

EDSON MARCIO MATTIELLO

**TRANSPORTE NO SOLO, ABSORÇÃO E TRANSLOCAÇÃO DE  
BORO POR CLONES DE EUCALIPTO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

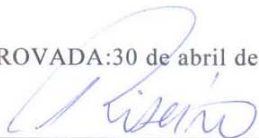
VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
2008

EDSON MARCIO MATTIELLO

**TRANSPORTE NO SOLO, ABSORÇÃO E TRANSLOCAÇÃO DE  
BORO POR CLONES DE EUCALIPTO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 30 de abril de 2008



Prof. Ivo Ribeiro da Silva  
(Co-orientador)



Prof. Nairam Félix de Barros



Prof. Everaldo Zonta



Pesquisador Fernando Palha Leite



Prof. Hugo Alberto Ruiz  
(Orientador)

A toda a minha família, pelo incentivo e pela confiança durante todos esses anos.

À minha mãe *Elzinha* e ao meu pai *Alfredo*, pelo exemplo de vida.

Aos meus irmãos *Carlos, Marlene, Hilário, Luis, Gorete, Genilza, Roberto e Eraldo*, pelo incentivo.

Aos meus sobrinhos *Fabiana, Dioenis, Adriano, Aline, Janismar, Lucélia, Jocimar, João Antônio, Cristina, Giliane, Leandro, Tiago, Tatiane, Taís, Geovane, Caroline, Alice, Cirilo Vinícius e Nathieli*, pelo carinho.

Aos cunhados e cunhadas *Arlete, Antônio, Angela, Marilene, José, Carlos, Geovana e Vânia*, pela amizade.

À minha querida *Luciana*, pelo amor desses anos.

Dedico

## AGRADECIMENTOS

A Deus, por sua infinita bondade-palavras não retribuem.

À Universidade Federal de Viçosa, ao Departamento de Solos e ao Programa de Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas, pela oportunidade oferecida para a realização deste curso.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo auxílio financeiro.

Ao professor Hugo Alberto Ruiz, pela orientação durante esses anos.

Aos professores Ivo Ribeiro da Silva, Nairam Félix de Barros e Júlio César Lima Neves, pela participação valiosa no trabalho realizado.

Ao Instituto de Pesquisas Energéticas e Nucleares (IPEN), em especial ao professor Jorge Eduardo de Souza Sarkis, pela contribuição na realização de análises de isótopos de boro.

À University of Florida e ao Soil Water Department, pelo acolhimento durante a realização do Doutorado Sandwich, em especial ao professor Nickolas B. Comerford, Adriana, Aja, Kye, Elena, Dashuai, Mary e Alan.

Ao professor Vitor Hugo Alvarez V. e a todos os demais professores do Departamento de Solos, pela atenção recebida e pela participação na minha formação profissional.

A todos os funcionários do Departamento de Solos que contribuíram para a realização deste trabalho, em especial aos laboratoristas Cláudio, Benedito, Carlos Fonseca, Fabio, José Roberto e Carlos Alberto.

Aos estudantes de graduação em Agronomia Patrícia, Vinícius Murilo e Jaci, pela ajuda na condução dos experimentos e realização das análises.

Aos amigos de república Maurel, Claudinei e Rony e aos sobrinhos Dioenís e Jocimar, pela amizade e convivência.

Aos professores da UFRRJ Marcos Gervasio Pereira, Lucia Helena dos Anjos e Everaldo Zonta, por me apresentarem a pesquisa e a ciência.

A todos os colegas de Pós-Graduação, especialmente ao Hugo Junior, Juscimar e Augusto, pela amizade e pelos momentos compartilhados.

## **BIOGRAFIA**

EDSON MARCIO MATTIELLO, filho de Alfredo Waldemar Mattiello e Elzinha Pavani Mattiello, nasceu em 3 de janeiro de 1978, em São Gabriel da Palha, ES.

Em fevereiro de 2003, concluiu o curso de Engenharia Agrônômica pela Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, graduando-se em maio do mesmo ano.

Em março de 2003, iniciou o mestrado no Programa de Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas, na Universidade Federal de Viçosa, sob a orientação do professor Hugo Alberto Ruiz, concluindo-o em agosto de 2004.

Em agosto de 2004, iniciou o Doutorado no Programa de Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas, na Universidade Federal de Viçosa, sob a orientação do professor Hugo Alberto Ruiz, concluindo-o em abril de 2008.

Em 2007, realizou o Doutorado Sandwich na University of Florida, Florida-EUA.

## SUMÁRIO

	Página
RESUMO .....	x
ABSTRACT .....	xii
INTRODUÇÃO GERAL .....	1
REFERÊNCIAS .....	4
CAPÍTULO 1.....	6
TRANSPORTE NO SOLO E ABSORÇÃO DE BORO POR EUCALIPTO .....	6
RESUMO.....	6
ABSTRACT.....	7
1. INTRODUÇÃO.....	8
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	12

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	16
3.1. ASPECTOS VISUAIS.....	16
3.2. CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS.....	16
3.3. PRODUÇÃO DE MATÉRIA SECA.....	20
3.4. TRANSPORTE DE B NO SOLO.....	22
3.5. TEORES DE B NO SOLO E NO TECIDO VEGETAL.....	28
4. CONCLUSÕES .....	31
5. REFERÊNCIAS .....	32
CAPÍTULO 2.....	36
CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS E PRODUÇÃO DE MATÉRIA SECA DE CLONES DE EUCALIPTO EM RESPOSTA A BORO.....	36
RESUMO.....	36
ABSTRACT.....	37
1. INTRODUÇÃO.....	38
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	40
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	43
4. CONCLUSÕES .....	61
5. REFERÊNCIAS .....	62
CAPÍTULO 3.....	66
MOBILIDADE FLOEMÁTICA DE BORO EM CLONES DE EUCALIPTO.....	66



RESUMO.....	66
ABSTRACT.....	67
1. INTRODUÇÃO.....	68
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	71
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	75
4. CONCLUSÕES .....	85
5. REFERÊNCIAS .....	86
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	90
APÊNDICE .....	92

## RESUMO

MATTIELLO, Edson Marcio, D.Se., Universidade Federal de Viçosa, abril de 2008. **Transporte no solo, absorção e translocação de boro por clones de eucalipto.** Orientador: Hugo Alberto Ruiz. Co-orientadores: Ivo Ribeiro da Silva e Júlio César Lima Neves.

Fatores ambientais, como falta ou má distribuição de chuvas, e deficiências nutricionais têm sido importantes redutores da produção de florestas plantadas no Brasil. O boro (B) é, entre os micronutrientes, aquele que mais freqüentemente se apresenta deficiente no solo, o que leva a freqüentes adubações com esse elemento. Para avaliar o transporte no solo, a absorção e a translocação de B por clones de eucalipto, foram realizados três ensaios em casa de vegetação. No primeiro ensaio, a contribuição do fluxo de massa e da difusão para o transporte de B até as raízes de eucalipto, em resposta ao potencial de água do solo e às doses do nutriente, foi determinada utilizando amostras de um Latossolo Vermelho-Amarelo. Os tratamentos corresponderam a dois potenciais de água do solo (-10 e -40 kPa) e seis doses de B (0, 0,5, 1, 2, 3 e 5 mg dm<sup>-3</sup> de B). O controle do potencial da água do solo foi efetuado pelo uso de um tensiômetro por vaso e o ajuste, por acréscimo de água destilada. A máxima produção de matéria seca de raízes foi obtida nas doses correspondentes a 0,98 e 2,38 mg dm<sup>-3</sup> de B, nos potenciais de água de -10 kPa e -40 kPa, respectivamente. A máxima produção de matéria seca de parte aérea foi obtida nas doses correspondentes a 0,96 e 1,82 mg dm<sup>-3</sup> de B, nos potenciais de água de

-10 kPa e -40 kPa, respectivamente. Foram observadas relações positivas e significativas entre o B aplicada, o B extraível com água quente, o B na solução do solo e o conteúdo de B na planta, para ambos os potenciais matriciais. O fluxo de massa foi o mecanismo predominante no transporte de B, chegando a suprir 100 % das necessidades das plantas nas doses mais elevadas. A difusão foi um mecanismo complementar importante naquelas condições de baixo teor de B no solo e sob déficit hídrico. No segundo ensaio, oito clones de eucalipto cresceram em soluções nutritivas com 0, 10, 20, 50 e 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de B, durante 70 dias. Na finalização do ensaio, foram determinadas características fisiológicas, produção de matéria seca, teor e conteúdo de B. Houve resposta diferenciada dos clones à concentração de B na solução nutritiva, com máxima produção de matéria seca entre 24 e 69  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de B. Os clones apresentaram distinção na eficiência de utilização de B. Sob deficiência, foi observada inversão do gradiente de concentração entre as folhas jovens e maduras, evidenciando redistribuição de B no floema do eucalipto. No terceiro ensaio, a translocação de B foi avaliada em dois clones de eucalipto (68 e 129), por meio de aplicação foliar do traçador isotópico  $^{10}\text{B}$ , em uma única folha madura de plantas com e sem deficiência de B. Amostras de tecidos jovens (folhas jovens e ápices caulinares), folhas maduras e raízes foram coletadas nos tempos de 0, 1, 5, 12 e 17 dias após a imersão da folha em solução contendo  $^{10}\text{B}$ . A razão isotópica  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  foi determinada por meio de espectrômetro de massa de alta resolução com fonte de plasma ativado indutivamente (HR-ICP-MS). Os principais carboidratos solúveis no exsudato xilemático e nas folhas foram avaliados por meio de cromatografia iônica. As plantas que estavam deficientes em B retomaram o crescimento após a aplicação de B. Os resultados da razão isotópica mostraram que houve translocação de B no eucalipto. O clone 129 apresentou maior translocação de B para os tecidos jovens, folhas maduras e raízes do que o clone 68, mostrando ser mais eficiente na translocação do nutriente. As plantas com suprimento adequado de B não apresentaram translocação do elemento, evidenciando que a translocação de B em eucalipto pode ser um mecanismo indutivo. O sorbitol foi o principal poliálcool presente nas folhas do eucalipto.

## ABSTRACT

MATTIELLO, Edson Marcio, D.Se., Universidade Federal de Viçosa, April of 2008. **Transport in soil, absorption and translocation of boron by clones of eucalyptus**. Adviser: Hugo Alberto Ruiz. Co-advisers: Ivo Ribeiro da Silva and Júlio César Lima Neves.

Environmental factors, such as limited rainfall and nutritional deficiencies, have been important drawbacks for forest plantations in Brazil. Among the micronutrients, deficiency of boron (B) is the most frequently encountered in the field, requiring constant application. In order to evaluate the transport in soil, absorption and translocation of B by clones of eucalyptus, three experiments were carried out under greenhouse conditions. In the first one, the contributions of mass flow and diffusion in the transport of B to eucalyptus roots were evaluated in response to water potential and doses of B. The experiment consisted of one soil, one clone of eucalyptus, two water potentials (-10 and -40 kPa) and six application rates of B (0, 0.5, 1, 2, 3 and 5 mg dm<sup>-3</sup>). The water potential was controlled using a tensiometer in each pot. The maximum root dry weight was attained at 0.98 and 2.38 mg dm<sup>-3</sup> of B for potential -10 kPa and -40 kPa, respectively. The maximum shoot dry weight was reached at 0.96 and 1.82 mg dm<sup>-3</sup> of B for the -10 kPa and -40 kPa potential, respectively. Positive and significant relationships were observed between B application rate, extractable B, B in soil solution and plant B content for both water potentials. Mass flow was the predominant mechanism for B transport in the soil, reaching 100 % when

high doses of B were applied. Diffusion was more important under conditions of low B in soil and under water deficit. In the second experiment, eight clones of eucalyptus were grown in nutrient solutions at B concentrations of 0, 10, 20, 50 and 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  for 70 days, after which, the physiological variables, dry matter production and B content were determined. There was a differential response of the eucalyptus clones to the concentration of B in nutrient solution, with maximum dry matter production occurring between 24 and 69  $\mu\text{mol L}^{-1}$  of B in nutrient solution. The genotypes differed in B use efficiency. Under B deficiency, the B concentration gradient between younger leaves and older leaves was reversed in comparison to those under normal B conditions, providing evidence of B mobility. In the third experiment, B translocation was evaluated with two clones (68 and 129) of eucalyptus using the  $^{10}\text{B}$  stable isotope as a tracer.  $^{10}\text{B}$  was applied once to only one mature leaf of seedlings with and without B deficiency. Samples of young tissue, mature leaves and roots were taken at 0, 1, 5, 12 and 17 days after the  $^{10}\text{B}$  application.  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  isotopic ratio was determined with a high resolution-inductively coupled plasma mass spectrometer (HR-ICP-MS). Samples of xylem sap and leaves from seedlings were taken for soluble carbohydrate analyses by ion chromatography. In the deficient plants, new branches were observed after B application. The results showed that B was translocated from mature leaf to young tissues. The clone 129 translocated more B from the treated leaf to young tissue, other mature leaves and roots than the clone 68. The plants grown under sufficient B supply showed no B translocation, providing evidence that B translocation may be an inductive mechanism. Sorbitol was the main polyol found in the leaves of eucalyptus.

## INTRODUÇÃO GERAL

Deficiências hídricas e nutricionais têm sido importantes redutores da produção de florestas plantadas no Brasil. O boro (B) é, entre os micronutrientes, aquele que mais freqüentemente apresenta deficiência no solo, o que leva à necessidade de adubações com esse elemento para evitar perdas em produtividade. No Brasil, solos deficientes em B são encontrados em várias regiões, com destaque para o Cerrado, onde o cultivo do eucalipto tem mais se expandido. Entre outros autores, Sgarbi et al. (1999) mostraram que a deficiência de B é uma das mais limitantes ao crescimento do eucalipto na fase jovem.

A deficiência de B, observada com freqüência em áreas de produção de eucalipto, acentua-se nas regiões com maior déficit hídrico. A falta de água afeta a aquisição de B do solo pelas raízes das plantas, devido à redução do seu transporte. A transpiração é um fator chave para a absorção e concentração de B no tecido vegetal (Raven, 1980; Hu & Brown, 1997). A redução condutividade hidráulica pode limitar o fornecimento de B para as plantas, promovendo a deficiência do nutriente, como ocorre no Cerrado brasileiro. Um sintoma característico dessa deficiência é a morte do ápice dos ramos, conhecida como seca do ponteiro, e a superbrotação lateral. O problema tem causado prejuízos expressivos, pois afeta a produção e a qualidade da madeira. Além disso, a brotação lateral dificulta a colheita, principalmente em sistemas mecanizados.

Durante anos, o B foi considerado um nutriente pouco móvel no floema (Oertli & Richardson, 1970; Raven, 1980). Consistentemente com essa idéia, o

seu acúmulo ocorre em folhas maduras, e os sintomas de deficiência são inicialmente verificados em tecidos jovens. A baixa mobilidade do B tem sido atribuída à baixa solubilidade dos seus compostos orgânicos no fluido floemático e à fixação nos componentes das células das folhas mais velhas (Hu & Brown, 1994; Shelp et al., 1995). No entanto, resultados de pesquisas têm revelado que o B pode ser mais móvel em algumas espécies vegetais (Pichioni et al., 1995; Brown & Hu, 1996; Brown & Shelp, 1997; Konsaeng et al., 2005), que podem ser classificados em grupos que apresentam alta e baixa mobilidade de B (Brown & Shelp, 1997). A diferença entre esses dois grupos pode estar relacionada com a presença de fotossintatos de baixa massa molecular, como açúcares e poliálcoois. Esses compostos formam complexo com o B, facilitando o seu transporte no floema.

Os genótipos e, ou, clones de eucalipto têm apresentado sensibilidade diferenciada à deficiência de B em condições de campo. Essas diferenças estão, possivelmente, associadas à eficiência nutricional específica para o elemento. A maior eficiência pode ser devida a diferentes mecanismos: habilidade na aquisição de B do solo ou do meio de crescimento, formas de absorção do nutriente e distribuição na planta e, ou, habilidade na utilização do elemento (Rerkasem & Jamjod, 1997). A mobilização de B pode conferir a determinados genótipos melhor adaptação em áreas de cultivo onde a deficiência de B é comum.

A adubação e nutrição florestal têm assumido papel importante na obtenção de maiores produtividades pelo setor florestal brasileiro. A identificação de exigências nutricionais diferenciadas dos materiais genéticos (espécies ou clones) tem contribuído para o manejo mais adequado das áreas de plantio. A alocação de clones nessas áreas, considerando suas exigências nutricionais e, ou, a tolerância às possíveis deficiências, é uma estratégia de otimização do sistema de produção. Adicionalmente, em espécies florestais com ciclos mais longos que as culturas anuais, os requerimentos nutricionais distintos deveriam ser avaliados na fase mais jovem possível, pois forneceriam informações complementares para os programas de seleção e melhoramento.

Neste trabalho objetivou-se avaliar a contribuição do fluxo de massa e da difusão para o transporte de B no solo até as raízes de mudas de eucalipto, em resposta ao potencial da água do solo e às doses do nutriente; a resposta de oito clones de eucalipto ao B em solução nutritiva, visando selecionar genótipos mais tolerantes a baixas concentrações do nutriente; e a mobilidade floemática de B, por meio de aplicação foliar do traçador isotópico  $^{10}\text{B}$  em plantas de eucalipto deficientes e com suprimento adequado de B.



## REFERÊNCIAS

- BROWN, P.H. & HU, H. Phloem mobility of boron is species dependent: evidence for phloem mobility in sorbitol-rich species. *Ann. Bot.*, 77:497–505, 1996.
- BROWN, P.H. & SHELP, B.J. Boron mobility in plants. *Plant Soil*, 193:85-101, 1997.
- HU, H. & BROWN, P.H. Localization of boron in cell walls of squash and tobacco and its association with pectin. *Plant Physiol.*, 105:681-689, 1994.
- HU, H. & BROWN, P.H. Absorption of boron by plants. *Plant Soil*, 193: 49- 58, 1997.
- KONSAENG, S.; DELL, B. & KERKASEM, B. A survey of wood tropical species for boron retranslocation. *Plant Prod. Sci.*, 8:338-341, 2005.
- OERTLI, J. J. & RICHARDSON, W. F. The mechanism of boron immobility in plants. *Plant Physiol.*, 23:108-116, 1970
- PICCHIONI, G.A.; WEINBAUM, S.A. & BROWN, P.H. Retention and the kinetics of uptake and export of foliage-applied, labeled boron by apple, pear, prune, and sweet cherry leaves. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 120:28–35, 1995.
- RAVEN, J.A. Short- and long-distance transport of boric acid in plants. *New Phytol.*, 84:231-249, 1980.
- RERKASEM, B. & JAMJOD, S. Genotypic variation in plant response to low boron and implications for plant breeding. *Plant Soil*, 193:169-180, 1997.
- SGARBI, F.; SILVEIRA, R.L.V.A.; TAKAHASHI, E.N. & CAMARGO, M.A.F. Crescimento e produção de biomassa de clone de *Eucalyptus*

*grandis* x *Eucalyptus urophylla* em condições de deficiência de macronutrientes, B e Zn. *Scientia Florestalis*, 56:69-83, 1999.

SHELP, B.J.; MARENTES, E.; KITHEKA, A.M. & VIVEKANANDAN, P. Boron mobility in plants. *Physiol. Plant.*, 94: 356–361, 1995.

## CAPÍTULO 1

### TRANSPORTE NO SOLO E ABSORÇÃO DE BORO POR EUCALIPTO

#### RESUMO

O transporte de B no solo pode variar quantitativa e qualitativamente com a umidade e o teor do nutriente no solo. A contribuição do fluxo de massa e da difusão para o transporte de B até as raízes de eucalipto foi avaliada em resposta ao potencial de água do solo e às doses do nutriente. No ensaio, foram utilizados dois potenciais de água do solo (-10 e -40 kPa) e seis doses de B (0, 0,5, 1, 2, 3 e 5 mg dm<sup>-3</sup> de B). As plantas foram cultivadas em vasos com capacidade de 2,5 dm<sup>3</sup>, em casa de vegetação. O controle do potencial da água do solo foi efetuado pelo uso de um tensiômetro por vaso, e o ajuste, por acréscimo de água destilada. A máxima produção de matéria seca de raízes foi obtida nas doses correspondentes a 0,98 e 2,38 mg dm<sup>-3</sup> de B, nos potenciais de água de -10 kPa e -40 kPa, respectivamente. A máxima produção de matéria seca de parte aérea foi obtida nas doses correspondentes a 0,96 e 1,82 mg dm<sup>-3</sup> de B, nos potenciais de água de -10 kPa e -40 kPa, respectivamente. Foram observadas relações positivas e altamente significativas ( $p < 0,01$ ) entre as doses de B aplicadas, o B extraível do solo, o B na solução do solo e o conteúdo de B na planta, para ambos os potenciais de água. O fluxo de massa foi o mecanismo predominante no transporte de B, chegando a suprir 100 % das necessidades das plantas nas doses mais elevadas do nutriente. O fluxo difusivo foi o mecanismo complementar de maior importância relativa naquelas condições de baixo teor de B no solo e sob déficit hídrico.

# **TRANSPORT IN THE SOIL AND ABSORPTION OF BORON BY EUCALIPTUS**

## **ABSTRACT**

The transport of B in soil may vary quantitatively and qualitatively due to both water and B content in soil. The contribution of mass flow and diffusion to the transport of B in soil toward roots of eucalyptus was evaluated in response to the water potential and doses of B. The treatments consisted of two water potentials (-10 and -40 kPa) and six levels of B (0; 0.5; 1; 2; 3 and 5 mg dm<sup>-3</sup> of B). Plants were grown in plastic pots containing 2.5 dm<sup>3</sup> of a soil. The water potential was controlled using a tensiometer in each pot. Under conditions of water limitation there was an increase in the demand for B in the soil. The maximum root dry weight was reached using doses of 0.98 and 2.38 mg dm<sup>-3</sup> of B for the -10 kPa and -40 kPa potentials, respectively. The maximum shoot dry weight was reached using rates of 0.96 and 1.82 mg dm<sup>-3</sup> of B for the -10 kPa and -40 kPa potential, respectively. Positive and significant relationships were observed between doses of B, soil extractable B, B in soil solution and B plant content at both water potentials. Mass flow was the predominant mechanism for the transport of B in soil, reaching 100 % in the soil receiving high doses of B. Diffusion was more important under conditions of low soil B and water deficit.

## 1. INTRODUÇÃO

Fatores ambientais, como deficiências hídricas, e nutricionais têm sido importantes redutores da produção de florestas plantadas no Brasil, pois eles limitam o crescimento das plantas, com conseqüente redução de produtividade.

O boro (B) é, entre os micronutrientes, aquele que mais freqüentemente se apresenta deficiente no solo. No Brasil, solos deficientes em B são encontrados em várias regiões, com destaque para o Cerrado, onde o cultivo do eucalipto tem se expandido. Entre outros autores, Sgarbi et al. (1999) mostraram que a deficiência de B é uma das mais limitantes ao crescimento do eucalipto na fase jovem. As quantidades de B aplicadas em povoamento de eucalipto têm aumentado nos últimos anos, na tentativa de minimizar o problema. No entanto, com freqüência, a resposta em produção não tem acompanhado a fertilização com B, mesmo com aplicação de doses mais elevadas.

A baixa eficiência da adubação com B pode estar associada com o período de baixa disponibilidade de água no sistema solo-planta. A falta de água diminui a aquisição de B pelas raízes das plantas, devido à redução do seu transporte no solo. A transpiração é um fator-chave para a absorção e concentração de B no tecido vegetal (Raven, 1980; Hu & Brown, 1997). Portanto, a redução no transporte de água pode reduzir o acúmulo de B em níveis tóxicos no tecido, a exemplo do que ocorre em regiões áridas com solos ricos em B (Nable et al., 1997), mas também pode limitar o fornecimento de B, promovendo a deficiência do nutriente, como ocorre no Cerrado brasileiro. Também existem os efeitos fisiológicos decorrentes da falta de água e da deficiência de B. A falta d'água limita as trocas gasosas, com redução da fotossíntese das plantas. A redução da abertura estomática tem sido considerada um evento primário dos efeitos negativos do déficit hídrico sobre a fotossíntese (Brestic et al., 1995; Dubey, 1997). Esses fatores são determinantes na redução do crescimento e produção de matéria seca das plantas sob déficit hídrico e deficiência de B.

A absorção de nutrientes pelas plantas exige seu transporte até a superfície radicular, com destaque para os mecanismos de fluxo de massa (transporte

convectivo) e difusão (transporte difusivo) (Fried & Shapiro, 1961). Há poucos estudos disponíveis sobre o transporte de B nos solos tropicais. No entanto, existem sugestões de que o fluxo de massa é o mecanismo predominante para o transporte do B até as raízes das plantas (Malavolta et al., 1997) e está associado ao gradiente de potencial total, que regula o movimento da água no sistema solo-planta-atmosfera. Assim, a concentração do íon na solução do solo e a taxa de transpiração do vegetal determinam a quantidade de íons transportada por meio desse mecanismo (Barber, 1974). Matematicamente, o transporte de nutrientes por fluxo de massa é dado pela equação:

$$FM = qC$$

em que:

FM: fluxo de massa,  $\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

q: fluxo do fluido,  $\text{cm}^3 \text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; e

C: concentração média do soluto na solução,  $\text{g cm}^{-3}$ .

A difusão, por sua vez, se deve ao movimento térmico, aleatório, dos íons ou moléculas em meio líquido. O gradiente de concentração provoca um movimento maior de íons na direção dos pontos de absorção do que em sentido oposto (Wild, 1981). A adaptação das leis de Fick para solos permitiu quantificar o transporte difusivo. A primeira lei de Fick pode ser escrita na forma:

$$F = -D\nabla C$$

em que:

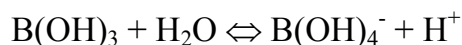
F: fluxo do nutriente,  $\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;

D: coeficiente de difusão,  $\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$ ; e

$\nabla C$ : gradiente de concentração,  $\text{g cm}^{-3} \text{cm}^{-1}$ .

O sinal negativo indica que o fluxo ocorre do ponto de maior para o de menor concentração. Dadas as dificuldades metodológicas para estimar a difusão usando a lei de Fick, esta tem sido obtida pela diferença entre o conteúdo do nutriente na planta e a quantidade potencialmente transportada por fluxo de massa.

O B é absorvido pelas raízes das plantas como ácido bórico,  $B(OH)_3$ , no qual é transportado para a parte aérea via xilema (Raven, 1980). O ácido bórico é um ácido fraco, que recebe uma hidroxila para formar o ânion borato:



O  $pK_a$  elevado (9,25) faz com que, nos solos levemente ácidos a neutros, o ácido bórico se apresente, predominantemente, na forma não-dissociada,  $B(OH)_3$  (Goldberg, 1997). Quando o pH do solo aumenta, há decréscimo na absorção pelas plantas, pelo incremento da concentração do íon  $B(OH)_4^-$  em detrimento da forma não-dissociada  $B(OH)_3$  (Goldberg, 1997), bem como, pela maior adsorção do íon  $B(OH)_4^-$  pelas argilas (Keren & Bingham, 1985). Adicionalmente, mesmo quando as plantas são cultivadas em solução nutritiva onde não existe adsorção, o aumento do pH pode reduzir a absorção de B pelas raízes, devido ao decréscimo da concentração do ácido não-dissociado. Isso demonstra que o  $B(OH)_3$  é a forma preferencialmente absorvida pelas raízes (Oertli & Grgurevic, 1975). A baixa adsorção com os colóides do solo favorece sua lixiviação, acentuada em regiões úmidas, sobretudo em solos de textura média e arenosa, com baixos teores de matéria orgânica.

Quanto aos mecanismos de absorção, existem divergências entre autores (Hu & Brown, 1997). Elas podem ser atribuídas aos diferentes materiais genéticos e concentração externa de B utilizadas nos estudos. Também, as dificuldades para distinção da compartimentalização de B e da formação de complexo de B com substâncias orgânicas podem levar a conclusões distintas. Uma evidência para um mecanismo passivo é o fato de que a absorção não é afetada por inibidores metabólicos (HCN, DNP) (Brown & Shelp, 1997). No entanto, outros estudos têm demonstrado que a concentração de B no tecido é mais elevada que aquela em solução, sugerindo, portanto, a existência de um mecanismo ativo de absorção. Trabalhos realizados com girassol mostraram que a concentração de B no exsudato xilemático era mais elevada que a da solução de crescimento quando esse nutriente era fornecido em baixas concentrações. Essa resposta não foi observada na presença de altas concentrações de B. Assim, foi proposto que a absorção de B é ativa em baixas concentrações na solução e

passiva naquelas onde a concentração de B era elevada (Dannel et al., 2000; Stangoulis et al., 2001).

Vários fatores afetam a absorção de B pelas raízes das plantas, entre eles o teor de B no solo, o pH, a textura, a matéria orgânica e o conteúdo de água do solo (Keren et al., 1985). Em solos de textura arenosa, com baixos teores de matéria orgânica e de elevado pH, a disponibilidade de B para as plantas deve ser menor (Keren et al., 1985).

O transporte de B no solo, sua absorção e distribuição na planta são importantes componentes para o entendimento do comportamento desse nutriente no sistema solo-planta. Assim, no presente estudo objetivou-se avaliar a contribuição do fluxo de massa e da difusão para o transporte de B até as raízes de mudas de eucalipto, em resposta ao potencial da água do solo e às doses do nutriente, em ensaio em casa de vegetação com amostras de um Latossolo Vermelho-Amarelo. Também, objetivou-se avaliar as características fisiológicas em resposta ao potencial de água e as doses de B.



## 2. MATERIAL E MÉTODOS

Foi realizado um ensaio em casa de vegetação para determinar a contribuição do fluxo de massa e da difusão para o transporte de B no solo até as raízes de eucalipto, em resposta ao potencial da água do solo e às doses do nutriente.

Os tratamentos corresponderam a um arranjo fatorial 2 x 6, sendo dois potenciais da água do solo (-10 e -40 kPa) e seis doses de B, correspondentes a 0, 0,5, 1, 2, 3 e 5 mg dm<sup>-3</sup> de B, num delineamento em blocos casualizados, com quatro repetições. No solo estudado, o potencial de água do solo de -10 kPa refere-se aproximadamente à capacidade de campo, enquanto o potencial de -40 kPa corresponde a uma condição de déficit hídrico.

Mudas do clone de *E. grandis* denominado 129, selecionado na região de Belo Oriente-MG, foram cultivadas em vasos com capacidade de 2,5 dm<sup>3</sup>, preenchidos com amostras de um Latossolo Vermelho-Amarelo da região de Três Marias, MG (Quadro 1), com teor de água correspondente aos potenciais de -10 e -40 kPa.

Previamente ao transplante (uma muda por vaso), o solo foi corrigido incorporando-se 710 mg dm<sup>-3</sup> de calcário dolomítico (PRNT 98 %), 88 mg dm<sup>-3</sup> de N (fonte: NH<sub>4</sub>H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>), 200 mg dm<sup>-3</sup> de P (fonte: NH<sub>4</sub>H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>) e 144 mg dm<sup>-3</sup> de K (fonte: KCl). Após o transplante, as mudas permaneceram por 21 dias com umidade mantida na faixa correspondente a -10 kPa. O controle do potencial de água do solo foi efetuado por meio de um tensiômetro instalado em cada vaso, e o ajuste, por acréscimo de água destilada. Determinações analíticas apontaram a inconveniência da utilização de água deionizada nesses ensaios, pois os teores de B eram maiores que os valores da água destilada, provavelmente pela baixa ionização dos compostos de B e sua baixa afinidade pelas colunas iônicas do equipamento.

Decorrido o período de adaptação, aplicaram-se os tratamentos. As doses de B foram incorporadas em solução, utilizando H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> p.a. como fonte. Em acréscimo, metade das unidades experimentais permaneceu com conteúdo de água correspondente a -10 kPa; na outra metade, não houve reposição de água até que se atingisse o potencial de trabalho de -40 kPa. Em cada bloco, dois vasos

**Quadro 1. Características químicas e físicas do Latossolo Vermelho-Amarelo e da solução do solo extraída em dois potenciais de água do solo ( $\Psi$ )**

Características químicas do solo <sup>1/</sup>													
pH	Ca	Mg	Al	P	K	Cu	Zn	Fe	Mn	B	Prem	CO	
	cmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup>			mg dm <sup>-3</sup>								mg L <sup>-1</sup> g kg <sup>-1</sup>	
4,9	0,07	0,01	0,25	0,3	6,0	0,06	0,97	33,5	5,0	0,32	33,3	9,0	
Características químicas da solução do solo <sup>2/</sup>													
$\Psi$	pH	Ca	Mg	P	K	Cu	Zn	Fe	Mn	B	CE		
kPa		mg L <sup>-1</sup>								μS cm <sup>-1</sup>			
-10	5,60	33,26	11,77	0,041	28,9	0,034	0,875	1,47	2,94	0,055	858		
-40	6,04	36,57	8,95	0,030	32,5	0,148	0,714	0,64	2,58	0,073	1142		
Características físicas do solo													
Argila <sup>3/</sup>		Silte <sup>3/</sup>		Areia Fina <sup>3/</sup>		Areia Grossa <sup>3/</sup>		Retenção de Água (kPa) <sup>4/</sup>					
								-10	-40	-1.500			
kg kg <sup>-1</sup>													
0,180		0,060		0,530		0,230		0,135	0,074	0,054			

<sup>1/</sup>Determinações: pH, em água, solo:solução 1:2,5; Ca, Mg e Al, extrator KCl 1 mol L<sup>-1</sup> (EMBRAPA, 1997); P, K, Cu, Zn, Fe, Mn, extrator Mehlich 1 (Defelipo & Ribeiro, 1981); B, água quente (Berger & Truog, 1939); Prem, P remanescente (Alvarez V. et al., 2000); CO, carbono orgânico, método Walkley-Black modificado (Defelipo e Ribeiro, 1997).<sup>2/</sup> Ca, Mg, P, K, Cu, Zn, Fe, Mn e B determinados por ICP-OES. <sup>3/</sup> Ruiz (2005). <sup>4/</sup> Richards (1949).

adicionais com 2,5 dm<sup>3</sup> de solo, sem plantas, receberam quantidades de água correspondentes a -10 kPa e a -40 kPa, para quantificar as perdas de água por evaporação.

Durante a condução do experimento foram feitas três adubações com solução de NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> e (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, totalizando aplicação de 120 mg dm<sup>-3</sup> de N e 88 mg dm<sup>-3</sup> de S. Os micronutrientes, exceto B, foram também adicionados após o transplântio, em cinco aplicações, totalizando 6,0; 5,5; 2,33; 2,0; e 0,23 mg dm<sup>-3</sup> de Zn, Mn, Fe, Cu e Mo, respectivamente. Os micronutrientes foram aplicados na forma de cloreto ou sulfato, excetuando-se o ferro, adicionado como Fe-EDTA.

A quantidade de água acrescentada a cada unidade experimental durante a condução do experimento permitiu calcular a evapotranspiração. A transpiração,

no período correspondente, foi obtida por diferença entre a água evapotranspirada na unidade experimental e a água perdida por evaporação, nos vasos sem plantas. O volume de água transpirada foi utilizado nos cálculos para estimativa da contribuição do fluxo de massa.

Aos 68 e 69 dias após a aplicação dos tratamentos foram quantificadas as trocas gasosas, com auxílio de um analisador portátil de gases no infravermelho (IRGA, modelo LI 6400, Licor, Nebraska, EUA). Determinaram-se a fotossíntese (A), condutância estomática (gs), transpiração (E), concentração interna (ci) e concentração ambiente de CO<sub>2</sub> (ca), calculando-se logo a razão ci:ca. As determinações foram feitas sempre no período compreendido entre 8 e 11 horas, no terceiro par de folhas a partir do ápice dos ramos.

O ensaio foi encerrado 70 dias após a aplicação dos tratamentos. Foram separadas as diferentes partes da planta, amostrando-se raízes, caules, folhas maduras e folhas jovens (até o terceiro par a partir do ápice dos ramos). O material vegetal foi levado à estufa de circulação de ar forçada por um período de 72 h, a 65° C, quantificando-se, por meio de pesagem, a produção de matéria seca das diferentes partes. Todo o material foi moído (< 5 mm) em moinho tipo Wiley. Amostras de aproximadamente 0,25 g foram calcinadas por 3 h, a 550 °C, em cadinhos de porcelana. Em seguida, o resíduo da calcinação foi dissolvido em 10 mL de ácido clorídrico 0,1 mol L<sup>-1</sup>, passado por filtro com poro de 0,45 µm e armazenado em recipientes plásticos para análises. Os teores de B no resíduo foram quantificados por meio de espectrofotometria de emissão óptica, com plasma acoplado por indução (ICP-OES).

De cada unidade experimental foram retiradas amostras de solo para extração de sua solução, utilizando equipamento de membrana de pressão. As amostras de solo receberam água correspondente aos potenciais de trabalho (-10 e -40 kPa), permanecendo por 8 h em sacos plásticos vedados, para atingir o equilíbrio. A solução do solo foi retirada pela aplicação de 1.000 kPa de pressão no sistema, por período de 16 h, determinando-se, posteriormente, a concentração de B por meio de ICP-OES. A quantidade de B transportada por fluxo de massa (Q<sub>FM</sub>) foi calculada com base na concentração de B na solução do solo (C)

multiplicada pelo volume de água transpirada no período experimental (V), no intervalo de 21-91 dias, da seguinte forma:

• Para -10 kPa:  $Q_{FM} = C_{-10 \text{ kPa}} V_{21-91}$

○ Para -40 kPa:  $Q_{FM} = C_{-40 \text{ kPa}} V_{21-91}$

O acúmulo de B na planta ( $Q_P$ ), no intervalo de 21-91 dias, foi obtido pela diferença entre o conteúdo total de B ( $Q_T$ ), o acúmulo no período de adaptação ( $Q_A$ ), no intervalo de 0-20 dias, e a quantidade inicial de B nas mudas transplantadas ( $Q_i$ ).

$$(Q_P) = Q_T - Q_A - Q_i$$

A contribuição da difusão ( $Q_D$ ) foi calculada pela equação:

$$Q_D = Q_P - Q_{FM} \quad (12)$$

Nas amostras de solo, determinou-se também o B extraído em água quente (Berger & Truog, 1939). Assim, consideraram-se no presente trabalho a dose de B aplicada (B), o B extraído em água quente (B solo) e a concentração de B na solução do solo (B solução).

Os resultados experimentais foram analisados estatisticamente, comparando o potencial da água do solo pelo teste F e as doses de B, dentro de cada potencial, por regressão.

### **3. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

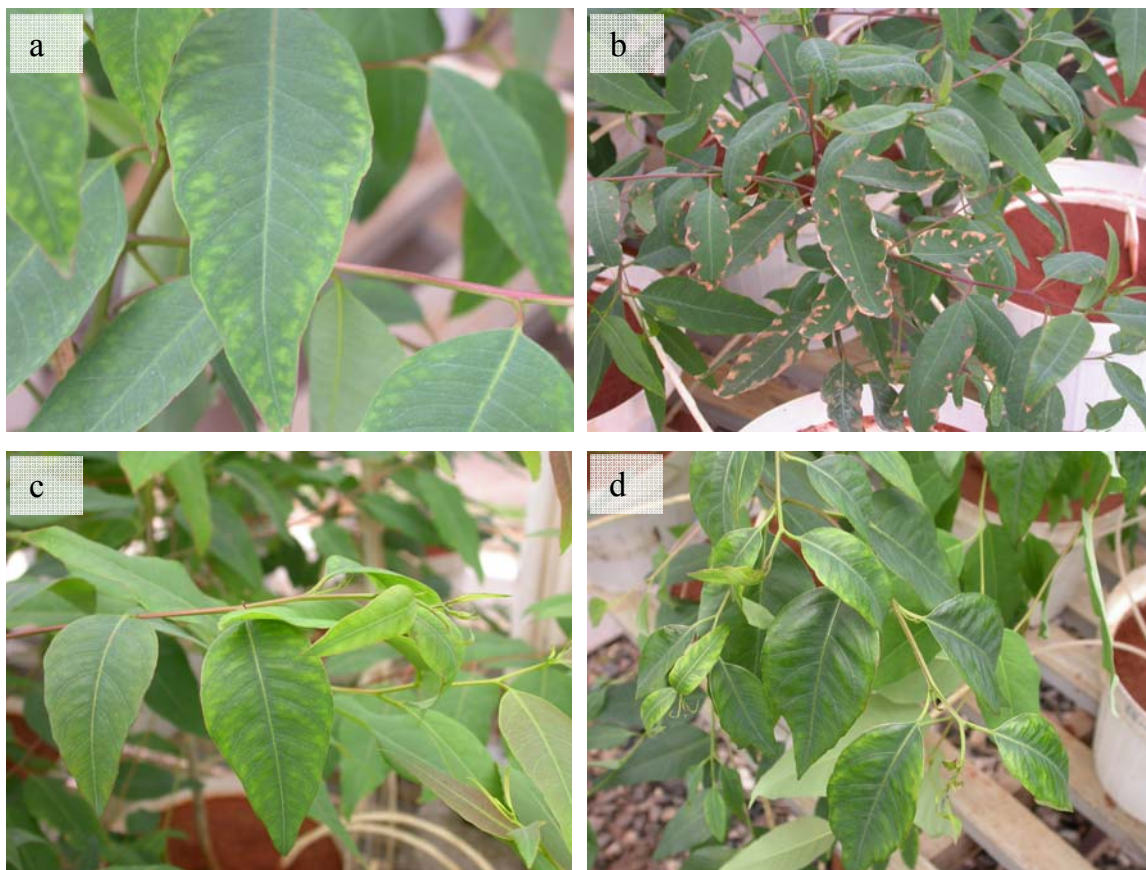
#### **3.1. Aspectos Visuais**

No decorrer do ensaio, nas doses elevadas de B (3 e 5 mg dm<sup>-3</sup> de B) e no potencial de água de -10 kPa, foram observados sintomas visuais de toxidez de B, a partir dos 20 dias após aplicação dos tratamentos (Figura 1 a, b). As plantas submetidas ao potencial de água de -40 kPa apresentaram sintomas de toxidez mais tardiamente, apenas na dose de 5 mg dm<sup>-3</sup> de B. Os sintomas de toxidez de B manifestaram-se em folhas maduras, com clorose nas bordas foliares e, posteriormente, com manchas necróticas. Houve queda dessas folhas, que apresentaram teores de 1.350 mg kg<sup>-1</sup> de B. Os sintomas de toxidez coincidem com regiões das folhas onde há maior transpiração (Nable et al., 1997).

Por outro lado, 35 dias após aplicação dos tratamentos, foram observados sintomas típicos de deficiência de B nas plantas testemunhas, com expressão mais severa nas plantas crescidas a -40 kPa (Figuras 1 c, d). Algumas plantas apresentaram clorose nas folhas jovens, seguida de encarquilhamento, que tornou essas folhas quebradiças. Acentuada a deficiência, verificou-se queda de folhas e morte da gema apical do caule em algumas plantas.

#### **3.2. Características fisiológicas**

As características fisiológicas foram influenciadas pelo potencial de água do solo e pela dose de B (Quadro 2). A menor disponibilidade de água do solo (-40 kPa) reduziu as trocas gasosas das plantas de eucalipto, como mostrado na comparação das médias dessas determinações (Quadro 2). Determinações do potencial hídrico da folha ao longo do dia refletiram as diferenças entre os dois potenciais de água no solo. No entanto, pela manhã, os valores eram de aproximadamente -0,3 MPa em ambos os potenciais de água do solo (dados não mostrados), evidenciando o restabelecimento do potencial de água interno da planta no período noturno.



**Figura 1. Estádio inicial e mais avançado de toxidez e deficiência de B em eucalipto. a) toxidez inicial; b) toxidez avançada; c) deficiência inicial; e d) deficiência mais avançada.**

As alterações dessas características em resposta às doses de B aplicadas indicam que em todos os casos as curvas determinadas para -10 kPa apresentaram valores superiores àqueles obtidos nas plantas cultivadas a -40 kPa. Tanto a deficiência quanto a toxidez de B reduziram a capacidade fotossintética das plantas, sendo os valores máximos obtidos com doses de 2,1 e 1,45 mg dm<sup>-3</sup> de B nos potenciais de água -10 kPa e -40 kPa, respectivamente (Figura 2).

A deficiência de B, observada nas plantas cultivadas sem aplicação de B, reduziu a condutância estomática e a transpiração das plantas de eucalipto, mesmo em condições em que a água não limitava o crescimento das plantas (-10 kPa). A condutância estomática e a transpiração apresentaram-se constantes, mas bem baixas, sob déficit hídrico (Figura 2). A razão *c*:*c*<sub>0</sub> manteve-se elevada e constante no potencial de água -10 kPa e, sob déficit hídrico, observaram-se menores valores em condições de suprimento de B próximas àqueles que

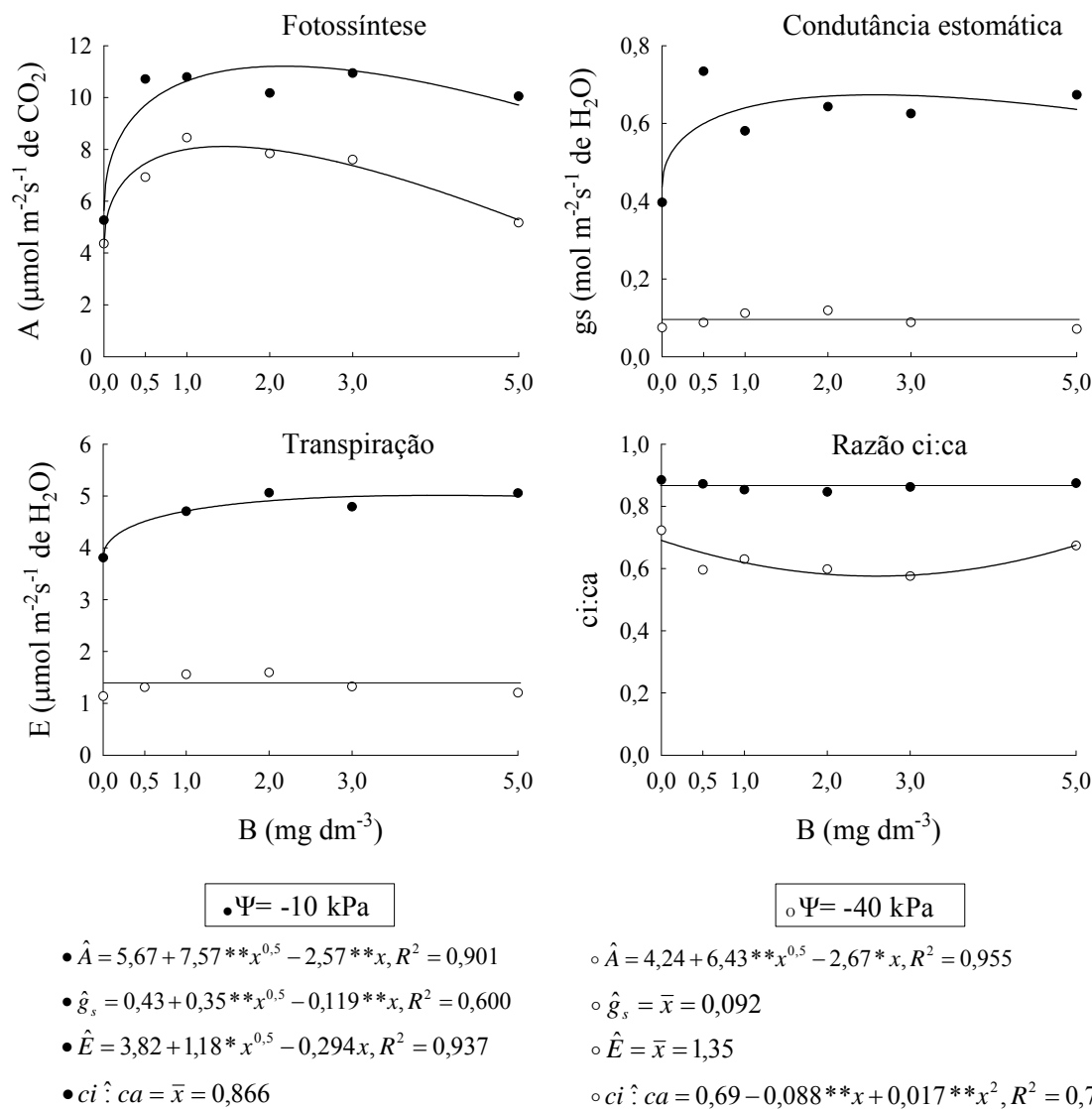
**Quadro 2. Fotossíntese, condutância estomática, transpiração e razão da concentração interna e externa de CO<sub>2</sub> (ci:ca) do eucalipto em resposta as doses de B (B aplicado), considerando o potencial de água do solo ( $\psi$ )**

$\psi$	B aplicado (mg dm <sup>-3</sup> )						Média <sup>1/</sup>
	0	0,5	1,0	2,0	3,0	5,0	
kPa	Fotossíntese ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de CO <sub>2</sub> )						
-10	5,27	10,71	10,80	10,18	10,94	10,05	9,66A
-40	4,36	6,93	8,45	7,84	7,60	5,17	6,72B
	Condutância estomática ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de H <sub>2</sub> O)						
-10	0,397	0,734	0,581	0,643	0,625	0,674	0,609A
-40	0,075	0,087	0,112	0,119	0,088	0,071	0,092B
	Transpiração ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de H <sub>2</sub> O)						
-10	3,81	5,35	4,71	5,06	4,79	5,06	4,79A
-40	1,14	1,31	1,56	1,59	1,32	1,20	1,35B
	Razão da concentração interna e externa de CO <sub>2</sub> (ci:ca)						
-10	0,885	0,872	0,853	0,847	0,862	0,874	0,866A
-40	0,723	0,596	0,630	0,598	0,576	0,674	0,633B

<sup>1/</sup>Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os potenciais de água a 5 % de probabilidade pelo teste F.

proporcionaram máxima taxa fotossintética e crescimento.

Os mecanismos que estão envolvidos na redução da fotossíntese em plantas deficientes em B ainda são incertos (Lawlor, 2002; Lawlor & Cornic, 2002). Tem-se atribuído a limitação do suprimento de CO<sub>2</sub>, à redução da condutância estomática como principal evento (Brestic et al., 1995; Dubey, 1997). No entanto, os valores da razão ci:ca foram mais elevados e constantes no potencial de água de -10 kPa, evidenciando a não-limitação de substrato nessas condições, não sendo, portanto, responsáveis pela redução da fotossíntese sob deficiência ou altas concentrações de B (Figura 2). Em condições de déficit hídrico (-40 kPa) foi observada maior razão ci:ca sob baixa e alta dose de B, mostrando que o não-consumo de substrato (alta concentração interna de CO<sub>2</sub>)



**Figura 2.** Fotossíntese (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e razão da concentração interna e externa de CO<sub>2</sub> (ci:ca) do eucalipto em resposta as doses de B, considerando o potencial de água do solo (ψ). \* e \*\* significativo a 5 e 1 % de probabilidade, respectivamente, pelo teste t.

devia-se, possivelmente, às alterações no metabolismo subsequente e não às limitações estomáticas (Figura 2).

Embora não haja evidências da participação direta do B na fotossíntese, é de se esperar que as funções do B na biossíntese da parede celular e no metabolismo de carboidratos (Cakmak & Römheld, 1997), na síntese de polifenóis (Blevins & Lukaszewski, 1998), no transporte de açúcares através de membranas (Taiz & Zieger, 2004), nos fitormônios (Li et al., 2001), na síntese de



ácidos nucleicos (DNA e RNA), na formação de pectinas e divisão celular (Dechen et al., 1991), no potencial hídrico e abertura estomática (Sharma & Ramchandra, 1990) possam estar associadas à redução da fotossíntese e conseqüente redução na produção de matéria seca observada em plantas deficientes em B. Os resultados das características fisiológicas mostram que, quando o déficit hídrico não limitou a fotossíntese, a deficiência ou toxidez de B o fez.

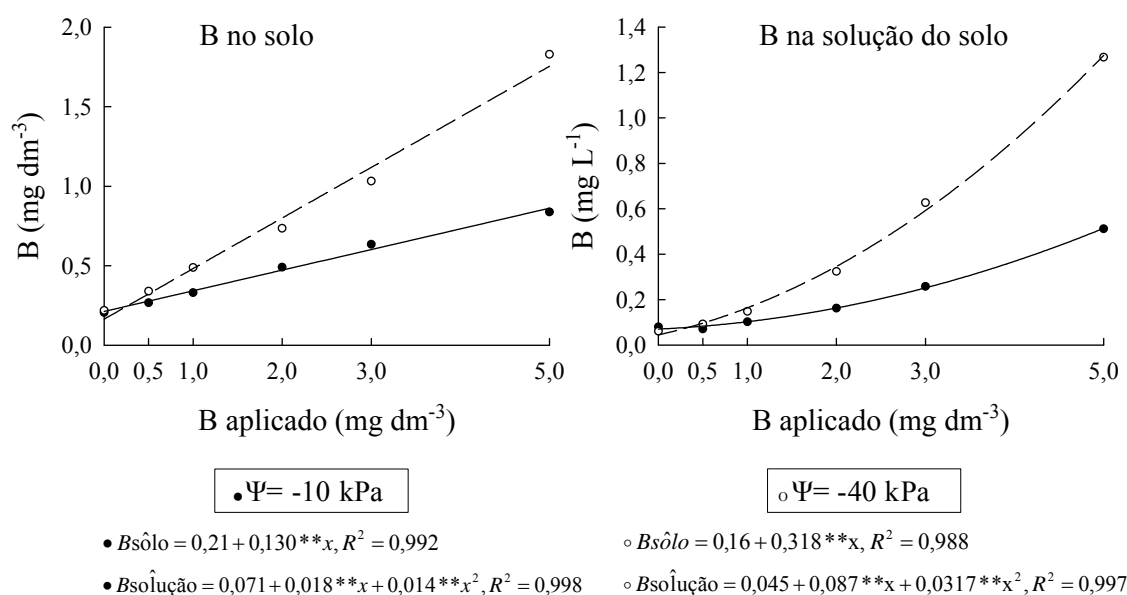
### 3.3. Produção de matéria seca

A maior disponibilidade de água proporcionou maior produção de matéria seca, independentemente da dose de B (Quadro 3). O incremento médio na produção de matéria seca de raízes e de parte aérea foi de 120 e 110 %, respectivamente. A produção de matéria seca de raízes e parte aérea foi influenciada pelas doses de B e pelo potencial de água do solo (Figura 3). Não obstante, o ajuste das médias ao modelo raiz quadrática e quadrático, com o

**Quadro 3. Produção de matéria seca de raízes, caules, folhas e parte aérea do eucalipto em resposta as doses de B (B aplicado), considerando o potencial de água do solo ( $\psi$ )**

$\psi$ kPa	B aplicado ( $\text{mg dm}^{-3}$ )						Média <sup>1/</sup>
	0	0,5	1,0	2,0	3,0	5,0	
	g/planta						
	Raízes						
-10	9,65	12,33	11,02	10,30	9,79	8,31	10,23 A
-40	3,80	4,87	5,10	5,14	5,42	3,83	4,69 B
	Caule						
-10	19,76	26,14	24,72	23,65	23,79	21,95	23,08 A
-40	8,41	10,91	12,08	12,49	9,94	9,16	10,50 B
	Folhas						
-10	28,67	28,79	30,09	28,03	27,25	27,07	28,07 A
-40	14,51	13,15	14,41	14,50	14,15	11,77	13,75 B
	Parte Aérea						
-10	48,43	54,93	54,81	51,68	51,04	49,02	51,15 A
-40	22,92	24,06	26,49	26,99	24,09	20,93	24,25 B

<sup>1/</sup>Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os potenciais de água a 5 % de probabilidade pelo teste F.



**Figura 3. Produção de matéria seca de raízes (MSR) e de parte aérea (MSPA) do eucalipto em resposta as doses de B, considerando o potencial de água do solo ( $\psi$ ). #, \* e \*\* significativo a 10, 5 e 1 % de probabilidade, respectivamente, pelo teste t.**

ponto de máxima produção dentro do intervalo experimental, indica resposta negativa às maiores doses de B aplicadas no solo. O ajuste do melhor modelo encontrado (raiz quadrada) aos dados de produção de matéria seca, no potencial de água de -10 kPa, não permite a estimativa do nível crítico para B, aqui definido como 90 % da produção máxima, uma vez que os teores críticos seriam muito baixos e irrealistas. Portanto, a discussão e as estimativas posteriores serão feitas com base na máxima eficiência física.

A máxima produção de matéria seca de raízes foi obtida nas doses correspondentes a 0,98 e 2,38 mg dm<sup>-3</sup> de B, nos potenciais de água de -10 kPa e -40 kPa, respectivamente. A máxima produção de matéria seca de parte aérea foi obtida nas doses correspondentes a 0,96 e 1,82 mg dm<sup>-3</sup> de B, nos potenciais de água de -10 kPa e -40 kPa, respectivamente. Os resultados mostram que a eficiência da adubação com B é maior quando existe maior disponibilidade de água no solo, sendo necessárias doses mais elevadas para atingir a máxima eficiência física sob déficit hídrico; contudo, a produção obtida será menor. Viets (1972) ressalta que, em condições de estresse hídrico, os teores de B no solo têm

efeito relativo, mascarado pela sua menor disponibilidade, visto que nas mesmas doses, houve aumento na produção de matéria seca pela maior disponibilidade de água.

Na comparação entre a dose zero e a dose de máxima eficiência física, houve incremento de 22 e 25 % na produção de matéria seca de raízes, nos potenciais de água de -10 kPa e -40 kPa, respectivamente. O incremento na produção de matéria seca de parte aérea foi de 11 e 9,5 % nos potenciais de água de -10 kPa e -40 kPa, respectivamente. É sabido que as raízes são mais sensíveis à deficiência de B do que a parte aérea (Gupta et al., 1985; Shelp, 1993; Marschner, 1995; Dell & Huang, 1997). Lehto (1994) e Mottonen et al. (2001b) verificaram redução do número de raízes finas e micorrizas em plantas deficientes em B, fato que pode estar relacionado com a limitada absorção de água. Adicionalmente, a deficiência de B reduz a permeabilidade da membrana plasmática e o fluxo de água, alterando a absorção dos nutrientes. A redução da condutância hidráulica do xilema pode estar associada a menor transpiração, absorção de B e crescimento de plantas sob deficiência de B (Nable et al., 1997; Dannel et al., 1998). O papel estrutural do B e aqueles associados às funções de divisão, diferenciação e expansão celular devem estar associados com a alteração do potencial hidráulico da planta (Nable et al., 1997; Dannel et al., 1998).

### **3.4. Transporte de B no solo**

O volume total de água transpirada pelas plantas de eucalipto no período experimental, o B na solução, a contribuição potencial por fluxo de massa e o conteúdo de B foram influenciados pelo potencial de água do solo e pelas doses de B (Quadro 4). As plantas cultivadas no potencial de água de -10 kPa apresentaram, em média, transpiração 3,5 vezes superior à das plantas cultivadas sob déficit hídrico. A solução do solo correspondente a -10 kPa apresentou metade da concentração de B referente àquela a -40 kPa. Esses valores são devido à diluição do nutriente no maior volume de água do solo e à maior

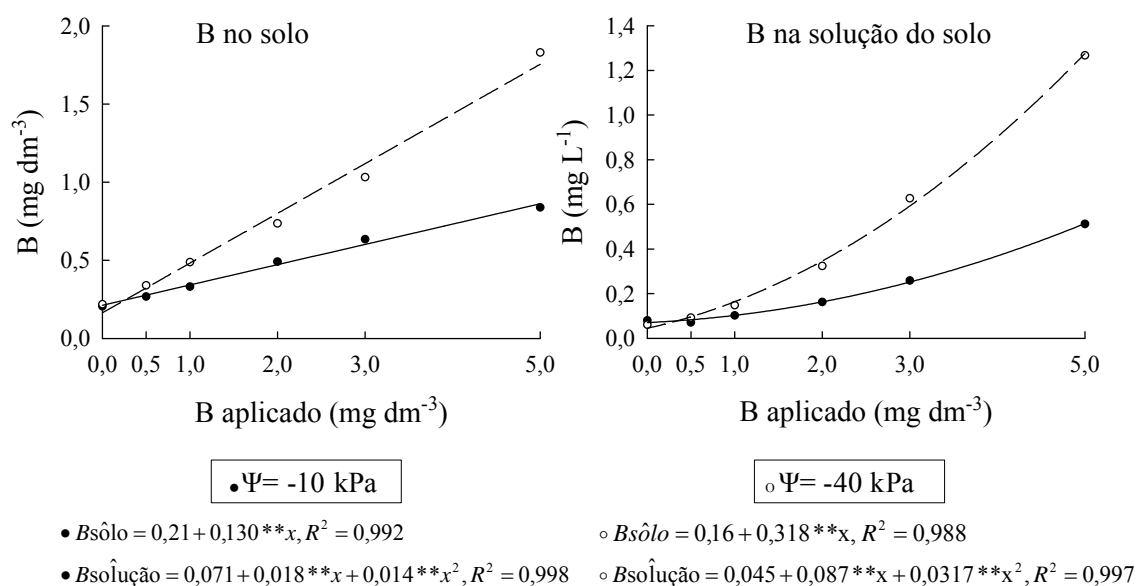
**Quadro 4. Volume de água transpirada, B na solução do solo, B potencialmente transportado por fluxo de massa e conteúdo de B na planta em resposta as doses de B (B aplicado), considerando o potencial de água do solo ( $\psi$ )**

$\psi$	B aplicado ( $\text{mg dm}^{-3}$ )						Média <sup>1/</sup>
	0	0,5	1,0	2,0	3,0	5,0	
kPa	Volume de água transpirada (L)						
-10	19,1	21,3	21,1	20,2	19,1	18,6	19,9 A
-40	6,1	5,1	6,3	6,3	5,8	5,0	5,8 B
	B na solução do solo ( $\text{mg L}^{-1}$ )						
-10	0,080	0,071	0,102	0,162	0,258	0,512	0,198 B
-40	0,061	0,092	0,148	0,324	0,627	1,267	0,420 A
	B transportado por fluxo de massa ( $\text{mg/planta}$ )						
-10	1,531	1,515	2,128	3,191	4,905	9,198	3,745 A
-40	0,372	0,472	0,928	2,037	3,581	6,360	2,292 B
	Conteúdo de B na planta ( $\text{mg/planta}$ )						
-10	1,22	1,83	2,40	3,86	4,82	6,69	3,47 A
-40	0,70	0,89	1,25	2,12	2,73	2,92	1,77 B

<sup>1/</sup>Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os potenciais de água a 5 % de probabilidade pelo teste F.

absorção de B pelas plantas nessa condição de cultivo. Portanto, a maior contribuição do fluxo de massa observado no potencial de água do solo de -10 kPa está relacionada com a maior transpiração das plantas. Em média, as plantas cultivadas no potencial de água de -10 kPa acumularam o dobro de B, quando comparadas às plantas cultivadas no potencial de -40 kPa (Quadro 4).

Na Figura 4 é apresentada a relação entre o B extraído do solo e o B na solução do solo em resposta à dose deste nutriente, nos dois potenciais de água. O B no solo apresentou comportamento linear positivo e significativo em função da dose aplicada, enquanto o B na solução do solo mostrou comportamento quadrático e significativo, evidenciando ligeiro tamponamento do solo para o B. Considerando a máxima produção de parte aérea, pode-se estimar B no solo e o



**Figura 4. Teores de B no solo e B na solução do solo em resposta as doses de B (B aplicado), considerando o potencial de água do solo ( $\psi$ ). \*\* significativo a 1 % de probabilidade pelo teste t.**

B na solução do solo para obtenção da máxima eficiência física. Assim, no potencial de água de -10 kPa, a máxima produção de parte aérea foi obtida com teores de B no solo de  $0,33 \text{ mg dm}^{-3}$  e B na solução de  $0,101 \text{ mg L}^{-1}$ . Sob déficit hídrico, a máxima eficiência física foi obtida em valores superiores de B no solo ( $0,738 \text{ mg dm}^{-3}$ ) e B na solução ( $0,308 \text{ mg L}^{-1}$ ). O estresse hídrico deprime a absorção e a distribuição do B na planta, aumentando o requerimento externo do nutriente (Dell & Huang, 1997).

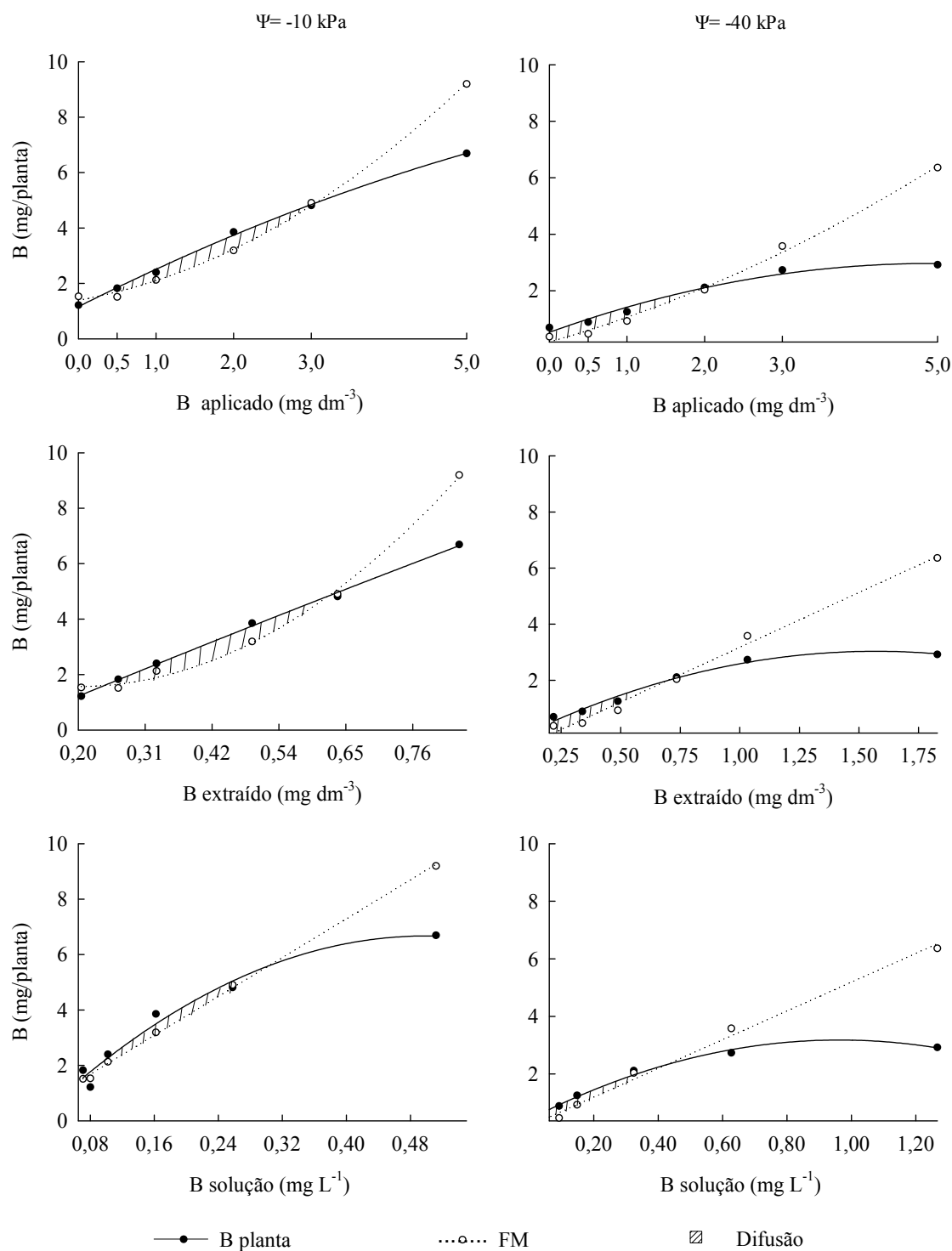
Os valores obtidos para fluxo de massa e conteúdo de B na planta foram ajustados às doses de B, ao B extraído do solo e ao B na solução, para cada potencial de água do solo, por meio de regressão (Quadro 5). As curvas correspondentes são apresentadas na figura 5. Uma vez que a difusão complementa o transporte por fluxo de massa, sua contribuição foi obtida pela diferença entre o conteúdo de B na planta e a quantidade potencialmente transportada por fluxo de massa. Assim, a área compreendida entre as duas curvas é considerada a contribuição por difusão, e o ponto de coincidência entre as duas curvas representa a condição em que o fluxo de massa supre potencialmente toda a demanda da planta (Figura 5). Os resultados mostram que

**Quadro 5. Equações de regressão relacionando o B potencialmente transportado por fluxo de massa (FM) e o conteúdo de B na planta (B planta) com as doses de B (B aplicado), o teor de B no solo (B extraído) e B na solução do solo (B solução), considerando o potencial de água do solo ( $\psi$ )**

Variável		$\psi$	Equação de regressão	$R^2$
Dependente	Independente			
		kPa		
FM	B aplicado	-10	$\hat{y} = 1,39 + 0,49x + 0,215^{**}x^2$	0,996
		-40	$\hat{y} = 0,189 + 0,777^{**}x + 0,094^{**}x^2$	0,995
	B extraído	-10	$\hat{y} = 2,30 - 7,41x + 18,58^{**}x^2$	0,996
		-40	$\hat{y} = -0,731 + 3,908^{**}x$	0,992
B solução	-10	$\hat{y} = 0,284 + 17,52^{**}x$	0,998	
	-40	$\hat{y} = 0,194 + 4,99^{**}x$	0,992	
B planta	B aplicado	-10	$\hat{y} = 1,16 + 1,41^{**}x - 0,061^{\#}x^2$	0,998
		-40	$\hat{y} = 0,528 + 0,989^{**}x - 0,100^{**}x^2$	0,981
	B extraído	-10	$\hat{y} = -0,572 + 9,07^{**}x - 0,540^{\#}x^2$	0,999
		-40	$\hat{y} = -0,327 + 4,28^{**}x - 1,36^{**}x^2$	0,984
	B solução	-10	$\hat{y} = -0,275 + 27,77^{**}x - 27,76^{**}x^2$	0,972
		-40	$\hat{y} = 0,423 + 5,72^{**}x - 2,97^{**}x^2$	0,990

<sup>#</sup> e <sup>\*\*</sup> significativo a 10 e 1 % de probabilidade, respectivamente, pelo teste t.

o fluxo de massa é o principal mecanismo de transporte de B até a superfície radicular. Na condição de maior disponibilidade de água (-10 kPa), o fluxo de massa supriu 100 % da demanda de B a partir de valores de dose de 3,0 mg dm<sup>-3</sup> de B, B no solo de 0,63 mg dm<sup>-3</sup> e B na solução de 0,30 mg L<sup>-1</sup> (Figura 5). Na condição de déficit hídrico (-40 kPa), o fluxo de massa supriu 100 % da demanda de B a partir de valores de dose de 1,9 mg dm<sup>-3</sup> de B, B no solo de 0,69

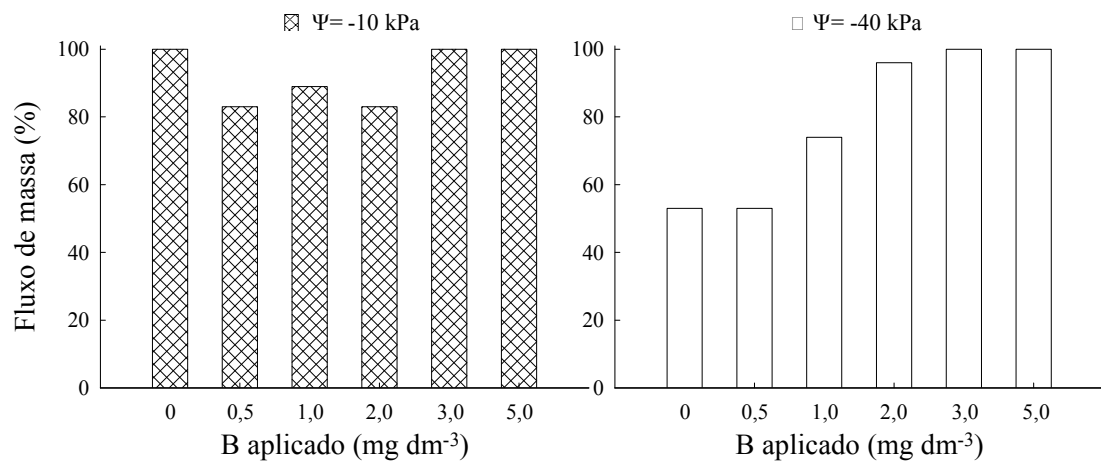


**Figura 5.** Conteúdo de B na planta (B planta) e B potencialmente transportado por fluxo de massa (FM) em resposta às doses de B (B aplicado), ao teor de B no solo (B extraído) e B na solução do solo (B solução), considerando o potencial de água do solo ( $\Psi$ ). A superfície achurada representa o B transportado por difusão.

mg dm<sup>-3</sup> e B na solução de 0,43 mg L<sup>-1</sup>. A difusão mostrou-se importante para o suprimento de B para as plantas, principalmente nas condições de déficit hídrico e baixos teores de B no solo (Figura 5). Em solos intemperizados, pobres em B e em regiões onde ocorrem períodos prolongados de seca, a difusão pode ser um mecanismo importante para o suprimento de B para o eucalipto. O fluxo de massa apresenta importância relativa maior para o suprimento de B à medida que se elevam os teores deste nutriente no solo e a disponibilidade de água.

Os percentuais de fluxo de massa para B mostram que, na dose zero de B e potencial de água de -10 kPa, o fluxo de massa supriu potencialmente 100 % da demanda de B das plantas, enquanto sob déficit hídrico esse percentual foi de apenas 53 % (Figura 6). As plantas cultivadas em ambos os potenciais de água apresentavam sintomas de deficiência de B, porém a deficiência era mais severa no potencial de -40 kPa.

A falta de água alterou a contribuição dos mecanismos de transporte de B no solo, sobretudo nas menores doses de B, deprimindo o fluxo de massa e a quantidade de B absorvido pelas plantas. Esses resultados mostram a importância da transpiração das plantas para absorção do B e corroboram as observações de campo em que sintomas de deficiência de B surgem em períodos secos do ano e



**Figura 6. Percentual de B potencialmente transportado por fluxo de massa em resposta às doses de B (B aplicado), considerando o potencial de água do solo ( $\Psi$ ).**



praticamente desaparecem em períodos chuvosos. Segundo Adriano (1986) e Loué (1993), a perda de água por meio da transpiração causa um fluxo de massa de íons na superfície das raízes, e a ausência de água pode causar redução expressiva na absorção desses íons pelas plantas.

### 3.5. Teores de B no solo e no tecido vegetal

Foram observados maiores valores de B extraído do solo no potencial de água de -40 kPa, refletindo a menor absorção de B pelas raízes das plantas nessa condição de cultivo (Quadro 6). De modo geral, os teores de B foram maiores nas plantas cultivadas em menor disponibilidade de água: -40 kPa (Quadro 6).

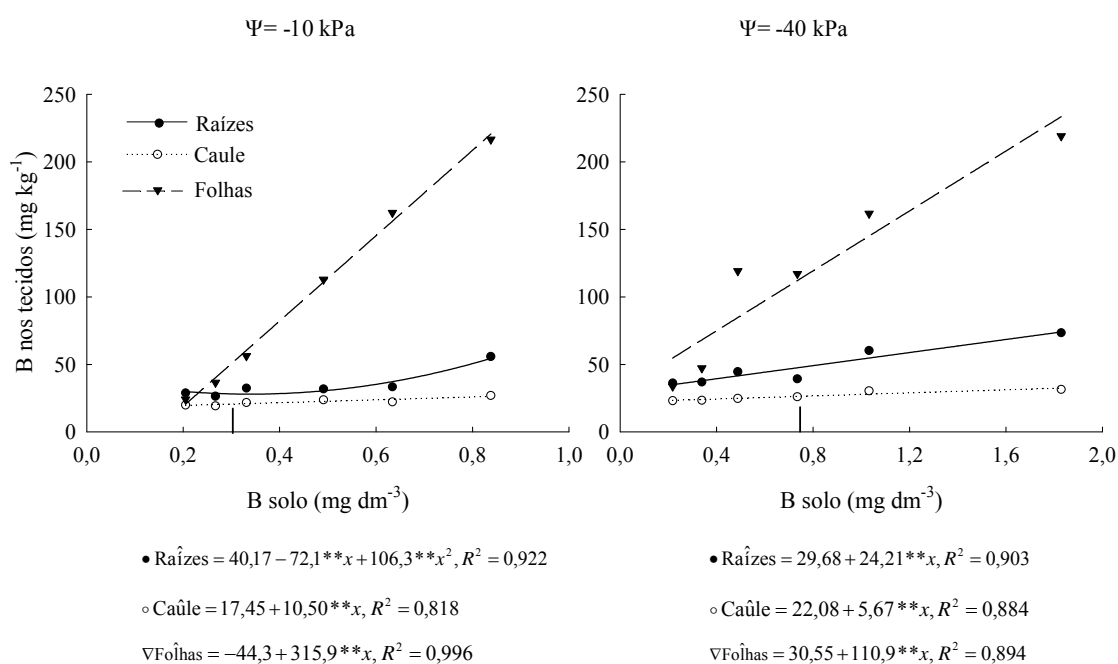
**Quadro 6. Teor de B no solo e no tecido vegetal do eucalipto em resposta às doses de B (B aplicado), considerando o potencial de água do solo ( $\Psi$ )**

$\Psi$	B aplicado ( $\text{mg dm}^{-3}$ )						Média <sup>1/</sup>
	0	0,5	1,0	2,0	3,0	5,0	
kPa	Teor de B no solo ( $\text{mg dm}^{-3}$ )						
-10	0,205	0,267	0,331	0,491	0,634	0,838	0,461 B
-40	0,218	0,339	0,488	0,735	1,032	1,829	0,774 A
	Teor de B no tecido vegetal ( $\text{mg kg}^{-1}$ )						
	Raízes						
-10	28,75	26,38	32,37	31,78	33,29	55,80	34,73 B
-40	36,16	36,90	44,55	39,26	60,24	73,36	48,41 A
	Caules						
-10	19,90	19,20	21,76	23,73	22,24	26,97	22,30 B
-40	23,03	23,35	24,75	25,99	30,34	31,42	26,48 A
	Folhas						
-10	24,02	36,49	56,24	112,78	162,35	216,62	101,42 A
-40	33,73	47,22	119,13	117,08	161,70	219,14	116,33 A

<sup>1/</sup>Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os potenciais de água a 5 % de probabilidade pelo teste F.

Em relação ao B extraído do solo, pode-se verificar aumento progressivo nos teores nos tecidos vegetais à medida que se incrementam os teores no solo (Figura 7).

Considerando os teores de B no solo para obtenção da máxima produção de matéria seca de parte aérea,  $0,33 \text{ mg dm}^{-3}$  a  $-10 \text{ kPa}$  e  $0,738 \text{ mg dm}^{-3}$  a  $-40 \text{ kPa}$ , verifica-se que os teores foliares foram bem superiores nas plantas cultivadas sob déficit hídrico e corresponderam a  $112 \text{ mg kg}^{-1}$  de B. As plantas cultivadas a  $-10 \text{ kPa}$  atingiram máxima produção de matéria seca de parte aérea com teores foliares de  $60 \text{ mg kg}^{-1}$  de B. A variação dos teores de B nas raízes e no caule foi menor, porém sempre com valores superiores para as plantas cultivadas sob déficit hídrico. Nas raízes, esses teores foram de  $47$  e  $28 \text{ mg kg}^{-1}$  de B nos potenciais de  $-10$  e  $-40 \text{ kPa}$  e, nos caules, de  $26$  e  $21 \text{ mg kg}^{-1}$  de B, respectivamente (Figura 7). Mesmo com teores superiores de B no tecido vegetal,



**Figura 7. Teores de B nas raízes, caules e folhas do eucalipto em resposta ao teor de B no solo (B solo), considerando o potencial de água do solo ( $\psi$ ). O traço (l) corresponde ao B solo para obtenção da máxima produção de matéria de parte aérea. \*\* significativo a 1% de probabilidade pelo teste t.**

as plantas cultivadas a -40 kPa não alcançaram a produção de matéria seca das cultivadas a -10 kPa. O menor crescimento das plantas sob déficit hídrico, como verificado na figura 2, promove maior concentração dos nutrientes no tecido vegetal, fato conhecido como efeito de concentração. Ao contrário, em condições adequadas de umidade do solo (-10 kPa), o crescimento das plantas foi favorecido, ocorrendo diluição dos nutrientes na matéria seca produzida (Jarrel & Beverry, 1981). Esses resultados mostram que os teores foliares de B nas plantas de eucalipto variam de acordo com o regime hídrico e que, em épocas chuvosas, menores teores de B podem ser reflexo do maior crescimento no período. Assim, a comparação de teores foliares de B com seus níveis críticos deve considerar as condições hídricas do momento da coleta, pois teores menores de B não necessariamente indicam deficiência potencial. Por outro lado, no próprio estabelecimento dos níveis críticos foliares devem ser consideradas, entre outras, as condições hídricas e de crescimento da planta, de modo que a avaliação nutricional seja a mais precisa possível.

#### 4. CONCLUSÕES

- O fluxo de massa é o mecanismo predominante para o transporte de B.
- A difusão é um mecanismo complementar para o transporte de B, de importância relativa maior em solos pobres desse nutriente e em períodos de déficit hídrico.
- O déficit hídrico altera o balanço dos mecanismos de transporte de B no solo, principalmente nos solos pobres desse nutriente, reduzindo o fluxo de massa e o acúmulo de B na planta.
- A deficiência de B reduz a fotossíntese, a condutância estomática e a transpiração das plantas de eucalipto.
- O déficit hídrico eleva os requerimentos externos e internos de B.

## 5. REFERÊNCIAS

- ADRIANO, D. C. Trace elements in the terrestrial environment. New York, Springer-Verlag, 1986. 533 p.
- ALVAREZ V., V.H.; NOVAIS, R.F.; DIAS, L.E. OLIVEIRA, J.A. Determinações e uso do fósforo remanescente. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 25: 27-33, 2000 (Boletim Informativo).
- BARBER, S.A. Influence of the plant root on ion movement in soil. In: CARSON, E.W., ed. The plant root and its environment. Charlottesville, University Press of Virginia, 1974. p.525-564.
- BERGER, K.C. & TRUOG, E. Boron determination in soils and plants using the quinalizarin reaction. Ind. Eng. Chem. Anal. Ed., 11:540-545, 1939.
- BLEVINS, D.G. & LUKASZEWSKI, K.M. Boron in plant structure and function, Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 49: 481–500, 1998.
- BRESTIC, M., CORNIC, G., FRYER, M.J. & BAKER, N.R. Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in french bean leaves from photoinhibition during drought stress? Planta, 126:450-457, 1995.
- BROWN, P.H. & SHELP, B.J. Boron mobility in plants. Plant Soil, 193:85-101, 1997.
- CAKMAK, I. & V. RÖMHELD. Boron deficiency-induced impairments of cellular functions in plants. Plant Soil, 193:71–83, 1997.
- DANNEL, F.; PFEFFER, H. & RÖMHELD, V. Characterization of root boron pools, boron uptake and boron translocation in sunflower using the stable isotopes <sup>10</sup>B and <sup>11</sup>B. Aust.J. Plant Physiol., 27:397-405, 2000.
- DANNEL, F.; PFEFFER, H. & RÖMHELD, V. Compartmentation of boron in roots and leaves of sunflower as affected by boron supply. J. Plant Physiol., 153:615–622, 1998.

- DECHEN, A.R.; HAAG, H.P. & CARMELLO, Q.A. Funções dos micronutrientes nas plantas. In: FERREIRA, M.E; CRUZ, M.C.P., ed. Micronutrientes na agricultura. Piracicaba, POTAFOS/CNPq, 1991. p.65-78.
- DEFELIPO, B.V. & RIBEIRO, A.C. Análise química de solo. Viçosa-UFV, 1981. 17p. (Boletim de Extensão).
- DEFELIPO, B.V. & RIBEIRO, A.C. Análise química de solo. Viçosa-UFV, 1997. 26p. (Boletim de Extensão).
- DELL, B. & HUANG, L. Physiological responses of plants to low boron. *Plant Soil*, 193:85-101, 1997.
- DUBEY, R.S. Photosynthesis in plants under stressful conditions. In: PESSARAKLI, M., ed. *Handbook of Photosynthesis*. New York, Marcel Dekker, 1997. p.859-875.
- EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisas de Solos. Manual de análise de solo. 2 ed. Rio de Janeiro, Centro Nacional de Pesquisas de Solos, 1997. 212p.
- FRIED, M. & SHAPIRO, R.E. Soil-plant relationships in ion uptake. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 12:1-24, 1961.
- GOLDBERG, S. Reaction of boron with soils. *Plant Soil*, 193:35-48, 1997.
- GUPTA, U.C.; JAME, Y.W. & CAMPBELL, C.A. Boron toxicity and deficiency: a review. *Can. J. Soil Sci.*, 65:381-409, 1985.
- HU, H. & BROWN, P.H. Absorption of boron by plants. *Plant Soil*, 193: 49- 58, 1997.
- JARREL, W.M. & BEVERY, R.B. The dilution effect in plant nutrition studies. *Adv. Agronon.*, 34:197-224, 1981.
- KEREN, R.; BINGHAM, F.T. & RHOADES, J.D. Effect of clay content in soil on boron uptake and yield of wheat. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49:1466-1470, 1985.

- LAWLOR, D.W. & CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.*, 25:275-294, 2002.
- LAWLOR, D.W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Ann. Bot.*, 89:871–885, 2002.
- LEHTO, T. Effects of liming and boron fertilization on mycorrhizae of *Picea abies*. *Plant Soil*, 163:65–68, 1994.
- LI, C.J; PFEFFER, H; DANDEL, F; ROMHELD, V. & BANGERTH, F. Effects of boron starvation on boron compartmentation, and possibly hormone-mediated elongation growth and apical dominance of pea (*Pisum sativum*) plants. *Physiol Plant.*, 111:212–219, 2001.
- LOUÉ, A. Oligoéléments en agricultures. Antibes: SCPANATHAN, 1993. 577 p.
- MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C. & OLIVEIRA, S.A. Avaliação do estado nutricional das plantas: Princípios e Aplicações. 2.ed. Piracicaba, POTAFOS, 1997. 319p.
- MARSCHNER, H. Mineral nutrition of higher plants. 2.ed. London, Academic Press, 1995. p. 379–396.
- MOTTONEN, M.; LEHTO, T. & APHALO, P. J. Growth dynamics and mycorrhizas of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings in relation to boron supply. *Trees*, 15: 319–326, 2001b.
- NABLE, R.O.; BAÑUELOS, G.S. & PAULL, J.G. Boron toxicity. *Plant Soil*, 198:181–198, 1997.
- OERTLI, J.J. & GRGUREVIC, E. Effect of pH on the absorption of boron by excised barley roots. *Agron. J.*, 67:278-280, 1975.
- RAVEN, J.A. Short- and long-distance transport of boric acid in plants. *New Phytol.*, 84:231-249, 1980.
- RICHARDS, L.A. Methods of measuring soil moisture tension. *Soil Sci.*, 68:95-112, 1949.

- RUIZ, H.A. Incremento da exatidão da análise granulométrica do solo por meio da coleta da suspensão (Silte + argila). R. Bras. Ci. Solo, 29:297-300, 2005).
- SGARBI, F.; SILVEIRA, R.L.V.A.; TAKAHASHI, E.N. & CAMARGO, M.A.F. Crescimento e produção de biomassa de clone de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* em condições de deficiência de macronutrientes, B e Zn. Scientia Florestalis, 56:69-83, 1999.
- SHARMA, P.N. & RAMCHANDRA, T. Water relations and photosynthesis in mustard plants subjected to boron deficiency. Indian J. Plant Physiol., 33:150–154, 1990.
- SHELP, B.J. Physiology and biochemistry of boron in plants. In: GUPTA, U.C., ed. Boron and Its Role in Crop Production. CRC Press, Boca Raton, FL, 1993. p. 53–85.
- STANGOULIS, J.C.R.; REID, R.J.; BROWN, P.H. & GRAHAM, D. Kinetic analysis of boron transport in chara. Planta, 213:142-146, 2001.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. Plant Physiology. California, Redwood City, The Benjamin/Commings Publishing, 2004. 690 p.
- VIETS, F. G. Water deficits and nutrients availability. In: KOZLOWSKI, T. T., ed. Water deficits and plant growth. New York, Academic Press, 1972. p. 217-239.
- WILD, A. Mass flow and diffusion. In: GRENLAND, D.J. & HAYES, M.H.B., ed. The chemistry of soil processes. Chichester, John Wiley, 1981. p.37-80.



## **CAPÍTULO 2**

### **CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS E PRODUÇÃO DE MATÉRIA SECA DE CLONES DE EUCALIPTO EM RESPOSTA A BORO**

#### **RESUMO**

A exigência para boro (B) varia largamente entre e dentro das espécies vegetais. Objetivando avaliar a resposta de clones de eucalipto ao B em solução nutritiva, foi realizado ensaio em casa de vegetação com oito clones. As plantas cresceram em soluções nutritivas com 0, 10, 20, 50 e 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de B, durante 70 dias. Na finalização do ensaio, determinaram-se características fisiológicas, produção de matéria seca, teor e acúmulo de B no tecido vegetal. Os clones 129 e 68 apresentaram as mais elevadas taxas de fotossíntese. Houve resposta diferenciada dos clones à concentração de B na solução nutritiva, com máxima produção de matéria seca entre 24 e 69  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de B. Em baixas concentrações de B, observaram-se sintomas visuais de deficiência e, em altas concentrações, não foram observados sintomas de toxidez, porém houve redução na produção de matéria seca. O clone 3487 foi o mais responsivo a B. Os clones 3487, 3336 e 68 foram mais sensíveis à deficiência, e os clones 3281 e 1270, os mais tolerantes à deficiência. O clone 2486 foi o mais sensível à toxidez, e o clone 3281, o mais tolerante. Os clones 3487 e 2486 foram mais eficientes na utilização de B.

## **PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND DRY MATTER PRODUCTION OF EUCALYPTUS IN RESPONSE TO BORON**

### **ABSTRACT**

The boron (B) requirement for plant growth varies both within and between plant species. In order to evaluate the response of clones of eucalyptus to B in nutrient solution, an experiment with eight clones was carried out under greenhouse conditions. Plants were grown in nutrient solutions with B concentrations of 0, 10, 20, 50 and 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  for 70 days, after which physiological variables, dry matter production and B content were determined. There was a differential response of the eucalypt clones to the concentration of B in nutrient solution with maximum dry matter production occurring between 24 and 69  $\mu\text{mol L}^{-1}$  of B in nutrient solution. At low concentrations of B, visual symptoms of deficiency were observed. At high B concentrations, toxicity symptoms were not observed; however, there was a reduction in dry matter production. Clones 129 and 68 showed the highest rates of photosynthesis. Clone 3487 was the most responsive to B. The clones 3487, 3336 and 68 were more sensitive to B deficiency, whereas clones 3281 and 1270 exhibited greater tolerance to B deficiency. Clone 2486 was the most sensitive to B toxicity and the clone 3281 showed the highest tolerance to B excess. Clones 3487 and 2486 were more efficient in the use of B.

## 1. INTRODUÇÃO

O boro (B) é, entre os micronutrientes, aquele que mais freqüentemente apresenta deficiência no solo, requerendo repetidas adubações. No Brasil, solos deficientes em B são encontrados em várias regiões, com destaque para o Cerrado, onde o cultivo do eucalipto tem se expandido. Entre outros autores, Sgarbi et al. (1999) mostraram que a omissão de B foi uma das mais limitantes ao crescimento do eucalipto no período de 9 a 26 meses de idade, em casa de vegetação.

Em estudo exploratório, Andrade et al. (1995) verificaram que a suscetibilidade à deficiência de B e à seca dos ponteiros apresentava a seqüência: *E. globulus* > *E. dunii* > *E. urophylla* > *E. camaldulensis*. As diferenças no requerimento de B por essas espécies eram, possivelmente, associadas à eficiência nutricional específica para o elemento. Essa maior eficiência pode ser devida a diferentes mecanismos: habilidade na aquisição de B do solo ou do meio de crescimento, formas de absorção do nutriente e distribuição na planta e, ou, habilidade na utilização do elemento (Rerkasem & Jamjod, 1997).

A exigência de B varia largamente entre e dentro das espécies vegetais (Bell, 1997; Kozłowski & Pallardy, 1997). Há evidências de que o grau de exigência e sensibilidade à deficiência de B está intimamente relacionado com o teor de pectina da parede celular. Assim, espécies com parede celular rica em pectina, como as dicotiledôneas, apresentam maior requerimento de B quando comparadas com gramíneas, que possuem parede celular com menor teor de pectina (Hu et al., 1996).

A maior parte do B no tecido vegetal encontra-se associada à parede celular, podendo chegar a 96 % sob condições de deficiência (Hu & Brown, 1994). Mais de 70 % desse B encontra-se ligado às pectinas (Matoh et al., 1993; Hu & Brown, 1994), as quais são misturas de polissacarídeos altamente hidratados, ricos em ácido D-galacturônico. Elas têm funções como o controle da porosidade da parede celular e o fornecimento de cargas, que, por sua vez, regulam o pH da parede celular e o balanço de íons. Além disso, as pectinas

regulam a adesão de uma célula à outra na lamela média. Os constituintes principais das pectinas são homogalacturonan (HGA) e rhamnogalacturonan (RGI). Os HGA<sub>s</sub> podem ser modificados estruturalmente para produzir xilogalacturonan e rhamnogalacturonan II (RGII). Dímeros de RGII são ligados por um átomo de B entre duas unidades laterais de apiose no complexo. Resultados de pesquisas demonstram que o B é essencial para síntese, manutenção da integridade e funcionamento normal da parede celular (Teasdale & Richards, 1990; Shelp, 1993; Ishii et al., 2001). Essas funções parecem ser desempenhadas por meio de ligações com grupos cis-diol com vários componentes da parede (Loomis & Durst, 1992). Hu & Brown (1994) demonstraram que células deficientes em B eram mais rígidas e tiveram sua expansão reduzida.

A adubação e nutrição florestal têm assumido papel importante na obtenção de maiores produtividades no setor florestal brasileiro. A constatação de exigências nutricionais diferenciadas dos materiais genéticos (espécies ou clones) pode contribuir para melhor dimensionamento das áreas de plantio. A melhor alocação de clones nessas áreas, considerando suas exigências nutricionais e, ou, a tolerância a possíveis deficiências, é uma estratégia de otimização do sistema de produção. Adicionalmente, em espécies florestais, com ciclos mais longos que as anuais, esses requerimentos nutricionais distintos, sempre que possível, devem ser avaliados numa fase o mais jovem possível, pois também forneceriam informações complementares para os programas de seleção e melhoramento.

Neste trabalho, objetivou-se avaliar a resposta de oito clones de eucalipto, na fase de mudas, à concentração de B em solução nutritiva, visando distingui-los e selecionar genótipos mais resistentes a baixas concentrações do nutriente.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

A resposta de oito clones de eucalipto (Empresa 1- 68 e 129 e Empresa 2- 1270, 2486, 3281, 3334, 3336, 3487) foi avaliada em ensaio realizado em casa de vegetação, utilizando solução nutritiva. O clone 68 foi inicialmente selecionado no litoral do ES e BA, pois apresenta expressivo crescimento vegetativo quando existem condições mais favoráveis de crescimento. O clone 129 foi selecionado na região de Belo Oriente-MG e apresenta maior tolerância a limitações edafoclimáticas, quando comparado ao clone 68. Os demais clones são largamente plantados na região do Cerrado brasileiro, onde a deficiência de B tem se mostrado mais limitante à produtividade de eucalipto. As mudas foram propagadas via microestaquia e, aos 40 dias para os clones 68 e 129 e aos 30 dias para os demais, foram removidas dos tubetes, lavando-se cuidadosamente as raízes com água destilada, para retirada do substrato. Essas mudas foram inicialmente colocadas em bandejas plásticas contendo 30 L de solução nutritiva de Clark (Clark, 1975),  $\frac{1}{2}$  força, durante período de 21 dias, para adaptação e formação do sistema radicular. Essa solução continha  $10 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B. Após esse período, as raízes das plantas foram lavadas por três vezes em água destilada e transferidas para bandejas plásticas contendo soluções nutritivas com concentrações de 0, 10, 20, 50 e  $100 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B, mantendo-se nessas condições por 70 dias.

O delineamento experimental utilizado foi de blocos casualizados, num esquema de parcelas subdivididas. As parcelas foram compostas pelas concentrações de B na solução nutritiva, e as subparcelas, pelos clones. O ensaio contou com quatro repetições, sendo uma planta por parcela. As plantas foram mantidas sob arejamento constante, e o pH da solução foi ajustado diariamente a 5,5. A troca da solução nutritiva foi feita, inicialmente, a cada 15 dias (0-15 d), a cada 10 dias na fase intermediária (16-45 d) e, na fase final (46-70 d), a cada 8 dias, de modo a manter as concentrações de B e demais nutrientes o mais constante possível.

No decorrer do ensaio, as plantas foram observadas diariamente, anotando-se o dia em que apresentaram os primeiros sintomas de deficiência ou possível toxidez. Previamente à coleta das plantas, quantificaram-se características fisiológicas, como fotossíntese (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e a razão da concentração interna e externa de CO<sub>2</sub> (ci:ca), com auxílio de um analisador portátil de gases no infravermelho (IRGA, modelo LI 6400, Licor). As determinações foram feitas no período compreendido entre oito e onze horas, no terceiro par de folhas a partir do ápice dos ramos.

As plantas foram coletadas 70 dias após a aplicação dos tratamentos, separando-se as raízes, o caule, as folhas maduras e as folhas jovens (até o terceiro par, a partir do ápice dos ramos). Todo o material foi levado à estufa de circulação forçada de ar, a 65 °C, por um período de 72 h, quantificando-se, por meio de pesagem, a produção de matéria seca das diferentes partes.

O material seco foi moído (< 5 mm) em moinho Wiley. Aproximadamente 0,25 g foram calcinados por 3 h a 550 °C em cadinhos de porcelana e, em seguida, o resíduo foi dissolvido em 10 mL de ácido clorídrico, na concentração de 0,1 mol L<sup>-1</sup>. O resíduo foi passado por filtro de 0,45 µm e armazenado em recipientes plásticos. Os teores de B no tecido vegetal foram quantificados por colorimetria, pelo método da Azometina-H.

Os dados das características avaliadas foram analisados estatisticamente pelo programa SAS (SAS Institute Inc., Cary, NC, 2004). Para cada clone, ajustaram-se equações de regressão, considerando a concentração de B em solução nutritiva como variável independente. Os coeficientes das equações de regressão foram testados pelo teste t, utilizando-se o quadrado médio e graus de liberdade do resíduo resultantes da combinação dos quadrados médios e graus de liberdade do resíduo das parcelas e das subparcelas da Anova. Foram estimadas as concentrações de B em solução nutritiva necessárias para obtenção da máxima produção de matéria seca para cada clone, sendo a produção de matéria seca de parte aérea (MSPA) tomada como referência. A partir dos modelos definidos, para cada clone, foram calculados os incrementos e decréscimos na produção de MSPA. O incremento foi resultante da diferença dos valores estimados no ponto

de máxima produção de MSPA e a MSPA na dose de  $0 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B, e o decréscimo refere-se à diferença da produção de MSPA entre o ponto de máxima produção e a MSPA na dose de  $100 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B. Para comparar a produção de MSPA, foram calculados valores relativos, atribuindo-se 100/100 à maior média ajustada. O coeficiente de utilização biológica de B (CUB-B) refere-se à matéria seca produzida por unidade do nutriente. Assim, o CUB-B foi obtido pela equação  $\text{CUB-B} = 1/\text{Teor de B} * 1000000$  ( $\text{kg kg}^{-1}$ ), adotando-se como referência os teores estimados de B no tecido vegetal correspondentes aos pontos de máxima produção de MSPA.

### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Vinte e cinco dias após a aplicação dos tratamentos, observaram-se sintomas visuais típicos de deficiência de B nas plantas crescidas na ausência do nutriente. Algumas plantas apresentaram clorose nas folhas jovens, seguida de encarquilhamento, tornando-as facilmente quebradiças. O caule das plantas deficientes em B apresentaram maior rigidez, com aspecto de vitrificação, quebrando-se facilmente. Esses sintomas corroboram observações de campo em que o efeito do vento em áreas com deficiência de B é muito mais acentuado, com quedas de árvores e quebra de galhos e caules. O clone 3487 foi o primeiro a apresentar esses sintomas, seguido pelo clone 3336. Não foram observados sintomas visuais de toxidez de B, mesmo na maior concentração utilizada, de  $100 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B.

No quadro 1 são apresentados os valores da fotossíntese, da condutância estomática, da transpiração e da razão ci:ca dos clones de eucalipto cultivados em solução nutritiva, em diferentes concentrações de B. De modo geral, as equações que permitiram o melhor ajuste para os valores da taxa fotossintética, da condutância estomática e da transpiração foram as do modelo raiz quadrática (Quadro 2). Tanto a deficiência (dose de  $0 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B) quanto as concentrações mais elevadas de B reduziram as trocas gasosas das plantas de eucalipto. Não foram obtidos ajustes de modelos lineares que descrevessem as respostas dos clones 1270 e 3281. Assim, os valores médios desses dois clones foram, respectivamente, de  $12,35$  e  $12,54 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$  para A; de  $0,390$  e  $0,394 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de  $\text{H}_2\text{O}$  para gs; e de  $5,87$  e  $6,77 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de  $\text{H}_2\text{O}$  para E. Sob deficiência de B, esses materiais apresentaram elevados valores de A, gs e E e resposta nula quando o nutriente foi acrescentado no meio de cultivo. Para todos os clones, a razão ci:ca manteve-se constante com o incremento da concentração de B na solução nutritiva (Quadro 2).

A apresentação gráfica das características fisiológicas dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B na solução nutritiva, é apresentada



**Quadro 1. Fotossíntese, condutância estomática, transpiração e razão ci:ca dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B na solução nutritiva**

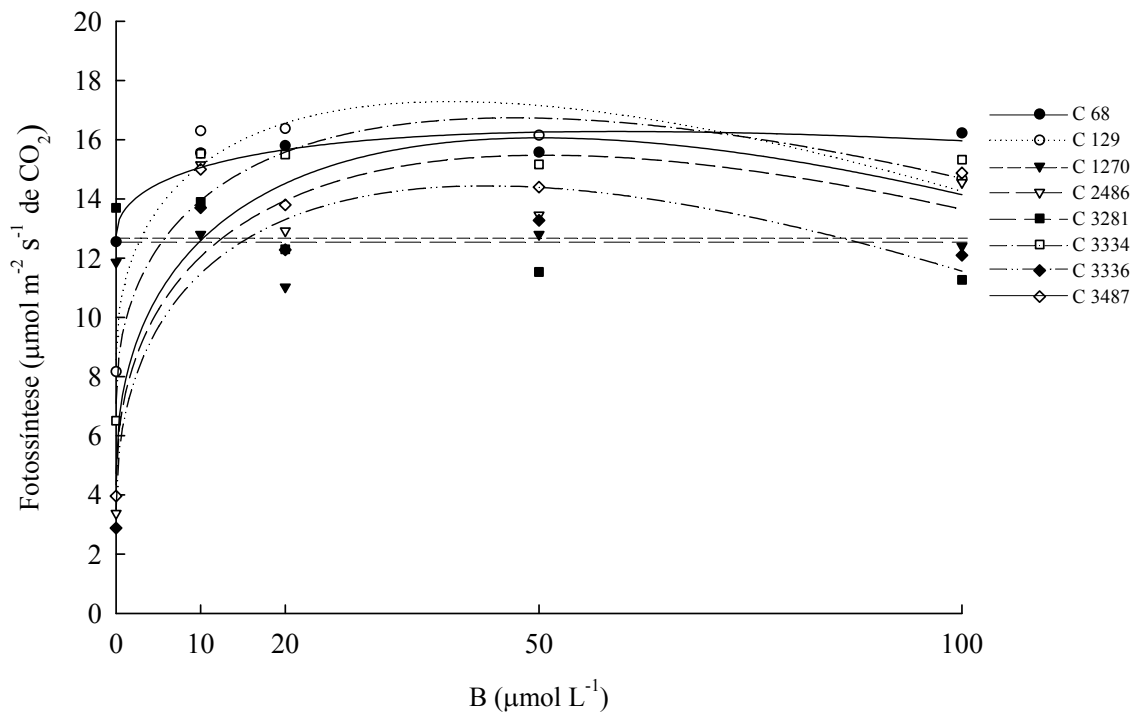
B	Clones							
	68	129	1270	2486	3281	3334	3336	3487
$\mu\text{mol L}^{-1}$	Fotossíntese ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de $\text{CO}_2$ )							
0	12,55	8,17	11,86	3,38	13,70	6,51	2,89	3,97
10	15,55	16,30	12,80	15,15	13,90	15,53	13,70	15,00
20	15,80	16,38	11,03	12,92	12,30	15,53	12,28	13,80
50	15,58	16,15	13,69	13,45	11,54	15,61	13,28	14,67
100	16,23	14,68	12,40	14,55	11,27	15,33	12,09	14,88
	Condutância Estomática ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de $\text{H}_2\text{O}$ )							
0	0,28	0,28	0,35	0,13	0,47	0,24	0,09	0,13
10	0,73	0,55	0,39	0,46	0,31	0,53	0,38	0,49
20	0,75	0,54	0,34	0,42	0,40	0,51	0,35	0,49
50	0,66	0,41	0,49	0,38	0,52	0,56	0,44	0,49
100	0,73	0,51	0,38	0,39	0,27	0,53	0,38	0,52
	Transpiração ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de $\text{H}_2\text{O}$ )							
0	5,52	6,11	6,13	2,39	7,38	3,97	3,07	3,12
10	9,53	7,95	6,41	6,22	6,39	7,20	6,07	6,35
20	9,70	8,07	4,70	5,93	5,99	7,31	5,36	6,77
50	9,12	7,03	5,85	5,25	7,10	7,38	6,90	6,83
100	9,54	8,16	6,25	5,99	6,97	7,57	6,10	7,13
	Razão ci:ca							
0	0,71	0,67	0,67	0,69	0,76	0,67	0,76	0,76
10	0,80	0,71	0,76	0,72	0,66	0,75	0,70	0,75
20	0,81	0,74	0,69	0,80	0,71	0,75	0,66	0,79
50	0,79	0,68	0,72	0,64	0,67	0,74	0,75	0,81
100	0,80	0,76	0,76	0,72	0,74	0,77	0,75	0,77

nas figuras 1, 2, 3 e 4. Os clones 68 e 129 foram os que apresentaram, em geral, os maiores valores de fotossíntese, transpiração e condutância estomática, exceto na dose de  $0 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B. Essa resposta sugere alto potencial desses clones para a produção de matéria seca quando o nutriente não é limitante, fato não observado no ensaio, possivelmente em consequência do curto período experimental. Os demais clones apresentaram desempenho intermediário em relação às características fisiológicas avaliadas. Os clones 3336, 2486 e 3487 apresentaram alta sensibilidade das características fisiológicas sob deficiência de

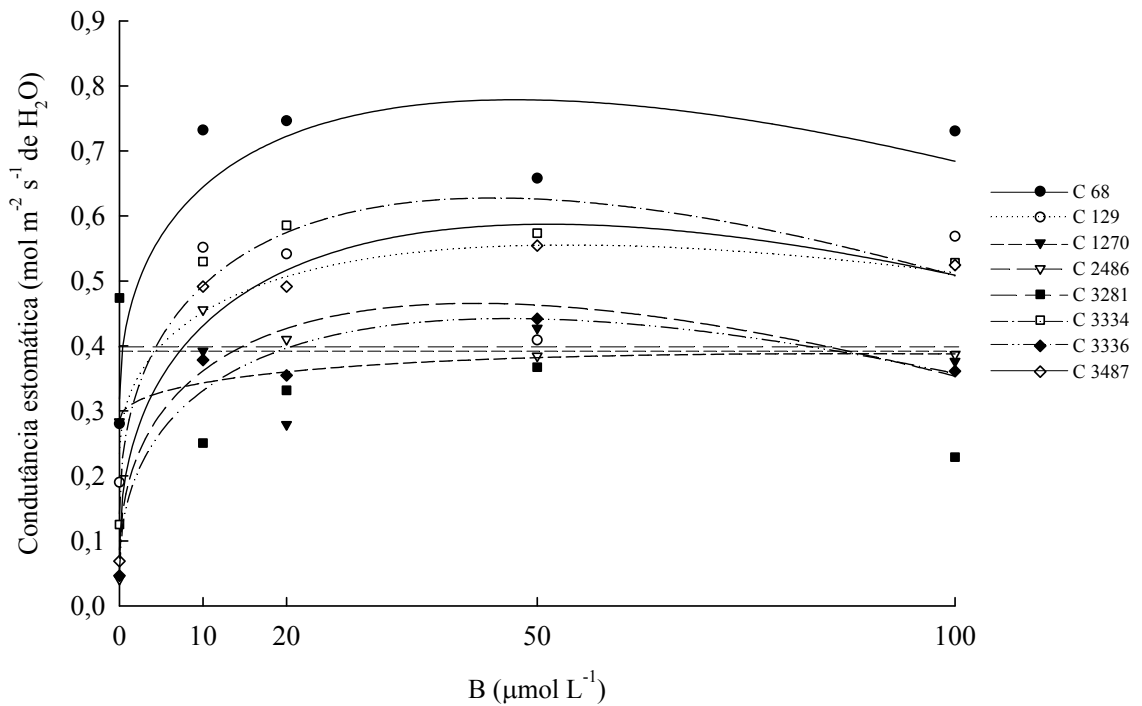
**Quadro 2. Equações de regressão que descrevem as características fisiológicas dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva**

Clones	Equações de regressão	R <sup>2</sup>
Fotossíntese		
68	$\hat{y} = 12,76 + 0,913 * x^{0,5} - 0,059x$	0,903
129	$\hat{y} = 8,57 + 2,771 ** x^{0,5} - 0,220 ** x$	0,944
1270	$\hat{y} = \bar{y} = 12,35$	
2486	$\hat{y} = 4,34 + 3,131 ** x^{0,5} - 0,220 ** x$	0,823
3281	$\hat{y} = \bar{y} = 12,54$	
3334	$\hat{y} = 7,02 + 2,893 ** x^{0,5} - 0,212 ** x$	0,931
3336	$\hat{y} = 3,52 + 3,305 ** x^{0,5} - 0,250 ** x$	0,902
3487	$\hat{y} = 4,68 + 3,242 ** x^{0,5} - 0,229 ** x$	0,897
Condutância estomática		
68	$\hat{y} = 0,318 + 0,134 ** x^{0,5} - 0,0097 ** x$	0,831
129	$\hat{y} = 0,502 - 0,222e^{-x}$	0,763
1270	$\hat{y} = \bar{y} = 0,390$	
2486	$\hat{y} = 0,161 + 0,092 ** x^{0,5} - 0,0073 ** x$	0,820
3281	$\hat{y} = \bar{y} = 0,394$	
3334	$\hat{y} = 0,252 + 0,093 ** x^{0,5} - 0,0066 * x$	0,942
3336	$\hat{y} = 0,100 + 0,097 ** x^{0,5} - 0,0069 * x$	0,954
3487	$\hat{y} = 0,158 + 0,109 ** x^{0,5} - 0,007 ** x$	0,915
Transpiração		
68	$\hat{y} = 5,82 + 1,231 ** x^{0,5} - 0,089 ** x$	0,871
129	$\hat{y} = 4,82 + 0,948 ** x^{0,5} - 0,066 * x$	0,743
1270	$\hat{y} = \bar{y} = 5,87$	
3281	$\hat{y} = \bar{y} = 6,77$	
2486	$\hat{y} = 2,76 + 1,033 ** x^{0,5} - 0,075^{\#} x$	0,771
3334	$\hat{y} = 4,16 + 1,022 ** x^{0,5} - 0,070 * x$	0,936
3336	$\hat{y} = 3,14 + 0,951 ** x^{0,5} - 0,065^{\#} x$	0,888
3487	$\hat{y} = 3,278 + 1,078 ** x^{0,5} - 0,071x$	0,956
Razão ci:ca		
68	$\hat{y} = \bar{y} = 0,782$	
129	$\hat{y} = \bar{y} = 0,712$	
1270	$\hat{y} = \bar{y} = 0,724$	
2486	$\hat{y} = \bar{y} = 0,714$	
3281	$\hat{y} = \bar{y} = 0,708$	
3334	$\hat{y} = \bar{y} = 0,736$	
3336	$\hat{y} = \bar{y} = 0,724$	
3487	$\hat{y} = \bar{y} = 0,776$	

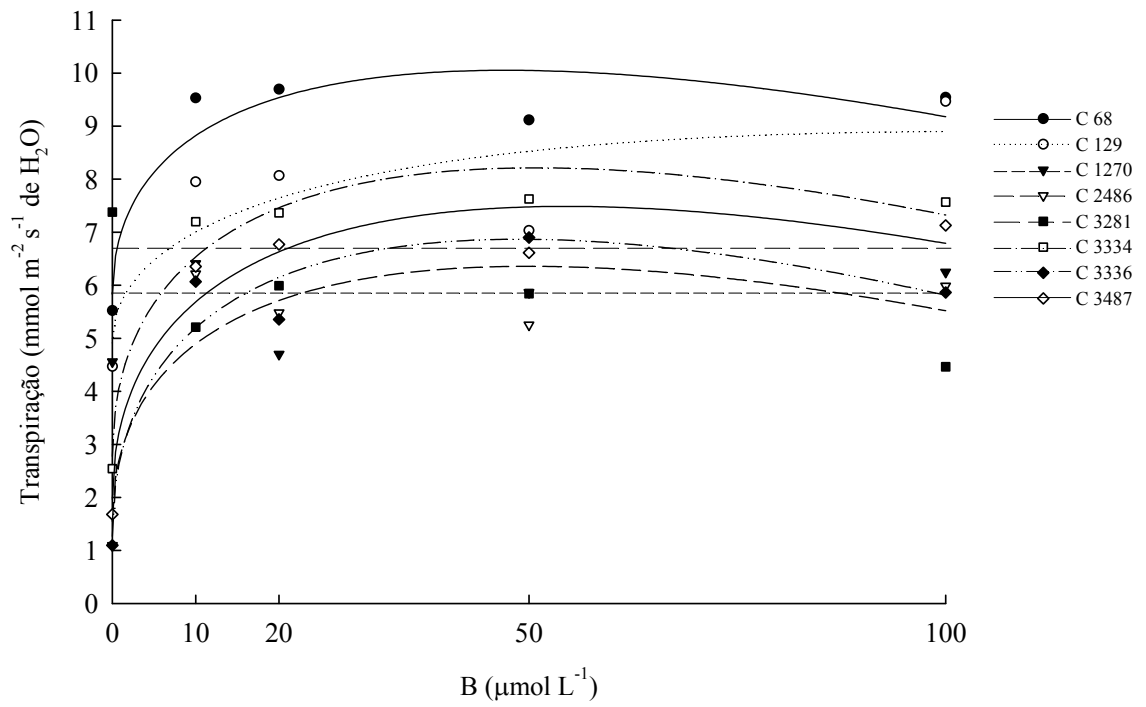
<sup>#</sup>, \* e \*\* significativo a 10, 5 e 1 % de probabilidade pelo teste t.



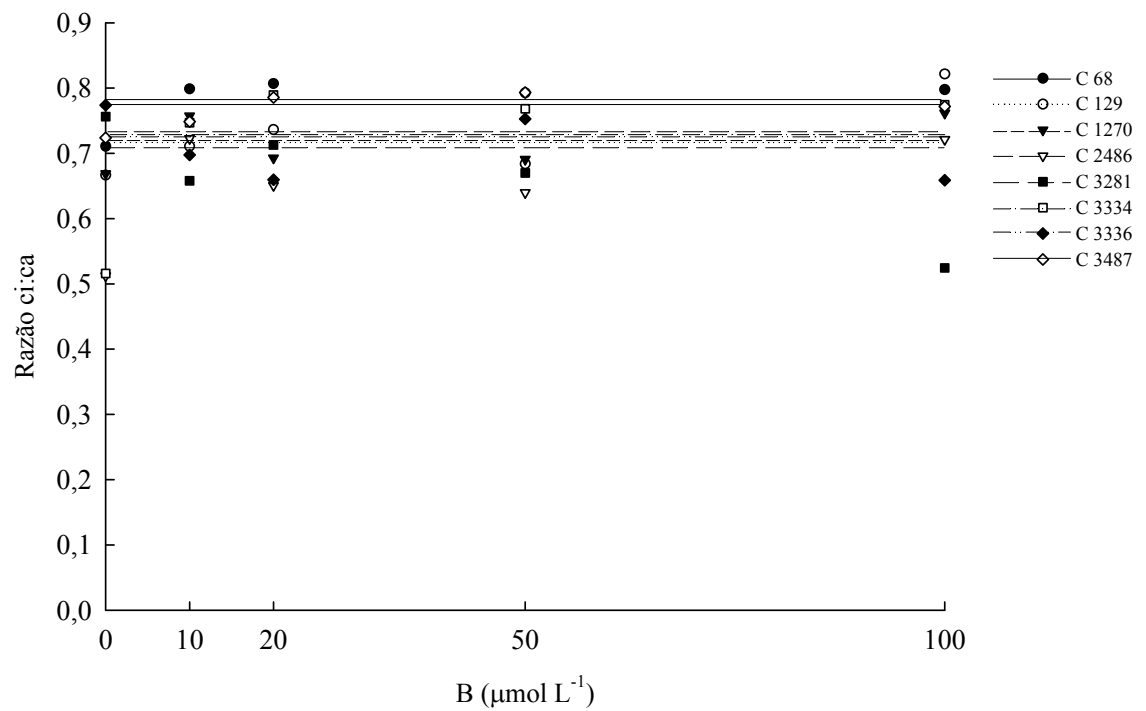
**Figura 1. Fotossíntese dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva.**



**Figura 2. Condutância estomática dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva.**



**Figura 3. Transpiração dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva.**



**Figura 4. Razão ci:ca dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva.**

altamente responsivos quando o B foi adicionado ao meio de cultivo. A deficiência nutricional afeta o transporte de água das raízes para a parte aérea das plantas (Clarkson et al., 2000). A deficiência de B reduz a permeabilidade da membrana plasmática e o fluxo de água, afetando a absorção dos nutrientes. A redução da condutância hidráulica do xilema pode estar associada a menor transpiração, absorção de B e crescimento das plantas sob deficiência de B (Nable et al., 1997; Dannel et al., 1998). O papel estrutural do B e aqueles associados às funções de divisão, diferenciação e alongamento celular devem estar associados com a alteração do potencial hidráulico da planta (Nable et al., 1997; Dannel et al., 1998).

A redução da condutância estomática das plantas pode levar à redução da fotossíntese, pois os estômatos constituem a principal barreira na assimilação de CO<sub>2</sub>. No entanto, os valores da razão ci:ca permaneceram praticamente inalterados nas diferentes doses de B, mostrando que o substrato (CO<sub>2</sub>) não era limitante para a fotossíntese (Figura 4). Embora não existam evidências da participação direta do B na fotossíntese, é de se esperar que as funções do B na biossíntese da parede celular e no metabolismo de carboidratos (Cakmak & Römheld, 1997), na síntese de polifenóis (Blevins & Lukaszewski, 1998), no transporte de açúcares através de membranas (Taiz & Zieger, 2004), nos fitormônios (Li et al., 2001), na síntese de ácidos nucléicos (DNA e RNA), na formação de pectinas e divisão celular (Dechen et al., 1991) e no potencial hídrico e abertura estomática (Sharma & Ramchandra, 1990) possam estar associados à redução da fotossíntese e conseqüente redução na produção de matéria seca observada em plantas deficientes em B.

A produção de matéria seca de raízes, caules e folhas mostrou-se diferenciada entre os clones de eucalipto em resposta às concentrações de B na solução nutritiva (Quadro 3). Como previamente indicado, as plantas não mostraram sintomas visuais de toxidez de B nas concentrações mais elevadas. Não obstante, o ajuste das médias ao modelo raiz quadrada (Quadro 4 e Figura 5), com o ponto de máxima produção dentro do intervalo experimental, indica

**Quadro 3. Produção de matéria seca de raízes, caules, folhas e parte aérea dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B na solução nutritiva**

B $\mu\text{mol L}^{-1}$	Clones							
	68	129	1270	2486	3281	3334	3336	3487
	g/Planta							
	Raízes							
0	1,43	1,39	2,36	1,80	1,99	2,49	1,24	1,07
10	2,46	3,37	3,75	4,72	5,54	4,94	4,02	8,02
20	2,96	4,29	4,78	4,94	5,14	5,99	4,30	6,34
50	2,39	3,45	5,04	4,20	4,47	6,06	5,69	7,00
100	1,80	2,34	4,42	2,53	5,40	5,63	4,00	8,83
	Caules							
0	1,62	1,90	3,34	2,68	3,60	2,94	1,65	1,18
10	4,57	8,36	8,30	10,06	10,59	9,09	8,35	17,73
20	5,52	9,37	11,41	10,88	10,09	12,10	9,12	11,75
50	3,96	7,64	9,83	9,20	9,08	11,26	10,21	14,31
100	3,85	5,98	9,20	6,70	12,08	11,10	7,49	15,42
	Folhas							
0	4,14	6,63	9,22	8,07	9,89	7,47	4,78	3,18
10	6,77	9,23	13,60	13,74	13,00	11,20	11,84	23,04
20	7,96	11,39	15,79	14,36	14,27	14,24	12,20	17,00
50	6,13	9,49	15,38	11,94	13,01	14,62	14,60	19,74
100	5,49	7,09	13,33	8,19	17,31	13,56	9,91	22,94
	Parte aérea							
0	5,76	8,53	12,56	10,74	13,49	10,40	6,43	4,36
10	11,33	17,59	21,89	23,80	31,66	20,29	20,19	40,77
20	13,48	20,76	27,19	25,24	24,36	26,33	21,31	28,74
50	10,09	17,13	25,21	21,14	22,09	25,89	24,81	34,05
100	9,34	13,06	22,54	14,89	29,38	24,66	17,40	38,36

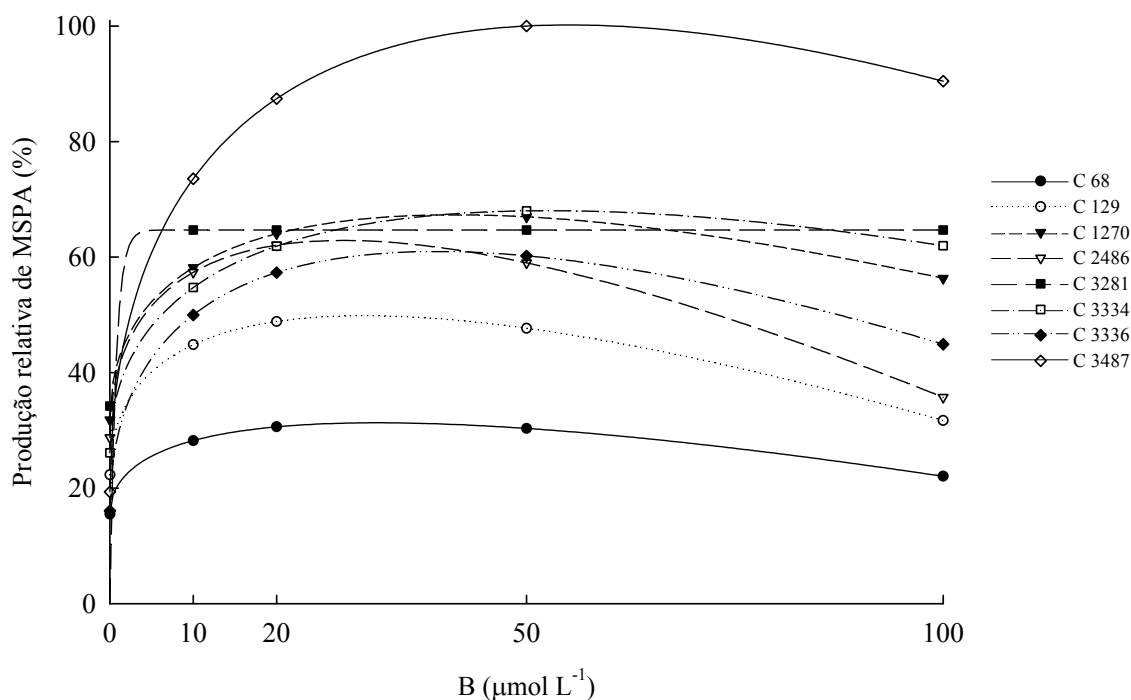
resposta negativa às maiores concentrações de B na solução nutritiva, com efeitos deletérios para as plantas nessas concentrações.

Verificou-se que os clones, na seqüência 3487 > 68 > 3336, foram os mais sensíveis à ausência de B (dose zero), apresentando menores produções de MSPA. A resposta dos materiais genéticos mostrou-se distinta entre os componentes da planta. Os clones 3281 e 1270, corroborando os valores de

**Quadro 4. Equações de regressão, máxima produção de matéria seca ( $Y_{\max}$ ) e concentração de B na solução nutritiva para obtenção de  $Y_{\max}$  ( $X_{Y_{\max}}$ ) dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B na solução nutritiva**

Clones	Equações de regressão	$Y_{\max}$ (g/planta)	$X_{Y_{\max}}$ ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ de B)	$R^2$
Matéria seca de raízes				
68	$\hat{y} = 1,45 + 0,487x^{0,5} - 0,046x$	2,74	28	0,918
129	$\hat{y} = 1,41 + 0,935 * x^{0,5} - 0,085 * x$	3,98	30	0,943
1270	$\hat{y} = 2,26 + 0,745^{\#} x^{0,5} - 0,053x$	4,92	50	0,956
2486	$\hat{y} = 1,92 + 1,156 ** x^{0,5} - 0,111 ** x$	4,93	27	0,970
3281	$\hat{y} = 5,13 - 3,14 ** e^{-x}$	5,13	45	0,792
3334	$\hat{y} = 2,49 + 1,059 ** x^{0,5} - 0,075 * x$	6,22	50	0,986
3336	$\hat{y} = 1,15 + 1,201 ** x^{0,5} - 0,089 * x$	5,16	45	0,951
3487	$\hat{y} = 1,72 + 1,634 ** x^{0,5} - 0,098 ** x$	8,50	69	0,794
Matéria seca de caule				
68	$\hat{y} = 1,82 + 1,090x^{0,5} - 0,093x$	5,06	35	0,809
129	$\hat{y} = 2,22 + 2,411 ** x^{0,5} - 0,208 ** x$	9,21	33	0,928
1270	$\hat{y} = 3,40 + 2,259 ** x^{0,5} - 0,171 ** x$	10,87	44	0,916
2486	$\hat{y} = 3,02 + 2,773 ** x^{0,5} - 0,245 ** x$	10,86	32	0,946
3281	$\hat{y} = 10,46 - 6,860 ** e^{-x}$	10,46	45	0,889
3334	$\hat{y} = 3,04 + 2,583 ** x^{0,5} - 0,181 ** x$	12,26	51	0,955
3336	$\hat{y} = 1,69 + 2,670 ** x^{0,5} - 0,209 ** x$	10,22	41	0,995
3487	$\hat{y} = 2,65 + 3,909 ** x^{0,5} - 0,275 ** x$	16,55	50	0,720
Matéria seca de folhas				
68	$\hat{y} = 4,29 + 1,105x^{0,5} - 0,105x$	7,30	30	0,815
129	$\hat{y} = 6,564 + 1,526x^{0,5} - 0,148x$	10,49	26	0,893
1270	$\hat{y} = 9,15 + 2,099 * x^{0,5} - 0,168^{\#} x$	15,69	39	0,975
2486	$\hat{y} = 8,32 + 2,321 * x^{0,5} - 0,236 ** x$	14,01	24	0,960
3281	$\hat{y} = 14,39 - 4,50^{\#} e^{-x}$	14,39	45	0,567
3334	$\hat{y} = 7,25 + 1,981 * x^{0,5} - 0,134x$	14,57	54	0,953
3336	$\hat{y} = 4,65 + 2,989 ** x^{0,5} - 0,243 ** x$	13,83	38	0,963
3487	$\hat{y} = 4,97 + 4,685 ** x^{0,5} - 0,304 ** x$	23,02	59	0,766
Matéria seca de parte aérea				
68	$\hat{y} = 6,12 + 2,201x^{0,5} - 0,194x$	12,53	32	0,812
129	$\hat{y} = 8,79 + 3,937 * x^{0,5} - 0,356 * x$	19,66	30	0,939
1270	$\hat{y} = 12,55 + 4,358 ** x^{0,5} - 0,339 * x$	26,55	41	0,949
2486	$\hat{y} = 11,33 + 5,094 ** x^{0,5} - 0,482 ** x$	24,80	28	0,951
3281	$\hat{y} = 26,87 - 13,38 ** e^{-x}$	26,87	45	0,802
3334	$\hat{y} = 10,30 + 4,564 ** x^{0,5} - 0,315 * x$	26,84	52	0,964
3336	$\hat{y} = 6,34 + 5,659 ** x^{0,5} - 0,452 ** x$	24,05	39	0,984
3487	$\hat{y} = 7,63 + 8,591 ** x^{0,5} - 0,579 ** x$	39,52	55	0,746

<sup>#</sup>, \* e \*\* significativo a 10, 5 e 1 % de probabilidade pelo teste t.



**Figura 5. Produção relativa de matéria seca de parte aérea (MSPA) dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva. O valor 100/100 refere-se ao maior valor ajustado entre os clones e, os demais, relativizados a partir deste.**

fotossíntese (Figura 1), apresentaram maiores produções de MSPA sob deficiência de B, enquanto o clone 3334 destacou-se na produção de matéria seca de raízes (MSR). O clone 3487 destacou-se na produção de matéria seca de parte aérea com a presença de B na solução nutritiva, demonstrando ser um material altamente responsivo ao nutriente. A produção de MSPA do clone 3281 manteve-se constante em concentrações superiores a  $10 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B, sem evidência de toxidez até a concentração de  $100 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B. O clone 2486 atingiu máxima produção de MSPA em baixa concentração de B, porém, ao contrário do clone 3281, apresentou acentuada redução na produção de MSPA em maiores concentrações de B. Os clones 129 e 68 apresentaram a menor produção de MSPA entre os clones estudados, sendo este último o inferior (Figura 5).

A concentração externa de B na solução nutritiva para obtenção da máxima produção de matéria seca foi de 24 a  $69 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B, com média de 40



$\mu\text{mol L}^{-1}$  de B (Quadro 4). O clone 3487 apresentou maior demanda por B, enquanto os clones 2486, 68 e 129 foram menos exigentes. Essa amplitude mostra que o melhoramento genético das espécies de eucalipto e a conseqüente obtenção de clones híbridos resultantes desse processo podem proporcionar ampliação na faixa de utilização de B, tradicionalmente conhecida como estreita entre os limites deficiente, ótimo e tóxico. Como mencionado anteriormente, não foram observados sintomas visuais de toxidez de B mesmo na dose de  $100 \mu\text{mol L}^{-1}$  desse nutriente.

Os níveis críticos externos de B requeridos por *Eucalyptus* sp diferem largamente na literatura. Asad et al. (2001) relatam níveis críticos externos para *E. calophylla* de 0,8 a  $1,2 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B, aos 20 e 40 dias após o transplante, respectivamente. Sakya et al. (2002) relatam nível crítico para *E. globulus*, cultivado por 21 dias em solução nutritiva, de 1,08 e  $0,99 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B para parte aérea e raízes, respectivamente. Concentrações de B em solução nutritiva, associadas à máxima produção de matéria seca aos 114 dias após o transplante, foram de 4,07; 4,5; 8,88; e  $9,25 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B para *E. camaldulensis*, *E. urophylla*, *E. dunnii* e *E. globulus*, respectivamente (Andrade et al., 1995). Novelino et al. (1982) encontraram níveis críticos de 1,85, 9,25 e  $46,45 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B para *E. camaldulensis*, *E. citriodora* e *E. paniculata*, respectivamente, cultivados por 74 dias em solução nutritiva. Possivelmente, a exigência diferenciada das espécies, o método de cultivo e a idade das plantas são as principais razões para tal fato.

A partir dos modelos definidos, com pontos de máxima produção de MSPA para cada clone, foram calculados incrementos e decréscimos de produção, com base nos valores estimados nas concentrações de 0 e  $100 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B, respectivamente (Quadro 5). O clone 3487 apresentou o maior incremento na produção de MSPA (259 %), seguido dos clones 3336 (190 %) e 3334 (130 %). Isso indica que esses materiais genéticos são altamente responsivos às doses do nutriente em solução e que, possivelmente, apresentam maior demanda por fertilização com B em condições de campo. Os clones 3281 e 68 apresentaram os

**Quadro 5. Incremento e decréscimo na produção de matéria seca de parte aérea (MSPA) dos clones de eucalipto, considerando os pontos de máxima produção e os valores ajustados nas concentrações de 0 e 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de B, respectivamente**

Clones	Incremento	Decréscimo
	%	
68	101	30
129	112	36
1270	106	16
2486	109	43
3281	95	0
3334	130	9
3336	190	26
3487	259	10

menores incrementos na produção de matéria seca de parte aérea: 95 e 101 %, respectivamente. Os demais clones apresentaram desempenho intermediário, com incrementos entre 106 e 112 %.

O clone 2486 apresentou-se mais sensível à toxidez de B, com decréscimo de 43 % na produção de MSPA, na concentração de 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de B. Os clones 129 e 68 apresentaram reduções de 36 e 30 %, respectivamente. Ao contrário, o clone 3281 não mostrou redução na produção de matéria seca nas concentrações mais elevadas, demonstrando maior tolerância à toxidez de B (Quadro 5).

Os teores de B no tecido vegetal aumentaram com o incremento da concentração de B em solução nutritiva (Quadro 6). Em média, o aumento no teor de B nas raízes foi de 17,77 para 72,83  $\text{mg kg}^{-1}$ ; no caule, de 9,92 para 19,55  $\text{mg kg}^{-1}$ ; nas folhas maduras, de 2,7 para 74,39  $\text{mg kg}^{-1}$ ; e nas folhas jovens, de 3,83 para 46,84  $\text{mg kg}^{-1}$ , quando se aumentou a dose de 0 para 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de B. Os teores de B nos clones crescidos na concentração de 0  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de B

**Quadro 6. Teores de B em tecido vegetal e teores de B estimados para máxima produção de MSPA ( $Y_{max}$ ) dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva**

B	Clones								Média
	68	129	1270	2486	3281	3334	3336	3487	
$\mu\text{mol L}^{-1}$	$\text{mg kg}^{-1}$								
	Raízes								
0	16,54	22,18	17,78	18,61	14,48	17,98	16,49	18,08	17,77
10	23,65	51,95	37,34	30,99	33,63	35,38	30,72	25,57	33,66
20	78,32	45,71	50,85	39,66	52,97	41,23	54,03	47,42	51,27
50	67,24	69,86	74,77	60,14	44,89	56,94	44,34	40,85	57,38
100	90,43	89,68	62,41	64,96	73,94	76,26	69,56	55,41	72,83
$Y_{max}$	47,04	46,81	62,26	39,21	46,31	54,01	43,29	39,83	47,34
	Caule								
0	10,00	11,37	10,11	9,22	8,34	10,60	9,69	10,05	9,92
10	17,34	15,89	15,54	13,00	15,88	13,83	15,28	13,13	14,99
20	20,05	18,51	17,39	15,81	17,49	17,02	18,78	16,29	17,67
50	21,66	19,69	17,54	18,25	17,48	17,87	18,94	18,17	18,70
100	21,88	19,88	19,34	19,34	19,27	18,50	19,58	18,65	19,55
$Y_{max}$	21,01	18,83	18,66	16,29	18,76	18,01	19,21	17,96	18,59
	Folhas maduras								
0	2,07	3,08	2,87	2,27	1,86	3,47	2,14	3,88	2,70
10	45,31	39,53	57,86	37,29	57,42	44,09	46,88	31,09	44,93
20	50,49	44,68	49,12	56,68	59,63	48,54	60,85	38,14	51,02
50	58,75	48,94	70,52	72,32	68,81	55,17	69,40	46,67	61,32
100	71,00	66,82	101,61	75,51	77,52	64,30	79,87	58,54	74,39
$Y_{max}$	58,04	49,07	72,80	60,47	74,38	60,79	70,24	50,80	62,07
	Folhas jovens								
0	6,01	3,10	3,70	3,11	4,36	4,20	2,92	3,28	3,83
10	40,21	34,79	50,29	31,20	39,30	29,92	32,24	26,44	35,55
20	42,22	36,45	44,19	44,56	43,10	32,84	43,06	34,86	40,16
50	49,15	41,86	54,19	54,25	47,75	39,78	46,40	35,18	46,07
100	44,83	43,74	52,46	54,62	54,04	39,37	44,23	41,40	46,84
$Y_{max}$	48,43	41,46	56,64	47,20	51,63	40,77	47,05	39,94	46,64

variaram de 14,48 a 22,18 mg kg<sup>-1</sup> nas raízes, de 8,34 a 11,37 mg kg<sup>-1</sup> no caule, de 1,86 a 3,88 mg kg<sup>-1</sup> nas folhas maduras e de 2,92 a 6,01 mg kg<sup>-1</sup> nas folhas jovens.

A menor variação no teor de B foi observada no caule, e a maior, nas folhas maduras, como era de se esperar, pois a translocação e redistribuição de B nos tecidos são fortemente influenciadas pelo fluxo transpiracional (Brown & Shelp, 1997). Embora os teores de B na parte aérea tenham sido crescentes com o aumento da concentração desse nutriente na solução nutritiva, o ajuste do modelo raiz quadrática às médias, com pontos de máximo dentro do intervalo experimental, indica resposta negativa às maiores concentrações de B na solução nutritiva (Quadro 7). O mesmo não foi evidenciado no sistema radicular. Exceto o clone 1270, os demais apresentaram relação linear positiva entre os teores de B nas raízes e o B na solução nutritiva.

Os teores de B estimados, correspondentes aos pontos de máxima produção de MSPA, apresentaram variações entre os clones de até 37, 22, 34 e 29 %, com média de 47, 19, 62 e 46 mg kg<sup>-1</sup>, para raízes, caules, folhas maduras e folhas jovens, respectivamente (Quadro 6). Em condições de suprimento adequado de B, os teores foliares de B decresceram das folhas maduras para as folhas novas, possivelmente devido a maior transpiração das folhas maduras quando comparada às jovens, possibilitando maior acúmulo de B nessa região da planta. Higashi et al. (2000) consideram teores de B entre 35 e 70 mg kg<sup>-1</sup> adequados para clones de eucaliptos em condições de mini e microjardins; valores inferiores a 20 mg kg<sup>-1</sup> e superiores a 70 mg kg<sup>-1</sup> de B constituem os limites para deficiência e toxidez, respectivamente. Todos os clones apresentaram teores foliares de B inferiores a 20 mg kg<sup>-1</sup> na dose de 0 µmol L<sup>-1</sup> de B, e a máxima produção de MSPA dos clones 1270, 3336 e 3281 foi obtida com teores foliares de B superiores a 70 mg kg<sup>-1</sup> (Quadro 6). Também nesses materiais foram observadas menores reduções na produção de MSPA nas maiores concentrações de B, evidenciando uma faixa mais ampla de utilização do B (Quadro 5).

**Quadro 7. Equações de regressão que descrevem os teores de B em tecido vegetal dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva**

Clones	Equações de regressão	R <sup>2</sup>
Raízes		
68	$\hat{y} = 24,03 + 0,719^{**}x$	0,899
129	$\hat{y} = 26,20 + 0,687^{**}x$	0,939
1270	$\hat{y} = 14,54 + 11,48^{**}x^{0,5} - 0,629x$	0,900
2486	$\hat{y} = 26,91 + 0,443^{**}x$	0,838
3281	$\hat{y} = 23,63 + 0,504^{**}x$	0,895
3334	$\hat{y} = 26,50 + 0,529^{**}x$	0,934
3336	$\hat{y} = 20,58 + 0,356^{**}x$	0,875
3487	$\hat{y} = 21,84 + 0,327^{**}x$	0,893
Caule		
68	$\hat{y} = 10,01 + 2,934^{**}x^{0,5} - 0,175^{**}x$	0,996
129	$\hat{y} = 11,25 + 2,008^{**}x^{0,5} - 0,114^{**}x$	0,987
1270	$\hat{y} = 10,33 + 1,891^{**}x^{0,5} - 0,102^{**}x$	0,965
2486	$\hat{y} = 8,99 + 1,744^{**}x^{0,5} - 0,069^{#}x$	0,984
3281	$\hat{y} = 8,73 + 2,501^{**}x^{0,5} - 0,150^{**}x$	0,954
3334	$\hat{y} = 10,41 + 1,652^{**}x^{0,5} - 0,083^{*}x$	0,959
3336	$\hat{y} = 9,67 + 2,44^{**}x^{0,5} - 0,146^{**}x$	0,968
3487	$\hat{y} = 9,75 + 1,656^{**}x^{0,5} - 0,074^{#}x$	0,963
Folhas maduras		
68	$\hat{y} = 4,131 + 13,53^{**}x^{0,5} - 0,707x$	0,974
129	$\hat{y} = 5,46 + 10,52^{**}x^{0,5} - 0,467^{*}x$	0,952
1270	$\hat{y} = 7,152 + 12,34^{**}x^{0,5} - 0,326x$	0,931
2486	$\hat{y} = 1,064 + 15,37^{**}x^{0,5} - 0,783^{**}x$	0,991
3281	$\hat{y} = 4,673 + 17,28^{**}x^{0,5} - 1,027^{**}x$	0,962
3334	$\hat{y} = 5,401 + 12,88^{**}x^{0,5} - 0,721^{**}x$	0,971
3336	$\hat{y} = 3,19 + 16,12^{**}x^{0,5} - 0,862^{**}x$	0,991
3487	$\hat{y} = 4,737 + 8,912^{**}x^{0,5} - 0,364^{#}x$	0,992
Folhas jovens		
68	$\hat{y} = 6,93 + 12,049^{**}x^{0,5} - 0,833^{**}x$	0,984
129	$\hat{y} = 4,452 + 10,338^{**}x^{0,5} - 0,654^{**}x$	0,972
1270	$\hat{y} = 6,13 + 14,01^{**}x^{0,5} - 0,956^{**}x$	0,923
2486	$\hat{y} = 2,50 + 12,04^{**}x^{0,5} - 0,679^{**}x$	0,994
3281	$\hat{y} = 6,018 + 11,240^{**}x^{0,5} - 0,662^{**}x$	0,969
3334	$\hat{y} = 4,769 + 9,06^{**}x^{0,5} - 0,564^{**}x$	0,992
3336	$\hat{y} = 3,061 + 11,99^{**}x^{0,5} - 0,792^{**}x$	0,993
3487	$\hat{y} = 4,18 + 8,36^{**}x^{0,5} - 0,477^{**}x$	0,967

<sup>#</sup>, \* e \*\* significativo a 10, 5 e 1 % de probabilidade pelo teste t.

Os clones apresentaram diferenças importantes em relação ao B absorvido e sua resposta em crescimento. Por exemplo, o clone 2486, cultivado na dose de 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de B, apresentou redução de 43 % na produção de MSPA com teor de B na folha madura de 75,51  $\text{mg kg}^{-1}$ , enquanto o clone 1270, com teor de B na folha madura de 101,61  $\text{mg kg}^{-1}$ , apresentou redução de apenas 16 %. O clone 3281, com teor de B na folha madura de 77,52  $\text{mg kg}^{-1}$ , não apresentou redução na produção de MSPA, tampouco sintomas de toxidez (Figura 5).

A eficiência na utilização dos nutrientes é um importante diferencial que deve ser considerado na avaliação nutricional e na seleção de materiais genéticos melhor adaptados (Santana et al., 2002). No quadro 8 são apresentados os CUB-B referentes aos teores estimados nos pontos de máxima produção de MSPA para cada clone. A eficiência na utilização de B pelos clones de eucalipto obedeceu, em média, à seguinte ordem: 3487>2486>3334> 129> 1270> 3336> 3281>68. Os clones 3487 e 2486 se destacaram como os de maior eficiência no uso do B, enquanto o clone 68 foi o menos eficiente.

Algumas espécies apresentam translocação de B no floema, podendo ser este um importante mecanismo de tolerância à deficiência de B (Brown & Shelp, 1997; Hu et al., 1997). A concentração de B em tecidos de idades distintas dentro

**Quadro 8. Coeficientes de utilização biológico de B (CUB-B) referentes à máxima produção de MSPA dos clones de eucalipto**

Tecido	Clones								Média
	68	129	1270	2486	3281	3334	3336	3487	
	CUB-B <sup>1/</sup> ( $\text{kg kg}^{-1}$ )								
Raiz	21259	21363	16062	25501	21594	18516	23102	25110	21563
Caule	47603	53112	53601	61401	53313	55535	52046	55675	54036
F. maduras	17228	20379	13736	16537	13445	16451	14237	19684	16462
F. jovens	20647	24122	17655	21187	19369	24526	21254	25035	21724
Média <sup>2/</sup>	22709	29084	28162	32082	27294	30304	27398	34317	28919

<sup>1/</sup> CUB-B baseados nos teores estimados de B no tecido vegetal referentes à máxima produção de MSPA. <sup>2/</sup> média ponderada dos valores correspondentes à máxima produção de matéria seca.

de uma espécie pode prover evidências da mobilidade do nutriente. A ocorrência de maior concentração de B em folhas maduras pode ser indicativo de mobilidade restrita de B, ao passo que a maior concentração nas folhas jovens sugere mobilidade, considerando que a transpiração é menor em tecidos mais jovens. Critérios semelhantes foram adotados por Konsaeng et al. (2005), indicando que o gradiente dos teores de B de tecidos desenvolvidos para tecidos jovens pode ser um indicativo de remobilização de B em algumas espécies de arbóreas tropicais.

Em média, a razão B folha jovem:B folha madura foi de 0,74 e 1,29 sob condições adequadas e deficientes em B, respectivamente (Quadro 9). Essa inversão do gradiente entre folhas jovens e maduras pode ser um indicativo da redistribuição do B em eucalipto. Resultados semelhantes foram obtidos por Al-Molla (1986), Marentes et al. (1996) e Shelp et al. (1992a) nas culturas de soja e brócolis. Se o B fosse móvel apenas no xilema, a sua concentração nos tecidos maduros tenderia a ser sempre maior.

Embora a avaliação do gradiente de concentração entre os tecidos forneça informações importantes da mobilidade do B nas plantas, devem-se considerar as mudanças nos componentes da matéria seca decorrentes da idade do tecido. Avaliações mais confiáveis devem ser suportadas por técnicas de detecção mais precisas, como, por exemplo, a utilização de isótopos de B (Sah & Brown, 1997).

Em média, a razão de teores de B folha jovem:B caule foi de 2,16 e 0,33 e B folha jovem: B raiz, de 0,86 e 0,19, sob condições adequadas e deficientes em B, respectivamente (Quadro 9). A distribuição de B nos tecidos vegetais foi largamente influenciada pelo *status* do nutriente. Em condição de deficiência de B, a distribuição para folhas e meristemas apicais do caule foi prejudicada, com maior acúmulo nas raízes e caules.

O conteúdo de B dos clones de eucalipto aumentou com o incremento da sua concentração na solução nutritiva, porém o ajuste do modelo raiz quadrada ao conteúdo de B mostrou resposta negativa nas maiores concentrações deste nutriente (Quadro 10 e Figura 6). Os clones apresentaram acentuada redução no conteúdo de B na concentração de  $0 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B. Nesta condição, observa-se

**Quadro 9. Razão dos teores de B no tecido vegetal, correspondentes aos teores na dose de 0  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de B (deficiente) e aos teores referentes à máxima produção de MSPA (adequado)**

Razão <sup>1/</sup>	Status de B	clones								Média
		68	129	1270	2486	3281	3334	3336	3487	
FJ:FM	Adequado	0,83	0,84	0,78	0,78	0,69	0,67	0,67	0,79	0,74
	Deficiente	1,58	1,06	1,14	1,44	1,76	0,95	1,53	0,85	1,29
FJ: caule	Adequado	1,90	2,12	2,14	2,45	2,13	2,22	2,08	2,22	2,16
	Deficiente	0,33	0,29	0,32	0,36	0,39	0,31	0,34	0,33	0,33
FJ: raízes	Adequado	0,85	0,85	0,64	1,02	0,86	0,74	0,92	1,00	0,86
	Deficiente	0,20	0,15	0,18	0,18	0,23	0,18	0,20	0,18	0,19

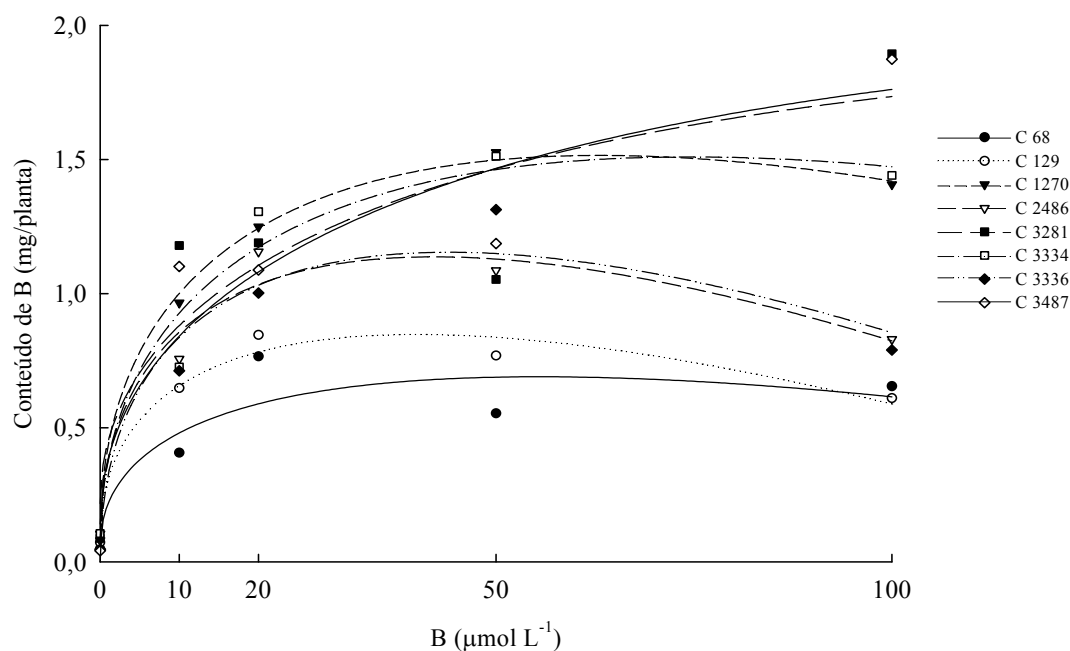
<sup>1/</sup> FJ: folhas jovens e FM: folhas maduras.

**Quadro 10. Conteúdo de B nos clones de eucalipto e equações de regressão que descrevem essa variável, considerando a concentração de B em solução nutritiva**

B	Clones								
	68	129	1270	2486	3281	3334	3336	3487	
$\mu\text{mol L}^{-1}$	B (mg/Planta)								
0	0,048	0,073	0,104	0,08	0,088	0,106	0,048	0,041	
10	0,407	0,648	0,966	0,756	1,179	0,727	0,713	1,102	
20	0,766	0,846	1,25	1,156	1,19	1,306	1,002	1,088	
50	0,554	0,769	1,527	1,087	1,053	1,512	1,313	1,187	
100	0,655	0,610	1,407	0,830	1,894	1,441	0,790	1,874	
Clones	Equações de regressão								R <sup>2</sup>
68	$\hat{y} = 0,056 + 0,170 * x^{0,5} - 0,011x$								0,817
129	$\hat{y} = 0,082 + 0,242 ** x^{0,5} - 0,019 ** x$								0,975
1270	$\hat{y} = 0,093 + 0,358 ** x^{0,5} - 0,0226 ** x$								0,998
2486	$\hat{y} = 0,066 + 0,329 ** x^{0,5} - 0,025 ** x$								0,963
3281	$\hat{y} = 0,217 + 0,236 ** x^{0,5} - 0,0085x$								0,814
3334	$\hat{y} = 0,057 + 0,337 ** x^{0,5} - 0,0195 ** x$								0,955
3336	$\hat{y} = 0,0053 + 0,349 ** x^{0,5} - 0,026 ** x$								0,942
3487	$\hat{y} = 0,141 + 0,249 ** x^{0,5} - 0,0087x$								0,901

\* e \*\* significativo a 5 e 1 % de probabilidade pelo teste t.





**Figura 6. Conteúdo de B em clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva.**

menor acúmulo de B pelos clones 3487, 3336 e 68, mostrando maior sensibilidade em ambientes pobres do nutriente. Em razão do menor crescimento, os clones 68 e 129 apresentaram menor acúmulo nas demais concentrações de B. Em geral, os clones 3281, 3487, 3334 e 1270 apresentaram maior acúmulo de B quando este foi adicionado na solução nutritiva. A acentuada redução do conteúdo de B nos clones 2486 e 3336, na concentração de 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$ , mostra o efeito negativo na produção de matéria seca nas concentrações mais elevadas do nutriente.

Os resultados mostram, portanto, distinta adaptação dos clones tanto para deficiência quanto para toxidez de B. As características de cada material genético devem ser consideradas para a alocação dos clones nas áreas de plantio, tornando mais eficiente o sistema de produção. Assim, a utilização de clones mais tolerantes à deficiência de B é uma alternativa importante para o cultivo de eucalipto em áreas onde é comum a deficiência do nutriente, como no Cerrado brasileiro. Outros materiais genéticos, de elevada produtividade e supostamente sensíveis à deficiência de B, poderão adaptar-se melhor em áreas onde a fertilização com B é parte integral do programa de fertilização.

#### 4. CONCLUSÕES

- A resposta do eucalipto ao B na solução nutritiva depende do clone, havendo diferenças entre eles na tolerância à deficiência e toxidez e na eficiência de utilização de B.
- Três clones testados apresentam alta sensibilidade à deficiência de B e dois foram tolerantes.
- Um clone apresentou alta tolerância à toxidez por B.
- Dois clones se destacaram na eficiência de utilização de B.

## 5. REFERÊNCIAS

- AL-MOLLA, R.M.M. Some physiological aspects of soybean development and yield as affected by boron fertilisation. Diss. Abstr. Int. B. 46, 3268. 1986.
- ANDRADE, S.C.; BARROS, N. F.; NOVAIS, R.F.; TEIXEIRA, J.L. & LEAL, G.L. Exigencia y distribución de boro en plantas de eucalipto. *Bosque*, 16:53–59, 1995.
- ASAD, A.; BELL, R.W. & DELL, B. A critical comparison of the external and internal boron requirements for contrasting species in boron-buffered solution culture. *Plant Soil*, 233:31–45, 2001.
- BELL, R.W. Diagnosis and prediction of boron deficiency for plant production. *Plant Soil*, 193:149–168, 1997.
- BLEVINS, D.G. & LUKASZEWSKI, K.M. Boron in plant structure and function, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 49: 481–500, 1998.
- BROWN, P.H. & SHELP, B.J. Boron mobility in plants. *Plant Soil*, 193:85-101, 1997.
- CAKMAK, I. & V. RÖMHELD. Boron deficiency-induced impairments of cellular functions in plants. *Plant Soil*, 193:71–83, 1997.
- CLARK, R.B. Characterization of phosphate of intact maize roots. *J. Agric. Food Chem.*, 23:458-460, 1975.
- CLARKSON, D.T.; CARVAJAL, M.; HENZLER, T.; WATERHOUSE, R.N.; SMYTH, A.J.; COOKE, D.T. & STEUDLE, E. Root hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress. *J. Exp. Bot.*, 51:61–70, 2000.
- DANNEL, F.; PFEFFER, H. & RÖMHELD, V. Compartmentation of boron in roots and leaves of sunflower as affected by boron supply. *J. Plant Physiol.*, 153:615–622, 1998.

- DECHEN, A.R.; HAAG, H.P. & CARMELLO, Q.A. Funções dos micronutrientes nas plantas. In: FERREIRA, M.E; CRUZ, M.C.P., ed. Micronutrientes na agricultura. Piracicaba, POTAFOS/CNPq, 1991. p.65-78.
- HIGASHI, E.N.; SILVEIRA, R.L.V.A. & GONCALVES, A.N. Propagação vegetativa de Eucalyptus: Princípios básicos e a sua evolução no Brasil. Circular Técnica IPEF, 2000, 192, p. 1–11.
- HU, H. & BROWN, P.H. Localization of boron in cell walls of squash and tobacco and its association with pectin. *Plant Physiol.*, 105:681-689, 1994.
- HU, H.; BROWN, P.H. & LABAVITCH, J.M. Species variability in boron requirements is correlated with cell wall pectin. *J. Exp. Bot.*, 47:227-232, 1996.
- HU, H.; PENN, S.G.; LEBRILLA, C.B. & BROWN, P.H. Isolation and characterization of soluble boron complexes in higher plants. The mechanism of phloem mobility of boron. *Plant Physiol.*, 113:649-655, 1997.
- ISHII, T.; MATSUNAGA, T. & HAYASHI N. Formation of rhamnogalacturonan II-Borate dimer in pectin determines cell wall thickness of pumpkin tissue. *Plant Physiol.*, 126:1698-1705, 2001.
- KONSAENG, S.; DELL, B. & KERKASEM, B. A survey of wood tropical species for boron retranslocation. *Plant Prod. Sci.*, 8:338-341, 2005.
- KOZLOWSKI, T.T. & PALLARDY, S.G. *Physiology of Woody Plants*. 2.ed. Academic Press, San Diego, 1997. 411 p.
- LI, C.J; PFEFFER, H; DANNEL, F; ROMHELD, V. & BANGERTH, F. Effects of boron starvation on boron compartmentation, and possibly hormone-mediated elongation growth and apical dominance of pea (*Pisum sativum*) plants. *Physiol. Plant.*, 111:212–219, 2001.
- LOOMIS, W. D & DURST, R.W. Chemistry and biology of boron. *Biofactors*, 3:229-39, 1992.

- MARENTES, E.; SHELP, B.J.; VANDERPOOL, R.A. & SPIERS, G.A. Retranslocation of boron in broccoli and lupin during early reproductive growth. *Physiol. Plant.*, 100: 389-399, 1997.
- MATOH, T.; ISHIGAKI, K.; OHNO, K. & AZUMA, J. Isolation and characterization of a boronpolysaccharide complex from radish roots. *Plant Cell Physiol.*, 34:639-42, 1993.
- NABLE, R.O.; BAÑUELOS, G.S. & PAULL, J.G. Boron toxicity. *Plant Soil*, 198:181–198, 1997.
- NOVELINO, J.O.; NEVES, J.C.L.; BARROS, N.F.; NOVAIS, R.F. & MUNIZ, A.S. Efeito dos níveis de boro no crescimento de *Eucalyptus* sp. *Revista Árvore*, 6:45-51, 1982.
- RAVEN, J.A. Short- and long-distance transport of boric acid in plants. *New Phytol.*, 84:231-249, 1980.
- RERKASEM, B. & JAMJOD, S. Genotypic variation in plant response to low boron and implications for plant breeding. *Plant Soil*, 193:169-180, 1997.
- SAH, R.N. & BROWN, P. H. Techniques for boron determination and their application to the analysis of plant and soil samples. *Plant Soil*, 193: 15–33, 1997.
- SAKYA, A.T.; DELL, B. & HUANG, L. Boron requirements for *Eucalyptus globulus* seedlings, *Plant Soil*, 246:87–95, 2002.
- SANTANA, R.C.; BARROS, N.F. & NEVES, J.C.L. Eficiência de utilização de nutrientes e sustentabilidade da produção em procedências de *Eucalyptus grandis* e *Eucalyptus saligna* em sítios florestais do estado de São Paulo. *Revista Árvore*, 26:447-457, 2002.
- SAS Institute Inc. 2004. SAS/STAT 9.1 User's guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- SGARBI, F.; SILVEIRA, R.L.V.A.; TAKAHASHI, E.N. & CAMARGO, M.A.F. Crescimento e produção de biomassa de clone de *Eucalyptus*

*grandis* x *Eucalyptus urophylla* em condições de deficiência de macronutrientes, B e Zn. Scientia Florestalis, 56:69-83, 1999.

SHARMA, P.N. & RAMCHANDRA, T. Water relations and photosynthesis in mustard plants subjected to boron deficiency. Indian J. Plant Physiol., 33:150–154, 1990.

SHELP, B.J. Physiology and biochemistry of boron in plants. In: GUPTA, U.C., ed. Boron and its role in crop production. Florida, Boca Raton, 1993. p. 53-85.

SHELP, B.J.; PENNER, R. & ZHU, Z. Broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*) cultivar response to boron deficiency. Can. J. Plant Sci., 72, 883–888, 1992a.

TAIZ, L. & ZEIGER, E. Plant Physiology. California, Redwood City, 2004. 690p.

TEASDALE R.D. & RICHARDS, D.K. Boron deficiency in cultured pine cells. Quantitative studies of the interaction Ca and Mg. Plant Physiol., 93:1071-1077, 1990.

## CAPÍTULO 3

### MOBILIDADE FLOEMÁTICA DE BORO EM CLONES DE EUCALIPTO

#### RESUMO

A deficiência de boro (B) tem sido um dos fatores mais limitantes ao crescimento de eucalipto, causando distúrbios, principalmente, nos tecidos mais jovens da planta. Alguns materiais genéticos têm apresentado menor sensibilidade à deficiência de B em condições de campo, o que pode estar relacionado com a maior eficiência de translocação do elemento. Objetivando avaliar a mobilidade de B em plantas de eucalipto, foi realizado ensaio em casa de vegetação, em que dois clones eucalipto com sensibilidade distinta à deficiência de B foram pré-cultivados em solução nutritiva, na ausência e presença de B, por um período de 45 dias. Em seguida, foi realizada aplicação foliar do traçador isotópico  $^{10}\text{B}$ , em uma única folha madura. Amostras de tecidos jovens (folhas jovens e ápices caulinares), folhas maduras e raízes foram coletadas nos tempos de 0, 1, 5, 12 e 17 dias após a aplicação do  $^{10}\text{B}$ . A determinação da razão isotópica  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  foi feita por meio de espectrômetro de massa de alta resolução, com fonte de plasma ativado indutivamente (HR-ICP-MS). Foram coletadas amostras de folhas e do exsudato xilemático para a determinação de açúcares solúveis e poliálcoois, por meio de cromatografia iônica. As plantas que estavam deficientes em B retomaram o crescimento após a aplicação de  $^{10}\text{B}$  em uma única folha. Os resultados de razão isotópica mostraram que houve translocação de B no eucalipto. O clone 129 apresentou maior translocação de B da folha aplicada para os tecidos jovens, folhas maduras e raízes quando comparado ao clone 68, mostrando ser mais eficiente na translocação do nutriente. Aos dezessete dias após a aplicação do  $^{10}\text{B}$  em uma única folha madura, entre 14 e 18 % do B do tecido jovem era proveniente do B aplicado. As plantas com suprimento adequado de B não apresentaram translocação do elemento, evidenciando que a translocação de B em eucalipto pode ser um mecanismo indutivo. Os principais açúcares encontrados nas folhas de eucalipto foram glicose, frutose e galactose, e o principal poliálcool foi o sorbitol.

## PHLOEM MOBILITY OF BORON IN EUCALYPT CLONES

### ABSTRACT

Boron (B) deficiency is one of the most limiting factors for eucalyptus growth, affecting primarily the youngest tissues. Eucalyptus genotypes have been observed to vary in their sensitivity to B deficiency. Under field conditions, a lower sensitivity to B deficiency may be related to greater B mobilization. In order to evaluate B translocation an experiment was carried out under greenhouse conditions using two clones of eucalyptus (68 and 129) with contrasting sensitivity to B deficiency.  $^{10}\text{B}$ -enriched boric acid was applied once in only one mature leaf of eucalypt seedlings with deficient or sufficient foliar B concentration. Samples of xylem sap and leaves from seedlings were taken for soluble carbohydrate analyses by ion chromatography. Samples of young tissue, mature leaves and roots were taken at 0, 1, 5, 12 and 17 days after the  $^{10}\text{B}$  application.  $^{10}\text{B}$ : $^{11}\text{B}$  isotopic ratio in the plant samples was determined through HR-ICP-MS. In the B deficient plants, emission of new branches was observed after the  $^{10}\text{B}$  application. The results showed that there was B translocation from mature leaf to young tissues. Between 14 % and 18 % of B present in the young tissues was derived from foliar fertilization. The clone 129 translocated more  $^{10}\text{B}$  from the treated mature leaf to younger tissue, as well as to other mature leaves and roots, underscoring to greater nutritional efficiency than clone 68. The plants grown with a sufficient B supply showed no B translocation, providing evidence that  $^{10}\text{B}$  translocation in eucalyptus may be an inductive mechanism. The sugars glucose, fructose and galactose and the polyol sorbitol were the main soluble carbohydrates found in the leaves of eucalyptus.



## 1. INTRODUÇÃO

O boro (B) é absorvido pelas raízes das plantas como ácido bórico,  $B(OH)_3$ , o qual é transportado para a parte aérea via xilema, devido ao fluxo transpiracional (Raven, 1980). Primariamente, o transporte de B na planta é direcionado para sítios de maior transpiração: as folhas maduras. Esses sítios, normalmente, não são os de maior demanda por B, pois já se encontram plenamente desenvolvidos. O B nesses tecidos poderá se acumular ou ser translocado para outras partes da planta via floema. Assim, o suprimento de B para órgãos em crescimento deve ser derivado indiretamente de folhas maduras ou diretamente do xilema. A translocação de B no floema independe do fluxo transpiracional e pode ser a principal fonte deste nutriente para o suprimento de órgãos em desenvolvimento, como folhas jovens, frutos e sementes (Brown & Shelp, 1997).

Durante anos o B foi considerado um nutriente pouco móvel no floema das plantas (Oertli & Richardson, 1970; Raven, 1980). Consistentemente com essa idéia, o acúmulo de B ocorre em folhas maduras e os sintomas de deficiência são inicialmente verificados em tecidos jovens, levando algumas horas para serem notados no ápice radicular e apenas minutos para serem evidenciados no tubo polínico (Gupta, 1993; Dell & Huang, 1997). A baixa mobilidade do B tem sido atribuída à baixa solubilidade dos seus compostos orgânicos no fluido floemático e à fixação nos componentes das células das folhas mais velhas (Hu & Brown, 1994; Shelp et al., 1995). No entanto, resultados de pesquisas têm revelado que o B pode ser mais móvel em algumas espécies vegetais (Pichioni et al., 1995; Brown & Hu, 1996; Brown & Shelp, 1997; Konsaeng et al., 2005), que podem ser classificadas em grupos que apresentam alta e baixa mobilidade de B (Brown & Shelp, 1997). A diferença entre esses dois grupos pode estar relacionada com a presença de fotossintatos de baixa massa molecular, como açúcares e poliálcoois. Esses compostos formam complexo com o B, facilitando o seu transporte no floema. A mobilidade do B em plantas dos gêneros *Malus*, *Prunus* e *Pyrus* esteve relacionada com a

presença de sorbitol como principal fotossintato (Brown & Hu, 1996). Complexos B-sorbitol, B-manitol e também B-frutose (Hu et al., 1997) e B-ácido málico (Dembitsky et al., 2002) têm sido encontrados no fluido floemático de plantas em que o B tem se mostrado mais móvel.

A mobilidade de B pode ser verificada pela distribuição do elemento na planta. Diferentes técnicas podem ser adotadas para verificar o grau de mobilidade de B nas plantas, incluindo o movimento de isótopos, a análise direta no fluido floemático, o desenvolvimento dos sintomas de deficiência ou toxidez, a taxa do influxo nos frutos em desenvolvimento e o gradiente de concentração dos órgãos desenvolvidos para os órgãos jovens (Goor & Lune, 1980; Marschner, H. 1995). O uso de isótopos apresenta-se como a técnica mais precisa e indicada para estudos de mobilidade de B em plantas (Sah & Brown, 1997). O B apresenta dois isótopos estáveis, o  $^{10}\text{B}$  e o  $^{11}\text{B}$ , com abundância natural de 19,8 e 80,2 %, respectivamente.

Dados que confirmam a mobilidade do B no floema foram obtidos em ensaios em que o isótopo  $^{10}\text{B}$  foi aplicado em folhas maduras de maçã e pêra. Aproximadamente 50 % do B absorvido pela folha foi translocado nas seis horas subseqüentes à aplicação, sendo detectado na seiva floemática dessas plantas (Pichioni et al., 1995). Em oliveiras, o  $^{10}\text{B}$  aplicado em folhas maduras foi translocado para partes jovens, inflorescência e frutos. Com a aplicação foliar do nutriente, houve redução da concentração de glicose e aumento da concentração de manitol no pecíolo foliar. Isso sugere que o complexo B-manitol é responsável pela mobilidade do B no floema (Delgado et al., 1994). No entanto, em coníferas foi observado aumento de  $^{10}\text{B}$  em folhas jovens e raízes após sua aplicação em folhas maduras, tanto em espécies que apresentavam elevados teores quanto naquelas de teores bastante baixos de sorbitol e manitol (Lehto et al., 2000, 2004). Adicionalmente, verificou-se que algumas espécies não apresentaram translocação de  $^{10}\text{B}$  mesmo contendo elevados teores de poliálcoois. Esses resultados evidenciam que outros mecanismos e, ou, compostos orgânicos estão envolvidos na mobilidade floemática de B nessas espécies.

A mobilidade de B tem implicações na diagnose nutricional, na forma e na época de aplicação do nutriente. A amostragem de tecido vegetal para fins de diagnose nutricional e níveis críticos está relacionada com a mobilidade de B. A amostragem de folhas maduras pode não ser eficiente no diagnóstico nutricional de B naquelas espécies em que a mobilidade é restrita, porque a concentração nesse órgão não reflete o *status* de B nos demais órgãos em crescimento. Por outro lado, essas folhas podem ser bastante representativas naquelas espécies que apresentam mobilidade de B. Também, a fertilização foliar com B pode apresentar baixa eficiência nas espécies que apresentam mobilidade restrita de B, necessitando de suprimento contínuo do nutriente ao longo do ciclo. Ao contrário, plantas que apresentam maior mobilidade de B podem responder mais eficientemente às aplicações foliares do nutriente, que podem ser realizadas com intervalos mais prolongados.

A deficiência de B tem sido um dos fatores mais limitantes ao crescimento do eucalipto, causando distúrbios, principalmente, nos tecidos mais jovens da planta. Alguns clones de eucalipto têm apresentado sensibilidade diferenciada à deficiência de B em condições de campo. Essas diferenças estão, possivelmente, associadas à eficiência nutricional específica para o elemento. A maior eficiência pode ser devida a diferentes mecanismos: habilidade na aquisição de B do solo ou do meio de crescimento, formas de absorção do nutriente e distribuição na planta e, ou, habilidade na utilização do elemento (Rerkasem & Jamjod, 1997).

Estudos sobre a mobilidade de B em eucalipto são escassos. A maior translocação de B pode ser um diferencial entre os genótipos, conferindo maior tolerância à sua deficiência. Assim, o conhecimento da magnitude da mobilidade do B é de fundamental importância para o seu manejo nutricional e seleção de genótipos mais adaptados às áreas onde é comum a ocorrência do problema, otimizando o sistema produtivo.

Neste trabalho, objetivou-se avaliar a mobilidade floemática de B em dois clones de eucalipto, utilizando a técnica de traçadores isotópicos.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

Mudas com 40 dias de idade de dois clones comerciais de eucalipto, codificados sob os números 68 e 129, sendo o primeiro mais sensível à deficiência de B em condições de campo, foram cultivadas em solução nutritiva de Clark (Clark, 1975),  $\frac{1}{2}$  força, com  $10 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B (abundância natural-19,8 % de  $^{10}\text{B}$  e 80,2 % de  $^{11}\text{B}$ ), usando como fonte o  $\text{H}_3\text{BO}_3$  (Merck, Darmstadt, Germany), durante 21 dias, em casa de vegetação. Após esse período, selecionaram-se plantas uniformes de cada clone para serem usadas no experimento. Dois terços das plantas selecionadas passaram a ser cultivadas na ausência de B, e o terço restante, na presença de  $20 \mu\text{mol L}^{-1}$  de B (abundância natural-19,8 % de  $^{10}\text{B}$  e 80,2 % de  $^{11}\text{B}$ ). Decorridos 45 dias nessas condições, quando ocorreu a manifestação de sintomas de deficiência de B nas plantas cultivadas na ausência do elemento, uma única folha madura de plantas crescidas na ausência de B e de outras crescidas na presença de B foi imersa em solução de  $\text{H}_3\text{BO}_3$  enriquecido com 99 atom %  $^{10}\text{B}$  (Aldrich), na concentração de  $1,64 \text{ g L}^{-1}$  de  $^{10}\text{B}$ , durante um minuto. Essa solução foi preparada utilizando água ultrapura. Devidas precauções foram tomadas para não contaminar outras partes da planta e a solução nutritiva. Plantas cultivadas na ausência de B não receberam a solução de  $^{10}\text{B}$ , permanecendo como testemunhas. Assim, foram definidos três tratamentos: plantas deficientes em B sem aplicação foliar de  $^{10}\text{B}$  (-B); plantas deficientes em B com aplicação foliar de  $^{10}\text{B}$  (-B + $^{10}\text{B}$  foliar); e plantas com suprimento adequado de B com aplicação foliar de  $^{10}\text{B}$  (+B + $^{10}\text{B}$  foliar).

O ensaio contou com três repetições, sendo uma planta por parcela. As plantas foram mantidas sob arejamento constante, e o pH da solução, ajustado diariamente a 5,5. A troca da solução nutritiva era feita semanalmente, de modo que mantivesse as concentrações de B e demais nutrientes o mais constante possível.

Nos tempos de 0, 1, 5, 12 e 17 dias após aplicação do  $^{10}\text{B}$  via foliar, foram retiradas amostras de ápices radiculares, de folhas maduras e de tecidos jovens (folhas jovens e ápices caulinares), dos três tratamentos impostos. Também foi

coletada a folha que recebeu a aplicação de  $^{10}\text{B}$ . Por meio da razão isotópica de  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$ , poder-se-ia verificar qualitativa e quantitativamente a translocação do B da folha madura que recebeu aplicação do  $^{10}\text{B}$  para outras partes da planta ao longo do tempo. As amostras dos tecidos foram secas em estufa de circulação forçada a  $65\text{ }^\circ\text{C}$  por 96 h. As amostras foram trituradas e, aproximadamente, 0,2 g do material foi calcinado a  $550\text{ }^\circ\text{C}$  em cadinhos de porcelana; em seguida, o resíduo foi dissolvido em 5 mL de ácido nítrico (Merck, Darmstadt, Germany), preparado com água ultrapura, na concentração de  $1,59\text{ mol L}^{-1}$ . O resíduo foi passado por filtro de náilon de  $0,45\text{ }\mu\text{m}$  e armazenado em microtubos plásticos em ultrafreezer.

Também foram coletadas amostras de folhas e do exsudato xilemático para a determinação de açúcares e poliálcoois, por meio de cromatografia iônica. As amostras de folhas foram coletadas nos três tratamentos impostos e corresponderam ao 3 e 4º pares a partir do ápice dos ramos. O material coletado foi armazenado a  $-80\text{ }^\circ\text{C}$  até ser analisado.

A razão isotópica de  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  foi determinada utilizando espectrômetro de massa de alta resolução, com fonte de plasma ativado indutivamente (HR-ICP-MS, ELEMENT-Thermo Finnigan, Bremen, Germany), nas condições de operação apresentadas no quadro 1.

Previamente à leitura das amostras, foram estabelecidas as condições de trabalho mais adequadas para as análises (calibração). Padrões isotópicos NIST SRM-951, de razão  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  equivalente a 0,247, contendo  $91,85\text{ }\mu\text{g L}^{-1}$  de B

### Quadro 1. Condições de operação do HRICP-MS

Instrument	ELEMENT ( Thermo Finnigan, Bremen, Germany)
Sensitivity	$10\text{ ng g}^{-1}\text{ }^{115}\text{In} = 1 \times 10^6\text{ counts}$
RF power	1250 W
Nebulizer	Meinhardt glass with water cooled spray chamber, Scott type
Sample uptake	$0.8\text{ ml min}^{-1}$
Interface	Ni cones
Gas flows ( $\text{L min}^{-1}$ )	Plasma = 14 , auxiliary 1.0 , nebulizer = 0.90
Resolution $m/\Delta m$	300
Integration window	80 %
Scans	Electric, number of scans =30
Detector	Ion counting

foram preparados a partir da solução padrão estoque e usados na fase de calibração e durante as séries analíticas. A concentração do padrão era semelhante às concentrações esperadas nos extratos diluídos das amostras que foram analisadas. A solução-estoque era de  $1.000 \text{ mg L}^{-1}$  de B e foi preparada a partir de padrão isotópico ( $\text{H}_3\text{BO}_3$ ) certificado pelo National Institute of Standard and Technology (NIST SRM-951) com 19,827 % de  $^{10}\text{B}$  e 80,173 % de  $^{11}\text{B}$ , com precisão de pesagem de 0,00001.

Uma vez que foram estabelecidas as condições de trabalho, procedeu-se à determinação da razão isotópica de B ( $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$ ) nas amostras de plantas de eucalipto, diluindo-se as amostras 10 vezes com água deionizada  $18,2 \text{ M}\Omega \text{ cm}^{-1}$  e colocadas em amostrador automático.

A partir dos resultados da discriminação isotópica de B das amostras, foi calculado o percentual de B derivado da folha que recebeu aplicação de  $^{10}\text{B}$  (% Bdf), pela seguinte fórmula:

$$\% \text{ Bdf} = \left[ \frac{(\text{At. \% de } ^{10}\text{B}_{\text{amostra}} - \text{At. \% de } ^{10}\text{B}_{\text{testemunha}})}{(\text{At. \% de } ^{10}\text{B}_{\text{H}_3\text{BO}_3} - \text{At. \% de } ^{10}\text{B}_{\text{testemunha}})} \right] \times 100.$$

Para determinação de açúcares e poliálcoois, 0,5 g de folhas armazenadas a  $-80 \text{ }^\circ\text{C}$  foi macerado em N líquido e, em seguida, em 4 mL de etanol 80 % (v/v). Esse material foi centrifugado a 1.600 g por 15 min. O sobrenadante foi retirado e o resíduo extraído mais duas vezes em 3 mL de etanol 80 % (v/v) e novamente centrifugado. Em seguida, os sobrenadantes foram combinados e liofilizados. O resíduo da liofilização foi posteriormente reconstituído em 2 mL de água ultrapura e passado por filtro com abertura de poro de  $0,45 \mu\text{m}$ . O extrato foliar foi diluído 10 vezes, e o exsudato xilemático, 5 vezes. Posteriormente, as amostras foram colocadas em frascos de amostrador automático e 10  $\mu\text{L}$  foram injetados num cromatógrafo de íons (DX-600, Dionex), para identificar e quantificar os açúcares solúveis e poliálcoois. Os carboidratos solúveis foram separados em uma coluna analítica CarboPac-10 (30 x 0,4 cm, Dionex), por meio de gradiente de NaOH, utilizando o fluxo da fase móvel de  $1,0 \text{ ml min}^{-1}$ . A detecção dos açúcares foi feita por amperometria pulsada, utilizando-se eletrodo de ouro em detector eletroquímico. Os picos referentes aos componentes das

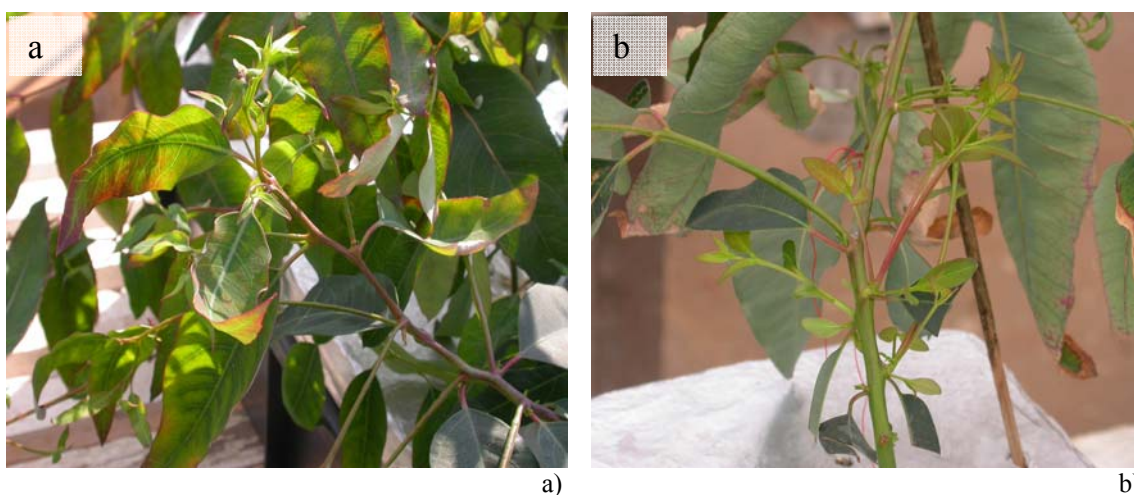
amostras foram identificados tomando como base o tempo de retenção de padrões externos conhecidos. As áreas sob os picos foram integradas por meio do software Chromeleon e utilizadas na quantificação dos diferentes carboidratos.

Os resultados experimentais foram submetidos à análise de variância. A razão isotópica de B foi avaliada em cada clone por meio do erro padrão da média, considerando o tempo de aplicação do  $^{10}\text{B}$  na folha madura. Os açúcares solúveis e poliálcoois foram comparados pela diferença mínima significativa (DMS) a 5 % de probabilidade (Fisher's protected LSD test). Os clones foram comparados pelo teste F.

### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

No momento da aplicação foliar de  $^{10}\text{B}$ , as plantas deficientes do clone 68 apresentavam em média 0,28 g/planta de matéria seca de raízes e 5,9 g/planta de matéria seca de folhas, e as do clone 129, 0,24 g/planta de matéria seca de raízes e 6,5 g/planta de matéria seca de folhas. Não foram verificadas alterações estatísticas na produção de matéria seca devido à aplicação de B, provavelmente pelo curto período experimental (17 d). As raízes, folhas maduras e folhas jovens das plantas deficientes do clone 68 apresentaram teores de B de 16,54, 2,07 e 6,01 mg kg<sup>-1</sup>, respectivamente, enquanto nas plantas com suprimento adequado de B os teores foram de 78,32, 50,49 e 42,22 mg kg<sup>-1</sup>. As raízes, folhas maduras e folhas jovens das plantas deficientes do clone 129 apresentaram teores de B de 22,18, 3,08 e 3,1 mg kg<sup>-1</sup>, respectivamente, ao passo que nas plantas com suprimento adequado de B os teores foram de 45,71, 44,68 e 36,45 mg kg<sup>-1</sup>.

As plantas deficientes em B retomaram o crescimento após a aplicação foliar de  $^{10}\text{B}$  (Figura 1 b). Foi observada intensa brotação lateral, principalmente próximo à folha que recebeu B, fato não observado nas plantas normais em B. O ocorrido assemelha-se a observações de campo em que após a morte da gema apical do caule, devido à deficiência de B, uma superbrotção lateral ocorre em



**Figura 1. a) Planta de eucalipto deficiente em B e b) emissão de brotos laterais 17 dias após aplicação de  $^{10}\text{B}$  em uma única folha madura da planta deficiente em B.**



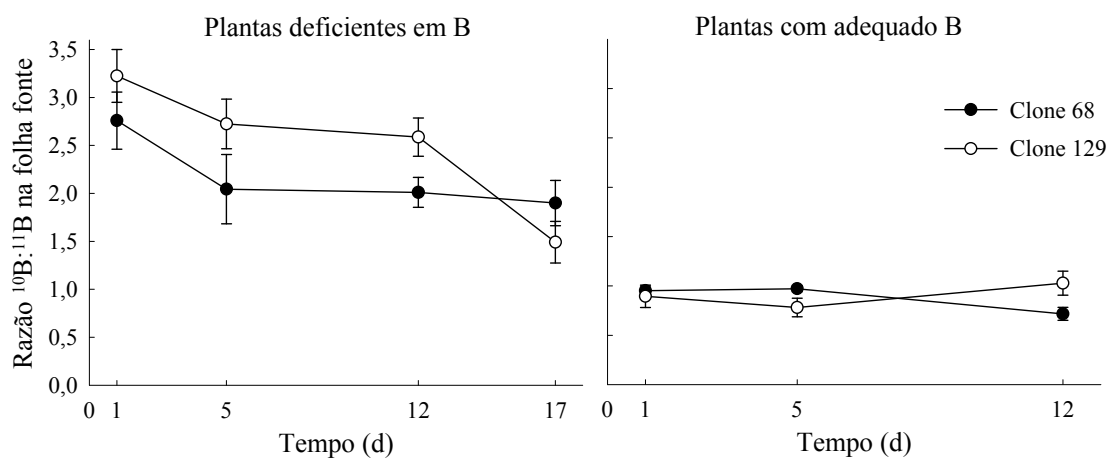
períodos posteriores, quando o B não é mais limitante. A morte do ápice dos ramos ou mesmo seu comprometimento funcional resulta na perda da dominância apical. A produção de auxinas, hormônio responsável pelo alongamento celular e crescimento do caule, é reduzida. As gemas laterais, inibidas pela auxina, são então estimuladas pela citocinina, hormônio responsável pela divisão celular e pelo desenvolvimento de gemas laterais (Wang et al., 2006). Assim, uma brotação lateral ocorre, na tentativa de retomada do crescimento.

A mobilização do  $^{10}\text{B}$  aplicado na folha madura para outras partes da planta foi confirmada pelas alterações na razão isotópica  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$ . A razão isotópica de B nos tecidos do eucalipto, ao longo do tempo após a aplicação de  $^{10}\text{B}$  em uma folha madura, variou significativamente ( $p < 0,01$ ) entre os clones e tratamentos (Quadro 2). Nas plantas deficientes em B, houve redução da razão  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  na folha que recebeu aplicação desse nutriente, evidenciando translocação, enquanto as plantas com suprimento adequado de B apresentaram razão  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  constante ao longo do tempo. Houve aumento da razão  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  nos tecidos jovens das plantas deficientes em B para ambos os clones e na folha madura para o clone 129. Foi observada menor translocação de B para as raízes.

Nas plantas deficientes em B, a aplicação foliar de  $\text{H}_3^{10}\text{BO}_3$  aumentou a razão isotópica ( $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$ ) na folha aplicada de cerca de 0,25 para mais de 2,75 (clone 68) e 3,22 (clone 129). Já nas plantas com suprimento adequado de B, a razão  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  foi menor: cerca de 0,95 e 0,89 para os clones 68 e 129, respectivamente (Figura 2). O menor enriquecimento em  $^{10}\text{B}$  das plantas com suprimento adequado de B mostra a diluição dos isótopos, visto que os teores foliares de B (abundância natural) eram maiores nessas plantas. A partir de um dia após a aplicação, nas plantas deficientes em B de ambos os clones, observou-se redução da razão  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$ . Isso mostra que o  $^{10}\text{B}$  absorvido era translocado da folha-fonte para as demais partes da planta. Entretanto, nas plantas com suprimento adequado de B, a razão  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  permaneceu constante ao longo do tempo, sem evidência de translocação (Figura 2).

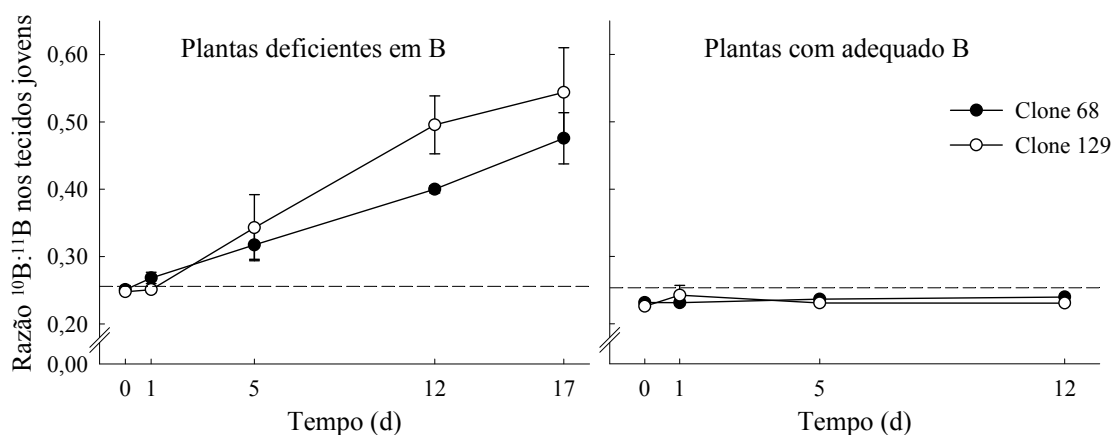
**Quadro 2. Razão isotópica de B no tecido vegetal de eucalipto, considerando o tempo de aplicação de  $^{10}\text{B}$  na folha madura de plantas deficientes (-B) ou com suprimento adequado de B (+B)**

Tempo	Clones					
	68			129		
	- B	- B + $^{10}\text{B}$ foliar	+ B + $^{10}\text{B}$ foliar	- B	- B + $^{10}\text{B}$ foliar	+ B + $^{10}\text{B}$ foliar
d	Razão $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$					
	Folha $^{10}\text{B}$					
1	-	2,759	0,952	-	3,225	0,895
5	-	2,045	0,971	-	2,724	0,781
12	-	2,011	0,717	-	2,587	1,028
17	-	1,900	-	-	1,492	-
	Tecidos jovens					
0	0,251	0,251	0,232	0,248	0,248	0,226
1	-	0,268	0,231	-	0,251	0,242
5	-	0,317	0,237	-	0,343	0,231
12	0,251	0,400	0,240	0,248	0,496	0,231
17	-	0,476	-	-	0,544	-
	Folhas maduras					
0	0,240	0,240	0,257	0,245	0,245	0,254
1	-	0,247	0,247	-	0,252	0,258
5	-	0,258	0,248	-	0,346	0,250
12	0,240	0,253	0,246	0,245	0,436	0,251
17	-	0,254	-	-	0,426	-
	Raízes					
0	0,228	0,228	0,266	0,224	0,224	0,253
1	-	0,244	0,246	-	0,249	0,243
5	-	0,242	0,250	-	0,253	0,243
12	0,239	0,245	0,249	0,230	0,254	0,244
17	-	0,244	-	-	0,257	-

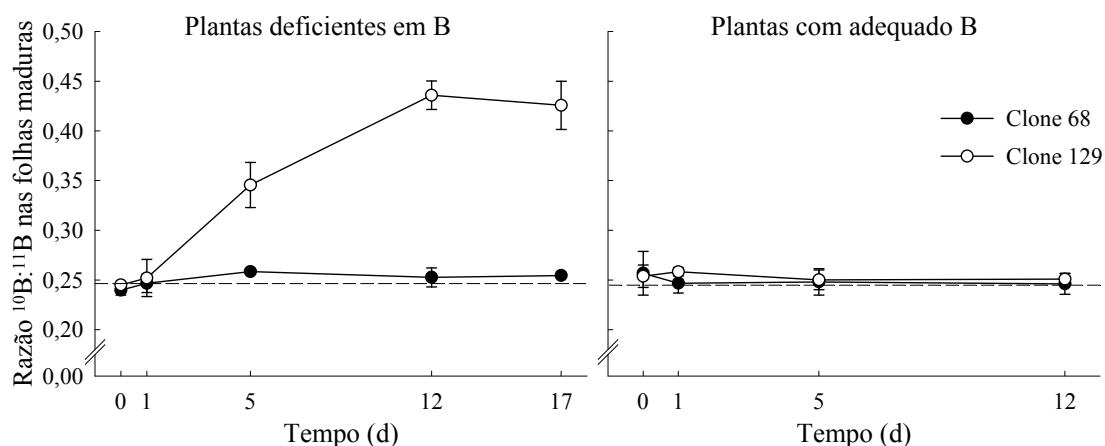


**Figura 2. Razão isotópica de  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  ao longo do tempo na folha madura que recebeu a aplicação de  $\text{H}_3^{10}\text{BO}_3$  (folha fonte) de plantas de dois clones de eucalipto deficientes e com suprimento adequado de B.**

Ao longo do tempo após aplicação de  $^{10}\text{B}$  na folha madura, foi observado enriquecimento de  $^{10}\text{B}$  nos tecidos jovens das plantas deficientes de eucalipto. A razão isotópica de  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  nesses tecidos era mais elevada para o clone 129, em comparação ao clone 68 (Figura 3). Em concordância com o que foi observado para a folha-fonte marcada, a razão  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  nos tecidos jovens aumentou substancialmente a partir do primeiro dia e manteve-se crescente até a última amostragem (Figura 3). Xie et al. (1992), trabalhando com algodão, e Takano et al. (2001), com *Arabidopsis thaliana*, verificaram que o B é preferencialmente translocado de folhas maduras para tecidos em crescimento, principalmente folhas jovens. As plantas com suprimento adequado de B e que receberam aplicação foliar de  $^{10}\text{B}$  não apresentaram enriquecimento isotópico nos tecidos jovens. Esses resultados mostram que houve translocação de B da folha madura que recebeu aplicação de  $^{10}\text{B}$  para os tecidos jovens apenas nas plantas que apresentavam deficiência de B. Já nas folhas maduras, apenas as plantas deficientes do clone 129 apresentaram expressivo enriquecimento isotópico (Figura 4).



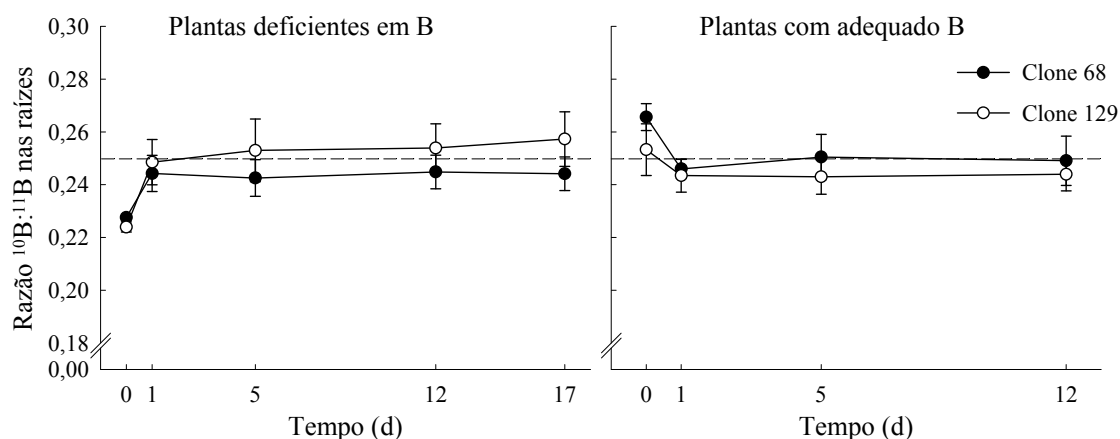
**Figura 3. Razão isotópica de  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  nos tecidos jovens ao longo do tempo após a aplicação de  $^{10}\text{B}$  em uma folha madura de dois clones de eucalipto deficientes e com suprimento adequado de B. A linha tracejada (----) representa a abundância natural de  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}=0,247$  do padrão certificado NIST SRM-951.**



**Figura 4. Razão isotópica de  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  nas folhas maduras ao longo do tempo após a aplicação de  $^{10}\text{B}$  em uma folha madura de dois clones de eucalipto deficientes e com suprimento adequado de B. A linha tracejada (----) representa a abundância natural de  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}=0,247$  do padrão certificado NIST SRM-951.**

As plantas com suprimento adequado de B não apresentaram enriquecimento isotópico nas folhas maduras (Figura 4), tampouco nos tecidos jovens (Figura 3). Shelp et al. (1996) verificaram que a translocação de B por brócolis era inversamente relacionada com o *status* de B, sendo mais eficiente naquelas plantas deficientes. Também Noguchi et al. (2000), Stangolius et al. (2001) e Match & Ochiai (2005) constataram translocação de B sob limitação do nutriente, mas não sob condições de suprimento adequado. Os resultados obtidos, somados aos da literatura, sugerem que a translocação de B seja um mecanismo induzido, que, além da espécie vegetal, depende também do *status* do nutriente na planta.

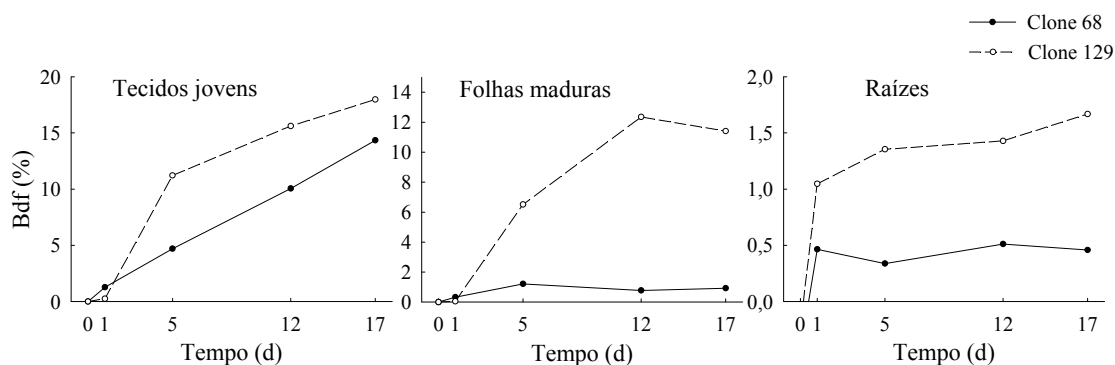
A translocação de B da folha madura que recebeu  $\text{H}_3^{10}\text{BO}_3$  para as raízes dos clones 68 e 129 deficientes em B foi menor quando comparada com a da parte aérea (Figura 5). Nas plantas com suprimento adequado de B, a razão permaneceu constante ao longo do tempo após a aplicação. Alguns autores têm sugerido que órgãos jovens em crescimento, como folhas e ápices caulinares, são drenos preferenciais na translocação do B (Xie et al., 1992; Takano et al., 2001). As observações visuais corroboram os resultados de razão isotópica,



**Figura 5. Razão isotópica de  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}$  nas raízes ao longo do tempo após a aplicação de  $^{10}\text{B}$  em uma folha madura de dois clones de eucalipto deficientes e com suprimento adequado de B. A linha tracejada (----) representa a abundância natural de  $^{10}\text{B}:^{11}\text{B}=0,247$  do padrão certificado NIST SRM-951.**

pois, após a aplicação do  $^{10}\text{B}$  na folha madura, foi observada intensa brotação lateral próximo à folha que recebeu o B (Figura 1), mas não foi observada melhoria no sistema radicular das plantas deficientes em B, que permaneceu debilitado pela restrição do nutriente. O menor enriquecimento em  $^{10}\text{B}$  das raízes dos clones de eucalipto também deve estar relacionado com a diluição dos isótopos, uma vez que as plantas deficientes em B apresentaram maiores teores de B nas raízes, quando comparadas às folhas jovens e maduras.

O percentual de B nos tecidos jovens e nas folhas maduras do eucalipto proveniente do  $\text{H}_3^{10}\text{BO}_3$  aplicado em uma folha madura (Bdf), considerando o tempo após sua aplicação, variou com o tecido e material genético (Figura 6). Aos 17 dias após aplicação do  $^{10}\text{B}$ , plantas deficientes em B do clone 68 apresentaram aproximadamente 14 % do B nos tecidos jovens proveniente do  $\text{H}_3^{10}\text{BO}_3$  aplicado via foliar, enquanto esse percentual foi de 18 % para o clone 129. No mesmo período, o clone 129 apresentou 12 % do B nas folhas maduras proveniente do  $\text{H}_3^{10}\text{BO}_3$  aplicado via foliar, e o clone 68, apenas 1 %. Ainda, menos de 0,5 % do B nas raízes do clone 68 e 1,6 % nas raízes do clone 129 eram provenientes do  $\text{H}_3^{10}\text{BO}_3$  aplicado via foliar. Os resultados mostram a



**Figura 6. Percentual de B nos tecidos jovens, folhas maduras e raízes proveniente do  $H_3^{10}BO_3$  (Bdf), ao longo do tempo após a aplicação de  $^{10}B$  em uma folha madura de clones de eucalipto.**

maior eficiência do clone 129 na translocação do B aplicado via foliar e a importância da mobilidade floemática de B no eucalipto, principalmente da parte aérea e órgãos em desenvolvimento. Perica et al. (2001b) constataram que 39 % do B presente na inflorescência de oliveira era proveniente da adubação foliar. Shelp et al. (1996) verificaram que inflorescências de plantas de brócolis sob deficiência, suficiência e luxúria de B apresentaram, respectivamente, 25, 10 e 4 % do B derivado da aplicação foliar do nutriente. Leite et al. (2007) verificaram que 4 % do B no fruto e 5% nas raízes do cafeeiro eram provenientes da aplicação foliar em plantas deficientes em B; já nas plantas normais esse percentual foi de 1,3 e 1,0 %, respectivamente. Em laranja, que apresenta mobilidade restrita de B, menos de 5 % do B aplicado na folha foi translocado para as demais partes da plantas, e menos de 2,5 % do B nos tecidos jovens era proveniente do fertilizante, após 270 dias da aplicação foliar (Boaretto et al., 2004).

A mobilidade de B pode apresentar-se variável entre as espécies que o translocam (Brown & Hu, 1998). Letho et al. (2004) encontraram diferenças expressivas na mobilidade de B por 12 espécies de coníferas, com grupos de alta, média e restrita mobilidade deste nutriente. O clone 129 apresentou-se mais eficiente na mobilização do B do que o clone 68. Assim, também é de se esperar que as espécies e clones de eucalipto apresentem alta variabilidade quanto à mobilidade de B, podendo ser este um importante mecanismo de convivência de

alguns genótipos em ambientes deficientes em B, reduzindo, portanto, os efeitos da deficiência do nutriente.

Os resultados de carboidratos apresentaram alta variabilidade nas amostras analisadas. Em alguns casos, observaram-se teores elevados e não-deteção para o mesmo tratamento. O número de repetições utilizado (três) foi insuficiente para análise mais precisa dos açúcares e poliálcoois. Assim, optou-se por apresentar os resultados para uma análise qualitativa e exploratória dos principais carboidratos solúveis encontrados nas plantas de eucalipto deficientes e normais em B (Quadro 3). No fluido xilemático, os principais açúcares encontrados foram: sacarose, frutose, glicose, galactose e arabinose, sendo os teores de sacarose e arabinose maiores no clone 129. Nas folhas, predominaram os açúcares frutose, glicose e galactose e o poliálcool sorbitol. O clone 68 apresentou teores mais elevados de sorbitol, enquanto o clone 129 apresentou teores mais elevados de galactose. Para os demais açúcares, os teores foram semelhantes nos dois clones. Houve acúmulo de frutose nas folhas dos clones 68 e 129 deficientes em B (Quadro 3).

A mobilidade de B em algumas espécies tem sido relacionada à presença de poliálcoois, que formam complexo com o B, favorecendo sua translocação no floema (Brown & Hu, 1996, 1998; Brown & Shelp, 1997; Hu et al., 1997; Bellaloui et al., 2003). No entanto, em outras espécies que apresentam mobilidade floemática de B, não foi possível estabelecer relação entre a translocação de B e os poliálcoois presentes. Letho et al. (2004) verificaram que algumas coníferas, como *Ulmus glabra* e *Betula pubescens*, apresentavam translocação de B com teores inferiores de sorbitol e dulcitol em relação a *Alnus glutinosa*, de mobilidade restrita de B. Em canola, espécie que apresenta mobilidade de B, a presença de poliálcoois é insignificante (Stangoulis et al., 2001). No presente trabalho, a presença de sorbitol nas folhas do eucalipto pode estar relacionada com a mobilidade de B verificada. No entanto, o seu menor teor no clone 129, no qual o B é mais móvel comparado ao clone 68, indica que outros compostos orgânicos capazes de complexar o B estão envolvidos na

**Quadro 3. Carboidratos solúveis no fluido xilemático e nas folhas de eucalipto após a aplicação foliar de <sup>10</sup>B em plantas deficientes (-B) ou com suprimento adequado de B (+B)**

Clones	Tratamentos			Análise estatística	
	- B	- B + <sup>10</sup> B foliar	+ B + <sup>10</sup> B foliar	DMS <sup>1/</sup>	Médias <sup>2/</sup>
Fluido xilemático					
mg L <sup>-1</sup>					
			Sacarose		
68	781,9	581,7	796,0	516,7	719,9 B
129	1408,8	1435,5	448,7	590,0	1097,7 A
			Frutose		
68	206,0	185,7	192,2	110,7	194,6 A
129	237,1	410,8	115,4	308,1	254,4 A
			Glicose		
68	187,8	167,5	175,4	101,17	176,8 A
129	245,8	287,3	126,1	153,0	219,7 A
			Galactose		
68	11,23	10,92	18,63	9,23	13,59 A
129	14,81	19,26	18,19	14,58	17,42 A
			Arabinose		
68	1,64	2,49	1,76	1,22	1,96 B
129	3,45	3,61	3,09	1,90	3,38 A
Folhas					
mg kg <sup>-1</sup>					
			Frutose		
68	10,38	11,30	5,39	3,18	9,03 A
129	10,02	9,41	7,47	2,00	8,97 A
			Glicose		
68	6,59	6,59	3,77	1,77	5,65 A
129	5,64	5,26	4,78	1,180	5,23 A
			Galactose		
68	0,357	0,419	0,470	0,108	0,415 B
129	0,510	0,623	0,829	0,145	0,654 A
			Sorbitol		
68	1,051	1,116	1,088	0,438	1,085 A
129	0,550	0,619	0,766	0,220	0,645 B

<sup>1/</sup>Diferença mínima significativa a 5 % de probabilidade para tratamentos dentro de cada clone;

<sup>2/</sup>Letras diferentes indicam diferenças significativas a 5 % de probabilidade pelo teste F.



translocação do B. Contudo, são necessários trabalhos mais abrangentes para fazer tal afirmação. Diferentes mecanismos podem estar envolvidos na mobilidade de B em plantas, bem como outros complexos solúveis deste nutriente podem ser biologicamente importantes (Brown et al., 2002), como B-frutose (Hu et al., 1997) e B-ácido málico (Dembitsky et al., 2002).

#### 4. CONCLUSÕES

- Há translocação do  $^{10}\text{B}$  aplicado uma única vez na folha madura para tecidos jovens e outras folhas maduras, mas ela foi pequena para as raízes do eucalipto.
- O clone 129 é mais eficiente na translocação de B do que o clone 68.
- A translocação de B é maior em plantas que apresentam deficiência deste nutriente.

## 5. REFERÊNCIAS

- BELLALLOUI, N.; YADAV, R.C; MAW-SHENG, C; HU, H; GILLEN, A.M; GREVE, C; DANDEKAR, A.M; RONALD, P.C. & BROWN, P.H. Transgenically enhanced sorbitol synthesis facilitates phloem-boron mobility in rice. *Physiol. Plant.*, 117: 79– 84, 2003.
- BOARETTO, A.E.; BOARETTO, R. M.; CONTIN, T.L.M. & MURAOKA, T. É móvel ou imóvel o boro em laranja? *Laranja*, 25:195-208, 2004.
- BROWN, P.H. & HU, H. Phloem boron mobility in diverse plant species. *Bot. Acta*, 111: 331–335, 1998.
- BROWN, P.H. & HU, H. Phloem mobility of boron is species dependent: evidence for phloem mobility in sorbitol-rich species. *Ann. Bot.*, 77:497–505, 1996.
- BROWN, P.H. & SHELPS, B.J. Boron mobility in plants. *Plant Soil*, 193:85-101, 1997.
- BROWN, P.H. & HU, H. Phloem mobility of boron is species dependent: evidence for phloem mobility in sorbitol-rich species. *Ann. Bot.*, 77:497–505, 1996.
- BROWN, P.H; BELLALLOUI, N; WIMMER, M.A; BASSIL, E.S; RUIZ, J; HU, H; PFEFFER, H; DANIEL, F. & ROMHELD, V. Boron in plant biology. *Plant Biol.*, 4:203–223, 2002.
- CLARK, R.B. Characterization of phosphate of intact maize roots. *J. Agric. Food Chem.*, 23:458-460, 1975.
- DELGADO, A.; BENLLOCH, M. & FERNÁNDEZ-ESCOBAR, R. Mobilization of boron in olive trees during flowering and fruit development. *Hort. Sci.*, 29: 616-618, 1994.
- DELL, B. & HUANG, L. Physiological responses of plants to low boron. *Plant Soil*, 193:85-101, 1997.

- DEMBITSKY, V.M; SMOUM, R; AL-QUNTAR, A.A; ALI, H.A; PERGAMENT, I. & SREBNIK, M. Natural occurrence of boron-containing compounds in plants, algae and microorganisms. *Plant Sci.*, 163: 931–942, 2002.
- GOOR, B.J. VAN.; LUNE. & VAN, P. Redistribution of potassium, boron, iron, magnesium and calcium in apples trees by an indirect method. *Physiol. Plant.*, 48, 21-26, 1980.
- GUPTA, U.C. Factors affecting boron uptake by plants. In: GUPTA, U.C., ed. Boron and its role in crop production. Florida, Boca Raton, 1993a. p.87-123.
- HU, H. & BROWN, P.H. Localization of boron in cell walls of squash and tobacco and its association with pectin. *Plant Physiol.*, 105:681-689, 1994.
- HU, H.; PENN, S.G.; LEBRILLA, C.B. & BROWN, P.H. Isolation and characterization of soluble B-complexes in higher plants. The mechanism of phloem mobility of boron. *Plant Physiol.*, 113:649–655, 1997.
- KONSAENG, S.; DELL, B. & KERKASEM, B. A survey of wood tropical species for boron retranslocation. *Plant Prod. Sci.*, 8:338-341, 2005.
- LEHTO, T.; KALLIO, E. & APHALO, P.J. Boron mobility in two coniferous species. *Ann. Bot.*, 86: 547– 550, 2000.
- LEHTO, T; RÄISÄNEN, M; LAVOLA, A; JULKUNEN-TIITTO, R. & APHALO, P.J. Boron mobility in deciduous forest trees in relation to their polyols. *New Phytol.*, 63: 333–339, 2004.
- LEITE, V. M.; BROWN, P. H. & ROSOLEM, C.A. Boron translocation in coffee trees. *Plant Soil*, 290:221–229, 2007.
- MARSCHNER, H. Mineral nutrition of higher plants. 2.ed. London, Academic Press, 1995. p. 379–396.
- MATOH, T. & OCHIAI, K. Distribution and partitioning of newly take-up boron in sunflower. *Plant Soil*, 278:351–360, 2005.

- NOGUCHI, K.; DANIEL, F.; PFEFFER, H.; ROMHELD, V. HAYASHI, H. & FUJIWARA, T. Defect in root-shoot translocation of boron in *Arabidopsis thaliana* mutant bor1-1. J. Plant Physiol., 156:751–755, 2000.
- OERTLI, J.J. & RICHARDSON, W.F. The mechanism of boron immobility in plants. Physiol. Plant., 1970;23:108–116.
- PERICA, S.; BROWN, P.H.; CONNELL, J.H.; NYOMORA, A.M.S., DORDAS, C. & HU, H. Foliar boron application improves flower fertility and fruit set of olive. HortScience, 36:714 –716, 2001b.
- PICCHIONI, G.A.; WEINBAUM, S.A. & BROWN, P.H. Retention and the kinetics of uptake and export of foliage-applied, labeled boron by apple, pear, prune, and sweet cherry leaves. J. Am. Soc. Hortic. Sci., 120:28–35, 1995.
- RAVEN, J.A. Short- and long-distance transport of boric acid in plants. New Phytol., 84:231-249, 1980.
- RERKASEM, B. & JAMJOD, S. Genotypic variation in plant response to low boron and implications for plant breeding. Plant Soil, 193:169-180, 1997.
- SAH, R.N. & BROWN, P. H. Techniques for boron determination and their application to the analysis of plant soil samples. Plant Soil, 193: 15–33, 1997.
- SHELP, B.J.; MARENTES, E.; KITHEKA, A.M. & VIVEKANANDAN, P. Boron mobility in plants. Physiol. Plant., 94: 356–361, 1995.
- SHELP, B.J.; VIVEKANANDAN, P.; VANDERPOOL, R.A. & KITHEKA, A. M. Translocation and effectiveness of foliar-applied boron in broccoli plants of varying boron status. Plant Soil, 183: 309–313, 1996.
- STANGOLIUS, J.C.; BROWN, P.H.; BELLALLOUI, N.; REID, R.J. & GRAHAM, R.D. The efficiency of boron utilisation in canola. Aust. J. Plant Physiol., 28:1109–1114, 2001.

- TAKANO, J.; YAMAGAMI, M.; NOGUCHI, K.; HAYASHI, H. & FUJIWARA, T. Preferential translocation of boron to young leaves in *Arabidopsis thaliana* regulated by the BOR1 gene. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 47:345–357, 2001.
- XIE, Q.; WEI, W.X. & WANG, Y.H. Studies on absorption, translocation and distribution of boron in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Acta Agron. Cínica*, 18:31–37, 1992.
- WANG, G.; ROMHELD, V.; LI, C. & BANGERTH, F. Involvement of auxin and CKs in boron deficiency induced changes in apical dominance of pea plants (*Pisum sativum* L.). *J. Plant Physiol.*, 163: 591-600, 2006.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A deficiência de B tem sido um fator nutricional importante para algumas culturas em algumas regiões do Brasil. A deficiência deste nutriente é uma das mais limitantes ao crescimento do eucalipto na fase jovem e acentua-se em períodos de déficit hídrico, reduzindo a produtividade e a qualidade da madeira.

Por algum tempo, o B foi considerado muito pouco móvel no floema. No entanto, tem-se verificado que as espécies vegetais diferem drasticamente na habilidade de translocar B dentro da planta, podendo apresentar alta, média ou restrita mobilidade deste nutriente. Essa característica, particular do B, altera o manejo nutricional do nutriente e indica direções para os programas de seleção e melhoramento, buscando genótipos mais tolerantes à deficiência de B. Genótipos mais tolerantes à deficiência de B devem ser alocados nas áreas de plantio onde os problemas de deficiência são mais comuns.

A mobilidade de B influencia a diagnose, a forma e a época de aplicação do nutriente. A amostragem do tecido vegetal para fins de diagnose nutricional e níveis críticos está relacionada com a mobilidade de B. Folhas maduras são inadequadas para diagnóstico em espécies de mobilidade restrita de B, pois o xilema pode prover boa parte do B ali contido. O teor de B nesse órgão não deve, portanto, refletir o *status* nutricional dos tecidos em crescimento, que necessitam de suprimento contínuo de B. Por outro lado, essas folhas podem ser representativas do *status* nutricional de B em espécies que apresentam maior mobilidade deste nutriente. Da mesma forma, aplicações foliares de B em plantas de mobilidade restrita apresentam baixa eficiência, pois o B absorvido nas folhas maduras acumular-se-á nesse órgão e não será translocado para outros órgãos em crescimento, necessitando de aplicações regulares ao longo do ciclo. A eficiência das pulverizações com B deve ser maior naquelas espécies de maior mobilidade deste nutriente. Ainda, a aplicação de B via solo deve ser a forma mais eficiente de correção da deficiência em culturas de mobilidade restrita de B. No entanto, a estratégia de aplicação de altas doses de B no final do período chuvoso, na tentativa de superar os problemas de deficiência no período seco, pode ser pouco

eficiente se a espécie apresentar mobilidade restrita, pois o B acumulado nas folhas maduras não será retranslocado para as parte jovens. Ao contrário, se a espécie apresentar mobilidade de B, as adubações via solo durante e no final do período chuvoso podem ser uma alternativa de contornar os problemas de deficiência de B durante o período seco. Portanto, o conhecimento da magnitude da mobilidade do B é fundamental para o seu manejo nutricional.

O fluxo transpiracional é o grande responsável pelo transporte de B, via xilema, das raízes para a parte aérea das plantas. A redução da transpiração das plantas afeta negativamente a absorção de B, que é direcionado primariamente para os sítios de maior transpiração: as folhas maduras. Situações em que a transpiração das plantas é reduzida, como no período seco, podem limitar o suprimento de B via xilema para órgãos em crescimento. Como visto no capítulo 1, o transporte de B no solo também é negativamente afetado pela redução do seu conteúdo de água. As folhas maduras podem ser importantes fontes de B para aquelas espécies que o translocam no floema. A translocação via floema independe da transpiração e pode suprir parte da demanda nos períodos secos, quando o transporte de B via xilema é prejudicado. Assim, espécies ou genótipos que apresentam mobilidade de B têm vantagens adicionais em relação àquelas de mobilidade restrita. Esse mecanismo pode ser o diferencial de determinados clones de eucalipto que apresentam maior tolerância à deficiência de B.

A avaliação do gradiente de concentração de B nos órgãos jovens e desenvolvidos, como visto no capítulo 2, pode ser um indício do grau de mobilidade do nutriente. A utilização de isótopos de B poderá confirmar qualitativa e quantitativamente a translocação via floema (se aplicado na folha) ou via xilema (se aplicado na raiz), fornecendo informações importantes sobre a distribuição do B na planta, como visto no capítulo 3.

A seleção de genótipos com maior mobilidade de B e estratégias apropriadas de fertilização deve ser a forma mais adequada para o sucesso do eucalipto em áreas com limitações de B, como no Cerrado brasileiro.



## **APÊNDICE**

## APÊNDICE

**Quadro 1A. Análise de variância da fotossíntese, transpiração, condutância estomática e razão ci:ca de eucalipto, considerando o potencial de água do solo ( $\psi$ ) e as doses de B**

FV	Fotossíntese		Condutância		Transpiração		ci:ca	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Bloco	3	9,32	3	0,0070	3	0,191	3	0,0153
$\Psi$	1	112,8**	1	3,08**	1	133,3**	1	0,591**
B d/-10 kPa	5	17,35*	5	0,077**	5	1,413*	5	0,0016
B d/-40 kPa	5	21,64**	5	0,0023	5	0,222	5	0,0178**
Resíduo	31	5,19	31	0,0072	30	0,429	31	0,0029
CV (%)	27,14		23,74		20,96		7,17	

\* e \*\*, significativo a 5 e 1 % de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

**Quadro 2A. Análise de variância da produção de matéria seca de raízes, caules, folhas e parte aérea de eucalipto, considerando o potencial de água do solo ( $\psi$ ) e as doses de B**

FV	MS raízes		MS caule		MS folhas		MS parte aérea	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Bloco	3	9,95*	3	11,80*	3	6,94	3	36,5*
$\Psi$	1	373,4**	1	1898**	1	2250**	1	8282**
B d/-10 kPa	5	7,53*	5	20,31**	5	16,16**	5	51,08**
B d/-40 kPa	5	1,97	5	10,48**	5	8,06*	5	18,62
Resíduo	33	2,42	33	2,94	33	3,392	33	9,98
CV (%)	20,8		10,2		8,83		8,3	

\* e \*\*, significativo a 5 e 1 % de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

**Quadro 3A. Análise de variância do teor de B no solo, nas raízes, caules e folhas de eucalipto, considerando o potencial de água do solo ( $\psi$ ) e as doses de B**

FV	B solo		B raízes		B caule		B folhas	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Bloco	3	0,096**		49,72		37,81*		1755,01
$\Psi$	1	1,174**		3757**		209,8**		262,93
B d/-10 kPa	5	0,234**		452,6**		31,58*		23061**
B d/-40 kPa	5	1,409**		661,5**		51,42**		21312**
Resíduo	33	0,0075		28,54		11,69		1018
CV (%)		14,04		12,26		14,01		30,5

\* e \*\*, significativo a 5 e 1 % de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

**Quadro 4A. Análise de variância do volume de água transpirado (VAT), concentração de B na solução do solo (B Solução), B potencialmente transportado por fluxo de massa até as raízes do eucalipto (FM) e o conteúdo de B na planta, considerando o potencial de água do solo ( $\psi$ ) e as doses de B**

FV	VAT		B Solução		FM		Conteúdo de B	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Bloco	3	7,60*	3	0,017	3	0,943	3	0,640*
$\Psi$	1	2394**	1	0,594**	1	25,32**	1	34,65**
B d/-10 kPa	5	5,06	5	0,114**	5	35,10**	5	17,01**
B d/-40 kPa	5	1,31	5	0,864**	5	21,70**	5	3,65**
Resíduo	33	2,20	33	0,0063	33	0,894	33	0,212
CV (%)		11,58		25,75		31,3		17,59

\* e \*\*, significativo a 5 e 1 % de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

**Quadro 1B. Análise de variância da fotossíntese, transpiração, condutância estomática e razão ci:ca dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva**

FV	Fotossíntese		Condutância		Transpiração		Razão ci:ca	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Blocos	3	21,36**	3	0,765**	3	41,93**	3	0,234**
B d/68	4	8,67*	4	0,157**	4	12,66**	4	0,0063
B d/129	4	49,47**	4	0,090**	4	9,71**	4	0,0059
B d/1270	4	3,98	4	0,014	4	3,02	4	0,0064
B d/2486	4	93,65**	4	0,064**	4	10,05**	4	0,0136
B d/3281	4	6,19	4	0,031	4	2,53	4	0,0075
B d/3334	4	64,60**	4	0,069**	4	9,25**	4	0,0062
B d/3336	4	81,03**	4	0,074**	4	8,56**	4	0,0077
B d/3487	4	91,13**	4	0,107**	4	10,98**	4	0,0025
Clones	7	38,41**	7	0,204**	7	26,09**	7	0,0165
Resíduo (a)	12	7,74	12	0,055	12	4,33	12	0,0077
Resíduo (b)	105	4,09	105	0,014	105	2,52	105	0,0068
Resíduo (ab)	103	4,53	68	0,019	107	2,75	115	0,0069
CV (%)		15,63		28,72		25,0		11,27

\* e \*\*, significativo a 5 e 1 % de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

**Quadro 2B. Análise de variância da produção de matéria seca de raízes, caules, folhas e parte aérea dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva**

FV	MS raízes		MS caules		MS folhas		MS parte aérea	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Blocos	3	11,83**	3	55,31**	3	60,47**	3	225,7*
B d/68	4	1,42	4	8,27	4	8,12	4	32,3
B d/129	4	5,01	4	34,27*	4	15,03	4	89,1
B d/1270	4	4,61	4	37,32*	4	27,10	4	126,5
B d/2486	4	7,76	4	44,00*	4	35,83	4	151,5
B d/3281	4	8,62*	4	42,34*	4	31,67	4	144,5
B d/3334	4	8,82*	4	55,43**	4	35,29	4	177,2*
B d/3336	4	10,41*	4	44,86*	4	54,36*	4	196,4*
B d/3487	4	37,22**	4	167,02**	4	270,1**	4	858,5**
Clones	7	30,78**	7	110,38**	7	228,8**	7	647,2**
Resíduo (a)	12	3,83	12	9,75	12	21,0	12	58,4
Resíduo (b)	105	3,54	105	13,44	105	23,30	105	70,3
Resíduo (ab)	116	3,58	116	12,98	116	23,01	116	68,8
CV (%)		46,35		45,34		41,22		42,36

\* e \*\*, significativo a 5 e 1 % de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

**Quadro 3B. Análise de variância dos teores de B nas raízes, caules, folhas maduras, tecidos jovens e conteúdo de B nos clones de eucalipto, considerando a concentração de B em solução nutritiva**

FV	B raízes		B caules		B F.maduras		B T.jovens		B planta	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Blocos	3	872*	3	204,3**	3	2924**	3	3210**	3	1,715**
B d/68	4	3749**	4	96,9**	4	2737**	4	1205**	4	0,222
B d/129	4	3274**	4	50,7**	4	1981**	4	1097**	4	0,367*
B d/1270	4	1957**	4	50,3**	4	5163**	4	1689**	4	1,125**
B d/2486	4	1526**	4	67,3**	4	3625**	4	1845**	4	0,636**
B d/3281	4	1855**	4	73,1**	4	3529**	4	913**	4	0,978**
B d/3334	4	1954**	4	43,6**	4	2196**	4	780**	4	1,136**
B d/3336	4	948*	4	68,4**	4	3669**	4	1297**	4	0,722**
B d/3487	4	783*	4	52,7**	4	1681**	4	614**	4	1,356**
Clones	7	939*	7	21,4**	7	959**	7	370**	7	1,033**
Res. (a)	12	762	12	9,7	12	388	12	342	12	0,217
Res. (b)	105	202	105	2,6	104	81	100	33	98	0,137
Res.(ab)	70	272	71	3,5	58	119	32	71	100	0,147
CV (%)		32,8		10,0		19,1		16,75		44,30

\* e \*\*, significativo a 5 e 1 % de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

**Quadro 4B. Concentração interna (ci) e concentração externa (ca) de CO<sub>2</sub> dos clones de eucalipto, considerando a concentração de B na solução nutritiva**

B	Clones							
	68	129	1270	2486	3281	3334	3336	3487
$\mu\text{mol L}^{-1}$	$\text{ci } (\mu\text{mol mol}^{-1})$							
0	271,3	254,0	255,0	263,8	288,0	254,3	286,4	287,2
10	305,0	271,5	288,5	275,3	250,8	284,0	265,8	281,3
20	307,8	280,5	263,8	275,1	271,8	294,3	251,0	298,5
50	302,5	261,0	274,4	243,5	255,0	281,6	287,0	301,7
100	304,3	290,4	290,0	275,3	263,9	295,0	262,3	293,8
	$\text{ca } (\mu\text{mol mol}^{-1})$							
0	381,6	381,5	381,7	381,6	380,9	379,8	377,7	378,5
10	381,9	381,9	381,0	381,4	381,0	380,3	381,1	375,9
20	381,4	381,0	381,0	345,1	381,5	392,8	380,9	380,0
50	381,7	381,9	380,9	381,4	380,7	381,3	381,3	371,6
100	381,5	381,3	380,9	381,8	359,8	380,9	345,8	380,6

**Quadro 1C. Análise de variância da razão isotópica de B em plantas de eucalipto após aplicação foliar de <sup>10</sup>B**

FV	Tecidos jovens		Folhas maduras		Raízes		Folha aplicada	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Clone	1	0,0101	1	0,0549**	1	0,00006	1	0,141
Tratamento	2	0,0941**	2	0,0067*	2	0,0012**	1	25,03**
Tempo/C 68	4	0,0228**	4	0,000052	4	0,000010	3	0,359
Tempo/C 129	4	0,0377**	4	0,0157**	4	0,00013	3	1,481**
Resíduo	48	0,006	48	0,0014	50	0,00018	33	0,1512
CV (%)		25,2		14,02		5,53		22,6

\* e \*\*, significativo a 5 e 1 % de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

**Quadro 2C. Análise de variância da produção de carboidratos solúveis no fluido xilemático de plantas de eucalipto cultivadas em solução nutritiva na presença e ausência de B**

FV	Arabinose		Galactose		Glicose		Frutose		Sacarose	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Clone	1	30,38**	1	219,4	1	27552	1	53654	1	2140539**
Trat d/C68	2	2,11	2	190,2	2	1045	2	1075	2	143897
Trat d/C129	2	0,703	2	54,14	2	70052	2	220523**	2	3159817**
Resíduo	54	3,04	54	176,85	54	19979	54	63657	54	365260
CV (%)		65,1		85,7		71,2		112,3		66,5

\*\*, significativo a 1 % de probabilidade pelo teste F.

**Quadro 3C. Análise de variância da produção de carboidratos solúveis nas folhas de plantas de eucalipto cultivadas em solução nutritiva na presença e ausência de B**

FV	Sorbitol		Galactose		Glicose		Frutose	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Clone	1	2,899**	1	0,852**	1	2,65	1	0,050
Trat d/C68	2	0,010	2	0,031	2	26,60**	2	101,05**
Trat d/C129	2	0,121	2	0,261**	2	1,86	2	17,75
Resíduo	54	0,143	54	0,019	54	2,69	54	8,40
CV (%)		43,83		26,17		30,1		32,2

\*\*, significativo a 1 % de probabilidade pelo teste F.