

Papel da Nutrição Mineral na Formação de Raízes Adventícias em Plantas Lenhosas

Ana Catarina Monteiro Carvalho Mori da Cunha⁽¹⁾, Haroldo Nogueira de Paiva^(1,2), Aloisio Xavier^(1,3), Wagner Campos Otoni^(1,4)

⁽¹⁾ Universidade Federal de Viçosa, Avenida Peter Henry Rolfs, s/n, Campus Universitário, Viçosa - MG, CEP 36570-000. E-mail: catarina_mori@yahoo.com.br; ⁽²⁾ hnpaiva@ufv.br; ⁽³⁾ xavier@ufv.br; ⁽⁴⁾ wotoni@ufv.br

Resumo - Na propagação vegetativa por estaquia, o estado nutricional determinará a quantidade de carboidratos, auxinas, entre outros compostos metabólicos, fundamentais à iniciação radicial e à velocidade com que esta ocorre. Sendo assim, especial atenção deve ser dada às plantas matrizes, visando atender às exigências nutricionais requeridas no processo de rizogênese adventícia. Embora a nutrição mineral e o enraizamento adventício estejam intimamente relacionados, o assunto é complexo visto que a formação de raízes em estacas inclui múltiplas fases e poucos estudos têm distinguido a relação entre a nutrição mineral e as fases da rizogênese. Nesta revisão, as fases da rizogênese foram abordadas e os papéis e requerimentos nutricionais foram discutidos. Percebe-se que existe carência de informações sobre vários processos envolvidos na formação de raízes adventícias.

Termos para indexação: Propagação vegetativa, enraizamento adventício, nutrição mineral, fases do enraizamento, estaquia.

The Role of Mineral Nutrition on Adventitious Rooting in Woody Plant Species

Abstract - In vegetative propagation by means of root cuttings, the nutritional status determines the amount of carbohydrates, endogenous auxin levels, among other metabolites, fundamental for the root initiation and to the speed that rhizogenic events progress. An especial attention should be given to the nutritional status of the donor-plants, in order to better assist the nutritional demands by the adventitious rooting process. Although mineral nutrition and adventitious rooting are intimately related, the subject is rather difficult to study, since the later involves multiple steps and few studies have aimed to elucidate the relationship between the mineral nutrition and rooting phases. In this review, the phases of the rhizogenesis are highlighted and the role minerals and nutritional requirements are discussed. It is noticed a lack of information regarding several processes involved on adventitious rooting.

Index terms: Vegetative propagation, adventitious rooting, nutrition mineral, rooting phases, cutting.

Introdução

Em silvicultura, a propagação vegetativa é amplamente utilizada para multiplicar plantas-elite obtidas em programas de cruzamento ou selecionadas a partir de populações naturais, sendo etapa essencial na propagação de espécies lenhosas economicamente importantes.

O sistema de clonagem de *Eucalyptus*, por exemplo, tem sido baseado no enraizamento de estacas obtidas a partir de genótipos híbridos superiores e, dessa forma, a propagação vegetativa tem se tornado importante ferramenta para aumentar a competitividade entre as empresas florestais, transformando os ganhos genéticos em benefícios para a indústria (ASSIS et al., 2004).

Assim, a importância de se conhecer os efeitos dos fatores que afetam a formação de raízes e suas implicações está relacionada ao sucesso da produção de mudas via enraizamento adventício. Mokodeti et al. (2000) afirmam que o enraizamento adventício, mesmo em condições *in vitro*, é genótipo-dependente. De forma que diferentes espécies, híbridos, e mesmo diferentes clones da mesma espécie podem requerer diferentes condições de cultivo.

Nesse contexto, o estado nutricional da planta matriz que fornecerá os propágulos para o enraizamento de estacas é fator determinante no sucesso da propagação vegetativa pela estaquia, tendo em vista que o estado nutricional determinará a quantidade de carboidratos,

auxinas, entre outros compostos metabólicos, fundamentais à iniciação radicial e à velocidade com que esta ocorre (MALAVASI, 1994; HIGASHI et al., 2004). Sendo assim, especial atenção deve ser dada à nutrição da planta matriz, visando atender às exigências nutricionais requeridas no processo de rizogênese adventícia.

Tem sido observado que a formação de raízes adventícias decorre da interação de fatores existentes nos tecidos e da translocação de substâncias sintetizadas nas folhas e gemas em desenvolvimento, sendo que, dentre esses fatores, a composição mineral de uma planta é de fundamental importância, devido à influência no seu comportamento morfofisiológico (NICOLOSO et al., 1999).

Além disso, há relação significativa entre a nutrição mineral e o enraizamento (MALAVASI, 1994). No entanto, a importância de vários nutrientes neste processo ainda não está totalmente esclarecida. De modo geral, qualquer nutriente envolvido nos processos metabólicos, associados à diferenciação e formação de sistema radicular, é considerado essencial para a iniciação radicular. Dessa forma, o fator nutricional influencia diretamente no enraizamento das estacas, uma vez que nutrientes estão envolvidos nos processos bioquímicos e fisiológicos da planta (PAULA et al., 2000).

Segundo Xavier (2002), a nutrição mineral pode influenciar o enraizamento de estacas de duas formas distintas: decorrente do vigor vegetativo da planta matriz, da qual são coletadas as brotações, ou do próprio estado nutricional do material coletado.

Embora o enraizamento e a nutrição mineral estejam intimamente relacionados, poucos estudos têm sido divulgados visando à caracterização dos efeitos de nutrientes específicos. É o que relatam Assis e Teixeira (1998) quando destacam a nutrição mineral como um dos fatores envolvidos nos obstáculos ao conhecimento dos fenômenos relacionados ao processo de formação de raízes no que se refere à dificuldade de isolar e caracterizar os fatores que os controlam, em virtude de sua complexidade e da grande interação existente entre eles.

No que se refere especificamente aos nutrientes minerais, estes possuem funções essenciais e específicas no metabolismo vegetal: podem agir como constituintes da estrutura orgânica, ativadores de reações enzimáticas, carreadores de cargas e osmorreguladores (MARSCHNER, 1995). Dessa forma, a nutrição mineral

é considerada um fator chave que afeta a predisposição ao enraizamento adventício devido ao seu envolvimento na determinação de respostas morfogenéticas das plantas, como a formação de raízes laterais e a modulação do comprimento e densidade das raízes (ASSIS et al., 2004). Além disso, o estado nutricional desempenha papel importante nas fases de indução e de formação de raízes adventícias, gerando respostas diferenciadas, tanto em relação aos nutrientes como em relação às concentrações testadas (SCHAWAMBACH et al., 2005).

De maneira geral, evidencia-se grande carência de informações científicas sobre a importância de determinados nutrientes, bem como sobre a nutrição dos propágulos em geral, no processo de iniciação, formação, crescimento e desenvolvimento das raízes adventícias em estacas num processo de propagação vegetativa de espécies lenhosas florestais. Portanto, as informações sobre a nutrição mineral assumem grande importância, principalmente, quando se visa à utilização mais adequada dos nutrientes em função das exigências nutricionais de diferentes espécies, clones ou grupos de clones (SGARBI et al., 1999).

Análises das mudanças bioquímicas durante o enraizamento adventício de estacas, antes e durante as mudanças anatômicas, foram realizadas em diversas espécies crescendo em uma variedade de condições, e essas permitiram a identificação de alguns fatores endógenos que regulam o processo (ASSIS et al., 2004).

Muitos fatores ambientais e endógenos podem regular o desenvolvimento de raízes adventícias, incluindo a luz, a temperatura, os hormônios e os açúcares (FETTNETO et al., 1992, 2001; DE SMET et al., 2006; FRANCIS; HALFORD, 2006; RUEDELL, 2008). Os açúcares constituem um dos fatores mais importantes para os processos biossintéticos necessários para o enraizamento, visto que são utilizados não somente como fonte energética, mas também como constituinte de componentes estruturais das células e da parede celular (HAISSIG, 1974a, 1974b; TAKAHASHI et al., 2003; FRANCIS; HALFORD, 2006).

Diante da importância da nutrição mineral no processo de rizogênese adventícia e da carência de informações disponíveis, a presente revisão teve como objetivo abordar o papel da nutrição mineral na formação das raízes adventícias, enfocando os requerimentos nutricionais durante as fases do processo.

Requerimentos nutricionais durante as fases da rizogênese adventícia

As raízes adventícias podem originar-se de grupos de células maduras de vários tecidos, como de caule ou folha, em caules subterrâneos e em regiões mais ou menos velhas das próprias raízes. Essas células entram no ciclo celular, retomando a capacidade de se dividirem, formando assim um meristema radicular de maneira análoga à formação de raízes laterais, tendo a origem endógena (APPEZZATO-DA-GLÓRIA; HAYASHI, 2003; MERCIER, 2004; DE SMET et al., 2006; VANNESTE et al., 2007).

A formação de raízes adventícias é um processo que inclui múltiplos estágios. Para fins práticos, segundo Fett-Neto et al. (1992, 2001), os múltiplos estágios da rizogênese podem ser divididos em duas fases: 1 – indução: etapa de processos moleculares e bioquímicos, sem alterações visíveis e; 2 – formação: correspondendo a divisões celulares e crescimento das novas raízes. Todavia, poucos trabalhos distinguem os efeitos dos nutrientes em cada um desses estágios, principalmente devido à complexidade do processo. Nesta revisão, será abordada a divisão proposta por Fett-Neto et al. (1992, 2001), visando estabelecer um paralelo entre as fases da rizogênese adventícia e os aspectos de requerimentos nutricionais das estacas no processo de propagação clonal.

A fase de indução das raízes envolve a desdiferenciação de células específicas, levando à formação de um novo meristema. Ainda, segundo diversos autores, a iniciação radicular é dependente da sinalização por auxina, seja esta endógena ou mediante aplicação nas estacas. Além disso, qualquer nutriente que participe nos processos metabólicos associados com a desdiferenciação e a formação de meristemas é imprescindível para a fase de indução. Baseado nessas informações, pode-se elaborar uma longa lista de nutrientes minerais essenciais para a iniciação de raízes, a qual provavelmente inclui a maioria dos nutrientes requeridos para o crescimento das plantas em geral (BLAZICH, 1988). Contudo, esse autor, as pesquisas têm negligenciado a identificação dos nutrientes essenciais para a iniciação das raízes baseado em evidências diretas e, basicamente, têm estudado a importância relativa de nutrientes particulares no enraizamento adventício. Isto pode ser atribuído à dificuldade de isolar e caracterizar os nutrientes que controlam cada fase do processo, devido à grande

complexidade e interação existente tanto entre os nutrientes envolvidos quanto hormônios, enzimas, dentre outros.

De acordo com Blazich (1988), os poucos estudos que avaliam a mobilização e redistribuição de nutrientes nas estacas durante o enraizamento têm apontado claramente para o papel que os minerais desempenham na iniciação de raízes. Para o mesmo autor, a mobilização dos nutrientes minerais na base da estaca durante a iniciação das raízes é forte indicação de que a nutrição mineral é fundamental nessa fase do processo. Entretanto, a falta de mobilização não deve governar a necessidade para um nutriente particular, pois o cálcio, por exemplo, é considerado imóvel, no entanto é importante na iniciação do primórdio radicular. Além disso, devido à falta de informações a respeito da mobilização de nutrientes na base da estaca durante a iniciação, pode-se discutir que a iniciação é influenciada primeiramente pelo teor inicial de nutrientes na base da estaca (MALAVASI, 1994). Nesse contexto, tornam-se necessários estudos visando correlacionar o enraizamento com os níveis de nutrição particular da planta-matriz.

Segundo Haissig (1986), a aplicação de nutrientes minerais na base das estacas geralmente não é necessária durante a fase de indução, visto os nutrientes endógenos serem basipetamente transportados a partir dos brotos.

Se realmente os minerais não são mobilizados durante a iniciação das raízes, estudos de nutrição que abordem dados como porcentagem e número de raízes serão úteis para esclarecer a importância de cada nutriente específico na iniciação das mesmas (BLAZICH, 1988). O mesmo autor afirma, ainda, que tratamentos com nutrientes evidenciando aumentos da porcentagem de enraizamento e aumento do número de raízes, ou dados similares, podem ser interpretados como reflexo de uma maior iniciação de raízes. No entanto, cuidados devem ser tomados no uso de tais dados, porque a iniciação de raízes ocorre em nível celular e estes dados são medidas indiretas da iniciação de raízes.

O movimento de nutrientes na base da estaca após a iniciação das raízes é um indicio de que estes nutrientes são necessários para o crescimento e desenvolvimento das raízes (BLAZICH, 1988). Embora os nutrientes sejam mobilizados na base da estaca para que ocorra o crescimento e desenvolvimento das raízes, estudos mostram que um certo número de raízes deve ser iniciado antes que a mobilização ocorra.

Principais nutrientes envolvidos na rizogênese

A nutrição mineral é considerada fator determinante para a predisposição ao enraizamento, tendo em vista o seu envolvimento na determinação de repostas morfogênicas das plantas, tais como a formação de raízes adventícias, bem como, a modulação do comprimento e densidade das mesmas. Desta forma, ao se considerar a influência dos vários nutrientes no enraizamento adventício, é necessário analisar o papel de cada nutriente, em particular em cada fase do processo. Neste contexto, realizou-se, como base em informações disponíveis em literatura, uma análise do papel dos principais nutrientes envolvidos na rizogênese adventícia de espécies lenhosas.

Nitrogênio (N)

O N é essencial para a síntese de proteínas, ácidos nucleicos e muitos outros importantes constituintes celulares, incluindo as membranas (SOUZA; FERNANDES, 2006), além de diversos produtos secundários (MARSCHNER, 1995). Considerando que as células dos primórdios radiculares sintetizam RNA, DNA e proteínas, substâncias que interferem ou causam modificações na síntese dessas macromoléculas podem bloquear a iniciação dos primórdios de raízes (HAISSIG, 1974b).

A influência desse nutriente na iniciação das raízes pode ser manifestada pela relação do nutriente no metabolismo de carboidratos, que é a fonte de energia para a iniciação dos primórdios radiculares, na relação C/N (onde alta relação C/N tem se correlacionado positivamente com o enraizamento) (HARTMANN et al., 2002) e interações hormonais (SOUZA; FERNANDES, 2006).

A porcentagem de enraizamento de microestacas de *Eucalyptus globulus* foi afetada pela nutrição com nitrato, devido ao efeito de tratamentos externos, nos quais foram aplicadas concentrações tóxicas (120 mM) (SCHAWAMBACH et al., 2005). Segundo esses autores, a remoção do amônio e a reposição com concentrações moderadas de nitrato revelaram significativo progresso do enraizamento. As razões dos possíveis efeitos positivos causados pelo nitrato no enraizamento devem estar relacionadas ao seu papel de indutor de raízes laterais (ZHANG et al., 1999).

A forma nitrogenada (nitrato e amônio) usada na fertirrigação de minicepas em minijardim clonal de *Eucalyptus dunnii* influenciou positivamente na

produtividade, no enraizamento e na qualidade das mudas formadas, destacando que o uso da forma amoniacal permitiu resultados superiores (ROSA, 2006). O mesmo autor encontrou resposta positiva e relação direta com a concentração de N ministrada e a maior produção de brotos por minicepa.

Higashi et al. (2000a) verificaram interação entre as doses de N e os clones de eucalipto, para a concentração de nutrientes e porcentagem de enraizamento. Para um dos clones observou-se relação positiva entre o aumento da dose de N ministrada às minicepas e o percentual de enraizamento.

Os resultados observados por Haissig (1986) estão de acordo com os obtidos por Fachinello et al. (1988). Esses, ao trabalharem com estacas de ramos de porta-enxerto de macieira (MM 106), observaram que estacas de plantas de macieira bem nutridas, mas com teores mais baixos de N, enraizaram com maior facilidade, concluindo que o aumento nos teores de açúcares solúveis e de N total na estaca não são acompanhados por aumento de enraizamento.

Fósforo (P)

Plantas com deficiência de P apresentam maior concentração de carboidratos nas raízes do que plantas que recebem o nutriente (MARSCHNER, 1995; ARAÚJO; MACHADO, 2006). Isto porque o adenosina trifosfato (ATP) é requerido nas conversões enzimáticas que degradam o carboidrato, que é a fonte de energia necessária para a iniciação de raízes (HAISSIG, 1974b). O P atua na síntese de DNA e RNA, além de ser componente integral de compostos importantes das células vegetais, incluindo intermediários da respiração e fotossíntese, bem como atua na estabilidade de membranas (ARAÚJO; MACHADO, 2006; TAIZ; ZEIGER, 2008).

Em estudo com microestacas de *Eucalyptus globulus*, verificou-se que deficiência de P nas fases de indução e formação reduziu significativamente o comprimento da maior raiz (SCHAWAMBACH et al., 2005).

Conforme Bucio et al. (2002), a primeira adaptação das plantas à baixa disponibilidade de P é a mudança no sistema radicular, ou seja, alterações na ramificação, comprimento total, alongamento de pêlos radiculares e formação de raízes laterais. Segundo os autores, em estudos com plântulas de *Arabidopsis* cultivadas na ausência de P no meio, e utilizando tratamentos com auxina e antagonistas de auxina, observou-se que as mudanças no sistema radicular estavam relacionadas ao aumento da sensibilidade das raízes à auxina.

Sugerindo, portanto, que este regulador desempenha papel fundamental nas modificações do sistema radicular por disponibilidade de P.

Potássio (K)

O K atua em muitos processos fisiológicos, dentre os quais destacam-se: manutenção do turgor celular, regulação da abertura e fechamento dos estômatos, transporte e o armazenamento e transporte de carboidratos, síntese de proteínas, síntese de amido nas folhas (MEURER, 2006; MALAVOLTA, 2006; TAIZ; ZEIGER, 2008). Funções essas que conferem ao nutriente significativa importância na fase de indução. A manutenção da turgescência celular é desejável em estacas em início do processo de rizogênese, pois a perda de água pode ser prejudicial ao processo, podendo até mesmo levar a morte das estacas antes da formação de raízes, sendo que o controle da abertura estomática também influencia a manutenção de um estado hídrico desejável.

Dentre as funções do K nos processos metabólicos provenientes de uma adequada adubação potássica, pode-se destacar o incremento no crescimento de raízes, além de redução em desordens fisiológicas (MEURER, 2006), denotando a relevância deste nutriente na fase de formação de raízes.

Além disso, Malavolta (2006) menciona que em plantas deficientes em K ocorre diminuição no movimento de açúcares nos tecidos, sendo que esse papel do K é explicado em parte pela ação que tem no carregamento do floema, um processo que exige a energia do ATP cuja produção é altamente dependente do cátion em questão. Estas funções atribuídas ao K conferem ao nutriente importante papel na formação de raízes adventícias, tendo em vista que, os açúcares e o ATP são fundamentais no referido processo, o que é referenciado por diversos autores, como Haissig (1974a, 1974b) e Hartmann et al. (2002).

Paula et al. (2000) observaram que a aplicação de doses crescente de potássio não influenciaram o enraizamento de estacas de clones de *Eucalyptus*. Isto indica que os teores originais desse nutriente nos tecidos das estacas encontravam-se em condições ideais, tendo em vista a sua influência no processo de formação de raízes adventícias.

Cálcio (Ca)

O Ca é requerido na divisão celular, na formação da lamela média, no processo de alongamento das raízes

e na parede celular (MARSCHNER, 1995), de modo que sua deficiência pode interferir negativamente na estruturação dos primórdios radiculares (BLAZICH, 1988). Sendo assim, torna-se clara a importância do mineral na promoção do crescimento e desenvolvimento de raízes, independente de serem ou não raízes adventícias. Ainda, estudos têm demonstrado que o Ca também é um ativador da peroxidase, enzima importante no processo de enraizamento adventício (HAISSIG, 1986).

Segundo Allan e Rubery (1991), em relação ao transporte basípeto de auxina em tecidos jovens, o efluxo de ácido indol-3-acético (AIA) é aparentemente regulado por Ca, sendo que o transporte polar de AIA está ligado com o transporte acrópeto de Ca, demonstrando a interação entre esses dois fatores.

Estudos revelam que uma interrupção no suprimento de Ca resulta imediatamente na redução do crescimento radicular seguido de escurecimento e posterior morte das raízes (MENGUEL; KIRKBY, 1982; MARSCHNER, 1995). O Ca afeta particularmente os pontos de crescimento da raiz, causa o aparecimento de núcleos poliplóides, células binucleadas, núcleos constrictos, divisões amitóticas, o crescimento é paralisado, com posterior morte das raízes (VITTI et al., 2006).

O Ca também é importante para a manutenção da rigidez da parede celular e de tecidos vegetais devido a este nutriente estar ligado a cadeias pécticas da lamela média (MARSCHNER, 1995). No entanto, segundo o mesmo autor, o afrouxamento da parede celular é requerido para que ocorra o alongamento e crescimento celular, processo no qual ocorre a acidificação do apoplasto induzida por auxina e a realocação do Ca na ligação das cadeias pécticas. A auxina também ativa a abertura de canais de entrada de Ca na membrana plasmática, levando a aumentos transitórios nas concentrações de Ca livre no citosol e a secreção deste para o apoplasto (MARSCHNER, 1995). Isto confirma o papel da auxina no alongamento celular e a posterior função do Ca na rigidez das paredes celulares.

Segundo Bellamine et al. (1998), a ausência de Ca na fase de formação proporcionou decréscimo de 45 % dos índices de enraizamento, quando comparado ao tratamento controle (com presença de Ca). Esse resultado sugere que o Ca desempenha papel essencial na fase de formação das raízes adventícias, seja como mineral, ou como mensageiro secundário na ação de auxinas. Ainda, os autores observaram que a presença de cloreto

de lantânio – LaCl_3 (substância que interage com o Ca) inibiu o enraizamento, em todas as condições de cultivo (meio de cultura com e sem presença de Ca). O efeito inibitório dessa substância é mais um indicativo do papel do Ca na formação das raízes, tendo em vista que a mesma pode interferir no influxo de Ca para dentro das células através dos canais de Ca.

Martínez Pastur et al. (2000), analisando o enraizamento *in vitro* de *Nothofagus nervosa* observaram aumentos na concentração endógena de Ca relacionados à fase de indução, provavelmente relacionadas com a regulação enzimática, divisão e metabolismo celular. Durante a fase de formação, as raízes cresceram e a concentração de Ca nos tecidos diminuiu, indicando que o nutriente participou do processo. Os mesmos autores, ao estudar diferentes concentrações de Ca no meio de cultivo, detectaram efeito significativo em relação ao nutriente no processo de enraizamento adventício, sendo que os tratamentos onde foram aplicados 60 mg.L^{-1} de Ca os índices alcançaram 100 % de enraizamento.

Para alguns clones de *Eucalyptus* spp., verificou-se estreita relação entre o teor de Ca nas brotações e o enraizamento (FIRME et al., 2000). Em estudo conduzido por Higashi et al. (2000b) avaliando a influência do estado nutricional da minicepa no enraizamento de miniestacas de *Eucalyptus* spp., observaram que aos teores de Ca mais elevados se associavam as maiores taxas de enraizamento, em todos os clones avaliados.

Assis et al. (2004) relatam que de acordo com experiência prática da Aracruz Celulose, a porcentagem de enraizamento de miniestacas de *Eucalyptus* decresce consideravelmente se a concentração foliar de Ca fica abaixo de 7 g.L^{-1} , sendo esta situação observada especialmente no inverno quando, na ausência de calor, a concentração foliar de Ca fica substancialmente menor do que nos meses mais quentes. O Ca é considerado imóvel no floema, sendo distribuído às plantas via corrente transpiratória. Como no inverno a transpiração é menor, a quantidade de Ca a ser aplicada nas minicepas deve ser maior, atingindo, portanto, a concentração foliar desejada.

Em estudo com microestacas de *Eucalyptus globulus*, verificou-se aumento do número de raízes relacionadas a um aumento na concentração de Ca, nas fases de indução e de formação de raízes (SCHAWAMBACH et al., 2005). Contudo, em relação ao comprimento da maior raiz, não foi observado efeito significativo nas fases de enraizamento sob as concentrações de Ca testadas.

Magnésio (Mg)

O Mg tem papel importante e específico na ativação de enzimas envolvidas na respiração, fotossíntese e na síntese de DNA e RNA (TAIZ; ZEIGER, 2008). Plantas deficientes em Mg apresentam teores de N protéico menores, evidenciando que a falta de Mg afeta a síntese de proteínas. Além disso, a ativação de aminoácidos exige Mg, bem como a transferência dos aminoácidos ativados para formar a cadeia polipeptídica ou protéica também necessita de Mg (VITTI et al., 2006). Diante do exposto, denota-se a clara significância deste nutriente na fase de indução, tendo em vista que a respiração gera energia para iniciação dos primórdios, bem como a síntese de ácidos nucléicos e proteínas é importante nesta fase.

Enxofre (S)

Devido à sua participação em grande número de compostos e de reações, a falta de S provoca uma série de distúrbios metabólicos: diminuição da fotossíntese e na atividade respiratória; queda na síntese de proteínas; e acúmulo de carboidratos solúveis (VITTI et al., 2006). O S é também componente do acetil-CoA, composto que faz parte do ciclo de Krebs, influenciando portanto o metabolismo de carboidratos (MARSCHNER, 1995). Estes fatores justificam a importância deste nutriente na fase de indução, pois a iniciação dos primórdios requer síntese de proteínas, bem como carboidratos como fonte de energia a partir da respiração.

A correlação entre taxa de enraizamento e teor de S nas brotações foi variável, dependendo do manejo do minijardim clonal onde foram cultivadas as minicepas (planta doadora de propágulos) (CUNHA, 2006). Isso implica na correlação negativa para estacas provenientes de minijardim clonal em tubetes com subirrigação e correlação positiva para minijardim clonal em leito de areia.

Cobre (Cu)

Plantas com deficiência de Cu apresentam baixa atividade de peroxidases, AIA oxidase e polifenol oxidase (MARSCHNER, 1995), sugerindo que deficiência de Cu seria favorável na fase de iniciação, pois com baixa atividade de AIA oxidase há um aumento nos níveis de AIA, principal hormônio exigido na fase de indução.

As enzimas polifenoloxidase, ascorbato oxidase e diamino oxidase contêm Cu, ocorrem nas paredes celulares e desempenham papel importante nas vias

biossintéticas desde fenol via quinona até a formação de lignina. Sob deficiência do nutriente, há diminuição das atividades dessas enzimas, levando ao acúmulo de fenóis e à diminuição da lignificação da parede celular (KIRKBY; RÖMHELD, 2007). Além disso, a polifenoloxidase catalisa a oxidação de alguns fenóis que podem agir como precursores da lignina (MARSCHNER, 1995), o que pode ser prejudicial na fase de formação da rizogênese adventícia.

Ferro (Fe)

O Fe participa da biossíntese de enzimas com grupamento heme (tais como peroxidase, citocromo oxidase e catalase), sendo incorporado no complexo porfirínico (MARSCHNER, 1995). Assim, segundo Fang e Kao (2000), o Fe está relacionado à atividade de peroxidases que são enzimas envolvidas no crescimento e expansão celulares, diferenciação e desenvolvimento, catabolismo de auxina e lignificação. Sob deficiência de Fe, a atividade de peroxidases na raiz diminui, o que pode restringir o catabolismo de auxinas, favorecendo a ação destas, provavelmente promovendo a indução de raízes.

Em raízes, a deficiência de Fe está relacionada com a inibição na elongação (MARSCHNER, 1995), sugerindo a importância deste nutriente na fase de formação das raízes adventícias.

Ainda, as peroxidases ligadas à parede celular catalisam o segundo tipo de reação na polimerização de fenóis para a formação de lignina, sendo que sob baixa atividade das peroxidases ocorrem problemas na formação da parede celular e na lignificação, juntamente com a ocorrência de acúmulo de substâncias fenólicas (KIRKBY; RÖMHELD, 2007), sendo essas liberadas na solução externa (OLSEN et al., 1981), o que pode prejudicar a formação de raízes. Dessa forma, a presença de Fe na fase de formação permite o desenvolvimento de células com parede celular bem formada e lignificada.

Schawambach et al. (2005), em estudo com microestacas de *Eucalyptus globulus*, observaram que o Fe não afetou significativamente o número de raízes nas fases de indução e de formação. No entanto, o comprimento da maior raiz foi afetado significativamente pelo Fe na fase de indução.

Tinley (1961), ao estudar o efeito do Fe no enraizamento de estacas de *Hevea brasiliensis*, observou que nos tratamentos com adição de Fe houve aumento do enraizamento em relação ao tratamento controle, indicando que níveis mais elevados do

nutriente promovem aumento da formação de raízes adventícias.

Manganês (Mn)

O Mn promove a ação de enzimas que oxidam AIA, como peroxidases com ação AIA oxidase. Este papel do Mn pode ser relevante considerando as diferentes fases do enraizamento e a ação das peroxidases nas mesmas. Em plantas deficientes em Mn, a atividade de AIA oxidase é muito alta, embora isso também possa ser verificado em plantas submetidas a concentrações tóxicas, demonstrando que o papel do Mn ainda é um fator obscuro (MARSCHNER, 1995). Segundo Blazich (1988), a AIA oxidase promove a destruição da auxina, principal hormônio indutor do enraizamento. Plantas deficientes em Mn também apresentam queda no teor de carboidratos, principal fonte de energia para o processo de rizogênese adventícia, parecendo que este é um fator-chave para a diminuição no crescimento de raízes de plantas deficientes do nutriente (MARSCHNER, 1995; KIRKBY; RÖMHELD, 2007).

No entanto, o Mn está envolvido no alongamento celular, de forma que sob deficiência do nutriente ocorre declínio na extensão celular. Além disso, como o Mn está envolvido como co-fator na atividade de algumas peroxidases, sua deficiência ocasiona baixo teor de lignina nas raízes (MARSCHNER, 1995), o que pode ser prejudicial na fase de formação das raízes adventícias. Segundo Kirkby e Römheld (2007), concentrações mais baixas de compostos fenólicos e lignina foram detectadas em tecidos deficientes em Mn. Sendo assim, observam-se requerimentos opostos em relação a este nutriente durante as fases da rizogênese, ou seja, o nutriente é prejudicial à iniciação das raízes adventícias, mas é fundamental na fase de formação.

Schawambach et al. (2005), em estudo com microestacas de *E. globulus*, verificaram que a deficiência de Mn na fase de indução aumentou significativamente o comprimento das raízes, comparada à deficiência de Mn na fase de formação. Já em relação ao número de raízes, não foi verificada diferença significativa em nenhuma das fases.

A influência do Mn no enraizamento adventício foi relatada em estudo conduzido por Reuveni e Raviv (1981), em mudas de abacateiro (*Persea americana*). Estacas de cultivares de difícil enraizamento apresentaram maiores níveis do nutriente nos tecidos foliares do que as cultivares de fácil enraizamento.

Zinco (Zn)

Conforme Kirkby e Römheld (2007), o Zn está estreitamente envolvido no metabolismo do N nas plantas. Além disso, 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 protéica 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.

Alguns dos efeitos da deficiência de Zn são a redução no crescimento e a redução no tamanho das folhas, sendo essas características presumivelmente relacionadas a distúrbios no metabolismo das auxinas (AIA em particular) (MARSCHNER, 1995; MALTA et al., 2002), tendo em vista que o Zn pode promover a formação do precursor de auxina, o triptofano (HARTMANN et al., 2002). Desta forma, acredita-se que os fenóis, em condição de oxidação, reagem com o triptofano para formar a auxina (AIA) (DUTRA et al., 2002).

Segundo Haissig (1986), um balanço nutricional das plantas doadoras de propágulos parece estar ligado à produção de triptofano e de substâncias de reserva, de modo que aumento dos níveis endógenos de AIA pode ser favorecido pelo Zn, por meio de seu efeito no aumento da produção de triptofano (HARTMANN et al., 2002). Entretanto, apesar dos fatores mencionados, e da comprovada essencialidade do Zn em vários processos metabólicos da planta, pouca atenção tem sido dispensada ao possível uso deste nutriente como co-fator importante no enraizamento, podendo até mesmo substituir a utilização de auxinas sintéticas (NICOLOSO et al., 1999).

Segundo Dell e Wilson (1985), a deficiência de Zn causou redução na massa e no comprimento das raízes de *Eucalyptus maculata*, *E. marginata* e *E. patens*.

Em experimento conduzido por Schawambach et al. (2005), a porcentagem de enraizamento de microestacas de *E. globulus* foi influenciada pelo Zn, em parte devido aos efeitos de tratamentos externos, nos quais a concentração de Zn foi deficiente. Para esses mesmos autores, a remoção do Zn resulta em decréscimo na porcentagem de enraizamento e queda no número de raízes por estaca enraizada quando comparada às concentrações de 30 mM e 60 mM de Zn.

Excesso de Zn pode causar toxidez, levando à inibição

do alongamento de raízes (MARSCHNER, 1995). Em estudo avaliando a toxidez de Zn em *E. maculata* e em *E. urophylla*, observou-se que as raízes ficaram escurecidas e pouco desenvolvidas (fato que pode ser atribuído à deficiência induzida de Ca), sendo ainda observado maior dano na produção de massa de raízes do que da parte aérea (SOARES et al., 2001).

Boro (B)

As principais funções relatadas sobre o B nos processos fisiológicos são relacionadas com a formação e estabilização da parede celular, com a lignificação e diferenciação do xilema (FURLANI, 2004), ao metabolismo de carboidratos e transporte de açúcares através de membranas, síntese de ácidos nucleicos e fitohormônios (TAIZ; ZEIGER, 2008), o que sugere a importância deste micronutriente nas fases de indução e formação de raízes adventícias.

Josten e Kutschera (1999) relataram que, em ausência de B, o crescimento de plantas intactas é rapidamente inibido, bem como não se observa enraizamento adventício em estacas com extrema deficiência deste nutriente, sugerindo que este micronutriente é requerido para manutenção da divisão celular, expansão celular, ou ambos os processos. Ainda, os mesmos autores afirmam que a organização do primórdio e o subsequente crescimento e diferenciação destes em raízes somente é observada na presença de B. Isto ocorre porque o B estimula a atividade meristemática das células e causa o alongamento e a diferenciação de raízes.

A deficiência de B aumenta a concentração de fenóis, bem como a concentração de auxina torna-se mais elevada do que em plantas que receberam B. Os altos níveis de AIA em plantas deficientes em B podem ser atribuídos à inibição de AIA oxidase pelo acúmulo de fenóis (CAKMAK; RÖMHELD, 1997). Assim, Marschner (1995) afirma que o papel do B no metabolismo de AIA deve ser um efeito secundário, resultante de efeitos primários de B no metabolismo de fenóis.

Além disso, o B influencia o controle de enzimas envolvidas no metabolismo de carboidratos, fenóis, lignina, auxinas e ácidos nucleicos (LEWIS, 1980), o que demonstra a importância desse nutriente nas fases de indução e formação do processo de rizogênese adventícia. Para o mesmo autor, do ponto de vista fisiológico e bioquímico, a cadeia metabólica que envolve B, lignificação e peroxidases está ligada ao metabolismo de hormônios, especialmente as auxinas.

Outra característica do B é que o nutriente pode aumentar a atividade da AIA oxidase, regulando os níveis endógenos de auxinas (HARTMANN et al., 2002). Ainda, Jarvis et al. (1983) sugerem que o B regula os teores endógenos de auxinas durante o crescimento de raízes, por aumentar a atividade da AIA oxidase.

Segundo Marschner (1995), o B participa na organização da parede celular e na estrutura e função da membrana, o que pode ser crítico para a expansão celular apropriada. Ainda, o B é requerido como agente ligante entre dímeros de polissacarídeos pécticos do tipo ramnogalacturonano II na parede celular primária (TAIZ; ZEIGER, 2008).

De acordo com Lewis (1980), o B está envolvido na biossíntese de lignina e, juntamente com a auxina, na diferenciação do xilema e no desenvolvimento das raízes, sendo que, sob deficiência de B, observa-se baixa lignificação e diferenciação do xilema.

Herrera et al. (2004) consideram o B um co-fator do enraizamento, atuando no processo rizogênico somente após a ação das auxinas no alongamento celular e alteração da membrana celular, com o B facilitando o transporte através das membranas ou na manutenção da integridade destas. Da mesma forma, Middleton et al. (1978), Eliasson (1978), Lewis (1980), Hirsch et al. (1982) e Jarvis et al. (1984) afirmam que a iniciação de raízes nas estacas é estimulada pela auxina, e o posterior crescimento pelo B. De acordo com Blazich (1988), o B estimula preferencialmente o enraizamento pela promoção do crescimento e desenvolvimento da raiz em relação à indução de raízes adventícias.

Para Assis e Teixeira (1998), o B tem sido considerado mais importante no crescimento de raízes do que no enraizamento. Entretanto, em algumas espécies, interage com as auxinas, aumentando a porcentagem de enraizamento, o número de raízes por estaca e o comprimento de raízes. Esses autores relatam que, na ausência de B, a influência do ácido indolbutírico no enraizamento vai apenas até estágios muito preliminares da iniciação de primórdios. Ainda, acredita-se que a ação

estimuladora do B no enraizamento esteja ligada à sua interferência no processo de oxidação, pelo aumento da mobilização dos ácidos cítrico e isocítrico, ricos em oxigênio, para o interior dos tecidos.

Segundo Martínez Pastur et al. (2000), as concentrações de B no meio de cultivo não influenciaram a porcentagem de enraizamento de *Nothofagus nervosa*, sendo que, na ausência do nutriente, o enraizamento progrediu até o 13º dia, mas não alcançou a porcentagem máxima até o fim do período de cultivo.

O enraizamento de microestacas de *E. globulus* aumentou em 10 % com a remoção de B do meio de cultura de formação de raízes (TRINDADE; PAIS, 1997). Resultados semelhantes foram observados por Ono et al. (1995), ou seja, a suplementação de B no cultivo *in vitro* de *Actinidia chinensis* não promoveu aumentos na porcentagem de enraizamento.

Molibdênio (Mo)

Segundo Kirkby e Römheld (2007), plantas deficientes em Mo mostram aumento na atividade da ribonuclease, enquanto a concentração de proteínas diminui, indicando o envolvimento deste micronutriente na síntese de proteínas, a qual é essencial na fase de indução.

Com base nos trabalhos consultados, elaborou-se a Tabela 1, na qual é apresentado um resumo das principais funções relacionadas aos requerimentos de macro e micronutrientes durante a rizogênese adventícia, em suas fases de indução e de formação de raízes.

Atenção especial deve ser dada ao fato de que na fase de formação de raízes alguns eventos fisiológicos e bioquímicos são os mesmos que ocorrem na fase de indução, a saber: síntese de proteínas e ácidos nucléicos, metabolismo de carboidratos, metabolismo de hormônios, divisão celular, metabolismo de peroxidases e fenóis, respiração e fotossíntese. No entanto, as exigências quantitativas de várias substâncias biossintetizadas por estes processos são diferentes nas duas fases, na maior parte dos casos.

Tabela 1. Requerimentos nutricionais durante o processo de rizogênese adventícia.

Função/Atuação	Nutriente(s) requerido(s)	Fontes
<i>Fase de indução</i>		
Síntese de proteínas	N, K, Mg, S, Zn, Mo	Souza e Fernandes (2006); Meurer (2006); Vitti et al. (2006); Kirkby e Römheld (2007).
Síntese de ácidos nucléicos	N, P, Mg, Zn, B, Mo	Lewis (1980); Souza e Fernandes (2006); Araújo e Machado (2006); Kirkby e Römheld (2007); Taiz e Zeiger (2008).
Metabolismo de carboidratos	N, P, K, S, Mn, B	Lewis (1980); Marschner (1995); Hartmann et al. (2002); Meurer (2006); Vitti et al. (2006); Araújo e Machado (2006); Kirkby e Römheld (2007); Taiz e Zeiger (2008).
Metabolismo de hormônios	N, Ca, Zn, B, Fe, Mn, Cu	Lewis (1980); Jarvis et al. (1983); Blazich (1988); Allan e Rubery (1991); Marschner (1995); Fang e Kao (2000); Hartmann et al. (2002); Malta et al. (2002); Souza e Fernandes (2006); Kirkby e Römheld (2007); Taiz e Zeiger (2008).
Osmorregulação	K	Meurer (2006).
Divisão celular	Ca, B	Blazich (1988); Marschner (1995); Josten e Kutschera (1999).
Metabolismo de peroxidases	Ca, Cu, Fe, Mn, B	Lewis (1980); Haissig (1986); Marschner (1995); Fang e Kao (2000); Kirkby e Römheld (2007).
Metabolismo de fenóis	Cu, B, Zn	Lewis (1980); Marschner (1995); Cakmak e Römheld (1997); Dutra et al. (2002); Kirkby e Römheld (2007).
Respiração	N, P, K, S, Mg	Hartmann et al. (2002); Vitti et al. (2006); Araújo e Machado (2006); Taiz e Zeiger (2008).
<i>Fase de formação</i>		
Formação da parede celular	Ca, Fe, Cu, B	Blazich (1988); Marschner (1995); Kirkby e Römheld (2007); Taiz e Zeiger (2008).
Lignificação	Cu, Fe, Mn, B	Lewis (1980); Fang e Kao (2000); Kirkby e Römheld (2007).
Alongamento celular	Ca, Fe, Mn, Zn, B	Marschner (1995); Josten e Kutschera (1999); Fang e Kao (2000); Herrera et al. (2004).

Considerações finais

Apesar da importância da nutrição mineral na rizogênese adventícia, a influência de vários nutrientes neste processo ainda não está completamente esclarecida. A compreensão tem sido lenta devido à complexidade do processo que inclui numerosas fases, mas que pode, como abordado anteriormente, ser reduzida a duas: indução e formação. Portanto, ao se considerar a influência de cada nutriente, em particular no enraizamento adventício, deve-se considerar o papel e a importância do nutriente em questão em cada fase do processo.

A mobilização de nutrientes minerais durante a iniciação radicular é diferente da mobilização que ocorre durante o crescimento e desenvolvimento da

raiz, sendo mais acentuada nesta última fase. Esta observação sugere que a influência da nutrição mineral na iniciação radicular é altamente dependente dos níveis iniciais dentro daquela porção da estaca onde as raízes serão formadas. Ainda, o estado nutricional do vegetal pode atuar sinergisticamente com vários fatores que induzem o enraizamento e afetam o crescimento e vigor pós-propagação (MALAVASI, 1994).

De modo geral, qualquer nutriente envolvido nos processos metabólicos da planta associados à desdiferenciação e formação do meristema radicular é essencial para a iniciação radicular. Nessa linha de raciocínio, pode-se inferir sobre a necessidade de N, P, K, Mg, S, B, Zn e Mo, tendo em vista o papel destes nutrientes na síntese de proteínas e ácidos nucléicos.

Além disso, evidências diretas ou indiretas indicam que Ca, Fe, Cu e Mn também são importantes na fase de indução. Durante a fase de formação, Ca, Fe, Cu, B, Mn e Zn são nutrientes que apresentam papel de extrema relevância, pois participam da formação de parede celular, lignificação e alongamento celular, processos imprescindíveis para que ocorra o crescimento e desenvolvimento do sistema radicular.

Referências

- ALLAN, A. C.; RUBERY, P. H. Calcium deficiency and auxin transport in *Cucurbita pepo* L. seedlings. **Planta**, v. 183, p.604-612, 1991.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; HAYASHI, A. H. Raiz. In: APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. (Eds.) **Anatomia vegetal**. Viçosa: Editora UFV. 2003, p. 267-273.
- ARAÚJO, A. P.; MACHADO, C. T. de T. Fósforo. In: FERNANDES, M. S. (Ed.) **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 251-280.
- ASSIS, T. F.; TEIXEIRA, S. L. Enraizamento de plantas lenhosas. In: TORRES, A. C.; CALDAS, L. S.; BUSO, J. A. (Ed.) **Cultura de tecidos e transformação genética de plantas**. Brasília: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, v. 1, 1998. p. 261-296.
- ASSIS, T. F.; FETT-NETO, A. G.; ALFENAS, A. C. Current techniques and prospects for the clonal propagation of hardwood with emphasis on *Eucalyptus*. In: WALTER, C.; CARSON, M. (Ed.) **Plantation forest biotechnology for the 21st century**. New Delhi, India, Research Sign Post, v. 1, 2004. p. 303-333.
- BELLAMINE, J.; PENEL, C.; GREPPIN, H.; GASPAR, T. Confirmation of the role of auxin and calcium in the late phases of adventitious root formation. **Plant Growth Regulation**, v. 26, p. 191-194, 1998.
- BLAZICH, F. A. Mineral nutrition and adventitious rooting. In: DAVIES, T. D.; HAISSIG, B. E.; SANKHLA, N. (Ed.) **Adventitious root formation in cuttings**. Portland: Dioscorides Press, 1988. p. 61-69. (Advances in Plant Sciences Series, 2). p. 61-69.
- BUCIO, J. L.; HERNÁNDEZ-ABREU, E. H.; CALDERÓN, L. S.; NIETO-JACOBO, M. F.; SIMPSON, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system. **Plant Physiology**, v. 129, p. 244-256, 2002.
- CAKMAK, I.; RÖMHELD, V. Boron deficiency-induced impairments of cellular functions in plants. **Plant and Soil**, v. 193, p. 71-83, 1997.
- CUNHA, A. C. M. C. M. da. **Relações do estado nutricional de minicepas e condições meteorológicas com o número e o enraizamento de miniestacas de eucalipto**. 2006. 99f. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- DELL, N.; WILSON, S. A. Effect of zinc supply on growth of three species of *Eucalyptus* seedlings and wheat. **Plant and Soil**, v. 88, p. 377-384, 1985.
- DE SMET, I.; VANNESTE, S.; INZÉ, D.; BEECKMAN, T. Lateral root initiation or the birth of a new meristem. **Plant Molecular Biology**, v. 60, n. 6, p. 871-887, 2006.
- DUTRA, L. F.; KERSTEN, E.; FACHINELLO, J. C. Época de coleta, ácido indolbutírico e triptofano no enraizamento de estacas de pessegueiro. **Scientia Agricola**, v. 59, n. 2, p. 327-333, 2002.
- ELIASSON, L. Effects of nutrients and light on growth and root formation in *Pisum sativum* cuttings. **Physiologia Plantarum**, v. 43, p. 13-18, 1978.
- FACHINELLO, J. C.; LUCCHESI, A. A.; GUTIERREZ, L. E. Influência do anelamento na nutrição e o enraizamento de estacas lenhosas do porta-enxerto (Malling-Merton 106). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 23, n. 9, p. 1025-1031, 1988.
- FANG, W. C.; KAO, C. H. Enhanced peroxidase activity in rice leaves in response to excess iron, copper and zinc. **Plant Science**, v. 158, p. 71-76, 2000.
- FETT-NETO, A. G.; TEIXEIRA, S. L.; DA SILVA, E. A. M.; SANT'ANNA, R. Biochemical and morphological changes during *in vitro* rhizogenesis in cuttings of *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. **Journal of Plant Physiology**, v. 140, p. 720-728, 1992.
- FETT-NETO, A. G.; FETT, J. P.; GOULART, L. W. V.; PASQUALI, G.; TERMIGNONI, R. R.; FERREIRA, A. G. Distinct effects of auxin and light on adventitious root development in *Eucalyptus saligna* and *Eucalyptus globulus*. **Tree Physiology**, v. 21, p. 457-464, 2001.
- FIRME, D. J.; HIGASHI, E. N.; SILVEIRA, R. L. V. A.; LEITE, F. P.; GONÇALVES, A. N. Efeito da pulverização de cloreto de cálcio nas minitocças e no enraizamento das miniestacas de *Eucalyptus* spp. In: REUNIÃO DE FERTILIDADE DO SOLO E NUTRIÇÃO DE PLANTAS, 25, Santa Maria, 2000. **Resumos...** Santa Maria: SBCS/SBM, 2000. CD-ROM.
- FRANCIS, D.; HALFORD, N. G. Nutrient sensing in plant meristems. **Plant Molecular Biology**, v. 60, n. 6, p. 981-993, 2006.
- FURLANI, A. M. C. Nutrição mineral. In: KERBAUY, G.B. (Ed.) **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. p. 40-75.
- HAISSIG, B. E. Influences of auxins and auxins synergistics on adventitious root primordium initiation and development. **New Zealand Journal of Forestry Science**, v. 4, p.311-323, 1974a.
- HAISSIG, B. E. Metabolism during adventitious root primordium initiation and development. **New Zealand Journal of Forestry Science**, v. 4, p. 324-337, 1974b.
- HAISSIG, B. E. Metabolic processes in adventitious rooting of cuttings. In: JACKSON, M. B. (Ed.) **New root formation in plants and cuttings**. Dordrecht: Martinus Nijhoff, 1986. p. 141-189.
- HARTMANN, H. T.; KESTER, D. E.; DAVIES JÚNIOR, F. T.; GENEVE, R. L. (Ed.) **Plant propagation: principles and practices**. 7 ed. New Jersey: Prentice-Hall, 2002. 880p.

- HERRERA, T. I.; ONO, E. O.; LEAL, F. P. Efeitos de auxina e boro no enraizamento adventício de estacas caulinares de louro (*Laurus nobilis* L.). **Biotemas**, v. 17, n. 1, p. 65-77, 2004.
- HIGASHI, E. N.; SILVEIRA, R. L. V. A.; VALLE, C. F.; BONINE, C. A. V.; BOUCHARDET, J. A.; GONÇALVES, A. N. Efeito da aplicação de nitrogênio na concentração de nutrientes, na produção dos nutrientes, na produção e enraizamento de miniestacas de clones de *Eucalyptus* na condição de minijardim clonal. In: REUNIÃO DE FERTILIDADE DO SOLO E NUTRIÇÃO DE PLANTAS, 25, Santa Maria, 2000. **Resumos...** Santa Maria: SBSC/SBM, 2000a. CD-ROM.
- HIGASHI, E. N.; SILVEIRA, R. L. V. A.; FIRME, D. J.; LEITE, F. P.; GONÇALVES, A. N. Influência do estado nutricional da minitoca no enraizamento de miniestacas de *Eucalyptus* spp. In: REUNIÃO DE FERTILIDADE DO SOLO E NUTRIÇÃO DE PLANTAS, 25, Santa Maria, 2000b. **Resumos...** Santa Maria: SBSC/SBM, 2000. CD-ROM.
- HIGASHI, E. N.; SILVEIRA, R. L. V. A.; GONÇALVES, A. N. Nutritional monitoring and fertilization in clonal macro-, mini-, and microgardens. In: GONÇALVES, J. L. M.; BENEDETI, V. (Eds.). **Forest nutrition and fertilization**. Piracicaba: IPEF, 2004. p. 195-221.
- HIRSCH, A. M.; PENGELLY, W. L.; TORREY, J. G. Endogenous IAA levels in boron deficient and control root tips of sunflower. **Botanical Gazette**, v. 143, p. 15-19, 1982.
- JARVIS, B. C.; ALI, A. H. N.; SHAHEED, A. I. Auxin and boron interrelation to the rooting response and ageing of mung bean cuttings. **New Phytologist**, v. 95, p. 509-518, 1983.
- JARVIS, B. C.; YASMIN, S.; ALI, A. H. N.; HUNT, R. The interaction between auxin and boron in adventitious root development. **New Phytologist**, v. 97, n. 2, p. 197-204, 1984.
- JOSTEN, P.; KUTSCHERA, U. The micronutrient boron causes the development of adventitious roots in sunflower cuttings. **Annals of Botany**, v. 84, p. 337-342, 1999.
- KIRKBY, E. A.; RÖMHELD, V. Micronutrientes na fisiologia de plantas: funções absorção e mobilidade. **Encarte técnico: Informações Agrônomicas**, International Plant Nutrition Institute, n. 118, 2007. 24p.
- LEWIS, D. H. Boron, lignification and the origin of vascular plants - a unified hypothesis. **New Phytologist**, v. 84, p. 209-229, 1980.
- MALAVASI, U. C. Macropropagação vegetativa de coníferas – perspectivas biológicas e operacionais. **Floresta e Ambiente**, v. 1, n. 1, p. 131-35, 1994.
- MALAVOLTA, E. **Manual de nutrição mineral de plantas**. São Paulo: Editora Agronômica Ceres, 2006. 638p.
- MALTA, M. R.; FURTINI NETO, A. E.; ALVES, J. D.; GUIMARÃES, P. T. G. Efeito da aplicação de zinco via foliar na síntese de triptofano, aminoácidos e proteínas solúveis em mudas de cafeeiro. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 14, n. 1, p. 31-37, 2002.
- MARSCHNER, H. (Ed.) **Mineral nutrition of higher plants**. London: Academic Press. 1995. 889p.
- MARTÍNEZ PASTUR, G.; ARENA, M.; CURVETTO, N. Calcium and boron for *in vitro* rooting of *Nothofagus nervosa*. **Biocell**, v. 24, n. 1, p. 65-71, 2000.
- MENGUEL, K.; KIRKBY, E. A. **Principles of plant nutrition**. Int. Potash Institute Bern. Switzerland. 3 rd, p. 444-450, 1982.
- MERCIER, H. Auxinas. In: KERBAUY, G.B. (Ed.). **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. p. 215-249
- MEURER, E. J. Potássio. In: FERNANDES, M. S. (Ed.) **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 281-298.
- MIDDLETON, W.; JARVIS, B. C.; BOOTH, A. The boron requirement for root development in stem cuttings of *Phaseolus aureus* Roxb. **New Phytologist**, v. 81, n. 2, p. 287-297, 1978.
- MOKOTEDI, M. E. O.; WATT, M. P.; PAMMENTER, N. W.; BLAKEWAY, F. C. *In vitro* rooting and subsequent survival of two clones of cold-tolerant *Eucalyptus grandis* X *Eucalyptus nitens* Hybrid. **HortScience**, v. 35, n. 6, p. 1163-1165, 2000.
- NICOLOSO, F. T.; LAZZARI, M.; FORTUNATO, R. P. Propagação vegetativa de *Platanus acerifolia* Ait. (II) Efeito da aplicação de zinco, boro e ácido indolbutírico no enraizamento de estacas. **Ciência Rural**, v. 29, n. 3, p. 487-492, 1999.
- OLSEN, R. A.; BENNETT, J. H.; BLUME, D.; BROWN, J. C. Chemical aspects of the Fe stress response mechanism in tomatoes. **Journal of Plant Nutrition**, v. 3, p. 905-921, 1981.
- ONO, E. O.; RODRIGUES, J. D.; PINHO, S. Z. de. Enraizamento de estacas caulinares de Kiwi (*Actinidia chinensis* Planch cv Abbott) tratadas com auxina e boro. **Scientia Agricola**, v. 52, n. 3, p. 462-468, 1995.
- PAULA, T. A.; SILVEIRA, R. L. V. A.; HIGASHI, E., N.; GONÇALVES, A. N. Efeito do potássio sobre a produção e enraizamento de estacas de *Eucalyptus*. In: REUNIÃO DE FERTILIDADE DO SOLO E NUTRIÇÃO DE PLANTAS, 25. Santa Maria, 2000. **Resumos...** Santa Maria: SBSC/SBM, 2000. CD-ROM.
- REUVENI, O.; RAVIV, M. Importance of leaf retention to rooting of avocado cuttings. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.106, p. 127-130, 1981.
- ROSA, L. S. da. **Adubação nitrogenada e substratos na miniestaquia de *Eucalyptus dunnii* Maiden**. 2006. 89f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- RUEDELL, C. M. **Efeitos de carboidratos e qualidade de luz na rizogênese adventícia de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden e *Eucalyptus globulus* Labill**. 2008. 60 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Celular e Molecular) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- SCHAWAMBACH, J.; FADANELLI, C.; FETT-NETO, A. G. Mineral nutrition and adventitious rooting in microcuttings of *Eucalyptus globulus*. **Tree Physiology**, v. 25, p. 487-494, 2005.
- SGARBI, F.; SILVEIRA, R. L. V. de A.; TAKAHASHI, E. N.; CAMARGO, M. A. F. de Crescimento e produção de biomassa de clone de *Eucalyptus grandis* X *Eucalyptus urophylla* em condições de deficiência de macronutrientes, B e Zn. **Scientia Forestalis**, n. 56, p. 69-82, 1999.

- SOARES, C. R. F. S.; GRAZZIOTTI, P. H.; SIQUEIRA, J. O.; CARVALHO, J. G.; MOREIRA, F. M. S. Toxidez de zinco no crescimento e nutrição de *Eucalyptus maculata* e *Eucalyptus urophylla* em solução nutritiva. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 36, n. 2, p. 339-348, 2001.
- SOUZA, S. R.; FERNANDES, M. S. Nitrogênio. In: FERNANDES, M. S. (Ed.) **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 215-252.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. (Ed.) **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed. 2008. 820p.
- TAKAHASHI, F.; SATO-NARA, F.; KOBAYASHI, K.; SUZUKI, M.; SUZUKI, H. Sugar induced adventitious root in *Arabidopsis* seedlings. **Journal of Plant Research**, v. 116, n. 2, p. 83-91, 2003.
- TINLEY, G. H. Effect of ferric dimethyldithiocarbamate on the rooting of cuttings of *Hevea brasiliensis*. **Nature**, v. 191, p. 1217-1218, 1961.
- TRINDADE, H.; PAIS, M. S. *In vitro* studies on *Eucalyptus globulus* rooting ability. **In Vitro Cellular and Developmental Biology Plant**, v. 33, p. 1-5, 1997.
- VANNESTE, S.; INZÉ, D.; BEECKMAN, T. Auxin fuels the cell cycle engine during lateral root initiation. In: INZÉ, D. (Ed.) **Cell cycle control and plant development: Annual Plant Reviews**, v. 32. Oxford: Blackwell Pub. 2007. p. 187-202.
- VITTI, G. C.; LIMA, E.; CICARONE, F. Cálcio, Magnésio e Enxofre. In: FERNANDES, M. S. (Ed.) **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 299-325.
- XAVIER, A. **Silvicultura clonal I: princípios e técnicas de propagação vegetativa**. Viçosa, MG: UFV, 2002. 64p. (Caderno didático, 92).
- ZHANG, H.; JENNINGS, A.; BARLOW, P. W.; FORDE, B. G. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate. **Plant Biology**, v. 96, p. 529-534, 1999.

Recebido em 17 de novembro de 2008 e aprovado em 25 de maio de 2009

