens, v. 26, p. 2211-2230, 2003.
- SHARMA, C. P.; SHARMA, P. N.; CHATTERJEE, C.; AGARWALA, S. C. Manganese deficiency in maize affects pollen. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 138, p. 139-142, 1991.
- SHARMA, P. N.; CHATTERJEE, C.; AGARWALA, S. C.; SHARMA, C. P. Zinc deficiency and pollen fertility in maize (*Zea mays*). **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 124, p. 221-225, 1990.
- SHELP, B. J.; SHATTUCK, V. I.; MCLELLAN, D.; LIN, L. Boron nutrition and the composition of glucosinolates and soluble nitrogen compounds in two broccoli (*Brassica oleraceae* var *Italica*) cultivars. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 72, p. 889-899, 1992.
- SHERELL, C. G. Effect of boron application on seed production of New Zealand herbage legumes. **New Zealand Journal of Experimental Agriculture**, Wellington, v. 11, p. 113-117, 1983.
- SINHA, M. K.; PRASAD, B. Effect of chelating agents on the kinetics of diffusion of zinc to a simulated root system and its uptake by wheat. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 48, p. 599-612, 1977.
- STOUT, P. R.; MEAGER, W. R.; PEARSON, G. A.; JOHNSON, C. M. Molybdenum nutrition of crop plants. I. The influence of phosphate and sulphate on the absorption of molybdenum from soils and solution cultures. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 3, p. 51-87, 1951.
- SUBBARAO, G. V.; ITO, O.; WANG, H.; NAKAHARA, K.; ISHIKAWA, T.; SUENAGA, K.; SAMEJIMA, H.; RONDON, M.; RAO, I. M.; ISHITAN, M. Can nitrification be inhibited/regulated biologically? In: INTERNATIONAL NITROGEN CONFERENCE, 3., 2004, Nanjing. **Abstract...** Science Press, Beijing: Science Press, New York, 2004.
- TAKAHASHI, M.; YAMAGUCHI, H.; NAKANISHI, H.; SHIOIRI, T.; NISHIZAWA, N. K.; MORI, S. Cloning two genes for nicotianamine aminotransferase, a critical enzyme in iron acquisition (Strategy II) in gramineaceous plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 121, p. 947-956, 1999.
- TAKAHASHI, M.; TEREDA, Y.; NAKAI, I.; NAKANISHI, H.; YOSHIMURA, E.; MORI, S.; NISHIZAWA, N. K. Role of nicotianamine in the intracellular delivery of metals and plant reproductive development. **The Plant Cell**, Rockville, v. 15, p. 1263-1280, 2003.
- TAKAHASHI, M.; YAMAGUCHI, H.; NAKANISHI, H.; SHIOIRI, T.; NISHIZAWA, N. K.; MORI, S. Cloning two genes for nicotianamine aminotransferase, a critical enzyme in iron acquisition (Strategy II) in gramineaceous plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 121, p. 947-956, 1999.
- TAKANO, J.; NOGUCHI, K.; YASUMORI, M.; KOBAYASHI, M.; GAJDOS, Z.; MIWA, K.; HAYASHI, H.; YONEYAMA, T.; FUJIWARA, T. *Arabidopsis* boron transporter for xylem loading. **Nature**, London, v. 420, p. 337-340, 2002.
- TANNER, P. D. A relationship between premature sprouting on the cob and the Mo and nitrogen status of maize grain. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 49, p. 427-432, 1978.
- TERRY, N.; LOW, G. Leaf chlorophyll content and its relation to the intracellular location of iron. **Journal of Plant Nutrition**, Athens, v. 5, p. 301-310, 1982.
- TESFAMARIAM, T.; RÖMHED, V.; NEUMANN, G. P deficiency-induced root exudation of carboxylates contributes to Mo acquisition in leguminous plants. In: HARTMANN, A.; SCHMID, M.; WENZEL, W.; HINSINGER, P. (Ed.). **Rhizosphere 2004: perspectives and challenges – a tribute to Lorenz Hiltner**. Munich: Neuberger, 2004. (GSF-Report).
- TIMONIN, M. I. Microflora of the rhizosphere in relation to the manganese-deficiency disease of oats. **Soil Science Society of America Proceedings**, Madison, v. 11, p. 284-292, 1946.
- TROBISCH, S. Beitrag zur Aufklärung der pH- und Düngungsabhängigkeit der Mo-Aufnahme. **Albrecht-Thaer-Archiv**, Berlin, v. 10, p. 1087-1099, 1966.
- VUNKOVA-RADEVA, R.; SCHIEMANN, J.; MENDEL, R.R.; SALCHEVA, G.; GEORGIEVA, D. Stress and activity of molybdenum-containing complex (molybdenum cofactor) in winter wheat seeds. **Plant Physiology**, Rockville, v. 87, p. 533-535, 1988.
- WILKINSON, H. F.; LONERAGAN, J. F.; QUIRK, J. P. The movement of zinc to plant roots. **Soil Science Society of America Proceedings**, Madison, v. 32, p. 831-833, 1968.
- WIRÉN, N. von; MARSCHNER, H.; RÖMHED, V. Roots of iron-efficient maize also absorb phytosiderophore-chelated zinc. **Plant Physiology**, Rockville, v. 111, p. 1119-1125, 1996.
- WOOD, B. W.; REILLY, C. C.; NYCZEPIR, A. P. Nickel corrects mouse-ear. **The Pecan Grower**, Atlanta, v. 14, p. 3-5, 2003.
- WOOD, L. J.; MURRAY, B. J.; OKATAN, Y.; NOODÉN, L. D. Effect of petiole phloem distribution on starch and mineral distribution in senescing soybean leaves. **American Journal of Botany**, Bronx, v. 73, p. 1377-1383, 1986.
- XU, G.; MANGEN, H.; TARCHITZKY, J.; KAFKAFI, U. Advances in chloride nutrition of plants. **Advances in Agronomy**, New York, v. 68, p. 97-150, 2000.
- ZHANG, C.; RÖMHED, V.; MARSCHNER, H. Retranslocation of iron from primary leaves of bean plants grown under iron deficiency. **Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v. 146, p. 268-272, 1995.
- ZHANG, F. **Mobilisierung und Aufnahme von Zink bei verschiedenen Pflanzenarten in Abhängigkeit vom Zinkversorgungsgrad**. 1989. Dissertation, Universität Hohenheim, Stuttgart, 1989.
- ZHANG, F.; RÖMHED, V.; MARSCHNER, H. Effect of zinc deficiency in wheat on the release of zinc and iron mobilizing root exudates. **Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde**, v. 152, p. 205-210, 1989.