

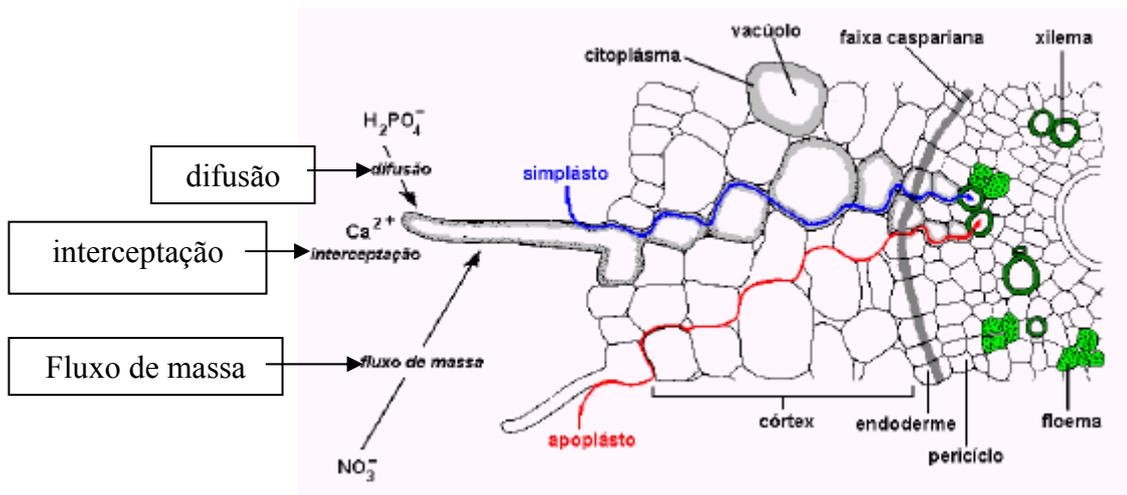
## INTRODUÇÃO

Complementando o estudo das *RELACÕES HÍDRICAS*, salientamos que a planta quando absorve água também absorve sais minerais, isto é, a partir da solução do solo, pela raiz, ocorre a absorção tanto de água quanto de íons. Assim, o texto a seguir, refere-se à absorção e transporte dos íons muito importantes para a nutrição mineral das plantas.

## ABSORÇÃO E TRANSPORTE DE ÍONS

O encontro dos íons (nutriente), com as raízes pode envolver três processos diferentes (Figura 1):

- Difusão: o nutriente entra em contato com a raiz ao passar de uma região de maior concentração para uma de menor concentração próxima da raiz.
- Fluxo de massa: o contato se dá quando o elemento é carregado de um local de maior potencial de água para um de menor potencial de água próximo da raiz.
- Intercepção radicular: o contato se dá quando a raiz cresce e encontra o elemento.



**FIGURA 1.** Transporte de nutrientes via simplasto e apoplásto. O nutriente chega até raiz (pêlo radicular) por difusão, intercepção radicular ou fluxo de massa.

Nutrientes muito móveis na solução de solo tendem a chegar até as raízes por fluxo de massa. Um exemplo é  $\text{NO}_3^-$ , o qual é repelido pelas cargas negativas do solo e por isso tende a se manter solúvel. Por outro lado, o  $\text{PO}_4^{3-}$  tende a se ligar a cátions como  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$  e  $\text{Al}^{3+}$ , os quais possuem hidroxila  $\text{OH}^-$  que é deslocado pelo  $\text{PO}_4^{3-}$ . Em consequência, o fósforo tende a ser imobilizado pelo solo e tem dificuldade de ser arrastado pelo fluxo de massa. O fósforo chega até as raízes predominantemente por difusão.

A transpiração é importante para os nutrientes que entram em contato com a raiz principalmente por fluxo de massa (nitrogênio, enxofre, magnésio e cálcio). Por outro lado, o tamanho do sistema radicular é muito importante para a absorção de elementos que entram em contato com a raiz por difusão (fósforo e potássio) e intercepção radicular (cálcio).

### O CRESCIMENTO CONTÍNUO DAS RAÍZES É IMPORTANTE PARA A ABSORÇÃO DOS NUTRIENTES

Nem todas as partes das raízes são eficientes na absorção de nutrientes. A zona de maior absorção de íons é a zona pilífera (Figura 2), a qual só está presente em raízes novas como a radícula e as raízes secundárias das dicotiledôneas ou as raízes seminais e nodais das monocotiledôneas. Células dessa zona já se expandiram, mas ainda não possuem crescimento secundário, tendo, portanto uma maior absorção de solutos. Outra questão relevante é que a velocidade de difusão tende a diminuir exponencialmente com o aumento da distância. Desse modo, os elementos próximos das raízes se difundem até elas, mas não são repostos pelos que estão longe, entrando em depleção. Portanto, para uma boa absorção de nutrientes é necessário que o vegetal tenha um crescimento radicular contínuo. A contínua formação de raízes garante raízes novas (absorventes) que alcançam áreas do solo onde o nutriente difundido ainda não entrou em depleção.

Este texto foi extraído da seguinte fonte: [http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/05\\_\\_nutricao\\_mineral/nutricaoomineral.pdf](http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/05__nutricao_mineral/nutricaoomineral.pdf)

Referente ao texto de *Nutrição Mineral De Plantas*

do Prof. Dr. **LÁZARO E. P. PERES** – ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA “LUIZ DE QUEIROZ - para maiores informações contactar pelo e-mail [lazaropp@esalq.usp.br](mailto:lazaropp@esalq.usp.br)

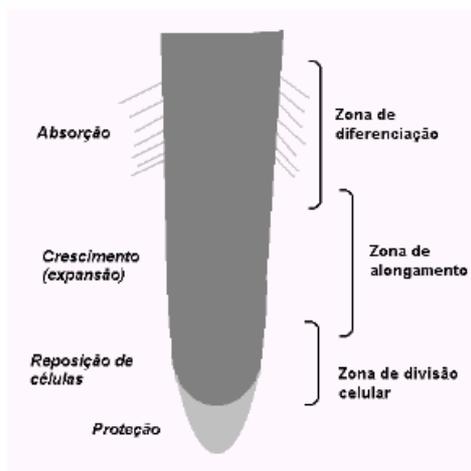


FIGURA 2. Zonas da raiz e funções.

O crescimento radicular é controlado geneticamente e depende de uma série de fatores como o estímulo hormonal, a disponibilidade de fotoassimilados e condições do solo como textura, estrutura, umidade, pH e nutrientes (Peres & Kerbauy, 2000). Quanto ao pH, é interessante notar que o crescimento radicular geralmente é favorecido em solos um pouco ácidos, com pH variando entre 5,5 e 6,5. Na década de 70, Drew e colaboradores demonstraram que as raízes tendem a crescer mais na direção onde se encontram os nutrientes (Figura 3). Esse mesmo fenômeno também ocorre com relação à disponibilidade de água. Embora o mecanismo que explique o crescimento preferencial das raízes em direção à água seja relativamente simples, ainda não temos uma explicação fisiológica para o caso dos nutrientes. Com relação à disponibilidade de água, sabemos que a turgescência é necessária para a expansão celular e como os ápices radiculares perdem turgescência nas porções secas do solo, as raízes crescem preferencialmente nas zonas do solo que permanecem úmidas. Essa é a razão pela qual ao observarmos a direção do crescimento radicular temos a falsa impressão de que a raiz “procura” a água. Uma aplicação prática dos trabalhos de Drew é que, ao fazermos uma adubação superficial ou muito localizada, estaremos estimulando o crescimento das raízes de um modo também concentrado. Esse tipo de crescimento é prejudicial para a planta já que, em condições onde a água ou outros nutrientes possam ser escassos, um sistema radicular profundo e diversificado seria mais vantajoso. Uma alternativa para facilitar a absorção de nutrientes são as micorrizas. As micorrizas são associações das raízes com fungos que estendem o sistema radicular dos vegetais, sendo muito importante para aumentar o contato com o fósforo.

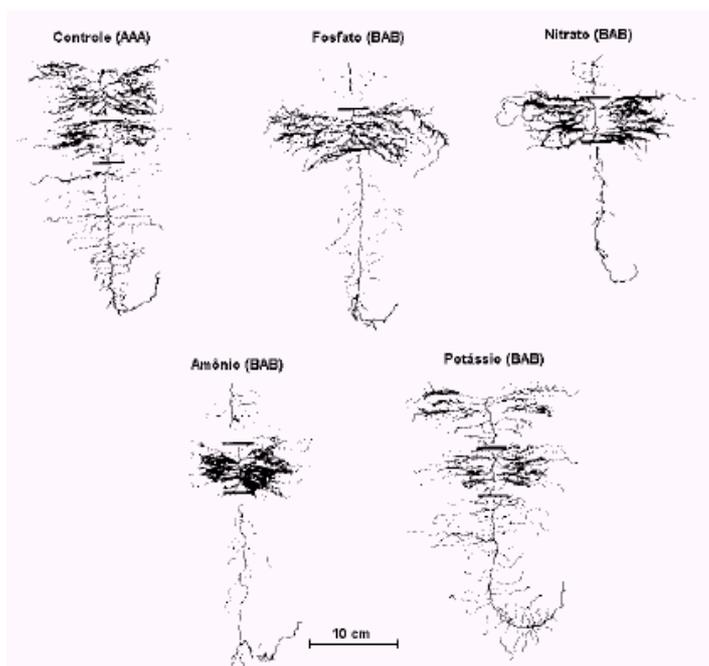


FIGURA 3. Experimento de Drew *et al.* (1975). Notar que com exceção do potássio, a região da raiz tratada com maiores concentrações de nutriente cresceu mais que na região com baixa disponibilidade de nutrientes. Cada raiz foi colocada em três compartimentos diferentes separados por um filme de parafina que impede a passagem de solução, mas não oferece resistência à penetração das raízes. A = alta concentração de nutriente e B = baixa concentração de nutriente.

## OS NUTRIENTES PODEM CHEGAR ATÉ O XILEMA DAS RAÍZES VIA SIMPLASTO OU APOPLASTO

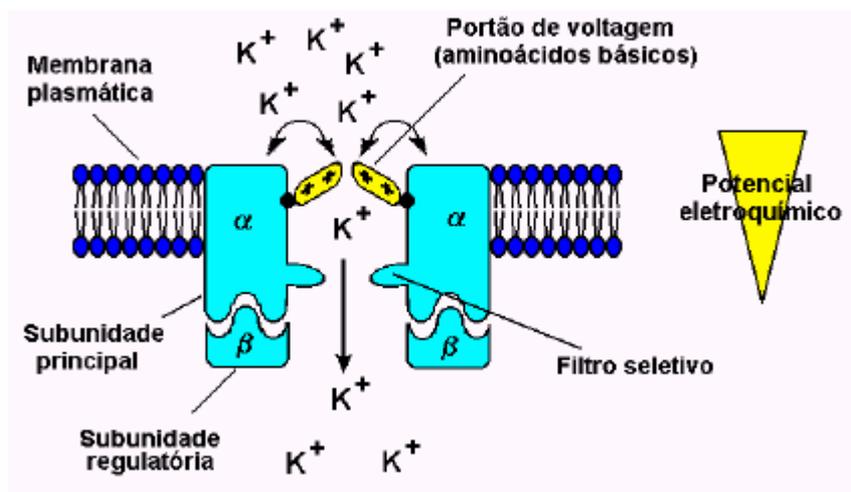
Uma vez entrando em contato com as raízes, os nutrientes precisam chegar até o xilema. A seguir iremos considerar como isso acontece nos vegetais. Após entrar em contato com a raiz, o nutriente pode chegar até o xilema via **apoplasto** (parede celular e espaços intercelulares) ou **simplasto** (conjunto de citoplasmas interligados pelos plasmodesmas). Mesmo para aqueles elementos absorvido inicialmente via apoplasto, para que cheguem até o xilema precisam entrar dentro da célula quando atingem a endoderme. Isto ocorre porque a endoderme apresenta uma barreira ao apoplasto denominada faixa caspariana. No xilema os solutos voltam a cair no apoplasto, já que os elementos de vaso são células mortas. O processo pelo qual o íon deixa o simplasto e entra no xilema é chamado “carregamento do xilema”. Tratamentos com citocininas (BAP) inibem o carregamento de solutos no xilema sem afetar sua entrada na córtex. Há evidências de que o carregamento do xilema está sob o controle de  $H^+$ -ATPases e canais de efluxo de íons (ver adiante). Nos parágrafos anteriores, consideramos a importância da formação de novas raízes para facilitar o contato dos nutrientes pouco móveis com os pêlos absorventes. Aqui vale ressaltar que a contínua formação de raízes secundárias também é importante para que o cálcio entre em contato com o xilema. A formação de raízes secundárias rompe a endoderme permitindo a entrada de cálcio via apoplasto, já que esse elemento praticamente não se move no simplasto.

## A FORÇA MOTRIZ PARA A ASCENSÃO DOS ELEMENTOS PODE SER A TRANSPIRAÇÃO OU A GUTAÇÃO

No xilema os elementos são transportados por fluxo de massa sendo que a força motriz é a tensão gerada pela transpiração ou, alternativamente, a pressão de raiz durante o processo de gutação. Como a força motriz normalmente é a transpiração, os nutrientes tendem a se acumular nos órgãos que transpiram mais, como as folhas maduras, em detrimento dos brotos novos e frutos. Para corrigir isso, os vegetais redistribuem os nutrientes de um órgão para outro através do floema no sentido da fonte (órgãos maduros) para os drenos (órgãos em crescimento). Alguns nutrientes são móveis no floema (nitrogênio, fósforo, potássio e magnésio) e outros são pouco móveis (cálcio, enxofre, boro e ferro). Como os frutos são drenos que recebem nutrientes primordialmente através da redistribuição via floema, eles têm dificuldade de acumular nutrientes pouco móveis. Em condições em que a transpiração é desfavorecida (ambiente úmido e frio) e predomina a pressão positiva no xilema (gutação), há mais chances dos nutrientes chegarem até os órgãos que transpiram pouco, sendo mais relevante ainda no caso de nutrientes pouco móveis no floema. A exemplo disso, um distúrbio fisiológico comum em fruto de tomateiro é a chamada podridão estilar, devido à deficiência de cálcio. É notável que em períodos chuvosos (baixa transpiração) há menos ocorrência de podridão estilar em tomateiro.

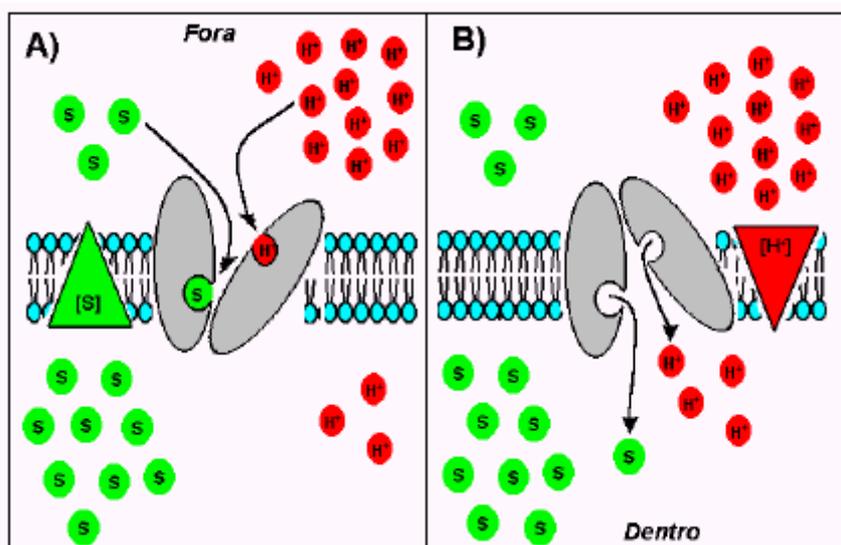
## OS NUTRIENTES ATRAVESSAM A MEMBRANA CELULAR COM A AJUDA DE PROTEÍNAS TRANSPORTADORAS

Para que um elemento chegue até o xilema ele precisa entrar dentro da célula, seja ainda no pêlo radicular ou posteriormente quando ele precisa vencer a barreira da endoderme. Para entendermos esse processo é necessário compreendermos um pouco sobre a estrutura das membranas celulares. Costuma-se dizer que a capacidade de replicação (tirar cópia de si mesmo) é essencial à vida, daí a importância do DNA como unidade fundamental desse processo. Contudo, não haveria vida se não houvesse um mecanismo para compartimentar e organizar as várias reações químicas necessárias à vida, inclusive aquelas envolvidas na replicação do DNA. As membranas são justamente o componente biológico responsável pela compartimentação, e, portanto, a garantia da vida. As membranas celulares são compostas por uma bicamada lipídica na qual estão imersas proteínas. A camada lipídica confere às membranas um caráter polar (devido às cargas dos fosfolípidos) e apolar (devido aos ácidos graxos). As proteínas presentes nas membranas podem ser estruturais ou podem possuir função de transdução de sinal (receptores) ou transporte de substâncias (ver adiante). O transporte de uma substância através da membrana depende do seu tamanho e polaridade. Substância apolares ( $O_2$ ,  $CO_2$ ) ou muito pequenas ( $H_2O$ ) costumam passar livremente pela membrana. Contudo, a maior parte das moléculas que a célula vegetal necessita para seu funcionamento são polares (açúcares, aminoácidos e íons). O transporte de moléculas polares é feito com auxílio de proteínas transportadoras presentes nas membranas, denominadas **CANAIS**, **CARREADORES** E **BOMBAS** (Tanner & Caspari, 1996). Os canais transportam íons pela simples abertura de um poro. Um canal aberto pode permitir a passagem de  $10^8$  íons/s. O que determina a especificidade de um canal é o tamanho de seu poro e a densidade da superfície carregada em seu interior. Os canais são limitados a íons ou água. No caso da água, apesar dela poder atravessar a membrana livremente, recentemente foi descoberto um canal especial envolvido em seu transporte, o qual foi denominado **AQUAPORINA** (Chrispeels et al., 1999). Aquaporinas existem em membranas animais e vegetais e sua atividade é regulada em resposta à disponibilidade de água. A região do canal que determina a especificidade é denominada filtro de seletividade. O mecanismo do filtro de seletividade dos canais parece ser regulado pela presença de aminoácidos básicos (lisina, arginina e histidina, os quais possuem carga positiva conferida por um  $NH_3$  extra). De acordo com a voltagem da membrana, os aminoácidos básicos podem estar carregados ou não. A presença de cargas nos resíduos de aminoácidos confere repulsão, abrindo o canal (Figura 4).



**FIGURA 4.** Representação hipotética do mecanismo do portão de seletividade do canal de potássio. O portão é regulado por voltagem e parece ser o resultado da presença de aminoácidos básicos. De acordo com a voltagem da membrana, os aminoácidos básicos podem estar carregados ou não. A presença de cargas nos resíduos de aminoácidos confere repulsão, abrindo o canal. Como o potássio é transportado a favor de um gradiente eletroquímico (representado pelo triângulo), o transporte é passivo (ver adiante). Modificado de Taiz & Zeiger (1998).

**No transporte por carreadores** a ligação com o soluto causa uma mudança conformacional na proteína, a qual expõe a substância à solução no outro lado da membrana. O transporte se completa quando a substância se dissocia do sítio de ligação com o carreador (Figura 5). O transporte por carreadores pode ser tanto ativo quanto passivo. Como uma mudança conformacional na proteína é necessária para transportar moléculas ou íons individuais, a taxa de transporte por um carreador é muitas vezes mais lenta que um canal, sendo da ordem de  $10^2 - 10^6$  íons/s. **As bombas são proteínas que gastam ATP diretamente para transportar solutos e por isso também são denominadas ATPases.** Nas plantas existem dois tipos de bombas, as de cálcio e as de prótons. As bombas de prótons gastam ATP para jogar prótons fora da célula (bomba da plasmalema) ou dentro do vacúolo (bomba do tonoplasto). **Devido à atividade das ATPases da plasmalema e do vacúolo, o pH do vacúolo é tipicamente 5,5 e do citoplasma é 7,0 a 7,5.** Algumas espécies possuem vacúolos excessivamente ácidos (hiperacidificação), sendo a causa do sabor azedo de muitos frutos (ex. limão). O baixo pH dos vacúolos das células de suco do limão é devido à baixa permeabilidade do tonoplasto aos prótons e à presença de uma ATPase vacuolar mais eficiente. Outro fator que produz frutos azedos é a acumulação de ácidos orgânicos tais como o ácido cítrico, málico e oxálico.



**FIGURA 5.** Representação hipotética do mecanismo de co-transporte de um carreador. A entrada conjunta do soluto e do próton (A), provoca uma modificação na conformação da proteína que coloca o soluto e o próton para dentro da célula (B). Esse mecanismo permite que um soluto seja transportado contra seu gradiente eletroquímico (representado pelo triângulo) sendo ajudado pelo transporte do próton, o qual ocorre a favor de seu gradiente eletroquímico. O gradiente eletroquímico de

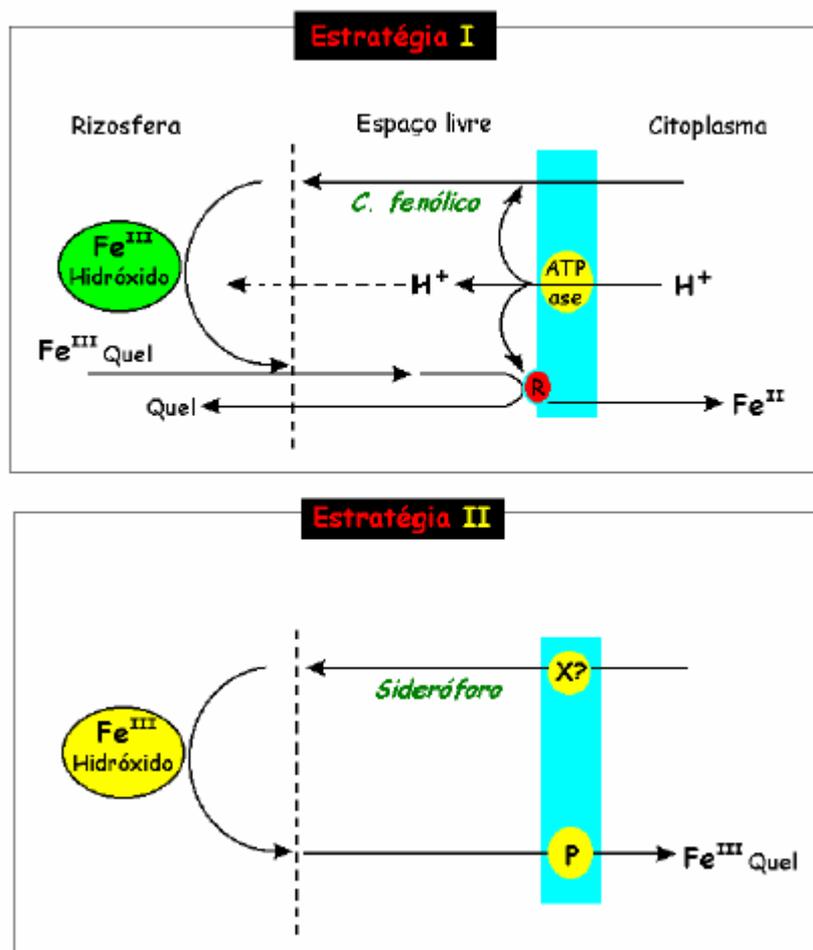
Este texto foi extraído da seguinte fonte: [http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/05\\_\\_nutricao\\_mineral/nutricaoomineral.pdf](http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/05__nutricao_mineral/nutricaoomineral.pdf)

Referente ao texto de *Nutrição Mineral De Plantas*

do Prof. Dr. **LÁZARO E. P. PERES** – ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA “LUIZ DE QUEIROZ -  
para maiores informações contactar pelo e-mail [lazaropp@esalq.usp.br](mailto:lazaropp@esalq.usp.br)

prótons foi criado previamente por uma bomba de prótons ( $H^+$ -ATPase), a qual gasta energia (ATP). Portanto, a bomba de prótons gasta energia diretamente e o co-transporte indiretamente, sendo ambos considerados transporte ativo (Modificado de Taiz & Zeiger, 1998).

Até o momento sabemos que os canais estão envolvidos no transporte de  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $Ca^{2+}$ , e água. Existem carreadores para  $NO_3^-$ ,  $PO_4^{3-}$ ,  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$  e metais pesados. Os carreadores de  $Na^+$  e metais pesados são utilizados não para a entrada desses elementos, mas para isolá-los do citoplasma jogando-os no vacúolo ou fora da célula (apoplasto). Como dito anteriormente, os únicos tipos de bombas encontrados nas plantas são as de  $Ca^{2+}$  e prótons. As plantas não possuem as chamadas bombas de  $Na^+$  e  $K^+$ , tão comuns nos animais. O cálcio, apesar de ser um nutriente importante para as plantas, precisa ser mantido em baixas concentrações no citoplasma, pois é um sinalizador celular. Desse modo, a bomba de  $Ca^{2+}$  é utilizada para retirar  $Ca^{2+}$  do citoplasma jogando-o no apoplasto e o carreador de cálcio joga esse elemento no vacúolo. Contudo, existem canais de cálcio que são responsáveis pela entrada desse elemento no citoplasma vindo do meio externo ou do vacúolo. **Os mecanismos envolvidos na absorção de alguns micronutrientes são um pouco mais específicos do que até agora foi exposto.** Em solos com pH elevado, os nutrientes como Fe, Zn, Mn e Cu costumam ficar imobilizados na forma de hidróxidos. Muitas dicotiledôneas exsudam compostos fenólicos em suas raízes para quelatar e solubilizar o ferro presente na solução de solo. Normalmente as plantas absorvem ferro na forma reduzida e por isso o  $Fe^{3+}$  é reduzido a  $Fe^{2+}$  quando ele é liberado pelo quelato na superfície da raiz. Dentro da planta o Fe pode ser quelado novamente pelo citrato quando ele é transportado a longas distâncias no xilema. Nas dicotiledôneas, tanto a exudação de compostos fenólicos (quelatos) quanto à atividade das redutases, que reduzem o  $Fe^{3+}$ , são induzidas pela atividade da  $H^+$ -ATPase (Figura 6). Mutantes de soja defectivos para produção da redutase de  $Fe^{3+}$  exibem sintomas de deficiência de ferro mesmo com suprimento adequado desse nutriente. Existe um outro tipo de transportador de solutos denominado **sideróforo**. Os sideróforos são comuns em gramíneas e constituem uma segunda estratégia para absorver o Fe, bem como Zn, Mn e Cu. Os sideróforos também funcionam como quelatos e parecem entrar na célula vegetal junto com o metal sem que ele precise ser reduzido (Figura 6). Por fim, a exsudação de substâncias orgânicas também pode ser um mecanismo para impedir a entrada de íons tóxicos. Algumas plantas resistentes ao alumínio exsudam ácidos orgânicos que complexam esse elemento impedindo sua absorção.



**FIGURA 6.** Mecanismo para absorção de ferro presente em dicotiledôneas (estratégia I) e gramíneas (estratégia II). Nas dicotiledôneas, a  $H^+$ -ATPase induz a exsudação de compostos fenólicos (quelatos) e a atividade das redutases ( $R$ ). Os quelatos tornam o  $Fe^{3+}$  solúvel, facilitando sua chegada até as raízes onde ele é reduzido a  $Fe^{2+}$ , sendo então absorvido. Nas gramíneas os sideróforos exsudados funcionam como quelatos que complexam o  $Fe^{3+}$ , transportando-o para dentro da célula, dispensando a presença de redutases. Não se conhece a proteína responsável pela exsudação ( $X$ ) ou entrada ( $P$ ) dos sideróforos.

**UMA QUESTÃO QUE PODE SER LEVANTADA ATÉ ESSE PONTO É:  
O QUE DETERMINA O NUTRIENTE SER TRANSPORTADO POR UM CANAL, POR UM CARREADOR OU POR  
UMA BOMBA?**

**OU EM OUTRAS PALAVRAS, QUAIS OS TIPOS DE TRANSPORTE E SUAS CARACTERÍSTICAS?**

**A ENTRADA DE UM ELEMENTO NA CÉLULA É REGULADA POR DOIS POTENCIAIS: UM QUÍMICO E UM  
ELÉTRICO**

O transporte de íons para dentro ou fora da célula é regulado por dois potenciais: 1) o potencial gerado pela concentração do íon (potencial químico) e o potencial gerado pela carga que esse íon carrega (potencial elétrico). Todas células vivas exibem um potencial de membrana que é devido à distribuição desigual de íons dentro e fora da célula. As células nos caules e raízes de plântulas jovens geralmente possuem potencial transmembrana de -130 a -110 mV. Esses valores negativos significam que o citosol é carregado negativamente em relação ao meio extracelular. Qualquer desequilíbrio de cargas entre o citosol e o meio externo é prontamente corrigido pelo metabolismo celular. A manutenção do potencial de membrana é extremamente importante para a viabilidade e funcionamento das células. Grande parte do potencial eletroquímico é conferido pela  $H^+$ -ATPase. *A  $H^+$ -ATPase, ou bomba de prótons, da membrana plasmática cria um gradiente de potencial eletroquímico de  $H^+$  na plasmalema, enquanto a  $H^+$ -ATPase vacuolar (V-ATPase) e a  $H^+$ -pirofosfatase ( $H^+$ -Ppase) bombeiam prótons dentro do lúmen do vacúolo. O gradiente de potencial eletroquímico para  $H^+$  é chamado de força motriz de prótons ou  $D_p$  e representa uma energia livre estocada na forma de gradiente de  $H^+$ .* No transporte das substâncias carregadas eletricamente, o equilíbrio só será atingido quando a força que promove o fluxo dessas substâncias a favor do gradiente de potencial químico se equipara à força que favorece o fluxo dessas mesmas substâncias a favor do gradiente elétrico, visando a manutenção do potencial de membrana constante. Se quisermos equacionar o movimento de um íon para dentro ou fora da célula temos que levar em conta tanto seu potencial químico quanto elétrico. A **equação de Nernst** tem essas características:

$$\Delta E_n = \frac{2.3 \times R \times T}{z \times F} \times \log C_i / C_e$$

Onde:

$\Delta E_n$  : potencial transmembrana

R: constante dos gases

T: temperatura (K)

z: valência do íon

F: constante de Faraday

$C_i/C_e$ : concentração interna do íon/ concentração externa do íon

Para um transporte ocorrendo a 25°C, teremos:

$$z \times \Delta E_n = 59 \times \log C_i / C_e$$

Isolando-se a concentração interna ( $C_i$ ) na equação de Nerst, temos:

$$-z \times \Delta E_n = 59 \times \log C_i / C_e$$

$$-z \times \Delta E_n = 59 \times (\log C_i - \log C_e)$$

$$\log C_i = (-z \times \Delta E_n + 59 \log C_e) / 59$$

$$\log C_i = (-z \times \Delta E_n) / 59 + \log C_e$$

$$C_i = 10^{(-z \times \Delta E_n) / 59 + \log C_e}$$

Considerando-se esta equação, têm-se três variáveis que são mensuráveis pela utilização de metodologias próprias. Desse modo, o potencial da membrana pode ser determinado com auxílio de microeletrodos e as concentrações dos íons nas

Este texto foi extraído da seguinte fonte: [http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/05\\_\\_nutricao\\_mineral/nutricao\\_mineral.pdf](http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/05__nutricao_mineral/nutricao_mineral.pdf)

Referente ao texto de *Nutrição Mineral De Plantas*

do Prof. Dr. **LÁZARO E. P. PERES** – ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA “LUIZ DE QUEIROZ -  
para maiores informações contactar pelo e-mail [lazaropp@esalq.usp.br](mailto:lazaropp@esalq.usp.br)

células e na solução externa podem ser medidas através de métodos químicos analíticos. Pela equação de Nernst, tendo-se o potencial de membrana e a concentração externa do íon poderemos calcular a concentração interna esperada (concentração calculada - **Cical**) deste íon quando o sistema estiver em equilíbrio. Ao compararmos a concentração interna observada (**Ciobs**) de um íon (medida através de análise química das células) com o valor da concentração interna calculada pela equação de Nernst (**Cical**) poderemos saber se o transporte daquele íon foi ativo ou passivo:

$$C_{i_{OBS}} = C_{i_{CAL}} \text{ indica transporte passivo}$$

$$C_{i_{OBS}} > C_{i_{CAL}} \text{ indica transporte ativo do tipo influxo ( entrada na célula)}$$

$$C_{i_{OBS}} < C_{i_{CAL}} \text{ indica transporte ativo do tipo efluxo ( saída da célula)}$$

Exemplo:

Em uma célula com o potencial  $-110\text{mV}$  cuja concentração externa ( $C_e$ ) do potássio é  $1\text{mM}$ , temos:

$$C_i = 10^{[-1 \times (-110)] / 59 + \log 1}$$

$$C_i = 10^{[-1 \times (-110)] / 59 + 0}$$

$$C_i = 10^{1,86}$$

$$C_i = 72\text{mM}$$

## O TRANSPORTE DE NUTRIENTES PODE SER ATIVO OU PASSIVO

A Tabela 1 apresenta valores de  $C_{ical}$  e  $C_{iobs}$  para uma série de íons em raízes de ervilha. Por ela podemos verificar que os ânions tendem a entrar no citosol por transporte ativo, já que a célula já é carregada negativamente. De modo inverso, há uma facilidade para entrada de cátions na célula. No caso do  $K^+$ , essa facilidade faz com que a célula economize energia para seu transporte, mas necessita gastar energia para retirar o excesso de  $Ca^{2+}$  e  $Mg^{2+}$ , além de também ter que excluir o  $Na^+$ , o qual é tóxico para a maioria dos vegetais. Nos vegetais o transporte ativo é realizado por carreadores e bombas e o transporte passivo é realizado por canais. Contudo, mesmo o transporte por canais é conduzido pela  $H^+$ -ATPase, pois a difusão de  $K^+$  necessita de um potencial de membrana negativo o qual é mantido pela  $H^+$ -ATPase. Um transportador de  $K^+$  pode transportar  $Rb^+$  e  $Na^+$ , além do  $K^+$ , mas há uma preferência por  $K^+$ .

**Tabela 1.** Comparação entre as concentrações iônicas e calculadas em raízes de ervilha.

Íon	Conc. Externa	Conc. Interna	Conc. Obs.	Tipo de transporte
$K^+$	1	74	75	Difusão
$Na^+$	1	74	8	Efluxo
$Mg^{2+}$	0.25	1.340	3	Efluxo
$Ca^{2+}$	1	5.360	2	Efluxo
$NO_3^-$	2	0.0272	28	Influxo
$Cl^-$	1	0.0136	7	Influxo
$H_2PO_4^-$	1	0.0136	21	Influxo
$SO_4^{2-}$	0.25	0.00005	19	Influxo

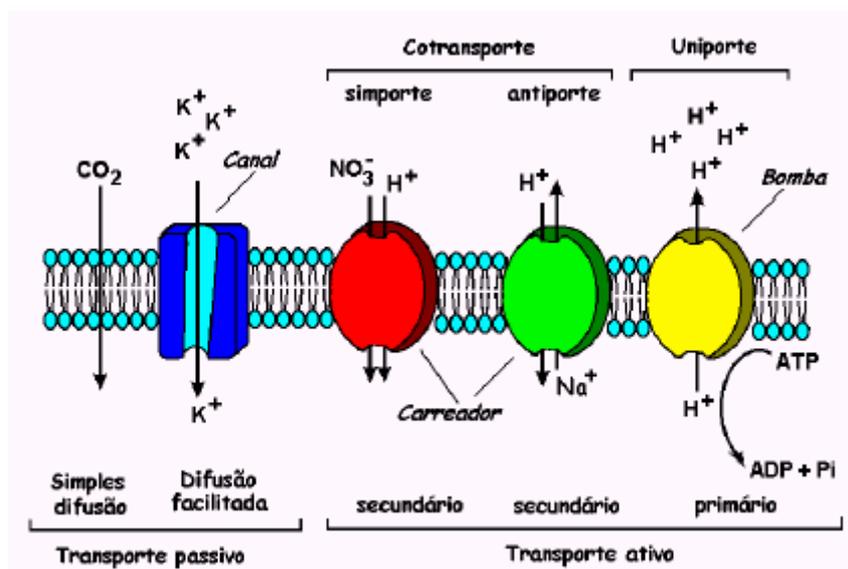
Quando um íon é transportado por uma bomba, esse transporte gasta ATP diretamente e por isso chamamos o processo de transporte ativo primário. Por outro lado, o transporte de um íon em um carreador normalmente é feito em conjunto com prótons, e por isso é denominado co-transporte. Como esse próton foi transportado inicialmente pela  $H^+$ -ATPase, a qual gasta ATP para isso, dizemos que o co-transporte nos carreadores é um transporte ativo secundário. Com relação à direção do fluxo,

Este texto foi extraído da seguinte fonte: [http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/05\\_nutricao\\_mineral/nutricaoomineral.pdf](http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/05_nutricao_mineral/nutricaoomineral.pdf)

Referente ao texto de *Nutrição Mineral De Plantas*

do Prof. Dr. **LÁZARO E. P. PERES** – ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA “LUIZ DE QUEIROZ -  
para maiores informações contactar pelo e-mail [lazaropp@esalq.usp.br](mailto:lazaropp@esalq.usp.br)

o co-transporte pode ser **simporte**, quando o íon e próton caminham no mesmo sentido, ou **antiporte**, quando o íon e próton caminham em sentido inverso. A Figura 7 trás um resumo dos tipos de transporte e da atividade dos carreadores, canais e bombas.



**FIGURA 7.** Resumo dos tipos de transporte e da atividade dos carreadores, canais e bombas. Substâncias apolares ( $\text{CO}_2$ ) permeiam a membrana livremente. Como a célula vegetal possui um potencial transmembrana negativo, cátions ( $\text{K}^+$ ) podem ser transportados por canais, mas os ânions ( $\text{NO}_3^-$ ) precisam ser transportados por carreadores. O transporte com carreadores utiliza a energia que foi gasta anteriormente pela bomba para criar um gradiente de prótons. Do mesmo modo, a saída de cátions pela bomba para criar um gradiente de prótons. Do mesmo modo, a saída de cátions ( $\text{Na}^+$ ) da célula também precisa ser realizada com gasto de energia pelos carreadores. (Modificado de Taiz & Zeiger, 1998).

Há evidências de que o  $\text{Na}^+$  é isolado no vacúolo por um antiporte com  $\text{H}^+$  (Apse *et al.*, 1999) e que  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{NO}_3^-$  e  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ , sacarose, aminoácidos entram na célula pelo simporte com  $\text{H}^+$ . Uma consequência prática do simporte entre  $\text{NO}_3^-$  e  $\text{H}^+$  é que a grande absorção de  $\text{NO}_3^-$  pelas raízes tende a aumentar o pH do apoplasto. Isso é comum no cultivo em solução nutritiva (**hidroponia**), onde há uma tendência à alcalinização da solução e conseqüente precipitação de micronutrientes. Uma maneira de se evitar esse efeito é fazer formulações de soluções nutritivas contendo tanto  $\text{NO}_3^-$  quanto  $\text{NH}_4^+$ .

## A CAPACIDADE DE ABSORÇÃO DE NUTRIENTES VARIA DE ACORDO COM O AMBIENTE E O ESTÁDIO DE DESENVOLVIMENTO DO VEGETAL

A disponibilidade de cada íon no solo costuma ser um fator regulador das taxas de absorção e atividade de carreadores. Atualmente são conhecidos três sistemas de absorção de íons, cada um constituído por grupos de carreadores diferentes.

- A) SISTEMA CARREGADORES CONSTITUTIVOS DE BAIXA AFINIDADE
- B) SISTEMA DE CARREGADORES CONSTITUTIVOS DE ALTA AFINIDADE
- C) SISTEMA DE CARREGADORES INCLUSIVOS DE ALTA AFINIDADE

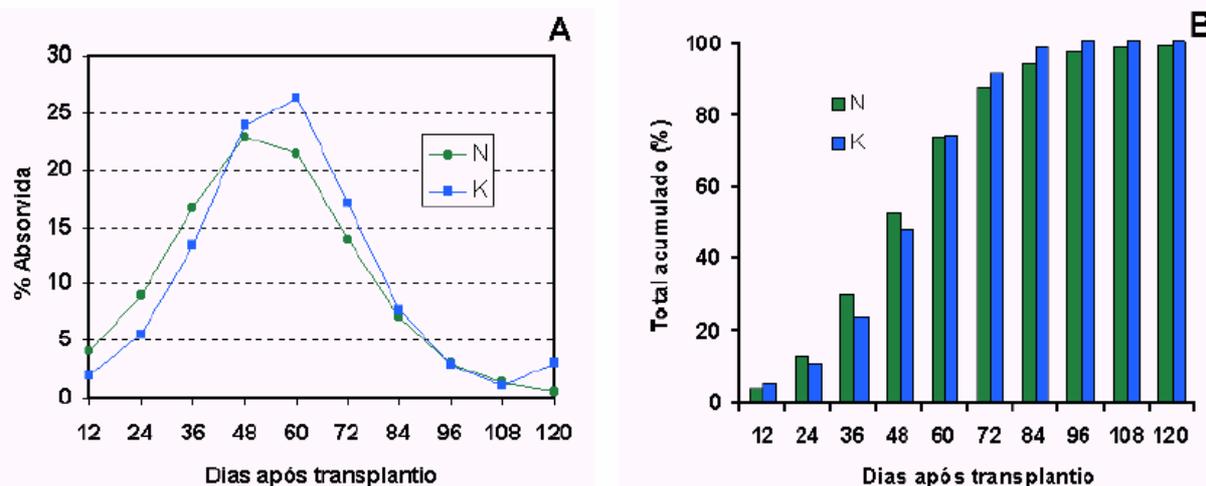
De muito tempo se sabe que a cinética de absorção de certos íons segue duas fases, uma característica das baixas concentrações e outra mais relacionada às altas concentrações. (Epstein, 1972). A cinética de absorção em baixas concentrações possui um  $K_m$  muito baixo (o que indica alta afinidade do transportador) e a de altas concentrações possui  $K_m$  alto e parece não mostrar saturação. Hoje, sabe-se que no transporte de  $\text{K}^+$ , o sistema de alta afinidade ( $K_m = 0,02$  e  $0,03$  nM) é atribuído ao transporte ativo por simporte; e o sistema de baixa afinidade é atribuído aos canais. O transporte ativo de  $\text{K}^+$  ocorre quando ele está em concentrações externas muito pequenas e o passivo (de baixa afinidade) ocorre quando há altas concentrações desse elemento. É possível que as diferenças na taxa de absorção de um nutriente ao longo do ciclo de vida da planta também seja regulada por um controle no tipo ou da atividade do transportador. Através da Figura 10 podemos observar a taxa de absorção de N e K ao longo do ciclo de vida de uma cultivar de tomateiro. É interessante notar que o máximo da

Este texto foi extraído da seguinte fonte: [http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/05\\_\\_nutricao\\_mineral/nutricao\\_mineral.pdf](http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/05__nutricao_mineral/nutricao_mineral.pdf)

Referente ao texto de **Nutrição Mineral De Plantas**

do Prof. Dr. **LÁZARO E. P. PERES** – ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA “LUIZ DE QUEIROZ -  
para maiores informações contactar pelo e-mail [lazaropp@esalq.usp.br](mailto:lazaropp@esalq.usp.br)

capacidade de absorção ocorre no período de florescimento e início de frutificação (Figura 8A). Fica evidente que as plantas conseguem regular a taxa de absorção de seus nutrientes ajustando tanto com relação à disponibilidade no solo, quanto ao seu ciclo de vida. Uma aplicação prática desse controle é que não compensa adubar uma cultura quando ela já está em final de ciclo, pois sua capacidade de absorção é muito reduzida (Figura 8B).



**FIGURA 8.** Absorção de N e K ao longo do ciclo de vida do tomateiro (*Lycopersicon esculentum* cv Santa Clara). Notar que o máximo de nutrientes absorvidos ocorre por volta de 48 e 60 dias após plantio, ou seja, na época de floração e frutificação (A). Esse pico de absorção em períodos específicos do ciclo de vida fornece evidências de que as plantas têm um controle das taxas de absorção de nutrientes, provavelmente devido à atividade de canais e carreadores. Uma consequência prática disso é que a adubação precisa ser feita no começo do ciclo e intensificada no início do período reprodutivo, pois a somatória dessas fases representa mais de 70% do total de nutrientes absorvidos. (B). Dados extraídos a partir de Fayad *et al.* (2002).

### BIBLIOGRAFIA CITADA

- APSE, M. P.; AHARON, G. S. SNEDDEN, W. A.; BLUMWALD, E. Salt tolerance conferred by over expression of a vacuolar Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiport in *Arabidopsis*. *Science*, 285:1256-1258, 1999.
- CHRISPEELS, M. J.; CRAWFORD, N. M. & SCHROEDER, J. I. Proteins for transport of water and mineral nutrients across the membranes of plant cells. *Plant Cell*, 11:661-675, 1999.
- DREW, M. C. Comparison of the effect of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system and the shoot in barley. *The New Phytologist*, 75: 479-490, 1975.
- EPSTEIN, E. **Mineral nutrition of plants: principles and perspectives**. John Wiley and Sons, New York. 1972, 412p.
- FAYAD, J. A.; FONTES, P. C. R.; CARDOSO, A. A.; FINGER, F. L. & FERREIRA, F. A. Absorção de nutrientes pelo tomateiro cultivado sob condições de campo e de ambiente protegido. *Horticultura brasileira*, 20:90-94, 2002.
- HIGINBOTHAM, N.; ETHERTON, B. & FOSTER, R. J. Mineral ion contents and cell transmembrane electropotentials of pea and oat seedling tissue. *Plant Physiology*, 42:37-46, 1967.
- PERES, L. E. P. & KERBAUY, G. B. Controle hormonal do desenvolvimento das raízes. *Universa*, 8:181-195, 2000.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. **Plant physiology**. California, The Benjamin/Cummings Publishing Co., 1998, 559 p.
- TANNER, W. & CASPARI, T. Membrane transport carriers. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47:595-626, 1996.

### BIBLIOGRAFIA COMPLEMENTAR

- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 1996. 728 p.
- SALISBURY, F. B. & ROSS, C. W. **Plant physiology**. Belmont, Wadsworth Publ. Co, 1991. 682 p.
- ATENÇÃO:** Para maiores informações verificar o texto [Transporte de Solutos, no capítulo 6, p.115-136 encontrado na mais recente bibliografia de Fisiologia Vegetal.](#)
- TAIZ, L., ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 2004. 3ª ed. Trad. Eliane Romanato Santarém et al. Porto Alegre: Artmed. 719 p.
- Também, muito pertinente a bibliografia abaixo para ampliar seus conhecimentos.**
- KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. Ed. Guanabara Koogan, S.A. 452 p. 2004.