



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

JOSÉ MILTON FARIA JÚNIOR

ENCARQUILHAMENTO FOLIAR DA SOJA:
DESENVOLVIMENTO, ESTADO NUTRICIONAL DAS
PLANTAS E FORMAS QUÍMICAS DE MANGANÊS(II)
ADSORVIDAS NAS RAÍZES

JOSÉ MILTON FARIA JÚNIOR

**ENCARQUILHAMENTO FOLIAR DA SOJA:
DESENVOLVIMENTO, ESTADO NUTRICIONAL DAS
PLANTAS E FORMAS QUÍMICAS DE MANGANÊS(II)
ADSORVIDAS NAS RAÍZES**

Dissertação de Mestrado apresentada ao
Programa de Pós-graduação em Agronomia da
Universidade Estadual de Londrina - UEL, como
requisito para a obtenção do título de Mestre em
Agronomia.

Orientador: Prof. Dr. Adônis Moreira.

Londrina
2025

F224e Faria Júnior, José Milton Faria Júnior.

Encarquilhamento foliar da soja: desenvolvimento, estado nutricional das plantas e formas químicas de manganês(II) adsorvidas nas raízes / José Milton Faria Júnior Faria Júnior. - Londrina, 2025.
194 f. : il.

Orientador: Adônis Moreira.

Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, 2025.
Inclui bibliografia.

1. Nutrição Mineral de Plantas - Tese. 2. Toxidez por Mn - Tese. 3. Solução Nutritiva - Tese. 4. Cultura da Soja - Tese. I. Moreira, Adônis. II. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Agrárias. Programa de Pós-Graduação em Agronomia. III. Título.

CDU 63

JOSÉ MILTON FARIA JÚNIOR

**ENCARQUILHAMENTO FOLIAR DA SOJA:
DESENVOLVIMENTO, ESTADO NUTRICIONAL DAS
PLANTAS E FORMAS QUÍMICAS DE MANGANÊS(II)
ADSORVIDAS NAS RAÍZES**

Dissertação de Mestrado apresentada ao
Programa de Pós-graduação em Agronomia
da Universidade Estadual de Londrina - UEL,
como requisito para a obtenção do título de
Mestre em Agronomia.

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Adônis Moreira
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Prof. Dr. André Sampaio Ferreira
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Profa. Dra. Larissa Alexandra Cardoso Moraes
Embrapa Soja

Londrina, 25 de fevereiro de 2025.

OFEREÇO

A minha esposa Manuela, a minha filha Eduarda e aos meus filhos Bernardo e Pedro pela alegria, compreensão e apoio em todos os momentos.

Aos meus pais, José Milton e Maria Inês,
pela confiança e oportunidade de estudar,
também aos meus irmãos Fabiana e
Ricardo pelo apoio.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela proteção, graças e oportunidades.

A minha família, pelo apoio e compreensão em todos os momentos.

A Universidade Estadual de Londrina (UEL), pelo Curso de Pós-graduação em Agronomia e oportunidade concedida.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudo e recursos financeiros para a realização dessa dissertação.

Ao Prof. Dr. Adônis Moreira, no primeiro momento por acreditar, depois por apoiar e participar na confecção do projeto destinado ao cultivo de plantas em solução nutritiva e pesquisa em Nutrição Mineral de Plantas. Sem a sua participação provavelmente não teria sido possível. Em todos os momentos paciente, presente, com experiência orientando a execução das atividades.

À Dra. Larissa, pesquisadora da Embrapa Soja, pelo apoio, auxílio na área de fisiologia vegetal, pela orientação na confecção do estudo histológico e participação nas Bancas de Qualificação e Defesa da Dissertação.

Ao Prof. Dr. Sergio Roberto Ruffo por confiar, acreditar e permitir a instalação do projeto destinado ao cultivo de plantas em solução nutritiva.

Aos Professores Dr. Maurício Ursi Ventura e Dr. Leandro Simões Azeredo Gonçalves, coordenadores do Programa de Pós-graduação em Agronomia pela compreensão e apoio.

Ao Prof Dr. André Sampaio Ferreira pelas disciplinas de Pesquisa Agrícola e Fisiologia da Produção, além das participações na Banca de Qualificação e Defesa da Dissertação.

Ao Prof. Marcelo A. Aguiar e Silva pela disciplina de Climatologia Agrícola e orientação na instalação do projeto destinado ao cultivo de plantas em solução nutritiva.

Aos técnicos do Laboratório de Solos Márcio Alves de Lima Praxedes e João Machado dos Santos pela paciência e auxílio na execução das análises laboratoriais.

Aos técnicos do Laboratório de Fitopatologia e Entomologia, José Rocha e Davi sempre dispostos a auxiliar na execução de atividades do projeto.

Aos auxiliares Cícero e Fernando pelo auxílio na execução de

atividades do projeto.

À mestranda Thauane Rossa Cordeiro por integrar o grupo de orientados e auxiliar na execução dos projetos.

Ao doutorando João Pedro Chacon Pereira (Mercadoria) pela amizade e auxílio na análise de dados dos projetos.

Ao graduando Marcos Boniani pela participação no início das atividades.

Ao amigo Antoni Marcos pelo apoio no controle de pragas e doenças nos experimentos.

Às amigas Aida Sati e Karoline Pontes (*in memoriam*) pela amizade e apoio em Nematologia Agrícola.

Aos integrantes do Laboratório Leba pelo apoio nas atividades.

Ao Prof. Dr. André L. L. Vanzela pelos ensinamentos, cessão de equipamentos e auxílio nas atividades de fotomicroscopia.

Ao Prof. Dr. Danilo Massuia Rocha pelos ensinamentos em anatomia vegetal e fotomicroscopia.

A todos os Professores do Programa de Pós-graduação em Agronomia, especialmente aos Professores Dr. Juliano T. V. Resende, Dr. Pedro Vendrame, Dr. Marco Antonio Nogueira, Dr. José Antonio Pimenta, Dr. Halley Caixeta de Oliveira, Dr. Claudemir Zucareli, Dr. Amarildo Passini e Dra. Andressa C. Z. Machado.

Aos amigos e colegas do curso de pós-graduação, pela amizade e incentivo.

A todos aqueles que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho.

MUITO OBRIGADO.

“Não se preocupe tanto se você sempre não entende. Continue estudando e tudo ficará claro.”

(Albrecht, W A.; **VOICES FROM THE SOIL**, 2003)

RESUMO

FARIA JÚNIOR, José Milton. **Encarquilhamento foliar da soja: desenvolvimento, estado nutricional das plantas e formas químicas de manganês(II) adsorvidas nas raízes.** 2025. 194 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2025.

Estudos sobre a distribuição das formas químicas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas às raízes da planta de soja ao longo do ciclo de desenvolvimento podem auxiliar na interpretação retroativa sobre possíveis períodos de excesso na disponibilidade do elemento no sistema solo-planta. O objetivo do trabalho foi avaliar os efeitos da toxidez por Mn nos genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® em solução nutritiva no sistema *Nutrient Film Technique* (NFT), com disponibilidade de Mn variável ao longo do ciclo de desenvolvimento das plantas. A alteração na disponibilidade de Mn em solução foi realizada da seguinte forma: do estágio fenológico V1 a V7 a quantidade de Mn adicionada em solução foi de 2 μM , de V7 a V10 (50 μM), de V10 a V13 (100 μM), de V13 a V16 (0 μM) e de V16 a R7 (0 μM). A determinação das formas químicas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas no apoplasto do sistema radicial; a avaliação dos sintomas de toxidez em folhas, o efeito sobre a produção de biomassa e acúmulo de macro e micronutrientes foram realizados anterior à alteração na concentração de Mn da solução, nos estádios V7, V10, V13, V16 e R6. As análises fisiológicas foram realizadas somente no estágio V13. Para as variáveis fisiológicas não houve diferenças entre os genótipos. O incremento na disponibilidade de Mn em solução ocasionou redução no comprimento do sistema radicial nos estádios V10 e V13, enquanto a massa da matéria seca da raiz demonstrou incrementos até o estágio V16, com consequente aumento na densidade no estágio V13. O acúmulo de biomassa na parte aérea não foi influenciado pelas oscilações na disponibilidade de Mn. As concentrações de 50 e 100 μM Mn em solução ocasionaram interações interiônicas no processo de absorção de nutrientes obtidos pelos teores da folha diagnóstico e da parte aérea, com inibição competitiva na absorção de Ca, Mg, Cu, Fe e Zn, e efeito sinérgico sobre a absorção de S na parte aérea. Em V7, com 2 μM Mn em solução a quantidade média de Mn(II) adsorvido às raízes foi de 6 mg Mn kg⁻¹, com 50 μM Mn em solução, as formas de Mn(II) adsorvidas às raízes apresentaram valores médios de 293, 1406 e 770 mg Mn kg⁻¹, e com 100 μM Mn em solução valores médios de 511, 2163 e 946 mg Mn kg⁻¹ matéria seca, para as formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado, respectivamente. Os teores médios de Mn na folha diagnóstico foram de 475 e 985 mg Mn kg⁻¹ nas concentrações de 50 e 100 μM Mn em solução, e em ambas as concentrações, associadas aos sintomas característicos de toxidez foi observado o encarquilhamento das folhas na planta de soja. As formas de Mn(II) adsorvidas às raízes acompanharam a flutuação na disponibilidade de Mn em solução apresentando correlação significativa com o teor de Mn da folha diagnóstico, e como permanecem adsorvidas às raízes, possibilitam seu emprego como diagnóstico da toxidez por Mn em plantas de soja de forma retroativa.

Palavras-chave: complexado; precipitado; solução nutritiva; toxidez; trocável.

ABSTRACT

FARIA JÚNIOR, José Milton. **Soybean crinkle leaf: development, plant nutritional status and chemical forms of manganese(II) adsorbed on roots** 2025. 194 p. Dissertation (Master's degree in Agronomy) – Londrina State University, Londrina, 2025.

Studies on the distribution of the chemical forms of Mn(II) exchangeable, complexed and precipitated adsorbed on soybean plant roots throughout the development plant cycle can help in retroactive interpretation of possible periods of Mn excess availability in soil-plant system. The aim of work was to evaluate the effects of Mn toxicity on soybean genotypes DONMARIO 66i68 IPRO® and BMX FÚRIA CE® in nutrient solution, on Nutrient Film Technique system, with variable Mn availability throughout the plant development cycle. The change in the availability of Mn in solution was carried out as follows: from the phenological stage V1 to V7 the amount of Mn in solution was 2 μM , from V7 to V10 (50 μM), from V10 to V13 (100 μM), from V13 to V16 (0 μM) and from V16 to R7 (0 μM). Determination of the chemical forms of Mn(II) exchangeable, complexed and precipitated adsorbed on apoplast of soybean root system; evaluation of toxicity symptoms in leaves, effect on biomass production and accumulation of macro and micronutrients were carried out prior to change Mn concentration in solution, at stages V7, V10, V13, V16 and R6. Physiological analyzes were performed only at stage V13. For physiological variables there were no differences between genotypes. The increase in Mn availability in solution caused a reduction in length of root system on V10 and V13 stages, while the root dry matter showed increases up to V16 stage, with a consequent increase in density on V13 stage. The shoot biomass accumulation was not influenced by fluctuations in Mn availability. Concentrations of 50 and 100 μM Mn in solution caused interaction in nutrient absorption process obtained from levels of the diagnostic leaf and shoot tissue, with a competitive inhibition effect on absorption of Ca, Mg, Cu, Fe and Zn, and a synergistic effect on absorption of S on shoot. In V7, with 2 μM Mn in solution the average amount of Mn(II) adsorbed on soybean roots was 6.00 mg Mn kg⁻¹ dw, with 50 μM Mn in solution, with 50 μM Mn in solution the Mn(II) forms adsorbed on roots presented average values of 293, 1406 and 770 mg Mn kg⁻¹ dw, and with 100 μM Mn in solution average values of 511, 2163 and 946 mg Mn kg⁻¹ dw, for Mn(II) exchangeable, complexed and precipitated forms, respectively. The average Mn levels on diagnostic leaf were 475 and 985 mg Mn kg⁻¹ at concentrations of 50 and 100 μM Mn in solution, and at both concentrations, associated with toxicity symptoms, crinkle leaf was observed on soybean plants. The forms of Mn(II) adsorbed on roots followed the fluctuation in availability of Mn in solution, presenting a significant correlation with the Mn content of the diagnostic leaf, and as they remain adsorbed on roots, they enable their use as a retroactive diagnosis of Mn toxicity in soybean plants.

Key-words: complexed; exchangeable; nutrient solution; precipitated; toxicity.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Lavoura de soja em solo derivado do material de origem basalto com sintomas de encarquilhamento foliar (“crinkle leaf”), cultivar DONMARIO 66i68 IPRO®, safra 2021/22.....18
- Figura 2** – Estrutura dos minerais de Mn. Na parte superior (A) são apresentados os minerais com estrutura em túnel: pirolusita, ramsdellita, hollandita, romanechita e todorokita. Em destaque o octaedro do óxido MnO_6 , com o átomo de Mn no centro e átomos de oxigênio nos vértices. Na parte inferior (B) são apresentados os minerais com estrutura em camadas. A lithiophorita é constituída por camadas de MnO_6 (azul) intercaladas por camadas de $(Al,Li)(OH)_6$ (rosa). A chalcophanita é formada por camadas de MnO_6 (azul) e octaedros de Zn (verde), enquanto a Na-birnessita apresenta camadas de MnO_6 (azul) intercaladas por camadas de Na/ H_2O (amarelo).....21
- Figura 3** – Pools de Mn no sistema solo-planta e processos de intercâmbio. A solução do solo é o pool responsável pelo fornecimento de Mn para o crescimento da planta. Os pools com armazenamento de Mn na forma adsorvida ou facilmente reduzível desempenham maior participação no abastecimento da solução do solo.22
- Figura 4** – Valores do potencial padrão de redução de semirreações (E^0), em volt (V). (A) valores de E^0 para diversos pares redox no sistema solo-planta. (B) Efeito da variação de pH e concentração de Mn sobre os valores do potencial padrão de redução (E^0).25
- Figura 5** – Relação entre pH e disponibilidade de nutrientes e alumínio no sistema solo-planta. Em destaque zona de predisposição à toxidez por Mn^{2+} em condição de $pH_{H_2O} \leq 5,5$28
- Figura 6** – Rotas metabólicas antioxidantes que regulam os níveis de espécies reativas de oxigênio (EROs) nas células. O oxigênio superóxido ($O_2^{\bullet-}$) é produzido quando o O_2 recebe um elétron. A superóxido dismutase (SOD) converte o $O_2^{\bullet-}$ em peróxido de dihidrogênio (H_2O_2), que pode ser decomposto em H_2O pelas enzimas catalase, peroxirredoxina e ascorbato peroxidase.32

- Figura 7** – Formação do oxalato a partir do glioxilato com redução de uma molécula de nicotinamida adenosina dinucleotídeo (NAD). O oxalato é oxidado a gás carbônico (CO_2) e peróxido de dihidrogênio (H_2O_2) pela enzima oxalato oxidase32
- Figura 8** – Representação esquemática em (A) da cadeia de transporte de elétrons (linha sólida) e do transporte de prótons (linhas pontilhadas). (B) Cadeia de transporte de elétrons do fotossistema II (PSII), as proteínas D1 e D2 ligam os principais cofatores de transporte de elétrons. As proteínas do complexo antena CP47 e CP43 ligam todas as moléculas de clorofila associadas ao PSII. Três proteínas extrínsecas ligadas ao PSII no lúmen servem como capa protetora que cobre o núcleo catalítico do PSII. (C) Cluster catalítico Mn_4CaO_5 na interface entre a subunidade D1 e o CP43. Esferas em laranja representam o Mn nos estados de oxidação (I, II e III), esfera roxa Mn IV e amarela o Ca33
- Figura 9** – Ciclo do ácido tricarboxílico e reações associadas. Em destaque atuação do Mn^{2+} como cofator metálico das enzimas málica, malato desidrogenase e isocitrato desidrogenase na matriz mitocondrial34
- Figura 10** –Metabolismo C4 do tipo fosfoenolpiruvato carboxiquinase. A enzima fosfoenolpiruvato carboxiquinase (PEPcarboxiquinase) descarboxila uma molécula de oxalacetato liberando uma molécula de CO_2 para carboxilação pela ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase e oxigenase (RUBISCO) no ciclo de Calvin-Benson35
- Figura 11** –Metabolismo do nitrogênio, transporte e catabolismo de compostos nitrogenados na planta de soja. Em (A) síntese de ureídeos na célula não infectada do nódulo na raiz durante a fixação biológica de nitrogênio (FBN) e posterior transporte do ácido alantóico via xilema. Absorção e assimilação de nitrato (NO_3^-) pela raiz, e posterior transporte da asparagina via xilema. Em (B) catabolismo do ácido alantóico nas folhas, com destaque para o Mn^{2+} como cofator da enzima alantoato amidohidrolase36
- Figura 12** –Rota de síntese do ácido indol-3-acético (AIA) dependente do aminoácido triptofano (Trp) em plantas. A primeira etapa é catalisada pela enzima triptofano aminotransferase (TAA) que transfere o

grupamento amino do Trp para o piruvato produzindo alanina (Ala). A segunda etapa é dependente de O₂ e NADPH, onde a enzima YUCCA flavina monooxygenase converte o ácido indol-3-pirúvico em AIA, com liberação de CO₂ e H₂O37

Figura 13 –Relação entre Mn absorvido e o suprimento calculado pelos processos de contato por interceptação radicular e fluxo de massa, representados pela reta em escala logarítmica.....39

Figura 14 –Sistemas de cultivo em solução nutritiva Nutrient Film Technique (NFT – Sistema NFT) e Deep Water Culture (DWC – Sistema Floating)40

Figura 15 –Rotas de absorção de água e nutrientes pela raiz. Para as plantas com ausência de exoderme, como a planta de soja, água e nutrientes podem ser movimentar pelas rotas apoplástica, transmembrana e simplástica. Na rota simplástica, o deslocamento ocorre através dos plasmodesmos. Na rota transmembrana, a água movimenta-se pelo espaço existente entre plasmalema e a parede celular. Na endoderme, as rotas apoplástica e transmembrana são bloqueadas pela estria de Caspary. O movimento da água é governado pela diferença de potencial hídrico (ψ), enquanto o movimento de solutos é influenciado pela diferença de potencial eletroquímico ($\Delta\mu$)41

Figura 16 –Mecanismo de absorção de Mn empregado pela planta de soja (*Glycine max* (L.) Merrill) (Estratégia I). A ATPase presente na membrana plasmática gera um gradiente de potencial eletroquímico ($\Delta\mu$) pelo bombeamento de H⁺ para o apoplasto, gerando acidez ativa que reduz o pH e incrementa a disponibilidade do elemento. O Mn²⁺ é absorvido via transportador por transporte ativo secundário. Em condições de baixa disponibilidade de Mn²⁺, o quelato-Mn⁴⁺ formado pela complexação de substâncias exsudadas pela planta e/ou microrganismos presentes na rizosfera é reconhecido pela redutase na plasmalema, sendo reduzido a Mn²⁺ e posteriormente absorvido via transportador. No citosol o Mn²⁺ é complexado em compostos orgânicos negativamente carregados (metal ligantes), e transportado para parte aérea via xilema seguindo o fluxo

transpiratório da planta.....	42
Figura 17 –Esquema da localização subcelular e modo de operação das famílias de proteínas transportadoras que atuam na homeostase de Mn celular na raiz. As setas vermelhas indicam as famílias de transportadores envolvidas na importação para o citosol. As setas verdes sinalizam as famílias de transportadores que atuam na exportação de Mn para o vacúolo e lúmen de outras organelas	45
Figura 18 –Representação dos metais ligantes envolvidos na complexação do Mn^{2+}	48
Figura 19 –Diagrama esquemático dos componentes do espaço livre aparente (ELA). Macroporos representam o espaço livre de água (ELA_{H_2O}) com acesso livre para íons, moléculas neutras ou com carga elétrica remanescente. Microporos compõem o espaço livre de Donnan (ELD), onde cargas elétricas negativas indifusíveis atraem cátions e repelem ânions.....	50
Figura 20 –Representação do equilíbrio de Donnan em sistemas separados por uma membrana semipermeável. O lado interno é representado pelo citosol, enquanto o lado externo pelo apoplasto. Anterior ao equilíbrio não há difusão do K^+ para o apoplasto devido à interação com a carga elétrica negativa não difusível (ξ^-), as atividades dos cátions e ânions são diferentes. Após o equilíbrio, em função da difusão do Cl^- para o citosol, o saldo negativo de cargas favorece a entrada do cátion com consequente incremento na atividade interna.....	51
Figura 21 –Representação da combinação dos domínios pécticos homogalacturonano (HG) e ramnogalacturonano I (RG I) na lamela média (LM). A associação do cálcio (Ca) com os grupamentos carboxílicos nas cadeias de HG permite a conexão dos domínios. As cargas negativas dependentes de pH conferem à matriz a capacidade de troca catiônica (CTC) possibilitando a adsorção de elementos com carga positiva e repulsão ânions. O arranjo das cadeias proporciona a formação de poros com diferentes diâmetros conferindo seletividade.....	53
Figura 22 –Extração do Mn trocável em raízes frescas de aveia (cultivar Bannock, expresso em $\mu g\ g^{-1}$ de matéria seca de raiz), pelas	

soluções extratoras $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M e HCl 10 mM, empregadas separadamente e em diferentes tempos de extração (min.)	56
Figura 23 –Absorção e adsorção de Mn por raízes de aveia em solução com pH 5,0 e 25 μM Mn no transcorrer de 60 minutos	57
Figura 24 –Conteúdo de Mn total e ^{54}Mn na parte aérea, e Mn não trocável nas raízes das cultivares de aveia Sun II e Alegrian, cultivadas na ausência de Mn até 9 DAE, e em 2 μM Mn e 0,20 μC ^{54}Mn até 17 DAE. Anterior as condições A e B, o Mn trocável foi retirado por extração com solução nutritiva ausente em Mn. (A) Desenvolvimento por 80 horas em solução com Mn ausente (0 μM), e (B) em solução contendo 2 μM Mn	59
Figura 25 –Absorção de Mn após a adição do ^{54}Mn em solução. Mn total determinado quimicamente, ^{54}Mn determinado por contagem do radioisótopo. A extrapolação que alcança o eixo da abscissa representa o Mn lábil. Na raiz a extrapolação da linha do gráfico representa o Mn não lábil.....	60
Figura 26 –Esquema da distribuição das formas de Mn na raiz. O Mn Total representa o somatório das formas de Mn no simplasto e apoplasto radicial. No apoplasto as formas de Mn são divididas em trocável, complexado e precipitado. A fração não trocável é composta pelo Mn complexado (lábil) e pelo Mn precipitado (não lábil). As setas indicam o intercâmbio entre as formas de Mn, na cor vermelha a extração por soluções salinas	62
Figura 27 –Localização a nível celular dos pontos de produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) e complexos enzimáticos antioxidantes envolvidos na inativação	67
Figura 28 –Mecanismo fisiológico da toxidez por Mn em raiz de soja. Na parte superior A, a alta disponibilidade de Mn^{2+} proporciona estresse oxidativo com produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), e consequente sinalização com expressão de genes e incremento na atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT), e nos teores de prolina (PRO) e malondialdeído (MDA). Em relação aos hormônios há incremento na	

quantidade de ácido salicílico e redução nas concentrações dos hormônios ácidos indol acético (AIA) e indol-butírico (AIB), ácido jasmônico (JA), ácido abscísico (ABA) e giberelina (GA₃). A toxidez por Mn também reduz a absorção de Fe e Mg pelas raízes. Como resultado, há redução nos atributos biomassa, comprimento e volume do sistema radicial. Em B, condição adequada de disponibilidade de Mn²⁺, com crescimento normal do sistema radicial

.....69

Figura 29 –Sintomas da toxidez por Mn em folha de soja no mês de dezembro (primavera) com 100 µM Mn em solução nutritiva, cultivar DONMARIO 66i68 IPRO®. Em (A) e (B) presença de manchas de coloração marrom circundadas por áreas cloróticas. Em (C) e (D) imagem da região necrótica ocasionada pela toxidez por 300 µM Mn em solução, cultivar BMX Potência RR, obtida por microscopia eletrônica de varredura. Em destaque região limítrofe da área necrótica.....70

Figura 30 –Encarquilhamento (“crinkle leaf”) em soja, cultivar DONMARIO 66i68 IPRO®. Em (A) e (B) encarquilhamento proporcionado por 50 e 100 µM Mn em solução em solução no mês de junho (outono), respectivamente. As setas destacam as folhas com crinkle leaf devido a toxidez por Mn71

Figura 31 –Representação da formação de polímeros no processo de lignificação. Os monolignóis são exportados através da plasmalema por difusão passiva (PD), por exocitose ou por transportadores do tipo ABC e/ou antiporte acoplado a H⁺ (PCA). As enzimas lacase e peroxidase ativam os monolignóis resultando na adição de forma cruzada com o polímero em extensão. A produção de H₂O₂ é realizado pelas enzimas NADPoxidase e superóxido dismutase (SOD). As proteínas dirigentes (DIP) guiam esteroespecificamente o acoplamento dos radicais. O manganês (Mn) atua como cofator na ativação do radical72

Figura 32 –Valores dos componentes de potencial hídrico ψ no sistema solo-planta-atmosfera75

Figura 33 –Representação esquemática do efeito no incremento das

concentrações de NH_4^+ acima da capacidade de assimilação da planta. O NH_4^+ em pH alcalino reage com uma hidroxila produzindo uma molécula de NH_3 , e devido a sua permeabilidade nas membranas biológicas, acessa outros compartimentos celulares. Em pH ácido a NH_3 reage com H^+ produzindo NH_4^+ dissipando o gradiente de potencial eletroquímico. Na mitocôndria o NH_4^+ é produzido na desaminação da glicina durante o processo fotorrespiratório. O incremento na concentração de NH_4^+ na matriz mitocondrial inibe o complexo piruvato desidrogenase paralisando o ciclo do ácido cítrico80

Figura 34 –Intercâmbio entre espécies de fósforo em solução em função do pH ...82

Figura 35 –Relações entre ânions em (A), e entre cátions em (B), pelo sistema proposto por Steiner (1961).....85

Figura 36 –Metodologia para formulação de solução nutritiva com pH desejado proposta por Steiner (1961). As setas vermelhas indicam que para uma solução com relação $\text{K}^+ : \text{Ca}^{2+}$ de 60:40 e H_2PO_4^- como fonte de P, aproximadamente 36% da concentração do ânion necessita ser adicionada na forma de KOH86

Figura 37 –Dados referentes à temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e umidade relativa (UR%) no interior da unidade experimental no período de condução do experimento. As setas vermelhas indicam o início e término das avaliações.92

Figura 38 –Bancada de cultivo do sistema NFT (*Nutrient Film Technique*). Os círculos vermelho e branco simbolizam os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® na disposição aleatória empregada, respectivamente. Em destaque a bordadura nas partes inicial e final, e distância entre perfis hidropônicos. O reservatório na parte inferior abaixo do nível do solo.....93

Figura 39 –Representação do desenvolvimento da planta de soja no perfil hidropônico com as variações na disponibilidade de Mn da solução nutritiva aplicadas, associados aos respectivos estádios fenológicos e dias após a emergência (DAE) de início e término do tratamento. Na parte inferior temperaturas máxima, média, mínima e respectivos desvios padrão para cada fase de disponibilidade de Mn.....39

- Figura 40** –Processo de extração das formas de Mn(II). (A) Sistema radicial fixo ao suporte do tipo “sabonete”, em destaque (seta amarela a esquerda,) permanecendo suspenso na solução extratora. Em (B) e (C) na parte inferior esquerda, detalhe das raízes imersas na solução extratora no interior do becker.....99
- Figura 41** –Ilustração das regiões do caule amostradas para anatomia de tecidos do caule da planta de soja no estágio fenológico R7, aos 90 dias após a emergência 101
- Figura 42** –Seção transversal do caule de soja corada com Safrablau e identificação dos tecidos: medula (M), xilema primário (X1), xilema secundário (X2), floema secundário (F2), capa de fibras do floema primário (CFF1), córtex (C) e epiderme (E)(Aumento 40X)..... 102
- Figura 43** –Efeito de 100 μM Mn em solução nutritiva nos genótipos DONMARIO 66i68 IRPO® e BMX FÚRIA CE®, estágio fenológico V13 (50 DAE), sobre as variáveis fisiológicas taxa fotossintética ($A - \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 ($C_i - \mu\text{mol mol}^{-1}$), condutância estomática ($g_s - \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiração ($E - \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). 104
- Figura 44** –Efeito de 100 μM Mn em solução nutritiva nos genótipos DONMARIO 66i68 IRPO® e BMX FÚRIA CE®, estágio fenológico V13 (50 DAE), sobre o teor de clorofila (mg m^{-2}) e os índices de eficiência instantânea no uso da água (EUA), eficiência instantânea de carboxilação (EIC) e eficiência intrínseca no uso da água ($E_i\text{UA}$)..... 105
- Figura 45** –Seções transversais do caule da planta de soja corada com azul de toluidina. Em (A) região do entrenó V5-V6 do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® com disposição de tecidos adequada. A seta verde indica a posição do câmbio vascular. (B) Caule do genótipo BMX FÚRIA CE® na região do entrenó V7-V8 com alterações na atividade do câmbio vascular (CV) e formação irregular do floema secundário (F2). A seta vermelha indica mudança da atividade do CV com paralização na formação do xilema secundário (X2) e produção de tecido parenquimático. Demais tecidos: (M) medula, (X1) xilema primário, (CFF1) capa de fibras do floema primário, (C) córtex e (E) epiderme. Aumento 40X..... 106

- Figura 46** –Seções transversais do caule da planta de soja corada com azul de toluidina. (A) região do entrenó V5-V6 do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®. A seta branca indica o câmbio vascular (CV), floema secundário com desenvolvimento normal. Presença de esclerênquima (ES) e parênquima do floema com disposição adequada. Imagens B, C e D região do entrenó V7-V8 do genótipo BMX FÚRIA CE®.com alteração na atividade do CV observado pela desconfiguração do floema secundário (F2) e substituição por tecido parenquimático 108
- Figura 47** –Diferença na formação de vagens entre os genótipos (A) DONMARIO 66i68 IPRO® e (B) BMX FÚRIA CE®, aos 90 dias após a emergência (DAE). Em (B) sinais externos do câmbio vascular com atividade alterada. A desconfiguração do floema secundário impossibilitou o transporte de fotoassimilados aos drenos reprodutivos. Em destaque, paralização do processo de formação das vagens 109
- Figura 48** –Parte aérea das plantas de soja, lado esquerdo (A) genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e lado direito (B) genótipo BMX FÚRIA CE®. Na parte superior plantas no estágio fenológico V7 (30DAE) em solução contendo 2 μ M Mn. Na parte inferior plantas no estágio V10 (40 DAE) cultivadas por 10 dias em solução com 50 μ M Mn 111
- Figura 49** –Parte aérea das plantas de soja, no lado esquerdo (A) genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e no lado direito (B) genótipo BMX FÚRIA CE®. Parte superior plantas no estágio fenológico V13 (DAE) cultivadas por 10 dias em solução com 100 μ M Mn. Na parte intermediária e inferior, plantas nos estádios V16 (70 DAE) e R6 (90 DAE), em ambas, plantas cultivadas por 20 dias com ausência de adição de Mn em solução..... 113
- Figura 50** –Evolução da massa seca de vagens (g) para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® em função dos estádios fenológicos reprodutivos (Fehr et al., 1971) 119
- Figura 51** –Sistema radicial das plantas de soja em solução nutritiva, na parte superior (A) genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e na parte inferior (B) genótipo BMX FÚRIA CE®, nos estádios fenológicos V7, V10,

- V13, V16 e R6 aos 30, 40, 50, 70 e 90 dias após a emergência (DAE), respectivamente 121
- Figura 52** –Folha recém madura (terceira folha do ápice para base) dos genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® em (A) na parte superior, e BMX FÚRIA CE® em (B) na parte inferior, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 aos 30, 40, 50, 70 e 90 dias após a emergência (DAE) 126
- Figura 53** –Diagrama dos efeitos interiônicos em plantas de soja proporcionados pelo incremento na disponibilidade de Mn em solução nutritiva (100 μ M) sobre a absorção dos nutrientes essenciais (N, P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe e Zn), avaliados pelos teores na folha diagnóstico para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®..... 135
- Figura 54** –Diagrama dos efeitos interiônicos em plantas de soja proporcionados pelo incremento na disponibilidade de Mn em solução nutritiva (100 μ M) sobre a absorção dos nutrientes essenciais (P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe e Zn), avaliados pelos teores na parte aérea (caule + folhas) para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®..... 145
- Figura 55** –Diagrama do efeito proporcionado pelo incremento na disponibilidade de Mn em solução nutritiva (100 μ M) sobre os teores dos nutrientes (P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe e Zn) no sistema radicial das plantas de soja não submetidas ao processo de extração das formas de Mn(II)..... 152
- Figura 56** –Sistema radicial das plantas de soja submetidas ao processo de extração das formas de Mn(II). Em (A) genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® e em (B) genótipo BMX FÚRIA CE® 154
- Figura 57** –Sistema radicial das plantas submetidas ao processo de extração das formas de Mn(II). Em (A) e (B) representam os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente. Na parte superior plantas no estágio fenológico V16 (70 DAE) e na parte inferior em R6 (90 DAE) Em destaque áreas de crescimento na ausência de suprimento de Mn em solução com raízes de coloração clara com menor adsorção de Mn 155
- Figura 58** –Genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® aos 32 dias após a emergência (DAE), 48 horas em solução com 50 μ M

Mn	166
Figura 59 –Sintomas foliares de toxidez por Mn em folhas no genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® no estágio fenológico V1 (40 DAE) e 10 dias de crescimento em solução com 50 μ M Mn. (A) Manchas cloróticas e áreas necróticas entre as nervuras características do sintoma. (B) Alterações na morfologia foliar com expressão do sintoma denominado encarquilhamento (“crinkle leaf”)	167
Figura 60 –Sintomas de toxidez por Mn no ápice dos genótipos (A) DONMARIO 66i68 IPRO® e (B) BMX FÚRIA CE® com 100 μ M Mn em solução no estágio fenológico V13 (50 DAE). As setas brancas indicam a presença de tecido oxidado das nervuras pela deposição de Mn	169
Figura 61 –Cronologia do desenvolvimento da toxidez por Mn em folhas soja para os genótipos (A) DONMARIO 66i68 IPRO® na parte superior, e (B) BMX FÚRIA CE® na parte inferior, ambos no estágio fenológico V13 (50 DAE). As etiquetas brancas (Vn) indicam o nó vegetativo da localização da folha da respectiva folha	170
Figura 62 –Folhas da planta de soja não sensíveis ao encarquilhamento foliar por toxidez de Mn com bordos abertos(bordos não mais se tocam). E folhas com bordos ainda em contato, localizadas no meristema apical, sensíveis ao encarquilhamento foliar por toxidez de Mn.....	172
Figura 63 –Cronologia do desenvolvimento da toxidez por Mn em folhas soja para os genótipos (A) DONMARIO 66i68 IPRO® na parte superior, e (B) BMX FÚRIA CE® na parte inferior, ambos no estágio fenológico V16 (70 DAE). As etiquetas brancas (Vn) indicam o nó vegetativo da localização da respectiva folha	174
Figura 64 –Sintomas foliares de toxidez por Mn em folhas nos genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (A) e BMX FÚRIA CE® (B), no estágio V16 (70 DAE), após as condições de 50 e 100 μ M Mn em solução. Manchas cloróticas e necróticas entre as nervuras características do sintoma, associadas a alterações na morfologia foliar com expressão do sintoma denominado encarquilhamento (“crinkle leaf”)	175
Figura 65 –Cronologia do desenvolvimento da toxidez por Mn em folhas soja para os genótipos (A) DONMARIO 66i68 IPRO® na parte superior, e (B) BMX FÚRIA CE® na parte inferior, ambos no estágio fenológico	

R6 (90 DAE). As etiquetas brancas (Vn) indicam o nó vegetativo da localização da respectiva folha 176

Figura 66 –Sintomas foliares de toxidez por Mn em folhas no genótipo DONMARIO 66i68 IPRO[®], no estágio fenológico V16 (70 DAE), após as condições de 50 e 100 μ M Mn em solução. Alterações na morfologia foliar com expressão do sintoma denominado encarquilhamento (“crinkle leaf”) 178

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Semirreações das espécies de Mn e respectivos potenciais padrão de redução (E^0), em volts (V).	24
Tabela 2 – Variáveis que exercem interferência sobre o sistema de produção agrícola	30
Tabela 3 – Efeitos interiônicos proporcionados da alta disponibilidade de Mn^{2+} no meio de crescimento das raízes das plantas sobre a absorção de nutrientes minerais essenciais e benéficos	44
Tabela 4 – Famílias de transportadores envolvidos na homeostase de Mn^{2+} celular.....	46
Tabela 5 – Teores médios de N, P, K, Ca, Mg e S na parte aérea da soja (folhas, caule, ramos, vagens e grãos), cultivar BRS 1001 (hábito de crescimento indeterminado), em função dos dias após a emergência (DAE)	77
Tabela 6 – Teores médios dos macronutrientes ($mg\ kg^{-1}\ ms$) na parte aérea da planta de soja durante o ciclo de desenvolvimento, massa milimolar (mg) dos elementos e valores n' calculados pela Eq. 8	77
Tabela 7 – Teores médios dos macronutrientes ($mg\ kg^{-1}\ ms$) na parte aérea da planta de soja durante o ciclo de desenvolvimento, massa milimolar (mg) dos elementos e valores $n_{corrigido}$ calculados pelo fator de correção (FC)	78
Tabela 8 – Comparativo entre as concentrações de nutrientes da solução calculada com base na extração de nutrientes pela planta de soja e soluções nutritivas empregadas por Moreira (1999) e Epstein e Bloom (2005).....	82
Tabela 9 – Relações N/K, Ca/Mg, K/Ca e K/Mg das soluções calculada, Moreira (1999), Epstein e Bloom (2005) e da solução empregada no experimento	83
Tabela 10 – Efeito da adição das fontes de nutrientes sobre as variáveis CE ($dS\ m^{-1}$) e pH da água potável utilizada na formulação da solução nutritiva.....	84
Tabela 11 – Valores das variáveis biométricas da parte aérea, estágio fenológico vegetativo (V_n) e reprodutivos (R_n) pela escala de Fehr et al. (1971),	

e valores do comprimento da haste principal (CHP - em centímetros cm), para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente) 114

Tabela 12 – Valores das variáveis biométricas da parte aérea diâmetro do caule (mm), número de nós da haste principal (NHP) e número de ramos da haste principal (RHP), para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente) 115

Tabela 13 – Valores das variáveis biométricas da parte aérea massa da matéria fresca e seca (g) das frações caule + folhas e total (caule + folhas + vagens), para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente) 117

Tabela 14 – Valores das variáveis biométricas do sistema radicial, comprimento (cm), volume (cm³), massa da matéria fresca (g), massa da matéria seca (g) e densidade (DENS_R, g cm⁻³), para os genótipos soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente)..... 122

Tabela 15 – Teores dos macronutrientes N, P, e K, na matéria seca da folha recém madura (terceira folha do ápice para base), expressos em g kg⁻¹, para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente) 129

Tabela 16 – Teores dos macronutrientes Ca, Mg, e S, na matéria seca da folha recém madura (terceira folha do ápice para base), expressos em g kg⁻¹, para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente) 131

Tabela 17 – Teores dos micronutrientes Cu, Fe, Mn e Zn, na matéria seca da folha recém madura (terceira folha do ápice para base), expressos

em mg kg⁻¹, para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente)..... 133

Tabela 18 – Teores dos macronutrientes P, K, Ca, Mg e S, na matéria seca da parte aérea (caule + folhas), expressos em g kg⁻¹, para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente) 139

Tabela 19 – Teores dos micronutrientes Cu, Fe, Mn e Zn, na matéria seca da parte aérea (caule + folhas), expressos em mg kg⁻¹, para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente) 142

Tabela 20 – Teores dos macronutrientes P, K, Ca, Mg e S, no sistema radicial das plantas de soja não submetidas à extração das formas de Mn(II), expressos em g kg⁻¹, para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente)..... 148

Tabela 21 – Teores dos micronutrientes Cu, Fe, Mn e Zn, no sistema radicial das plantas de soja não submetidas à extração das formas de Mn(II), expressos em mg kg⁻¹, para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente) 150

Tabela 22 – Formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas às raízes de soja, expressos em mg kg⁻¹ de matéria seca de raiz, para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente) 157

Tabela 23 – Quantidades de Mn(II) presentes no apoplasto e Mn remanescente, em raízes de soja, expressos em mg kg⁻¹ de matéria seca de raiz, para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE®

(F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente) 161

Tabela 24 –Valores de F do coeficiente de correlação de Pearson entre as formas de manganês(II) trocável, complexado e precipitado, Mn Apoplástico e Mn Remanescente nas raízes das plantas de soja e os teores dos nutrientes (N, P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe, Mn e Zn) presentes na folha diagnóstico.....	165
---	-----

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Al^{3+}	Íon alumínio
Al%	Saturação por alumínio
ATP	Adenosina trifosfato
CG	Complexo de Golgi
CTA	Capacidade de troca aniônica
CTC	Capacidade de troca catiônica
CTC_{raiz}	Capacidade de troca catiônica da raiz
DAG	Dias após a germinação
DAE	Dias após a emergência
DWC	Deep water culture
EAA	Espectrofotometria de absorção atômica
ELA	Espaço livre aparente
$\text{ELA}_{\text{H}_2\text{O}}$	Espaço livre de água
ELD	Espaço livre de Donnan
EROs	Espécies reativas de oxigênio
E^0	Potencial padrão de redução
FBN	Fixação biológica de nitrogênio
GMR	Grupo de maturidade relativa
H^+	Íon hidrogênio
H_2PO_4^-	Ânion ortofosfato
HPO_4^{2-}	Ânion metafosfato
HG	Homogalacturonano
H_2O_2	Peróxido de dihidrogênio
K	Unidade de temperatura Kelvin
LM	Lamela média

Mn ²⁺	Íon manganoso
Mn ⁴⁺	Íon mangânico
Mn(II)	Íon manganoso
NADH	Nicotinamida adenosina dinucleotídeo reduzida
NFT	Nutrient Film Technique
NH ₄ Ac	Acetato de amônio
PC	Parede celular
PCZ	Ponto de carga zero
PO ₄ ³⁻	Ânion fosfato
PP	Parede celular primária
PS	Parede celular secundária
RE	Retículo endoplasmático
RGI	Ramnogalacturonano I
RGII	Ramnogalacturonano II
SE	Solução estoque
ST	Solução de trabalho
T°C	Temperatura em grau Celsius
UR	Umidade relativa
$\Delta\mu$	Gradiente de potencial eletroquímico
ψ	Potencial hídrico
ψ_g	Potencial gravitacional
ψ_π	Potencial osmótico
ψ_p	Potencial de pressão
ψ_m	Potencial mátrico

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	REVISÃO DE LITERATURA	16
2.1	Cultura da soja no Brasil: Melhoramento genético e manejo da acidez do solo	16
2.2	Encarquilhamento (“Crinkle Leaf”) foliar na soja: Um problema sem respostas	17
2.3	Manganês na relação solo-planta	20
2.4	Manganês na planta	31
2.4.1	Funções do Manganês na planta	31
2.4.2	Absorção, transporte, translocação e acúmulo de manganês na planta	38
2.4.3	Adsorção de Manganês no apoplasto radicular	49
2.4.4	Formas de Manganês adsorvidas à raiz	55
2.4.5	Metodologias de determinação das formas de Manganês adsorvidas à raiz	62
2.4.6	Toxidez por Manganês na soja	64
2.5	Formulação da solução nutritiva	74
3	HIPÓTESES E OBJETIVOS	88
3.1	Hipótese	88
3.2	Objetivo	88
3.3	Objetivos específicos	89
4	MATERIAL E MÉTODOS	91
4.1	Local e instalação do experimento	91
4.2	Solução nutritiva dos tratamentos	93
4.3	Análises fisiológicas	95
4.4	Variáveis biométricas da parte aérea e das raízes	96
4.4	Análise dos teores de macro e micronutrientes da parte aérea e raízes	97

4.6	Extração das formas de Manganês (II) nas raízes	97
4.6.1	Manganês (II) trocável.....	97
4.6.2	Manganês (II) complexado.....	98
4.6.3	Manganês (II) precipitado.....	98
4.6.4	Procedimento de extração das formas de Manganês	98
4.7	Anatomia de tecidos do caule	100
4.8	Delineamento experimental	102
5	RESULTADOS E DISCUSSÃO	103
5.1	Análises fisiológicas	103
5.2	Anatomia de tecidos do caule	106
5.3	Variáveis biométricas da parte aérea e raízes	111
5.3.1	Variáveis biométricas da parte aérea	111
5.3.2	Variáveis biométricas da raiz	121
5.4	Teores de macro e micronutrientes da parte aérea e raízes	125
5.4.1	Teores de macro e microelementos na folha diagnóstico	125
5.4.2	Teores de macro e microelementos na parte aérea.....	137
5.4.3	Teores de macro e microelementos nas raízes	145
5.5	Formas de Manganês (II) nas raízes	153
5.6	Sintomas visuais de toxidez e encarquilhamento	166
6	CONCLUSÕES	180
	REFERÊNCIAS	182

1 INTRODUÇÃO

Tanto a causa como o mecanismo do encarquilhamento das folhas de soja observado em regiões com solos derivado do material de origem basalto permanecem sem respostas. A desordem apresenta sintomas semelhantes a toxidez por Mn, com enrugamento do limbo foliar entre as nervuras de segunda ordem associado a alterações no formato da folha. Nos talhões de produção, os sintomas surgem a partir do estágio fenológico V2, distribuído na forma de reboleiras com maior presença nas áreas de baixada. De maneira semelhante, a cultura do algodão também apresenta problemas de encarquilhamento, em inglês “crinkle leaf”, com a descrição da desordem datada em 1937. Entretanto, a resposta de que era proporcionada pelo excesso de Mn foi alcançada somente 20 anos mais tarde.

Para interpretar a toxidez por Mn em soja é necessário conhecer o comportamento do elemento no interior do solo e suas funções na planta. No sistema solo-planta, a dinâmica do ciclo biogeoquímico do Mn é definida pelas suas características químicas. Com número de oxidação variando de -3 a +7, o Mn é o elemento com maior número de estados de oxidação entre os nutrientes. As plantas absorvem somente a forma reduzida do elemento, sendo assim, condições de toxidez são caracterizadas pela alta disponibilidade da forma Mn^{2+} na solução do solo. Processos de oxirredução por rotas biológicas e/ou químicas governam a quantidade de Mn^{2+} presente no solo, sendo influenciado principalmente pelos fatores pH e potencial redox (Eh/pe) do solo. Essas características tornam os teores do Mn no solo flutuantes dificultando os estudos sobre toxidez.

Na planta o Mn é um micronutriente essencial, cofator metálico de mais de 35 enzimas, porém, como grupo prostético integra somente as enzimas superóxido dismutase, oxalato oxigenase e o cluster mangânico do complexo de liberação de oxigênio do fotossistema II. Quando em concentrações acima da adequada no citosol, o Mn por inibição competitiva substitui outros cofatores metálicos alterando a atividade de outros sistemas enzimáticos proporcionando a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) com consequente estresse oxidativo. Para evitar esse problema as plantas desenvolveram mecanismos de controle que governam os processos de absorção, transporte e armazenamento de Mn.

Entretanto, quando a disponibilidade de Mn na solução do solo é superior ao

nível de tolerado por esses mecanismos de controle, o Mn é absorvido em demasia proporcionando toxidez sendo visualizada nas folhas pela presença de manchas de coloração marrom circundadas por áreas cloróticas, associadas ou não ao crinkle leaf. Um detalhe da toxidez por Mn em soja é que o encarquilhamento é consequência de altos teores de Mn no tecido foliar e atinge somente os pontos de crescimento alterando a morfologia das folhas nas quais os folíolos apresentam o formato cilíndrico ou com bordos ainda em contato.

Recentemente alguns trabalhos têm apresentado os efeitos da toxidez por Mn na parte aérea e raízes da planta de soja, entretanto, informações sobre a cinética das formas de Mn(II) (trocável, complexado e precipitado) adsorvidas no apoplasto do córtex radicial durante o ciclo de desenvolvimento da soja são escassos. Informações nesse contexto podem auxiliar na interpretação da expressão da toxidez por Mn de forma retroativa, possibilitando determinar se em algum momento durante o ciclo de desenvolvimento a planta passou por condições de alta disponibilidade de Mn na solução do solo.

As hipóteses avaliadas neste trabalho são que i) o encarquilhamento é um dos sintomas da toxidez por Mn, ii) as raízes da planta de soja quando em condições de alta disponibilidade de Mn adsorvem o elemento no apoplasto das células do sistema radicial permanecendo as formas químicas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas mesmo após a redução da disponibilidade de Mn, e que iii) há correlação entre as formas químicas de Mn(II) adsorvidas às raízes e o teor do elemento no tecido da folha recém madura.

O objetivo do trabalho foi avaliar o efeito da toxidez por Mn em genótipos de soja cultivados em solução nutritiva com disponibilidade de Mn variável ao longo do ciclo de desenvolvimento da planta através da determinação i) da expressão do encarquilhamento ("crinkle leaf") nas folhas; ii) do efeito sobre as variáveis referentes à produção de biomassa e acúmulo de macro e micronutrientes; iii) das formas químicas de manganês(II) trocável, complexado e precipitado, adsorvidas no apoplasto das células do sistema radicial e ao final, e da iv) correlação entre as formas químicas de manganês(II) com o teor de Mn na folha diagnóstico permitindo a interpretação da toxidez por Mn em soja pela análise das formas de Mn(II) adsorvidas às raízes em ambientes com disponibilidade de Mn variável como a presente no sistema solo-planta.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 CULTURA DA SOJA NO BRASIL: MELHORAMENTO GENÉTICO E MANEJO DA ACIDEZ DO SOLO

No final da década de 70 o Brasil apresentava uma área cultivada com soja de 8,80 milhões de hectares e uma produção de 15 milhões de toneladas. Inicialmente a área explorada pela cultura era limitada pelas características genéticas dos cultivares disponíveis, com produtividades economicamente viáveis até a latitude 23° sul. Concomitantemente, as condições de baixo $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ do solo e alta disponibilidade dos elementos que compõem o complexo de acidez do solo (H^+ , Al^{3+} e Mn^{2+}), limitavam o potencial produtivo de grande parte das regiões produtoras (Gazzoni e Dall'Agnol, 2018).

Em 1978 pesquisadores da Embrapa Soja empregando métodos tradicionais de melhoramento genético desenvolveram cultivares de soja com período juvenil longo. Essa característica prolongou o período pré-indutivo do florescimento de 14 para 30 dias, possibilitando o cultivo da oleaginosa em latitudes inferiores a 23° sul (Gomes e Kaster, 2000). Em relação à fertilidade do solo, o programa de correção de solo criado pelo governo federal na década de 60, denominado de “Operação Tatu”, disponibilizou recursos financeiros e informações destinados à correção da acidez do solo, permitindo que áreas inicialmente inaptas fossem exploradas pela cultura.

Após 50 anos, o cenário da soja no Brasil é outro. Na safra 2023/24, o país figura como maior produtor mundial (Embrapa, 2025), alcançando uma produção de 147,71 milhões de toneladas da oleaginosa em 46,17 milhões de hectares semeados (Conab, 2025). O avanço nos processos de melhoramento genético tem possibilitado o lançamento de novos cultivares anualmente, entretanto, o manejo da fertilidade do solo destinado à correção da acidez é um processo contínuo, e em algumas situações, tem sido negligenciado pelos produtores.

Dos elementos que integram o complexo de acidez do solo, o efeito limitante ao crescimento das raízes é variável em função da espécie química. O H^+ começa ser um fator limitante quando o $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ do solo é inferior à quatro. Em condições de $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} > 4,9$, mais de 90% do Al^{3+} é precipitado em formas não tóxicas às raízes, com

tolerância a determinada saturação por alumínio (Al%) sendo uma característica genotípica (Ritchie, 1989). Enquanto a faixa de predisposição à toxidez por Mn inicia em $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} \leq 5,5$ (Menzies, 2003), valor este próximo a faixa de $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ preconizada como ideal ($6 < \text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} < 7$) para a cultura da soja (Oliveira Junior et al, 2020).

No início da expansão da cultura no território nacional a acidez do solo foi inerente à característica nativa dos solos em condição tropical. Após a correção da acidez efetuada no desbravamento dessas áreas, o processo de acidificação ainda continua, motivado principalmente pela aplicação de fertilizantes químicos. Desta forma, em solos com teores mais elevados de Mn em sua constituição, condições para predisposição da toxidez por Mn não são raras de acontecer, devendo este fato ser considerado na confecção do planejamento do manejo da fertilidade do solo.

2.2 ENCARQUILHAMENTO (“CRINKLE LEAF”) FOLIAR NA SOJA: UM PROBLEMA SEM RESPOSTAS

O encarquilhamento foliar na soja é caracterizado pelo enrugamento do limbo foliar entre as nervuras de segunda ordem e alteração no formato da borda da folha, conferindo um aspecto “bolhoso”, como apresentado na Figura 1. Segundo Amorin e Salgado (1995) anormalidades no crescimento, na multiplicação e diferenciação das células podem produzir deformações como o encarquilhamento. Segundo os autores o sintoma é resultante do crescimento exagerado de células (hiperplasia e/ou hipertrofia), de forma localizada no limbo foliar, ocasionando zonas de deformação.

Em relação às alterações morfológicas nas folhas de soja, vários agentes apresentam a capacidade de proporcionar alterações semelhantes como i) a fitotoxidez motivada por herbicidas pré e pós emergentes (Swain et al., 2025); ii) os sintomas em reboleira ocasionado pelo ataque de ácaros-branco (*Polyphagotarsonemus latus*) e ácaro-rajado (*Tetranychus urticae*) (Moscardi et al., 2012); iii) a incidência em folhas não maduras das espécies de trips *Caliothrips braziliensis* e *Frankliniella schultzei* (Moscardi et al., 2012) iv) a presença de altas populações do nematoide *Aphelencooides* spp., agente causal da Soja Louca II (Meyer et al., 2017); v) a deficiência de boro, o elemento atua na união das cadeias de rhamonogalacturano II, proporcionando alterações na montagem da matriz péctica (Carpita et al., 2015); e toxidez por Mn (Sinclair, 1996).

Figura 1 – Lavoura de soja em solo derivado do material de origem basalto com sintomas de encarquilhamento foliar (“crinkle leaf”), cultivar DONMARIO 66i68 IPRO®, safra 2021/22.



Fonte: O próprio autor.

De acordo com Neumaier et al (2023) os sintomas do encarquilhamento geralmente surgem no início do ciclo, a partir do estágio fenológico V2 (Fehr et al, 1971), podendo desaparecer poucos estádios depois, permanecerem até o florescimento ou mesmo até o final do ciclo da soja. A presença do encarquilhamento nos talhões de produção não apresenta um padrão de expressão, na maioria das vezes surgem na forma de reboleiras com dimensões variáveis. Entretanto as áreas mais baixas dos talhões apresentam maior frequência no aparecimento da desordem, e a magnitude da área afetada também é variável entre safras. De forma geral, o aparecimento do encarquilhamento em uma safra aumenta a probabilidade de recorrência do fenômeno nas safras seguintes.

A Embrapa Soja vem realizando pesquisas sobre o assunto, a maioria dos casos são provenientes de áreas com solo derivado do material de origem basalto. A

causa do encarquilhamento ainda não foi determinada, porém, segundo a instituição alguns pontos podem ser descartados como i) toxidez por Mn, pelo fato dos teores no solo e tecido vegetal das áreas com problema serem inferiores aos níveis críticos de toxidez; ii) deficiência de B e/ou Zn, as áreas afetadas demonstravam teores adequados no tecido vegetal; iii) ataque por ácaro e/ou trips, ausência de vestígios e sintomas diferentes; iv) Soja Louca II, essa anomalia apresenta sintomas diferentes; v) baixa temperatura após a emergência, testes na instituição descartaram a hipótese e vi) nematóides, proporcionam sintomas diferentes (Canal Rural, 2017).

Na cultura do algodão o crinkle leaf foi primeiramente descrito e nomeado por Neal (1937). A causa da desordem foi elucidada somente 20 anos mais tarde pelo trabalho de Adams e Wear (1957). Por meio de experimento empregando solo como substrato os autores avaliaram o aparecimento do crinkle leaf com as formas de Mn solúvel em H₂O, trocável e facilmente reduzível no solo. Como a desordem apresentou correlação com a forma de Mn solúvel em H₂O, os autores realizaram mais dois experimentos, um controlando a composição da solução do solo e outro em solução nutritiva, concluindo que o crinkle leaf não foi resultado do pH baixo mas sim da concentração de Mn no meio.

No caso da soja, recentemente os trabalhos de Santos et al. (2017) e Liu et al. (2023) apresentam os efeitos da toxidez por Mn na parte aérea e raízes, entretanto, informações sobre a cinética das formas de Mn (trocável, complexado e precipitado) adsorvidas no apoplasto do córtex radicular durante o ciclo de desenvolvimento da soja são escassos. Desta forma, informações nesse contexto podem auxiliar na interpretação da expressão da toxidez por Mn e ao final excluir definitivamente o elemento como possível causa do encarquilhamento ou recolocá-lo na lista de possíveis fatores que motivam a desordem.

Para melhor interpretação dos fatores envolvidos na toxidez por Mn em soja, nas seções seguintes foram realizadas considerações sobre os i) fatores que atuam na concentração de Mn na solução do solo; ii) funções do elemento na planta, iii) absorção, transporte, translocação e acúmulo de Mn pela planta; iv) adsorção do Mn no apoplasto radicular; v) formas químicas de Mn adsorvidas à raiz; vi) metodologias de determinação das formas de Mn adsorvidas à raiz; e vii) toxidez por Mn na planta de soja.

2.3 MANGANÊS NA RELAÇÃO SOLO-PLANTA

Informações sobre o material de origem do solo e processos pedogenéticos são fundamentais na interpretação da dinâmica dos nutrientes no ambiente solo (Weil e Brady, 2017). O basalto é material de origem de diversos solos, derivado de rochas ígneas ricas em Si, Al, Fe e Mn (Schaetzl e Anderson, 2005). De acordo com Wilson (2004), o nível dos elementos presentes no material de formação do solo persiste no horizonte C, influenciando a constituição dos horizontes superiores.

Em função dessa característica, o basalto origina solos com elevados níveis de Mn, com quantidades na faixa de 20 a 5000 mg kg⁻¹, enquanto materiais sedimentares, por exemplo, possuem valores próximos a 100 mg kg⁻¹ (Stevenson e Cole, 1999). Com participação de 0,1% na constituição da crosta terrestre (Turekian e Wedepohl, 1961), o Mn é constituinte de mais de uma centena de minerais, na maior parte das vezes substituindo Fe e Mg nas estruturas cristalinas (Gilkes e McKienzie, 1998). Com a evolução dos métodos de espectroscopia houve a elucidação de novas arquiteturas de estruturas de minerais nos quais o Mn é constituinte, com consequente incremento na lista de minerais (Post, 1999)

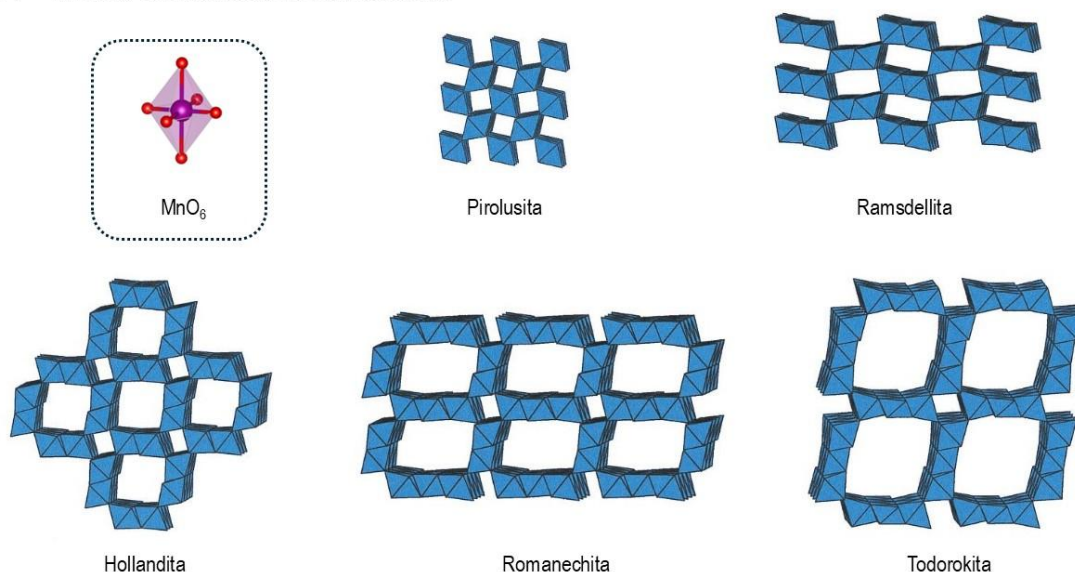
A unidade básica para formação da estrutura cristalina dos minerais de Mn é o octaedro do óxido MnO₆, que em diferentes arranjos permitem a formação de dois grandes grupos: estruturas em túnel ou em camadas, representadas na Figura 2. Neste último grupo outros elementos também participam da formação da estrutura. Os minerais lithiophorita, hollandita e birnessita são os mais relatados em solos. Uma característica desses minerais é apresentarem elevada superfície específica conferindo uma capacidade de troca de cátions (CTC) superior ao do argilomineral montmorinólita (Post 1999).

No sistema solo-planta, a dinâmica do ciclo biogeoquímico do Mn é definida pelas suas características químicas (Lingappa et al, 2019). Como metal de transição, apresenta singular configuração eletrônica (3d⁵ 4s²) na camada de valência. O orbital 4s está completo com dois elétrons, enquanto o orbital 3d, com capacidade de alocar 10 elétrons, apresenta somente cinco elétrons, conferindo ao elemento um carácter anfótero (Negra et al, 2005).

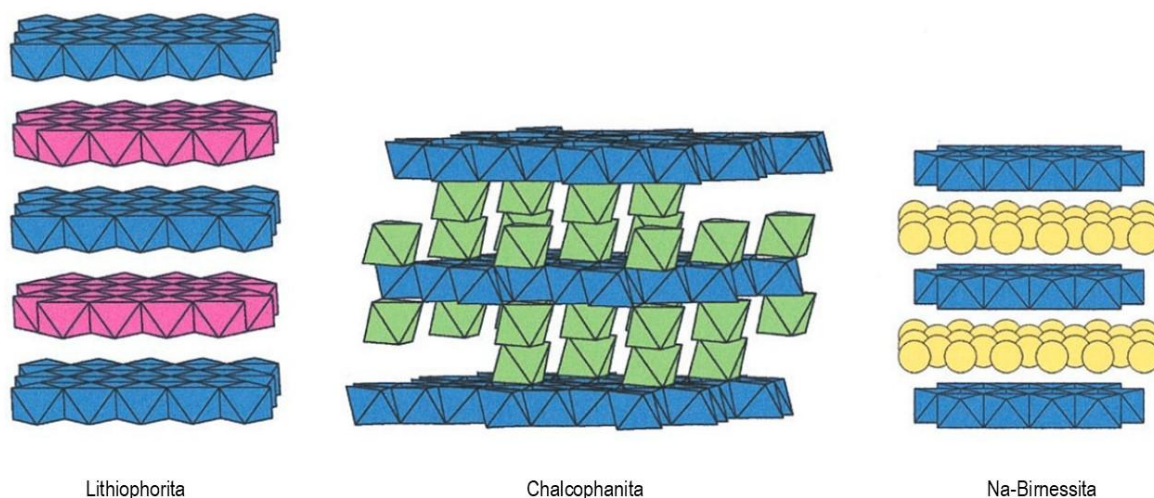
Com número de oxidação (nox) variando de -3 a +7, o Mn é o elemento com maior número de estados de oxidação entre os metais de transição (Armstrong, 2008).

Figura 2 – Estrutura dos minerais de Mn. Na parte superior (A) são apresentados os minerais com estrutura em túnel: pirolusita, ramsdellita, hollandita, romanechita e todorokita. Em destaque o octaedro do óxido MnO_6 , com o átomo de Mn no centro e átomos de oxigênio nos vértices. Na parte inferior (B) são apresentados os minerais com estrutura em camadas. A lithiophorita é constituída por camadas de MnO_6 (azul) intercaladas por camadas de $(\text{Al,Li})(\text{OH})_6$ (rosa). A chalcophanita é formada por camadas de MnO_6 (azul) e octaedros de Zn (verde), enquanto a Na-birnessita apresenta camadas de MnO_6 (azul) intercaladas por camadas de $\text{Na/H}_2\text{O}$ (amarelo).

A – Minerais com estrutura na forma de túnel



B – Minerais com estrutura em camadas

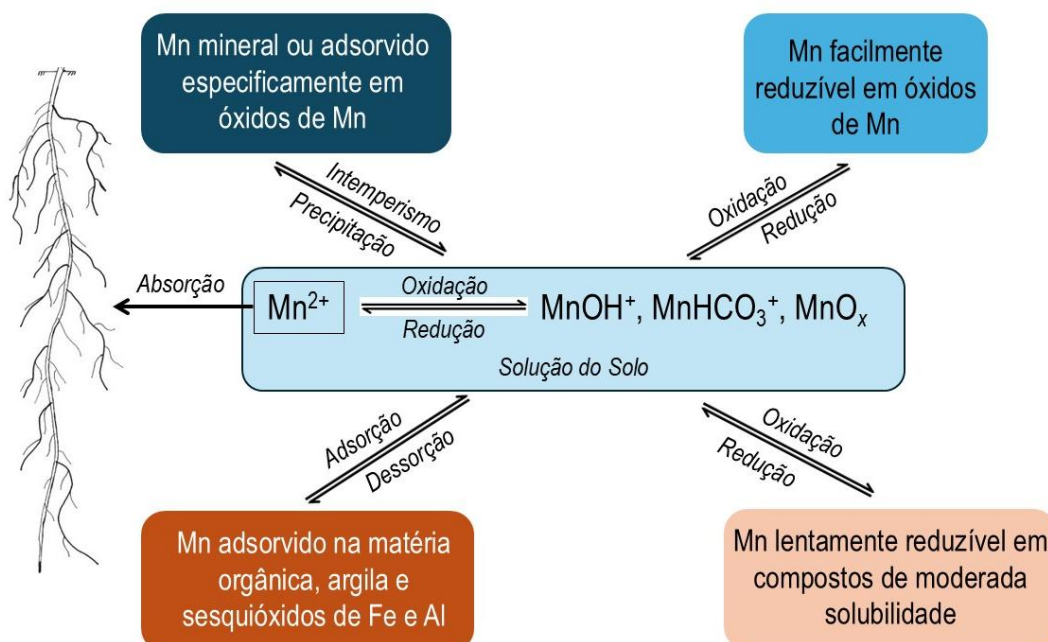


Fonte: Post (1999, p. 3450), modificado pelo próprio autor.

No sistema solo o Mn apresenta estados de oxidação normalmente entre +2 e +4, com a forma Mn^{3+} instável aparecendo como intermediário em alguns processos de oxirredução (Havlin et al, 2017). Na solução do solo, Malavolta et al. (1997) apresentam como valores de referência a concentração de Mn entre 1 e 41 mM, sendo absorvido como Mn^{2+} pelas plantas (Marschner, 1995).

Entre os cátions que compõem o complexo de acidez do solo (H^+ , Al^{3+} e Mn^{2+}), o Mn é o íon que apresenta o comportamento mais complexo (Kabata-Pendias, 2000). A Figura 3 apresenta o intercâmbio entre os pools de Mn no sistema solo-planta. De acordo com Ritchie (1989), grande parte do Mn presente no solo encontra-se em estados de oxidação diferentes de +2. O Mn^{2+} presente na solução do solo pode ser absorvido pelas raízes, adsorvido às cargas negativas presentes no complexo sortivo do solo ou sofrer oxidação alimentando os pools de Mn com nox diferente de +2.

Figura 3 – Pools de Mn no sistema solo-planta e processos de intercâmbio. A solução do solo é o pool responsável pelo fornecimento de Mn para o crescimento da planta. Os pools com armazenamento de Mn na forma adsorvida ou facilmente reduzível desempenham maior participação no abastecimento da solução do solo.



Fonte: Ritchie (1989, p. 36), modificado pelo próprio autor.

Os processos de oxidação e redução que atuam sobre o Mn no sistema solo-planta transcorrem pelas vias química e biológica. A oxidação ($Mn^{2+} \rightarrow Mn^{4+}$) ocorre

predominantemente pela rota biológica com ou sem a participação de enzimas no processo. De um lado a oxidação microbiana não enzimática é efetuada por produtos do metabolismo de microrganismos com o Mn^{2+} atuando como agente redutor. Do outro lado, a oxidação microbiana enzimática ocorre em condições aeróbicas executada por bactérias específicas com consequente formação de óxidos de Mn (Ghiorse e Ehrlich, 1992), reduzindo a quantidade de Mn^{2+} na solução do solo.

O processo de redução ($Mn^{4+} \rightarrow Mn^{2+}$), responsável por abastecer a solução do solo com Mn^{2+} também pode ser realizado por microrganismos pela rota biológica, entretanto a rota química prevalece por vários caminhos (Ritchie, 1989). Na rizosfera o Mn atua como agente oxidante recebendo elétrons proveniente da degradação de compostos orgânicos (Vodyanitskii, 2009). Na formação de substâncias húmicas no solo, os ácidos fenólicos envolvidos no processo são oxidados no interior de óxidos de Mn, com consequente redução e formação de Mn^{2+} (Ding et al., 2022).

Lehmann et al. (1987) avaliaram a capacidade do Mn em oxidar ácidos fenólicos em solo tratado com mono-oxobromato de lítio (LiOBr) para remoção da matéria orgânica. A taxa de oxidação aumentou com o grau de metilação nas hidroxilas das estruturas aromáticas. Entretanto, quando Fe e Mn foram removidos pelo emprego da solução de ditionitrato-citrato, a oxidação dos ácidos fenólicos foi interrompida. Desta forma, a oxidação de ácidos fenólicos está acoplada com a redução dos óxidos de Mn.

Mais fatores atuam na rota de redução química. Os óxidos de Mn são negativamente carregados (Post, 1999), sendo atraídos por partículas positivamente carregadas. Devido às condições que favorecem o intemperismo nas regiões tropicais, solos originados do basalto apresentam altas quantidades de óxidos de Fe com ponto de carga zero (PCZ) acima de pH 7,0, com capacidade de adsorção de ânions (CTA) na faixa de pH empregada no cultivo da maioria das espécies.

Nessa condição, os óxidos de Mn são atraídos pelos óxidos de Fe, e durante o processo de umedecimento/secagem do solo, o Mn em proximidade com o Fe, atua como receptor ou doador de elétrons conforme o Fe oxida ou sofre redução, respectivamente, conforme a equação 1 (Hem, 1963)



Atkins et al. (2016) apresentam os potenciais padrão de redução (E^0) de

algumas semirreações nas quais o Mn é integrante (Tabela 1). Os valores de E^0 , medidos em volt (V), permitem para um processo redox conhecido, a predição e separação dos integrantes em agente oxidante e agente redutor. Lingappa et al. (2019) apresentam os valores de E^0 de várias semirreações no sistema solo-planta (Figura 4).

Tabela 1 – Semirreações das espécies de Mn e respectivos potenciais padrão de redução (E^0), em volts (V).

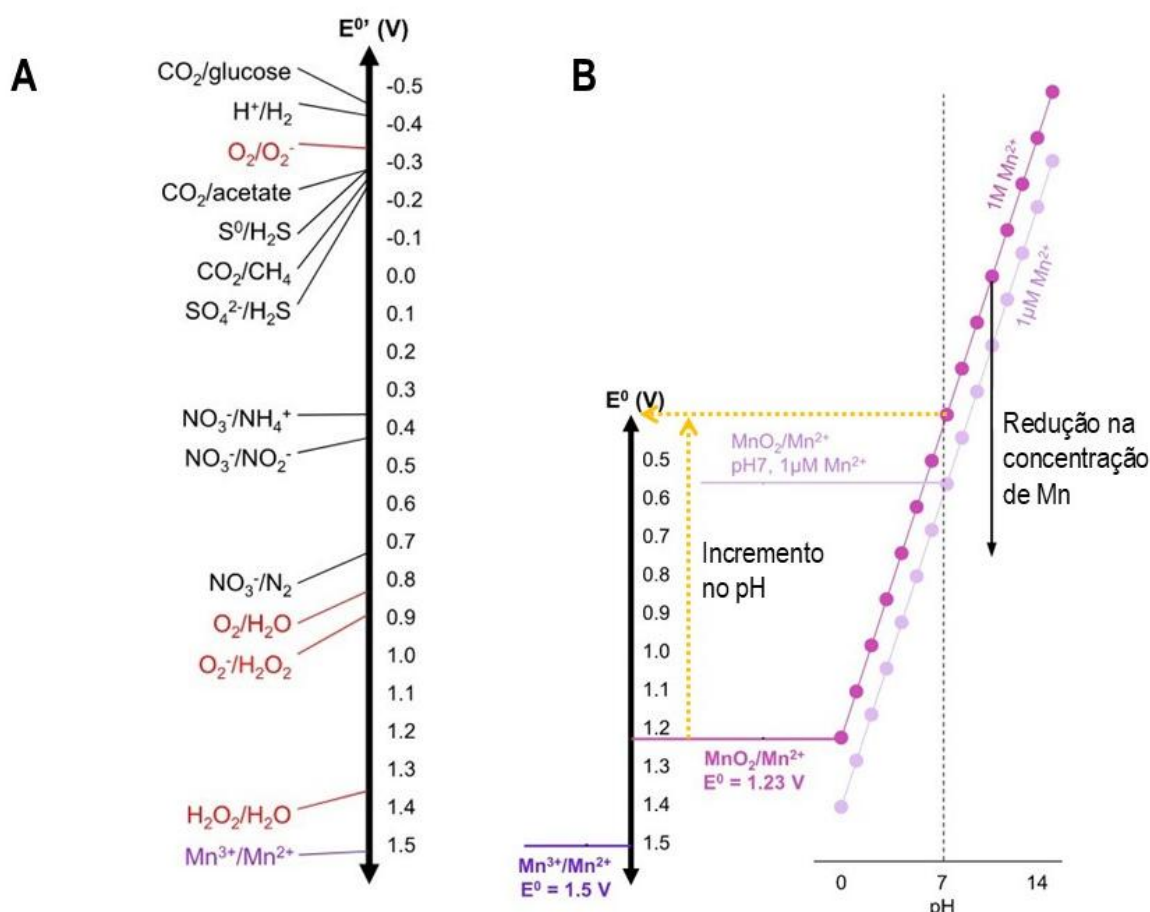
Semi-reação	E^0 (V)	
1) $\text{MnO}_4^- + 8 \text{H}^+ + 5 \text{e}^- \rightarrow \text{Mn}^{2+} + 4 \text{H}_2\text{O}$	+ 1,51	 Incremento na habilidade de atuar como agente oxidante
2) $\text{Mn}^{3+} + \text{e}^- \rightarrow \text{Mn}^{2+}$	+ 1,51	
3) $\text{MnO}_2 + 4 \text{H}^+ + 2 \text{e}^- \rightarrow \text{Mn}^{2+} + 2 \text{H}_2\text{O}$	+ 1,23	
4) $\text{MnO}_4^{2-} + 2 \text{H}_2\text{O} + 2 \text{e}^- \rightarrow \text{MnO}_2 + 4 \text{OH}^-$	+ 0,60	
5) $\text{MnO}_4^- + \text{e}^- \rightarrow \text{MnO}_4^{2-}$	+ 0,56	
6) $\text{Mn}^{2+} + 2 \text{e}^- \rightarrow \text{Mn}_{(\text{s})}$	- 1,18	

Fonte: Atkins et al. (2016, p. A16), modificado pelo próprio autor.

Em relação aos valores apresentados na Tabela 1, quanto maior o valor de E^0 , maior será a capacidade do integrante da semirreação em atuar como agente oxidante, ou seja, receber elétrons em determinado processo redox. Quando observamos a Figura 4A, os pares redox representam semirreações de forma simplificada, entretanto, os valores de E^0 são os mesmos. No sistema solo-planta quando observamos os valores de E^0 dos pares redox (Figura 4A), e comparamos com os valores apresentados na tabela 1, é possível observar que o Mn apresenta a maior habilidade em adquirir elétrons dentre os integrantes do sistema.

A Figura 4B apresenta o efeito da variação do pH e da concentração de Mn sobre os valores de E^0 . O incremento no pH de 0 para 7, reduz o de E^0 do par redox $\text{MnO}_2/\text{Mn}^{2+}$ em 0,82 V, passando de 1,23 para 0,41 V. Enquanto a redução de 10^6 vezes na concentração, de 1 M para 1 μM , reduz o valor de E^0 em 0,18 V. A redução no E^0 pela variação do pH é mais eficiente no decréscimo da habilidade do par redox $\text{MnO}_2/\text{Mn}^{2+}$ em atuar como agente oxidante.

Figura 4 – Valores do potencial padrão de redução de semirreações (E^0), em volt (V). (A) valores de E^0 para diversos pares redox no sistema solo-planta. (B) Efeito da variação de pH e concentração de Mn sobre os valores do potencial padrão de redução (E^0).



Fonte: Lingappa et al. (2019, p. 116), modificado pelo próprio autor.

De acordo com Hem (1972) a distribuição das espécies de Mn em solução é influenciada principalmente pelos fatores: potencial redox (Eh), potencial de elétrons (pe) e pH. Devido à dinâmica complexa das espécies de Mn no sistema solo-planta, Pavan e Miyazawa (1984) reportam a dificuldade na interpretação das variações nos teores de Mn obtidos nas análises de solo.

Miyazawa et al. (1993) realizaram uma série de experimentos com objetivo de avaliar o efeito dos fatores insolação, temperatura, oxidação da matéria orgânica e esterilização sobre os valores obtidos na determinação analítica do Mn em amostras oriundas de latossolo vermelho distrófico. O extrator empregado foi o acetato de amônio (NH_4Ac) 1 M a pH 7,0 na proporção 1:10 (solo: solução), e determinação por espectrofotometria de absorção atômica (EAA). A quantidade total de Mn presente na

área de estudo foi de 1930 mg kg^{-1} de solo.

Para o fator insolação, as amostras foram acondicionadas em caixas plásticas de 25 cm de altura, os períodos de insolação foram de 3, 7, 14 e 21 dias. A determinação do Mn foi realizada nas profundidades de 0 – 2,5, 2,5 – 5, 5 – 10 e 10 – 15 cm. As maiores variações foram observadas na profundidade de 0 – 2,5 cm, com incremento de 40 vezes quando comparada à profundidade de 10 – 15 cm.

Na avaliação do efeito da temperatura, as amostras foram submetidas às condições de 20, 40, 60, 80 e 100°C por duas horas e 120°C por 30 min, todos em banho maria. Até 40°C a temperatura exerceu pouca alteração na cinética de liberação do Mn, entretanto a partir de 60°C a quantidade de Mn aumentou exponencialmente.

A esterilização foi efetuada em autoclave a 120°C por 30 min. Os tratamentos consistiram na adição de 0, 125, 250 e 500 mg kg^{-1} de solo seco na forma $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, com as amostras submetidas as condições: seca, capacidade de campo mantido com H_2O destilada, capacidade de campo mantida com adição de solução de solo e solo não esterilizado mantido na capacidade de campo. Os períodos de incubação foram 0, 10, 20, 30, 60, 120 e 180 dias.

Após 60 dias de incubação praticamente todo o Mn adicionado (500 mg) ao solo não esterilizado não foi extraído pelo NH_4Ac . No tratamento com solo esterilizado e umidade mantida pela adição de solução do solo, a insolubilização do Mn ocorreu aos 120 dias de incubação. Nas amostras de solo autoclavadas mantidas seca ou na capacidade de campo pela adição de H_2O destilada, o Mn aumentou 24 e 30%, respectivamente, até 30 dias de incubação, permanecendo nesses patamares até o final do período de incubação.

A oxidação da matéria orgânica foi realizada pela adição de H_2O_2 e secagem a sobre até 15% de umidade, posteriormente as amostras foram submetidas aos tratamentos: secagem em estufa à 60°C por 24 horas, autoclavagem a 120°C por 30 min, incineração em mufla à 250 e 500°C e manutenção em condição de laboratório (sombra e temperatura ambiente). Amostras de solo não submetidas à oxidação por H_2O_2 sofreram incrementos nos teores de Mn determinados por NH_4Ac nas magnitudes de 14 vezes para secagem à 60°C , 78 vezes para autoclavagem, seis e 33 vezes para incineração a 250 e 500°C , respectivamente.

O tratamento com H_2O_2 proporcionou redução entre 9 a 26% nos valores de matéria orgânica. Nessas amostras a secagem a 60°C e a autoclavagem

proporcionaram incrementos superiores a 100 vezes nas quantidades de Mn extraídas por NH_4Ac 1 M a pH 7,0. Por outro lado, as condições de incineração ocasionaram redução quando comparado ao solo não oxidado.

Das condições impostas por Miyazawa et al. (1993), a insolação e temperatura proporcionaram condições oxidativas, com alteração da massa microbiana e degradação de compostos de carbono, com consequente redução de espécies de Mn presentes em outros pools pela rota química, proporcionando maior solubilização e extração pelo NH_4Ac 1 M a pH 7,0.

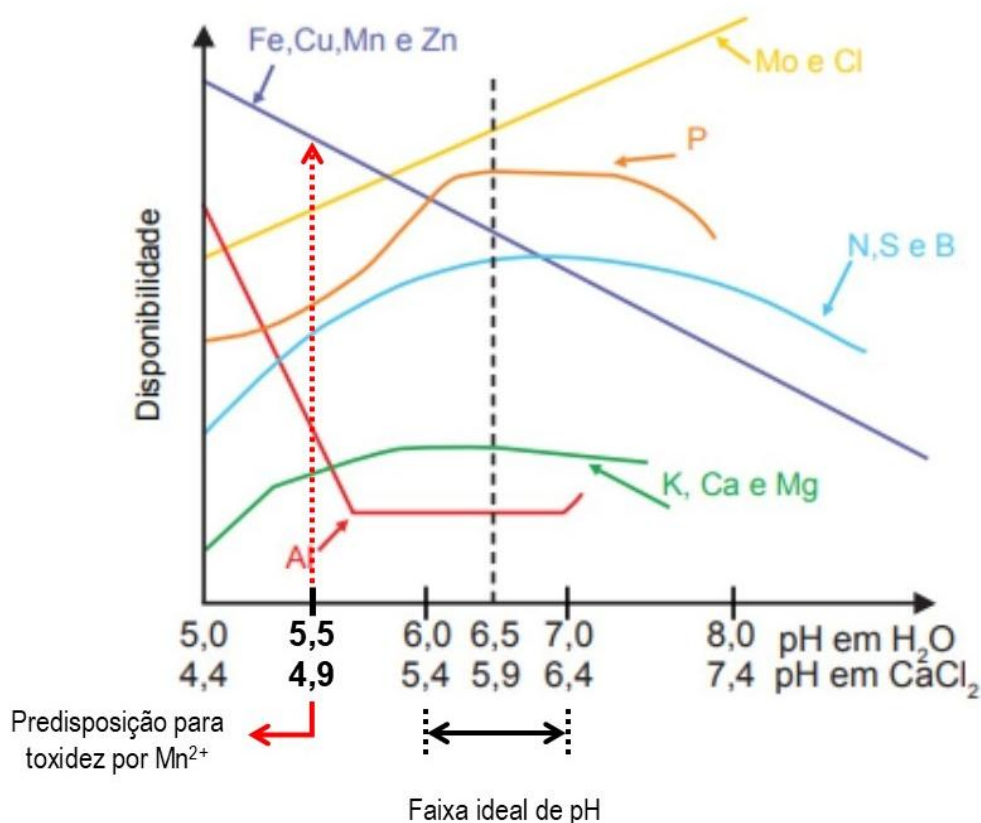
Na esterilização por autoclavagem, as amostras submetidas ao processo sofreram a perda da população microbiana existente, impossibilitando a oxidação do Mn pela rota biológica. Nos tratamentos onde as amostras foram mantidas secas ou na capacidade de campo com H_2O destilada houve a solubilização de espécies de Mn devido à oxidação de compostos orgânicos e redução pela rota química, de forma semelhante às condições de insolação, aquecimento e oxidação da matéria orgânica pelo H_2O_2 .

Por outro lado, as amostras não autoclavadas apresentavam uma população microbiana pré-existente, possibilitando a oxidação do Mn pela rota biológica com 60 dias de incubação. Enquanto, as autoclavadas com umidade na capacidade de campo mantida pela adição de solução do solo foram “reinoculadas”, demonstrando uma oxidação pela rota biológica mais lenta.

No sistema solo-planta as quantidades de Mn^{2+} presentes no pool solução do solo aumentam com o decréscimo do pH, com predisposição para condições de toxidez em $\text{pH} \leq 5,5$ (Menzies, 2003). De forma semelhante aos demais nutrientes essenciais, a disponibilidade do Mn também é influenciada pelo pH do solo, como apresentado na Figura 5. Malavolta e Kliemann (1985) mostraram que o incremento de uma unidade do pH reduz a concentração de Mn^{2+} em 100 vezes na solução do solo.

Havlin et al. (2017) elencam os principais fatores envolvidos na alteração do pH dos solos, sendo eles: i) pH da precipitação, ii) degradação da matéria orgânica do solo, iii) processos de transformação de nutrientes (mineralização e imobilização), iv) absorção de nutrientes pelas plantas, v) lixiviação de ânions acompanhado por bases, vi) desprotonação dos minerais de argila e óxidos de Fe e Al, vii) hidrólise do Fe e Al e viii) adição de sais fertilizantes.

Figura 5 – Relação entre pH e disponibilidade de nutrientes e alumínio no sistema solo-planta. Em destaque zona de predisposição à toxidez por Mn^{2+} em condição de $pH_{H_2O} \leq 5,5$.



Fonte: Malavolta (2006, p. 31), modificado pelo próprio autor.

A zona de predisposição à toxidez por Mn^{2+} , destacado na figura 5, inicia em condições de $pH_{H_2O} \leq 5,5$. A manutenção do pH do solo na faixa ideal, além de permitir a disponibilidade adequada de nutrientes, favorece o sistema solo-planta e evita altas concentrações de Mn^{2+} na solução solo. Entretanto, o limite inferior da faixa ideal de pH é próximo ao início da zona de predisposição, um intervalo de apenas 0,5 ponto na escala de pH. Mascarenhas et al. (1982) e Quaggio et al. (1982) demonstraram que a quantidade de calcário requerida para reduzir a quantidade de Mn^{2+} a níveis adequados para a nutrição das plantas é superior à quantidade necessária para a precipitação do Al^{3+} no solo. Desta forma, em solos derivados de materiais de origem ricos em Mn, além de verificar o equilíbrio e nível de saturação por bases (V%) no planejamento da calagem, o fator pH do solo necessita ser considerado.

A CTC do solo nos apresenta a magnitude de cargas negativas presentes, e consequentemente, os potenciais pontos de adsorção de elementos positivamente

carregados. Solos de maior CTC apresentam maior capacidade de adsorção e maior habilidade no tamponamento da solução do solo. Essas características são importantes e positivas para o sistema solo-planta, entretanto, a fração da CTC a pH 7,0 não ocupada por bases é preenchida pela acidez potencial ($H + Al$). Desta forma, solos com diferentes $CTC_{pH\ 7,0}$ podem apresentar V% iguais, porém, certamente apresentam pH_{H_2O} diferentes.

Melo et al (1988) apresenta a equação 2 para o cálculo do pH solo em função do V%. A calibração foi realizada através de incubação com $CaCO_3$ (puro para análise) em 30 amostras de solo provenientes dos estados de São Paulo, Mato Grosso e Goiás. Pela Eq 2, um V% de 70% proporciona um pH de 6,03, ao passo que para um pH de 6,5 é necessário um V% de 94%. O valor do índice pH é calculado pelo logaritmo negativo da concentração de H^+ . Portanto, para solos com elevada CTC e V% de 70%, os 30% remanescente da $CTC_{pH7,0}$ ocupados com $H + Al$ proporcionam elevado potencial em adicionar H^+ à solução do solo.

$$pH = 4,69 + 0,0192 \times V\% \text{ (Eq. 2)}$$

A solução $SMP_{pH7,5}$ proposta por Shoemaker et al. (1961) determina quimicamente a capacidade do solo em alterar o pH da solução tamponada. Os autores correlacionaram a alteração de pH da solução $SMP_{pH7,5}$ com a quantidade de carbonato de cálcio ($CaCO_3$) necessária para neutralizar a acidez (H^+) produzida pelo solo. Desta forma, a metodologia proposta por Shoemaker e colaboradores fornece não somente as quantidades de $CaCO_3$ necessárias para alcançar determinado valor de pH, mas informa também capacidade de determinado solo em adicionar H^+ em solução e seu potencial em consumir hidroxilas oriundas da calagem (OH^-).

Lynch e Wojciechowski (2015) reportaram uma lista de fatores que limitam o desenvolvimento do sistema radicial das plantas em 12 ordens do Soil Taxonomy System, entre elas, os autores destacam elevados níveis de Mn e ressaltam que apesar da toxidez do elemento ser um problema importante, pouca atenção é direcionada a essa variável.

A toxidez por elementos, segundo Tisdale et al (1985), é uma das 52 variáveis que atuam sobre os sistemas de produção agrícola e apresentadas na Tabela 2, dentre as quais, o sistema solo-planta abrange 32 dessas variáveis. Como discutido no item 2.4.6, a toxidez por Mn gera prejuízos ao crescimento das raízes

proporcionando efeitos negativos sobre várias variáveis do sistema de produção. Desta forma, a principal estratégia para contornar os problemas ocasionados pela toxidez por Mn é manejar o pH do solo para valores dentro da faixa ideal, sendo a calagem a principal prática desse conjunto de estratégias.

Tabela 2 – Variáveis que exercem interferência sobre o sistema de produção agrícola.

Variáveis do sistema de produção		
Clima	Solo	Cultura
Precipitação	Teor de M.O.	Espécie
Quantidade	Tipo de argila	Cultivar
Distribuição	Textura	População
Intensidade	Grau de estruturação	Estande
Duração	Profundidade do perfil	Geometria
Temperatura	Drenagem	Espaçamento
T _{máx} diurna	pH	Evaporação
T _{mín} noturna	CTC	Transpiração
Umidade Relativa	V%	Disponibilidade de H ₂ O
Radiação Solar	Face (N, S, L ou W)	Nutrição
Quantidade	Topografia	Pragas
Intensidade	Temperatura do solo	Doenças
Duração	Semeadura direta	Plantas infestantes
Altitude	Semeadura convencional	Índice de colheita
Latitude	Cobertura por palha	Rotação de culturas
Vento	Níveis de nutrientes	Irrigação
Velocidade	Toxidez por elementos	
Frequência	Impedimento químico (B1)	
[CO ₂] atmosfera		
N° de dias com T > 32°C		

Fonte: Tisdale et al. (1985) e Havlin et al. (2017), modificado pelo próprio autor.

2.4 MANGANÊS NA PLANTA

2.4.1 Funções do Manganês na Planta

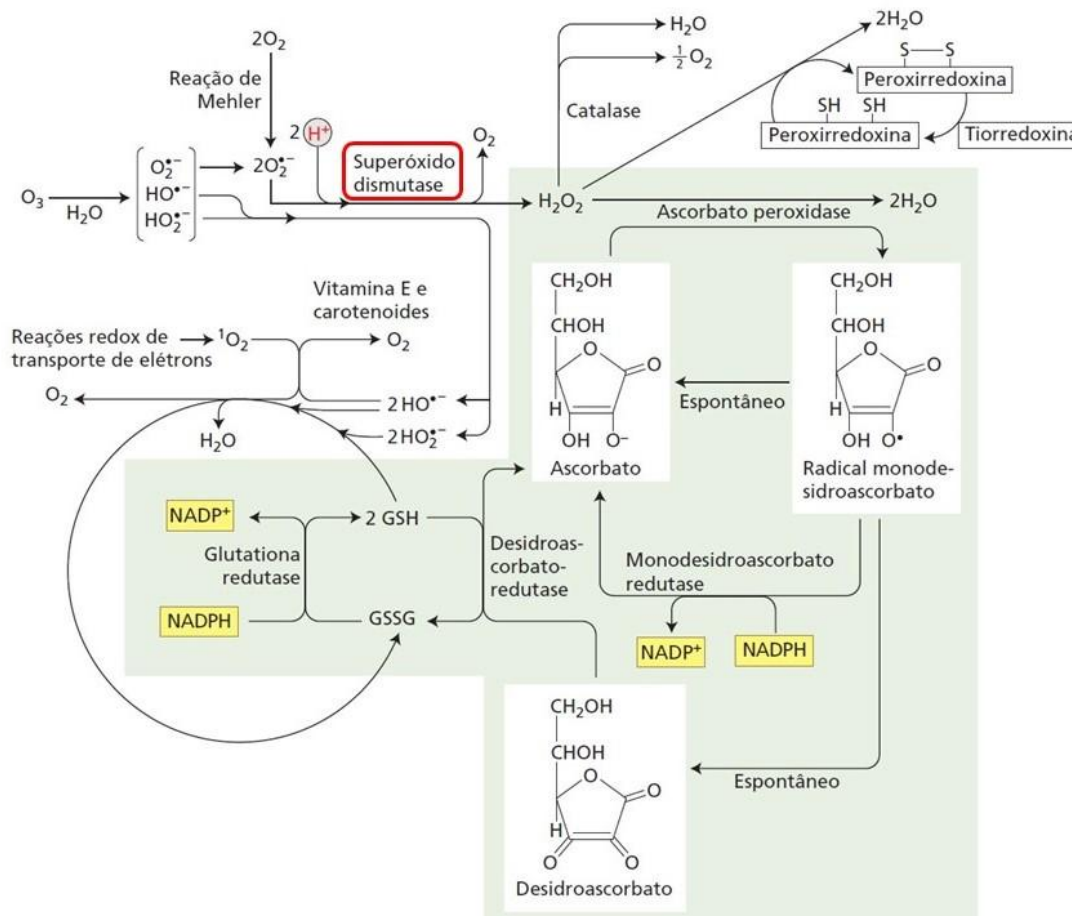
A essencialidade do Mn foi creditada ao trabalho realizado por Mc Hargue (1922), sendo confirmada pelos critérios propostos por Arnon e Stout (1939): um elemento não é considerado essencial ao desenvolvimento da planta a menos que (i) a sua deficiência impossibilita que a planta complete os estádios vegetativos e reprodutivos do seu ciclo de vida, (ii) a deficiência é específica do elemento em questão e pode ser prevenida ou corrigida somente pelo suprimento do elemento, e (iii) o elemento está diretamente envolvido na nutrição da planta independentemente de possíveis efeitos em corrigir condições microbiológicas ou químicas desfavoráveis no solo ou no meio de cultivo.

Na planta o Mn é grupo prostético das enzimas superóxido dismutase (MnSOD), oxalato oxidase, e constituinte do complexo de liberação de oxigênio do fotossistema II (PSII) (Broadley et al, 2012). A MnSOD presente principalmente nas mitocôndrias e peroxissomos, apresenta um único átomo de Mn por molécula, não apresentando atividade na ausência do cofator no sítio catalítico (Alscher et al., 2002). A MnSOD é um dos componentes do sistema de inativação de espécies reativas de oxigênio (EROs), catalisando a conversão do oxigênio superóxido ($O_2^{\bullet-}$) produzido quando a molécula de oxigênio (O_2) recebe um elétron, em peróxido de dihidrogênio (H_2O_2). Posteriormente, o H_2O_2 pode ser convertido em H_2O pela ação das enzimas catalase, peroxirredoxina ou ascorbato oxidase, como apresentado na Figura 6 (Taiz et al, 2017).

O oxalato, derivado do ácido oxálico pela ionização dos hidrogênios dos grupamentos carboxílicos, é empregado por algumas espécies como ânion no balanceamento de cargas da homeostase vacuolar (Marschner, 1995). O oxalato é proveniente da reação de oxidação do glioxilato, gerando uma molécula de nicotinamida adenosina dinucleotídeo reduzido (NADH) (Nelson et al, 2019). A oxidação do oxalato pela enzima oxalato oxidase gerando duas moléculas de gás carbônico (CO_2) e H_2O_2 é apresentada na figura 7 (Tanner et al., 2001).

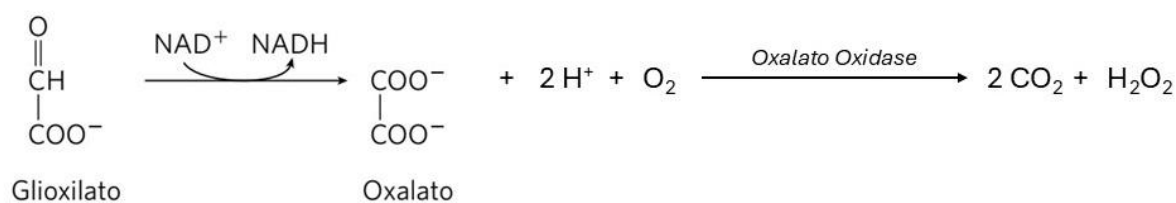
A atividade da enzima oxalato oxidase é observada no apoplasto, atuando

Figura 6 – Rotas metabólicas antioxidantes que regulam os níveis de espécies reativas de oxigênio (EROs) nas células. O oxigênio superóxido ($O_2^{\bullet-}$) é produzido quando o O_2 recebe um elétron. A superóxido dismutase (SOD) converte o $O_2^{\bullet-}$ em peróxido de hidrogênio (H_2O_2), que pode ser decomposto a H_2O pelas enzimas catalase, peroxirredoxina e ascorbato peroxidase.



Fonte: Taiz et al. (2017, p. 751), modificado pelo próprio autor.

Figura 7 – Formação do oxalato a partir do glioxilato com redução de uma molécula de nicotinamida adenosina dinucleotídeo (NAD). O oxalato é oxidado a gás carbônico (CO_2) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2) pela enzima oxalato oxidase.

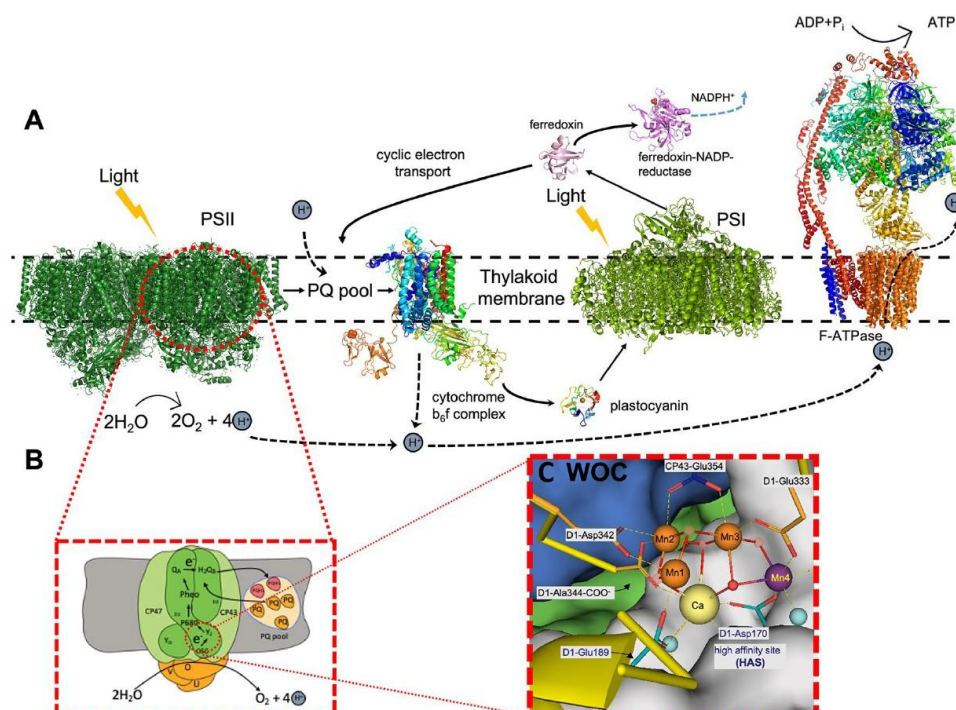


Fonte: Adaptado de Nelson e Cox (2019, p. 697) e Tanner et al. (2001, p. 43632), modificado pelo próprio autor.

como sistema de defesa na inibição de toxinas fúngicas, e promovendo a lignificação pela produção de H_2O_2 necessária na ligação entre monolignóis na síntese de lignina (Cakmak et al., 2023).

Na fração do fotossistema II (PSII) situada no lúmen do tilacóide, o complexo de liberação de oxigênio catalisa a quebra de duas moléculas de H_2O , produzindo uma molécula de O_2 e quatro prótons (H^+), gerando o gradiente de potencial eletroquímico necessário à síntese de adenosina trifosfato (ATP) pela ATP sintase. O cluster mangânico Mn_4CaO_5 composto por quatro átomos de Mn em diferentes estados de oxidação é localizado na porção do lúmen da proteína D1 na interface com o complexo antena CP43, como apresentado na Figura 8 (Oliver et al., 2022).

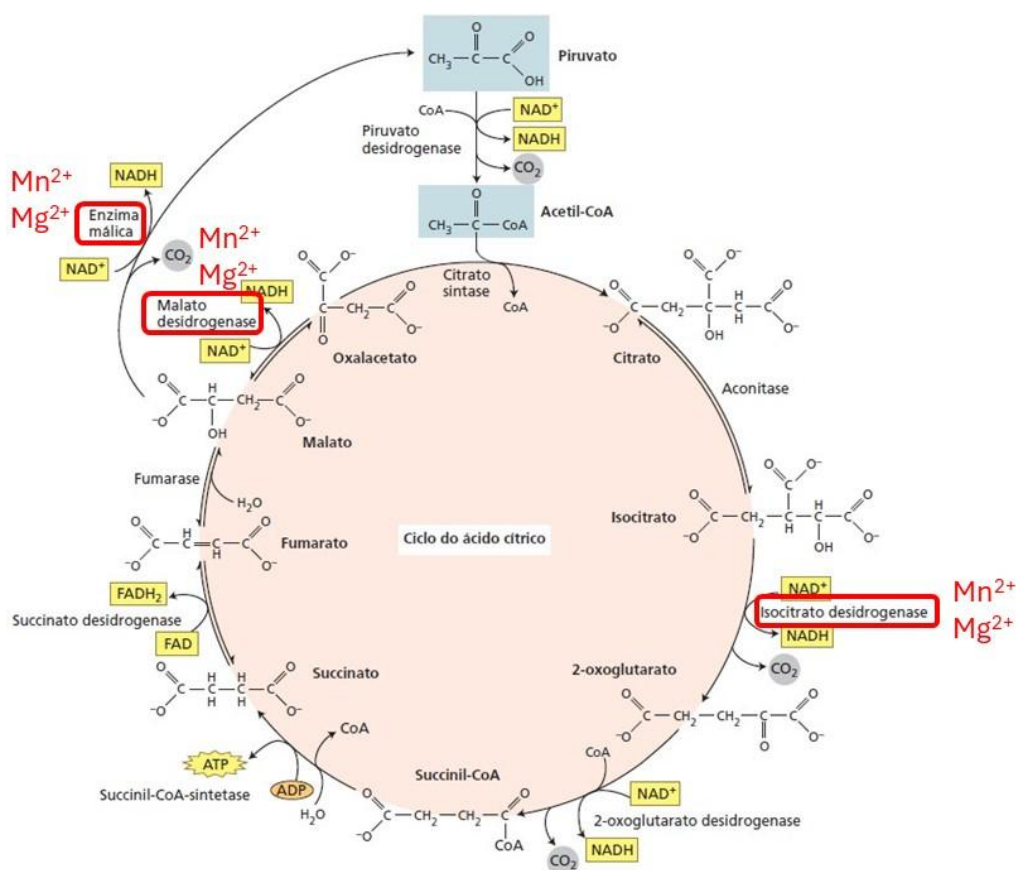
Figura 8 – Representação esquemática em (A) da cadeia de transporte de elétrons (linha sólida) e do transporte de prótons (linhas pontilhadas). (B) Cadeia de transporte de elétrons do fotossistema II (PSII), as proteínas D1 e D2 ligam os principais cofatores de transporte de elétrons. As proteínas do complexo antena CP47 e CP43 ligam todas as moléculas de clorofila associadas ao PSII. Três proteínas extrínsecas ligadas ao PSII no lúmen servem como capa protetora que cobre o núcleo catalítico do PSII. (C) Cluster catalítico Mn_4CaO_5 na interface entre a subunidade D1 e o CP43. Esferas em laranja representam o Mn nos estados de oxidação (I, II e III), esfera roxa Mn IV e amarela o Ca.



Fonte: Oliver et al. (2022, p. 109).

Como cofator metálico, o Mn participa da ativação de outras 35 enzimas (Burnell, 1988). Com um raio iônico de 0,075 nm, valor muito próximo ao do raio do Mg (0,065 nm), para algumas enzimas os dois elementos apresentam a capacidade de atuar como cofator metálico, porém, com diferenças na quantidade requerida para ativação do processo enzimático. A Figura 9 esquematiza o ciclo do ácido tricarboxílico, em destaque estão as enzimas malato desidrogenase, málica e isocitrato desidrogenase que são ativadas por ambos os elementos, entretanto, como a concentração de Mg no citosol é de 50 a 100 vezes superior à do Mn, normalmente a ativação é realizada pelo primeiro elemento (Eaton, 2015).

Figura 9 – Ciclo do ácido tricarboxílico e reações associadas. Em destaque atuação do Mn^{2+} como cofator metálico das enzimas málica, malato desidrogenase e isocitrato desidrogenase na matriz mitocondrial.

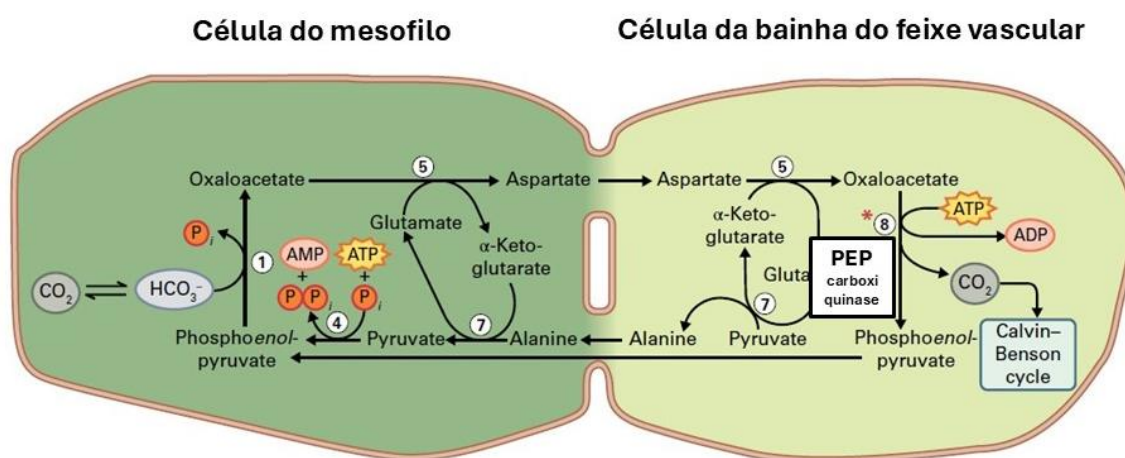


Fonte: Taiz et al (2017, p. 328), modificado pelo próprio autor.

Em outros processos enzimáticos, como na ativação da RNA polimerase do cloroplasto, o Mn apresenta eficiência superior em 10 vezes quando comparado ao

Mg (Burnell, 1988). Nas plantas que apresentam a anatomia de Kranz e efetuam a descarboxilação nas células da bainha do feixe vascular empregando a enzima fosfoenolpiruvato carboxiquinase, ao contrário das enzimas do ciclo do ácido cítrico, o requerimento por Mn é absoluto (Broadley et al, 2012) (Figura 10).

Figura 10 – Metabolismo C4 do tipo fosfoenolpiruvato carboxiquinase. A enzima fosfoenolpiruvato carboxiquinase (PEPcarboxiquinase) descarboxila uma molécula de oxalacetato liberando uma molécula de CO₂ para carboxilação pela ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase e oxigenase (RUBISCO) no ciclo de Calvin-Benson.



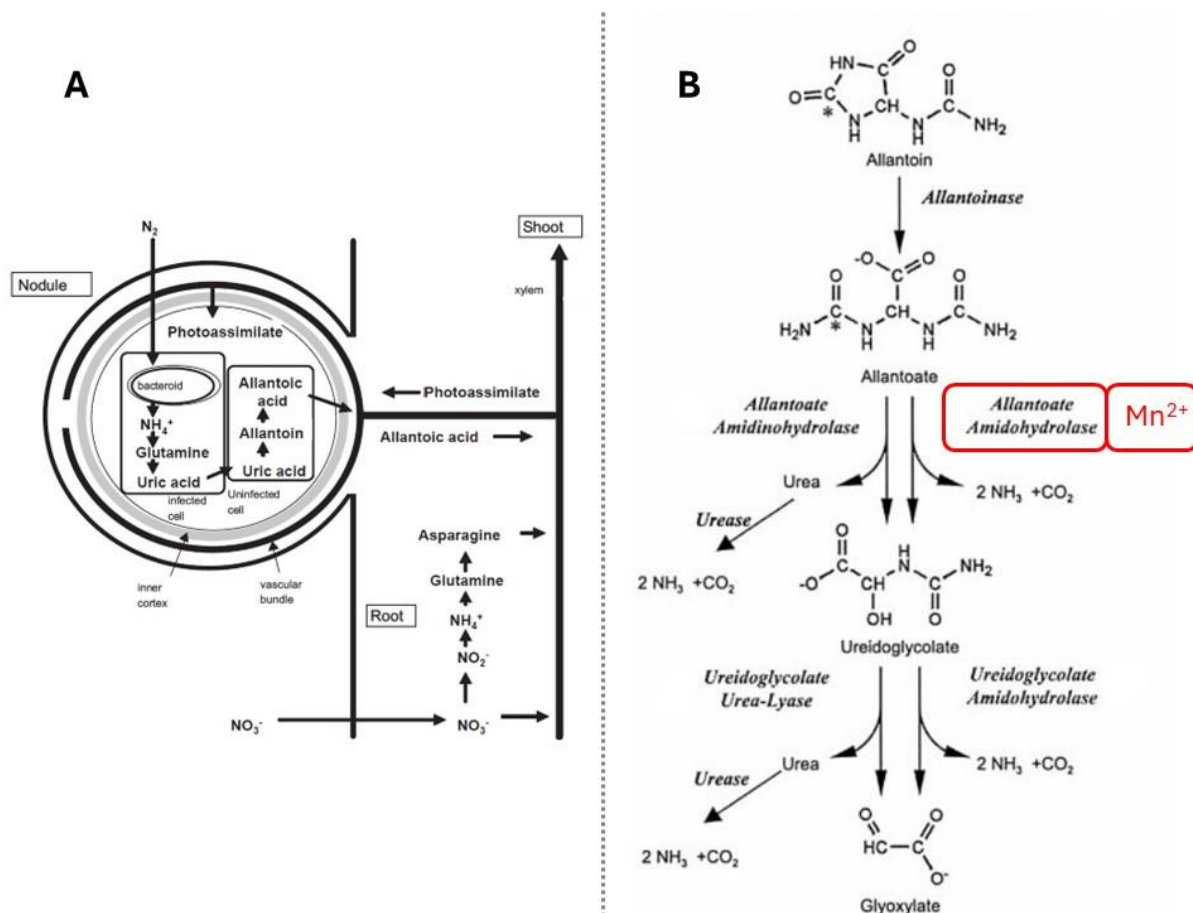
Fonte: Niyogi et al. (2015, p. 562), modificado pelo próprio autor.

No metabolismo do N nas leguminosas, como a soja, o NH₃ proveniente da fixação biológica de nitrogênio (FBN) é incorporado ao glutamato, no interior das células infectadas, formando glutamina, e posteriormente ácido úrico que migra para as células não infectadas do nódulo, possibilitando a formação dos ureídeos alantoína e ácido alantóico, sendo então, transportados para as folhas e vagens via xilema (Baral et al, 2016). Para o aproveitamento do N proveniente da FBN é necessário o catabolismo dos ureídeos com liberação de NH₃ para síntese de aminoácidos (Todd e Polacco, 2004). A enzima alantoato amidohidrolase necessita do Mn²⁺ como cofator metálico como apresentado na Figura 11 (Eaton, 2015). Desta forma, na ausência do Mn há prejuízos no aproveitamento do N proveniente da FBN.

O Mn também participa da ativação de enzimas na via metabólica de síntese do ácido shiquímico, exercendo influência sobre a síntese de aminoácidos aromáticos, lignina, flavonoides e do ácido-3-indol acético (AIA) (Hänsch e Mendel, 2009). Desta

forma, em condições de deficiência de Mn a queda na síntese do aminoácido triptofano, precursor na rota de síntese do hormônio, proporciona menor formação de AIA nos tecidos da planta. A Figura 12 apresenta a rota de síntese do AIA dependente do aminoácido triptofano em plantas (Zhao, 2012).

Figura 11 – Metabolismo do nitrogênio, transporte e catabolismo de compostos nitrogenados na planta de soja. Em (A) síntese de ureídeos na célula não infectada do nódulo na raiz durante a fixação biológica de nitrogênio (FBN) e posterior transporte do ácido alantóico via xilema. Absorção e assimilação de nitrato (NO_3^-) pela raiz, e posterior transporte da asparagina via xilema. Em (B) catabolismo do ácido alantóico nas folhas, com destaque para o Mn^{2+} como cofator da enzima alantoato amidohidrolase.

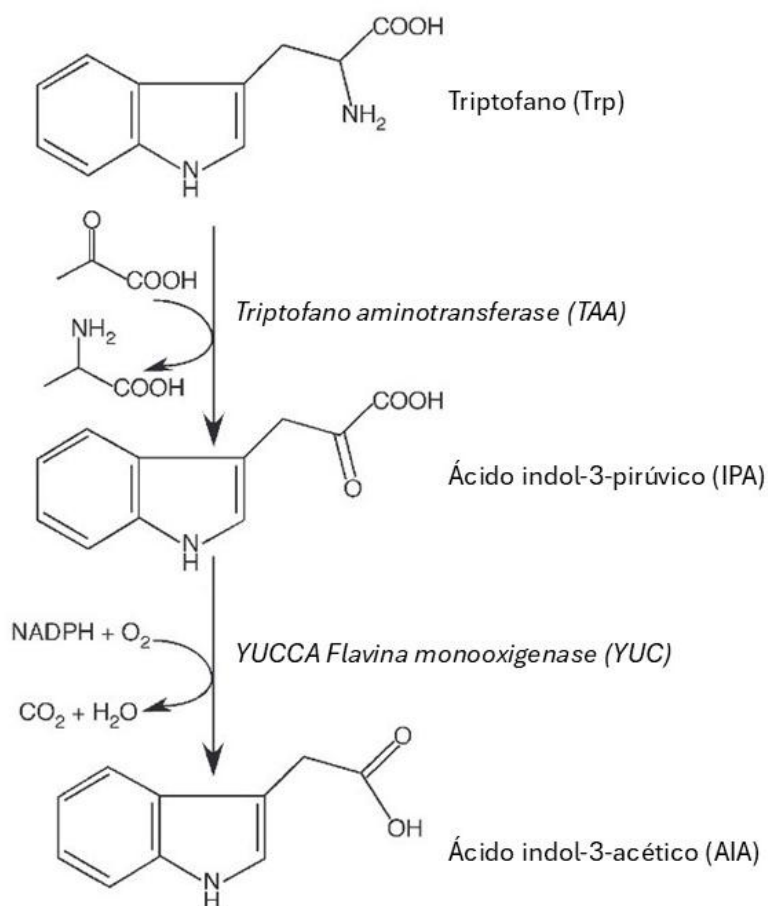


Fonte: Ohyama et al. (2009, p. 25) e Todd e Polacco (2004, p. 868), modificado pelo próprio autor.

Quando em excesso no tecido vegetal, além de competir com o Mg^{2+} na complexação dos grupamentos fosfato presentes na molécula de ATP (Marschner,

1995), o Mn também incrementa a atividade da enzima ácido indol acético oxidase (AIA oxidase) ocasionando redução nos níveis de AIA nos pontos de crescimento da parte aérea e raízes (Banduski et al, 1995; Uchida, 2000).

Figura 12 – Rota de síntese do ácido indol-3-acético (AIA) dependente do aminoácido triptofano (Trp) em plantas. A primeira etapa é catalisada pela enzima triptofano aminotransferase (TAA) que transfere o grupamento amino do Trp para o piruvato produzindo alanina (Ala). A segunda etapa é dependente de O_2 e NADPH, onde a enzima YUCCA flavina monooxygenase converte o ácido indol-3-pirúvico em AIA, com liberação de CO_2 e H_2O .



Fonte: Zhao (2012, p. 335), modificado pelo próprio autor.

2.4.2 Absorção, Transporte, Translocação e Acúmulo de Manganês na Planta

No solo o Mn pode ser encontrado em vários estados de oxidação, porém, é absorvido pelas plantas somente como Mn^{2+} (Marschner, 1995). Segundo Malavolta et al. (1997) anterior à absorção há a necessidade do contato entre nutriente e raiz, podendo esse processo ocorrer por interceptação radicular, fluxo de massa e/ou difusão. A interceptação radicular ocorre simultaneamente ao processo de crescimento das raízes no meio de cultivo, sendo diretamente proporcional a área superficial do sistema radicular.

O processo fluxo de massa consiste no movimento do nutriente em uma fase aquosa móvel devido à diferença de potencial hídrico (ψ), sendo influenciado pela concentração do elemento em solução e a taxa transpiratória da planta. Enquanto a difusão representa o movimento espontâneo do nutriente pela agitação térmica a favor do gradiente de concentração, sendo alterada pelo (i) coeficiente de difusão da molécula em água, (ii) área de absorção, (iii) fração do volume de solo ocupado pela água, (iv) distância do nutriente ao ponto de absorção, e (v) diferença de concentração do nutriente entre os pontos de absorção e a distância considerada (Malavolta, 2006).

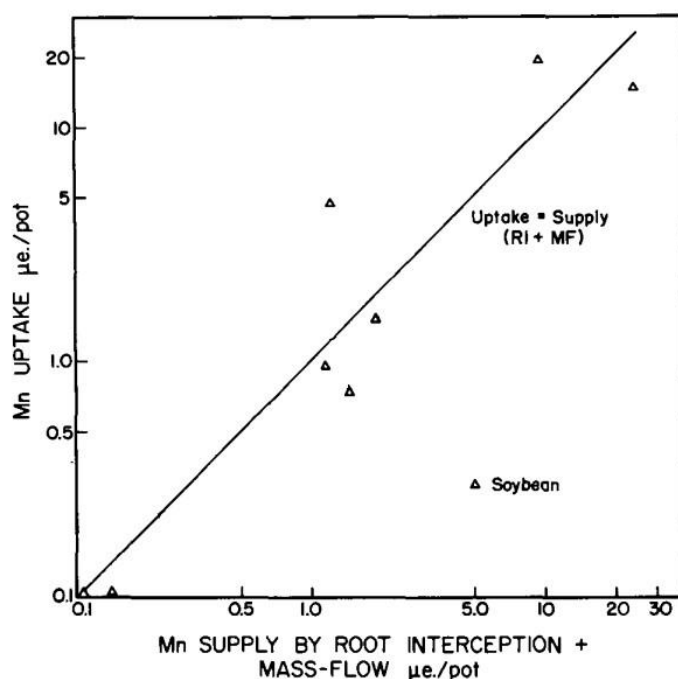
Para cada nutriente mineral a absorção ocorre pela participação de pelo menos dois processos de contato nutriente/raiz simultaneamente. No caso do Mn os três processos podem contribuir para absorção do elemento no meio de cultivo (Barber, 1995). Halstead et al. (1968) avaliaram a contribuição dos processos interceptação radicular e fluxo de massa na absorção de Mn pela planta de soja, cultivar Harosy 63, sob ambiente protegido em dois tipos de solo e duas condições de taxas transpiratórias promovidas por alteração na umidade relativa (100 – 80% UR e 20% UR, baixa e alta taxa transpiratória, respectivamente).

Os valores entre o teor de Mn nos tecidos da planta e a contribuição calculada dos processos de contato de interceptação radicular somado ao fluxo de massa são apresentados pela reta em escala logarítmica na Figura 13. A correlação foi de 0,65, os pontos acima da equação linear representam os tratamentos onde o processo de difusão contribuiu na absorção de Mn, enquanto, os valores abaixo representam que o processo ocorreu, porém, o Mn ficou acumulado próximo às raízes.

Os dois tipos de solos, textura argilosa e arenosa, empregados no experimento apresentavam diferenças quanto a porosidade, capacidade de troca catiônica (CTC) e níveis de cálcio (Ca^{2+}). Segundo os autores a diferença na taxa transpiratória entre

os tratamentos avaliada aos 14 dias não alterou a taxa de difusão, sendo esse processo governado pelo nível de Mn, onde o incremento na participação da difusão foi proporcionado pelo baixo nível de Mn no solo de textura arenosa.

Figura 13 – Relação entre Mn absorvido e o suprimento calculado pelos processos de contato por interceptação radicular e fluxo de massa, representados pela reta em escala logarítmica.

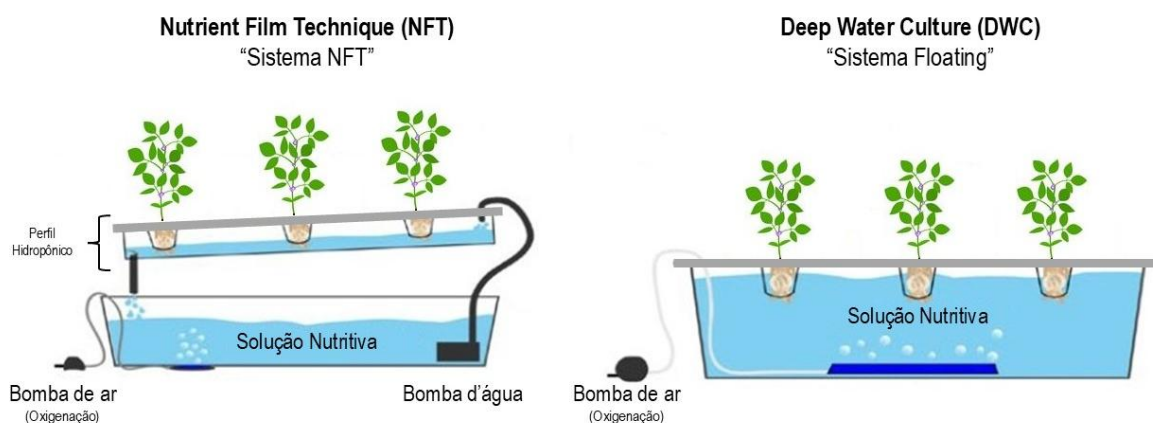


Fonte: Halstead et al. (1968, p. 71), modificado pelo próprio autor.

No cultivo da planta de soja em solução nutritiva para experimentação agrônômica, o sistema Deep Water Culture (DWC), comumente denominado de sistema floating, pela ausência de bombeamento e permanência do sistema radicular na solução de nutrientes do reservatório, permite que o contato entre raiz e nutrientes aconteça pelos três processos (interceptação radicular, fluxo de massa e difusão), como apresentado na Figura 14. Enquanto no sistema Nutrient Film Technique (NFT), o movimento do filme de nutrientes pelas raízes das plantas alocadas nos perfis hidropônicos promove o contato entre raiz e nutrientes, reduzindo a contribuição do processo de difusão, porém, incrementando a interceptação radicular. Desta forma, experimentos com cultivo em solução nutritiva no sistema NFT, interceptação radicular

e fluxo de massa, são os processos majoritários de contato entre nutriente e raiz.

Figura 14 – Sistemas de cultivo em solução nutritiva Nutrient Film Technique (NFT – Sistema NFT) e Deep Water Culture (DWC – Sistema Floating).



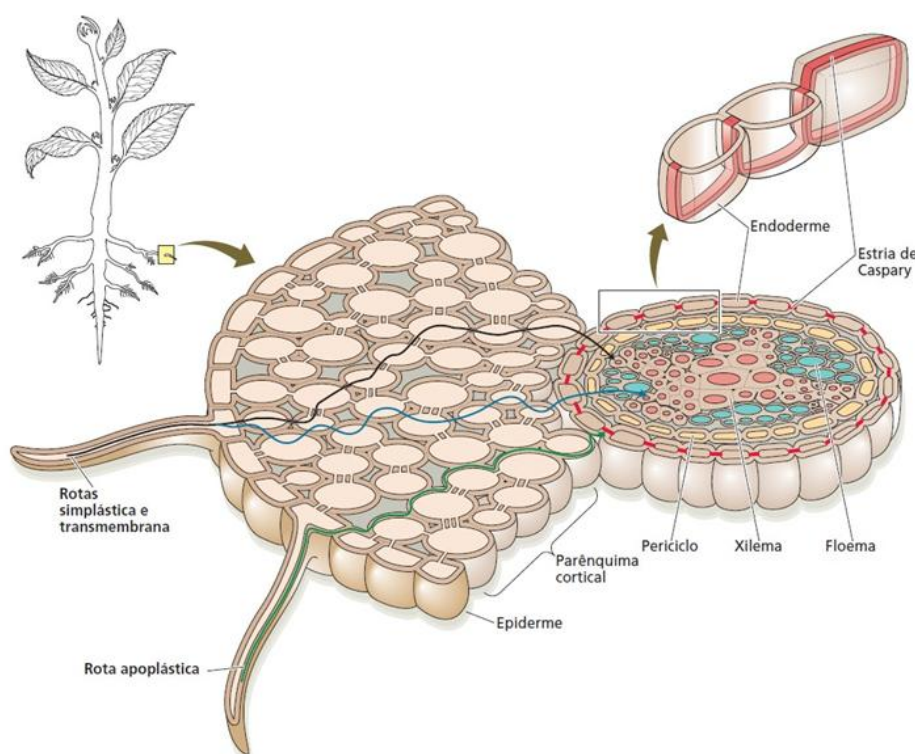
Fonte: O próprio autor.

Após o contato entre nutriente e raiz, o Mn (assim como os demais nutrientes) pode ser absorvido pelo mecanismo passivo e/ou ativo. O mecanismo de absorção passivo compreende a entrada do nutriente pela rota apoplástica, representada na Figura 15. O processo ocorre sem gasto de energia pela planta, a favor de um gradiente de potencial eletroquímico ($\Delta\mu$), com permanência do nutriente no espaço livre aparente (ELA). O ELA corresponde à soma dos espaços existentes na parede celular, entre as células (intercelular) e na superfície da plasmalema. A absorção passiva é processo reversível, podendo o nutriente ser deslocado por outro elemento com características químicas semelhantes em soluções de baixo potencial osmótico ($\psi\pi$) (Malavolta, 2006).

O mecanismo de absorção passivo ocorre até a endoderme, onde a deposição de suberina da estria de Caspary impossibilita a passagem de água e nutrientes pela via apoplástica (Figura 15). Para entrar no citosol e acessar a via de absorção simplástica, o Mn^{2+} necessita ser absorvido pelo mecanismo de absorção ativa. Welch (1995) apresenta as estratégias I e II empregadas para absorção de Fe e micronutrientes por dicotiledôneas e monocotiledôneas não gramíneas, e por plantas da família *Poacea*, respectivamente. Segundo o autor, a ATPase presente na membrana plasmática gera um gradiente de $\Delta\mu$ ao transportar H^+ para o apoplasto, acidificando a rizosfera, com consequente incremento na disponibilidade Mn^{2+} ,

permitindo a absorção por transporte ativo secundário via transportador localizado na plasmalema, como diagramado na figura 16.

Figura 15 – Rotas de absorção de água e nutrientes pela raiz. Para as plantas com ausência de exoderme, como a planta de soja, água e nutrientes podem ser movimentar pelas rotas apoplástica, transmembrana e simplástica. Na rota simplástica, o deslocamento ocorre através dos plasmodesmos. Na rota transmembrana, a água movimenta-se pelo espaço existente entre plasmalema e a parede celular. Na endoderme, as rotas apoplástica e transmembrana são bloqueadas pela estria de Caspary. O movimento da água é governado pela diferença de potencial hídrico (ψ), enquanto o movimento de solutos é influenciado pela diferença de potencial eletroquímico ($\Delta\mu$).

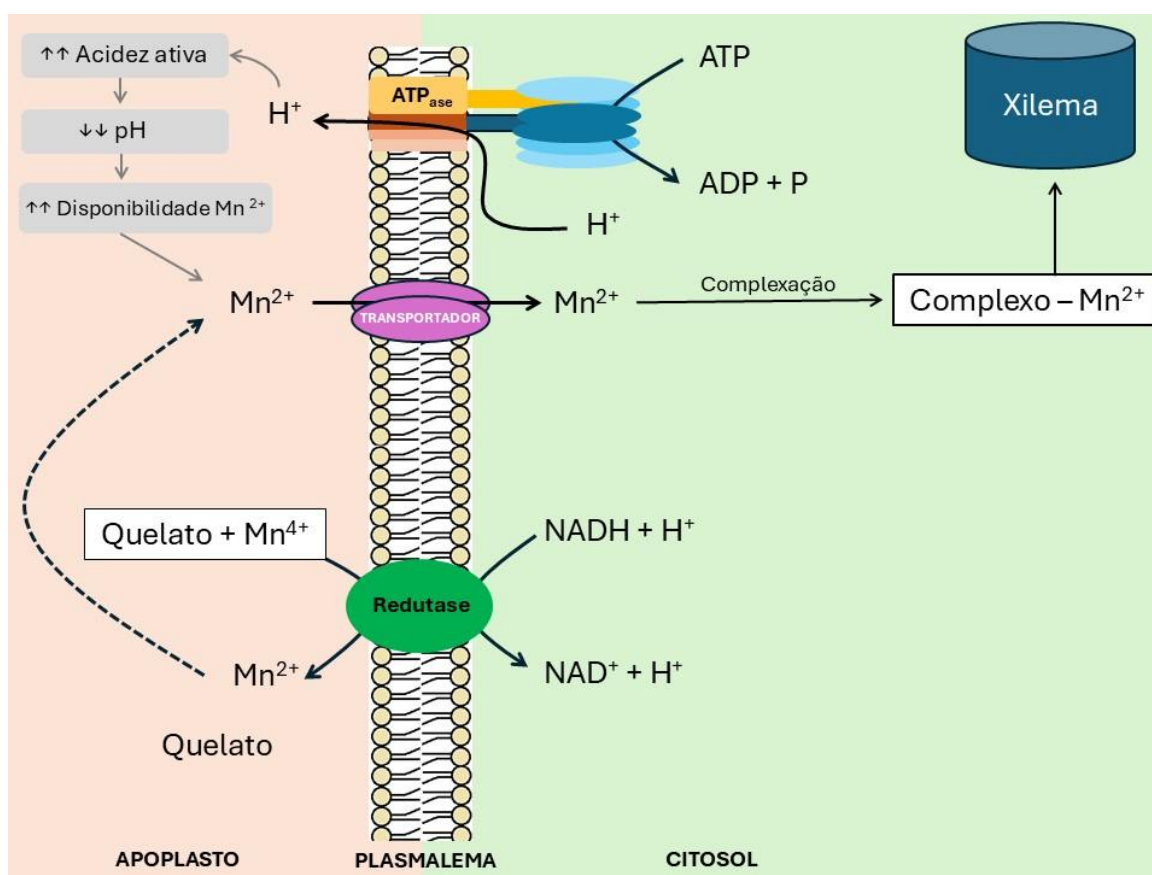


Fonte: Taiz et al. (2017, p. 103)

Quando em estados de oxidação diferentes de +2, o Mn precisa ser reduzido à Mn^{2+} para posterior reconhecimento pelo transportador. Como estratégia de absorção para suprir a demanda por Mn, na membrana plasmática há uma redutase com capacidade de reduzir o Mn^{+4} em Mn^{+2} , empregando poder redutor na forma de NADH, porém, o processo de redução ocorre somente quando o Mn^{+4} é complexado (quelato+ Mn^{4+}) por substâncias orgânicas exsudadas pela própria planta ou por

microrganismos presentes na rizosfera. Após o processo de redução há liberação do complexo Mn^{2+} e quelato, com posterior absorção do Mn^{2+} via transportador, como apresentado na Figura 16.

Figura 16 – Mecanismo de absorção de Mn empregado pela planta de soja (*Glycine max* (L.) Merrill) (Estratégia I). A ATPase presente na membrana plasmática gera um gradiente de potencial eletroquímico ($\Delta\mu$) pelo bombeamento de H^+ para o apoplasto, gerando acidez ativa que reduz o pH e incrementa a disponibilidade do elemento. O Mn^{2+} é absorvido via transportador por transporte ativo secundário. Em condições de baixa disponibilidade de Mn^{2+} , o quelato+ Mn^{4+} formado pela complexação de substâncias exsudadas pela planta e/ou microrganismos presentes na rizosfera é reconhecido pela redutase na plasmalema, sendo reduzido a Mn^{2+} e posteriormente absorvido via transportador. No citosol o Mn^{2+} é complexado em compostos orgânicos negativamente carregados (metal ligantes), e transportado para parte aérea via xilema seguindo o fluxo transpiratório da planta.



Fonte: O próprio autor.

Para manter um suprimento adequado de Mn, a aquisição via transportadores transmembranares e distribuição para os locais drenos necessitam de controle. Segundo Alejandro et al. (2020) o mecanismo mais importante de controle na absorção de nutrientes é a presença de proteínas transportadoras localizadas na membrana plasmática.

Semelhante ao observado na forma de operação dos transportadores que participam na absorção dos demais elementos, as proteínas que constituem os transportadores de Mn não apresentam especificidade, podendo transportar outros cátions divalentes como Fe^{2+} , Cu^{2+} , Cd^{2+} , Ca^{2+} , Co^{2+} e Ni^{2+} (Alejandro et al, 2020). A falta de especificidade não é uma regra para todos os transportadores presentes na célula vegetal, entretanto, proporciona a formação de interações interiônicas durante processo de absorção. Por exemplo, sob condições de excesso na disponibilidade de Mn, devido a pequena diferença entre os raios iônicos do Ca^{2+} e Mn^{2+} , pode ocorrer a absorção de Mn através do transportador de Ca. Para garantir a homeostase de Mn celular, o bloqueio na operação do transportador pode impossibilitar a absorção de Ca momentaneamente (Pittman, 2005).

Os efeitos interiônicos no processo de absorção de nutrientes podem ser do tipo (i) antagônico, quando a maior disponibilidade de um elemento implica na menor absorção de outro elemento, (II) sinérgico, a maior presença de determinado elemento no meio de crescimento promove maior absorção de outro elemento, e (III) inibitório, neste caso a maior concentração de determinado elemento no substrato de crescimento reduz a absorção de outro elemento, de forma competitiva quando esses elemento se ligam ao mesmo sítio no transportador e não competitiva quando a ligação a ocorre em sítios distintos no transportador (Malavolta, 2006).

A Tabela 3 apresenta os efeitos interiônicos motivados pela alta disponibilidade de Mn^{2+} na absorção de outros nutrientes essenciais e benéficos. Neste caso o incremento na viabilidade do Mn^{2+} estimula a absorção de P e S. Em contrapartida, para os demais nutrientes apresentados o efeito é inibitório sendo observado uma menor absorção de N, K, Ca, Mg, Cu, Fe Zn, Mo e Si.

Informações a respeito de interações antagônicas são empregados para driblar possíveis efeitos de toxidez, por outro lado, os efeitos interiônicos sinérgicos podem ser empregados para auxiliar o desenvolvimento da cultura em condições de baixa disponibilidade de determinado elemento. A inibição competitiva pode ser resolvida pelo incremento na disponibilidade do elemento de menor participação no par do efeito

interiônico, enquanto a inibição não competitiva exige a remoção do elemento promotor do efeito.

Tabela 3 – Efeitos interiônicos proporcionados da alta disponibilidade de Mn^{2+} no meio de crescimento das raízes das plantas sobre a absorção de nutrientes minerais essenciais e benéficos.

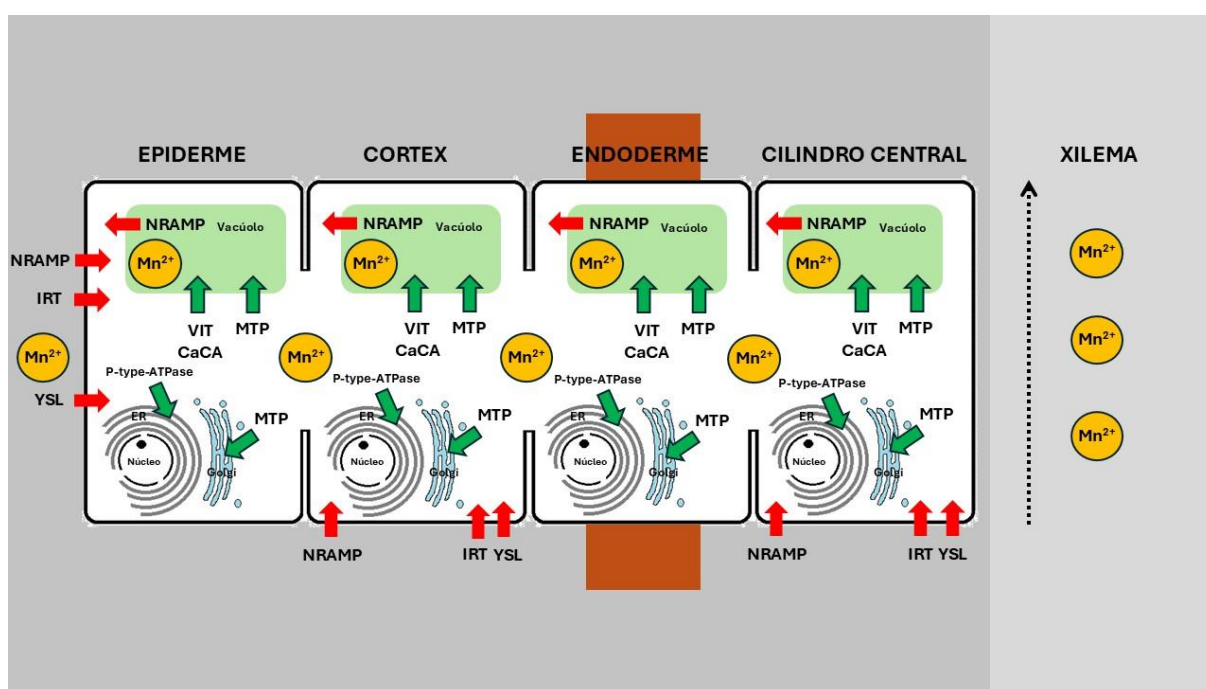
Nutriente	Interação	Referência
P	Sinergismo	Sharma e Bapat (2000); Shuman e Anderson (1976)
K	Antagonismo	Alam et al. (2003); Kabata-Pendias (2000)
Ca	Inibição competitiva	Islam (1986); Kabata-Pendias (2000) Malavolta (2006)
Mg	Inibição competitiva	Moreira et al. (2003)
S	Sinergismo	Akay e Uzum (2017)
Cu	Inibição competitiva	Lombnaes e Singh (2003); Kabata-Pendias (2000)
Fe	Inibição competitiva	Heenan e Campbell (1983); Malavolta et al. (1997)
Zn	Inibição competitiva	Adiloglu (2006); De Verenes et al. (2001).
Mo	Antagonismo	Kabata-Pendias (2000)
Si	Antagonismo	Che et al. (2016); Kabata-Pendias (2000)

Fonte: O próprio autor.

Diversas famílias de transportadores proteicos participam na manutenção da homeostase de Mn celular, sendo classificados como transportadores de importação e exportação (Alejandro et al, 2020). Essa classificação emprega como referência o citosol, desta forma, a entrada de Mn no citosol é considerada uma importação, enquanto a saída para vacúolo ou lúmen de outra organela é considerada uma

exportação. A Figura 17 esquematiza a localização subcelular dos transportadores na rota de absorção simplástica, enquanto a Tabela 4 apresenta a lista das famílias de transportadores de Mn que podem estar presentes na planta de soja

Figura 17 – Esquema da localização subcelular e modo de operação das famílias de proteínas transportadores que atuam na homeostase de Mn celular na raiz. As setas vermelhas indicam as famílias de transportadores envolvidas na importação para o citosol. As setas verdes sinalizam as famílias de transportadores que atuam na exportação de Mn para o vacúolo e lúmen de outras organelas.



Fonte: Alejandro et al. (2020, p. 9), modificado pelo próprio autor.

Os transportadores da família Natural Resistance Associated Macrophage Protein (NRAMP) são encontrados nas membranas plasmática e vacuolar, atuam como meta/H⁺ simporte na importação de cátions divalentes para o citosol. As famílias Zinc Regulated Transporter/Iron Regulated Transporter (ZIP – ZRT/IRT) e Yellow Stripe-Like (YSL) também são importadores de Mn, porém, com localização descrita somente na plasmalema, atuam no transporte do apoplasto para o simplasto (Pittman, 2005). De acordo com Shaaf et al (2004) o transporte de Mn complexado a aminoácidos não proteigênicos, como a nicotinamina e fitossideróforos, é efetuado por transportadores da família YSL.

Tabela 4 – Famílias de transportadores envolvidos na homeostase de Mn^{2+} celular.

Família		Nome	Classificação	Tipo	Elementos transportados
NRAMP	NRAMP	Natural Resistance Associated Macrophage Protein	Importador	Simporte Metal/ H^+	Mn^{2+} , Fe^{2+} , Zn^{2+} , Cd^{2+} , Co^{2+} , Ni^{2+} e Cu^{2+}
ZIP	ZRT/IRT	Zinc Regulated Transporter/Iron Regulated Transporter	Importador	Transporte	Mn^{2+} , Fe^{2+} , Cd^{2+} , Co^{2+} e Cu^{2+}
YSL	YSL	Yellow Stripe-Like	Importador	Transporte	Mn^{2+} , Zn^{2+} , Cu^{2+} , Ni^{2+} , Cd^{2+} e Fe^{2+}
CDF	CDF MTP	Cation Diffusion Facilitator Metal Transport Protein	Exportador	Metal $^{2+}$ / H^+ (K^+) antiporte	Mn^{2+} , Fe^{2+} , Co^{2+} , Cd^{2+} e Ni^{2+}
VIT	VIT	Vacuolar Iron Transporter	Exportador	Transporte	Fe^{2+} e Mn^{2+}
CaCA	CaCA	Bivalent Cation Transporter	Exportador	Transporte	Mn^{2+} e Ca^{2+}
P-type ATPase	P _{2A} -type ATPase	P _{2A} -type Ca^{2+} -ATPase	Exportador	Transporte	Mn^{2+}

Fonte: Pittman (2005) e Alejandro et al. (2020), modificado pelo próprio autor.

As famílias de transportadores Vacuolar Iron Transporter (VIT) e Bivalent Cation Transporter (CaCA) atuam na exportação de Mn do citosol para o interior do vacúolo, transportando também Fe^{2+} e Ca^{2+} , respectivamente. Os transportadores Metal Transport Protein (MTP) pertencem a família Cation Diffusion Facilitator (CDF), exportando cátions divalentes do citosol para o interior do vacúolo e lúmen do Complexo do Golgi (CG) através do antiporte $\text{Metal}^{2+}/\text{H}^+$ ou K^+ (Montanini et al, 2007). Enquanto a família P-type ATPase transporta o Mn do citosol para o lúmen do Retículo Endoplasmático (ER) (Pittman, 2005).

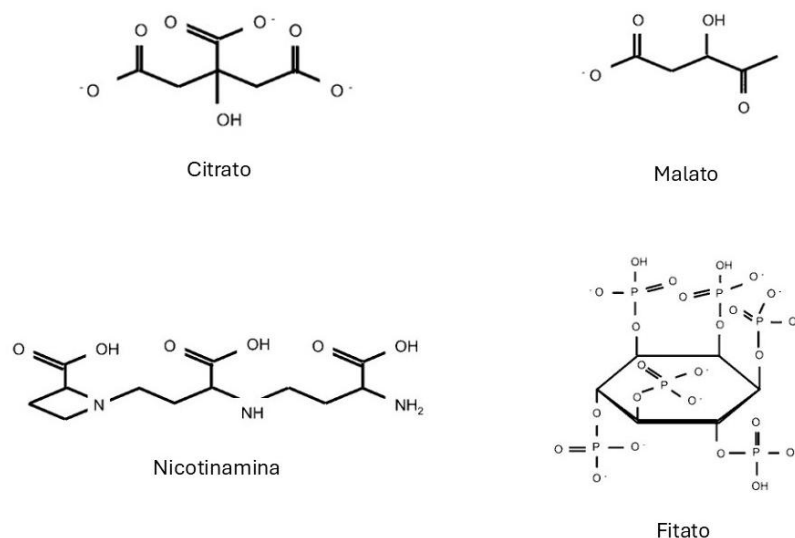
A importância da homeostase de Mn celular reside no fato de que altas concentrações de Mn^{2+} no citosol são tóxicas às células devido à formação de EROs e/ou pelo deslocamento de outros cátions divalentes que atuam como cofatores enzimáticos de metaloproteínas tornando-as não funcionais. Após acessar a rota simplástica, o Mn^{2+} é complexado por compostos orgânicos como a nicotinamina e ácidos orgânicos cítrico e málico, denominados de metal ligantes e apresentados na Figura 18 (Haydon e Cobbett, 2007). A complexação, além de auxiliar na homeostase, permite acesso do Mn ao cilindro central, e posterior transporte via xilema seguindo o fluxo transpiratório da planta (Patrick et al., 2015).

O vacúolo por ser o local de armazenamento de compostos variados e elementos na forma iônica, é o local preferencial para o estoque de Mn^{2+} intracelular, com a participação dos transportadores da família MTP na exportação. Quando complexado pela nicotinamina ou ácidos orgânicos (cítrico e málico) o Mn pode ser estocado no lúmen de organelas, como CG e RE, com exportação realizada por transportadores das famílias VIT, CaCA, MTP e P-type ATPase. Na semente, o Mn complexado com fitato pode ser armazenado tanto no vacúolo como no ER, sendo posteriormente liberado conforme a necessidade e crescimento da plântula (Haydon e Cobbett, 2007).

Tsukamoto et al. (2006) avaliou a translocação do ^{52}Mn em plantas de aveia cultivadas em solução nutritiva aos 21 dias após a germinação (DAG), sob as condições de fornecimento de Mn em excesso, deficiente e adequado. A condição de suprimento adequado foi de $0,5 \mu\text{M}$ Mn em solução, as plantas sob deficiência permaneceram os 14 dias finais na ausência de Mn e o excesso foi simulado por $100 \mu\text{M}$ Mn em solução nos últimos 7 dias. Após a imposição das condições de disponibilidade, a solução de cultivo foi substituída e o Mn foi fornecido na forma do radioisótopo ^{52}Mn para todas as condições de suprimento do elemento, a avaliação

da translocação foi verificada por Positron-Emitting Tracer Imaging System (PETIS) e autorradiografia, em ambiente com fornecimento de luz ($320 \mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$) e escuro.

Figura 18 – Representação dos metais ligantes envolvidos na complexação do Mn^{2+} .



Fonte: Haydon e Cobbett (2007, p. 500).

Na condição de luz, as plantas sob deficiência apresentaram translocação mais rápida de Mn para o centro de discriminação (CD – representado pela localização do meristema apical) e para a folha mais jovem, atingindo a velocidade de $0,060 \text{ cm min}^{-1}$. Enquanto as plantas na condição de excesso de Mn demonstraram uma translocação mais lenta que as plantas com suprimento adequado, apresentando uma contagem 20% inferior no CD. Na ausência de luz, a translocação para o CD e folhas mais velhas apresentou redução, enquanto a folha mais jovem continuou a receber ^{52}Mn proveniente das raízes, indicando que no primeiro caso a translocação de Mn é governada pelo fluxo transpiratório, e no segundo, por pressão de raiz.

O fornecimento via foliar foi realizado pela retirada da ponta da segunda folha mais jovem e posterior imersão em solução nutritiva contendo ^{52}Mn . Após 25 minutos o radioisótopo foi detectado no CD, com posterior translocação para folhas mais velhas e raízes. Segundo o autor, nessa condição o ^{52}Mn foi translocado preferencialmente para os órgãos com maior força de dreno, como folha jovem e ápice do sistema radicial.

Esses resultados demonstram que a translocação do Mn no xilema depende do

fluxo transpiratório, e que os meristemas são continuamente abastecidos por Mn devido a translocação por pressão de raiz no período noturno. A capacidade de deslocamento basipetal é dependente de transportadores, não ocorrendo passivamente por difusão (Tsukamoto et al., 2006). Além disso, a velocidade de translocação é influenciada pelo status nutricional de Mn da planta, onde a condição de deficiência pode induzir a transcrição de genes dos transportadores e síntese de metal ligantes, proporcionando maior absorção e translocação do elemento.

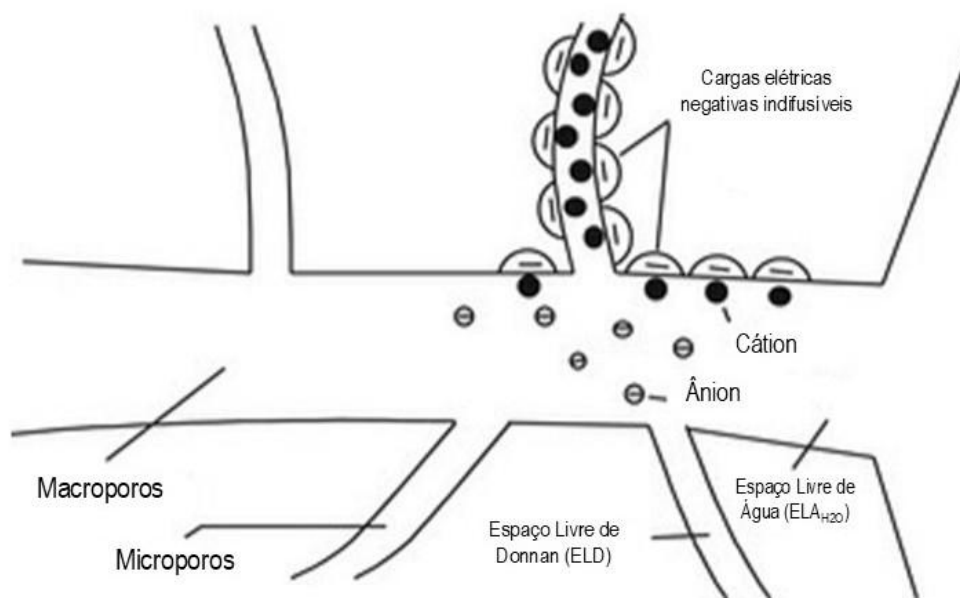
Quando comparado aos demais nutrientes essenciais, devido à necessidade de complexação para o transporte, o Mn é classificado como moderadamente móvel no xilema (Kabata-Pendias, 2000). No floema, pelos dados apresentados por Tsukamoto et al. (2006), foi possível observar que o Mn recém absorvido apresenta a habilidade de movimentação, não sendo o mesmo observado para o Mn já alocado em algum sítio de ação ou armazenado no interior de organelas. Neste caso, mobilidade e redistribuição representam atributos diferentes, devendo ser aplicados corretamente para não incorrer em equívocos de manejo nutricional.

Normalmente o aparecimento dos sintomas de carência de Mn surgem primeiramente nas folhas mais novas devido à baixa taxa de redistribuição do elemento no interior da planta. Em função disso, Marschner (1995) classifica o Mn como praticamente imóvel na planta, enfatizando a dependência do transporte via xilema para a distribuição de Mn para os locais dreno (Rengel, 2001).

2.4.3 Adsorção de Manganês no Apoplasto Radicular

Para as plantas com ausência de exoderme na raiz como a planta de soja, o mecanismo de absorção passivo abordado no Tópico 2.4.2 representa a entrada do nutriente no apoplasto do córtex radicular e permanência no espaço livre aparente (ELA). O ELA é composto pelo espaço livre de água (ELA_{H_2O}), acessado livremente por íons e moléculas, e representado pelos macroporos destacados na figura 19. O espaço livre de Donnan (ELD) é outro componente do ELA, nesta região cargas negativas indifusíveis geram interações eletrostáticas, com atração de cátions e repelência de ânions nas regiões destacadas como microporos da Figura 19 (White, 2012).

Figura 19 – Diagrama esquemático dos componentes do espaço livre aparente (ELA). Macroporos representam o espaço livre de água (ELA_{H_2O}) com acesso livre para íons, moléculas neutras ou com carga elétrica remanescente. Microporos compõem o espaço livre de Donnan (ELD), onde cargas elétricas negativas indifusíveis atraem cátions e repelem ânions.



Fonte: White (2012, p. 9).

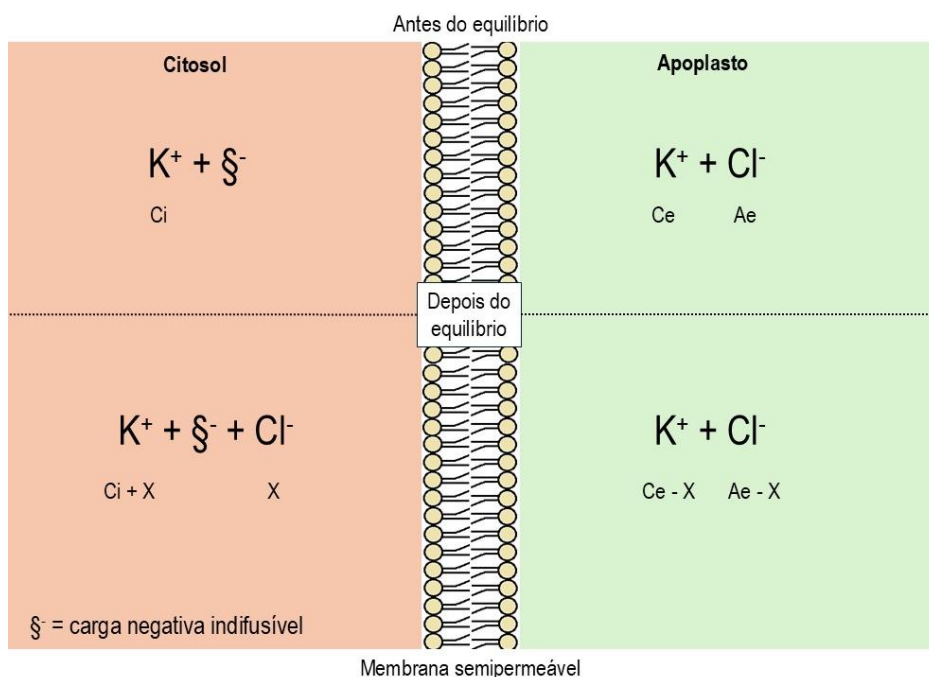
O equilíbrio de Donnan expressa a equivalência das atividades dos íons em solução para condições em que ânions indifusíveis integram uma única parte do sistema (Stell e Joslin, 1986). Os ânions indifusíveis não participam do cálculo, porém, alteram a atividade dos cátions após o equilíbrio. Barber (1995) apresenta a equação para o equilíbrio de Donnan (Eq. 3), enquanto a Figura 20 demonstra o efeito dos ânions indifusíveis sobre a disposição do sistema após o equilíbrio.

$$C_i \times A_i = C_e \times A_e \text{ (Eq. 3)}$$

As variáveis C e A representam as atividades do cátion e ânion, e os índices “i” e “e”, as localizações interno e externo, respectivamente. Pela Eq. 3 o produto das atividades dos cátions e ânions, do lado interno e externo, tendem a ser iguais após o equilíbrio. As cargas elétricas não difusíveis (ξ^-) inicialmente equilibram os cátions no meio interno. Quando externamente ao sistema separado por uma membrana semipermeável há um par iônico com mesmo cátion, a difusão do ânion favorece a

entrada do cátion com consequente aumento na atividade como diagramado na figura 20. Embora esse processo seja passivo, a atividade do cátion internamente chega a ser 30 vezes superior à do meio externo (Malavolta, 2006).

Figura 20 – Representação do equilíbrio de Donnan em sistemas separados por uma membrana semipermeável. O lado interno é representado pelo citosol, enquanto o lado externo pelo apoplasto. Anterior ao equilíbrio não há difusão do K^+ para o apoplasto devido à interação com a carga elétrica negativa não difusível (ξ^-), as atividades dos cátions e ânions são diferentes. Após o equilíbrio, em função da difusão do Cl^- para o citosol, o saldo negativo de cargas favorece a entrada do cátion com consequente incremento na atividade interna.



Fonte: O próprio autor.

De acordo com Barber (1995), no solo apesar da ausência de uma membrana semipermeável separando os sistemas, as cargas elétricas negativas existentes na fase sólida atraem os cátions eletrostaticamente com formação de uma dupla camada elétrica, impondo uma condição similar à presença de uma barreira. Similarmente, no apoplasto do sistema radicular, as cargas elétricas negativas dos constituintes da lamela média e da parede celular também exercem forças eletrostáticas, condicionando os íons ao equilíbrio de Donnan, com efeito de atração sobre cátions,

como o Mn^{2+} , e repulsão de ânions (Figura 19).

A lamela média (LM) é a primeira barreira a ser transposta para o acesso da rota simplástica, seguido pela parede primária (PP), e posteriormente, parede secundária (PS) quando presente. As pectinas, além de serem o principal componente da LM, também são abundantes na PP, atuando como material de preenchimento hidrofílico evitando a agregação e colapso da rede de celulose (Cosgrove, 2024). Os três principais polissacarídeos pécticos são o homogalacturonano (HG) e os ramnogalacturonanos I e II (RG I e RG II).

O HG é um dos domínios pécticos mais abundantes, formado por uma cadeia linear de resíduos do ácido-D-galacturônico, e devido à interação dos grupamentos carboxílicos com Ca e Mg, há a formação de blocos, originando pectatos de cálcio e magnésio. O RG I é uma cadeia de resíduos de ramnose alternados com ácido galacturônico, com ramificações compostas por cadeias curtas de D-galactose e L-arabinose. Enquanto o RG II, o domínio menos abundante, é composto por uma cadeia principal de HG e cadeias laterais com pelo menos 10 diferentes tipos de açúcares em um padrão complexo de ligações (Niu et al., 2024).

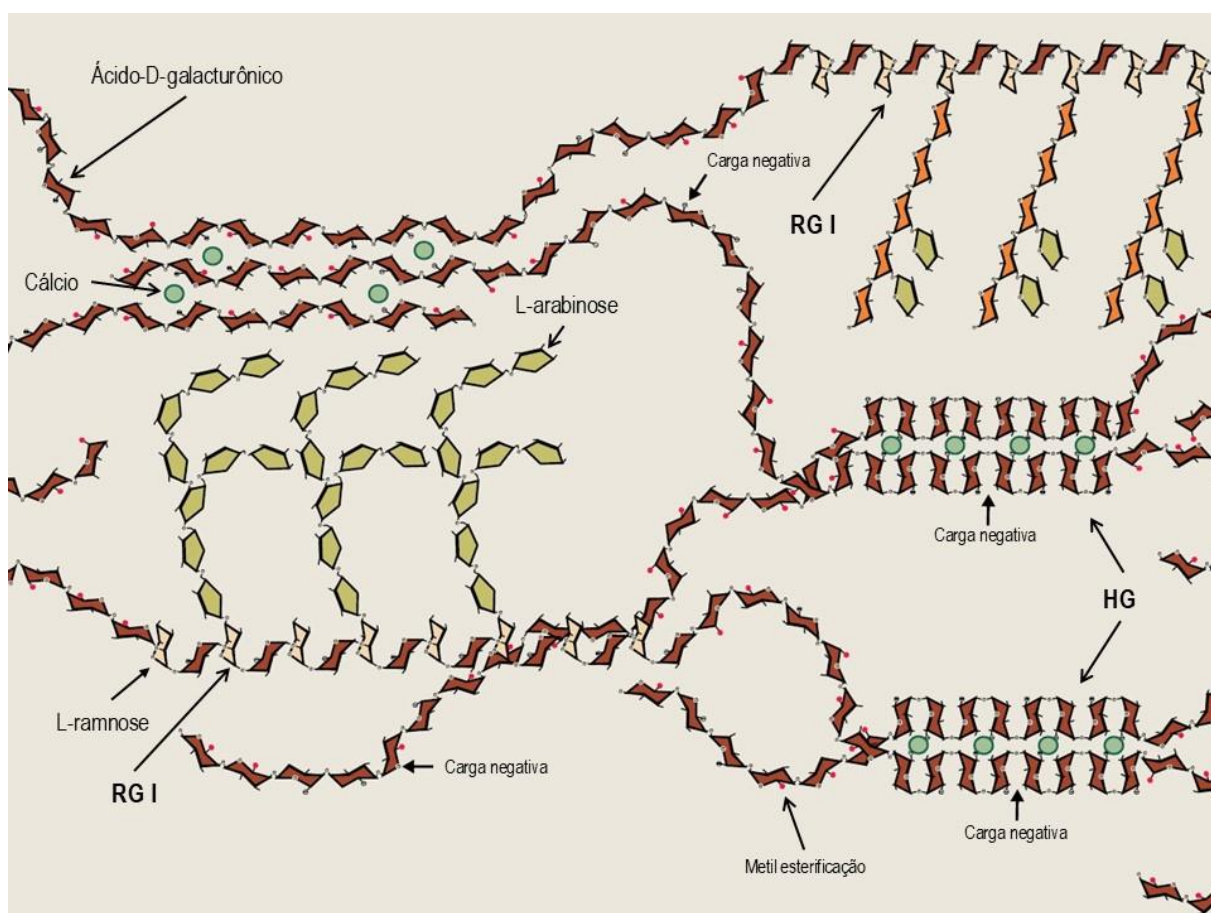
A forma de arranjo dos domínios pécticos na LM e na PP determinam as características da parede celular, modulando o pH, o balanço de íons, a porosidade e seletividade (Carpita et al., 2015). A dissociação do H^+ dos grupamentos funcionais -COOH e -OH desses componentes, proporciona a formação de cargas elétricas negativas sob condições naturais (Wu e Hendershot, 2009). Outros grupamentos como carbonilas, aminas e amidas também participam da formação de cargas negativas (Lu et al., 2018).

Os grupamentos carboxílicos dos ácidos glicurônico e galacturônico formam cargas negativas dependentes de pH (Lu et al., 2020), conferindo a parede celular a capacidade de troca catiônica (CTC_{raiz}) (Epstein e Bloom, 2005). A Figura 21 apresenta uma representação da combinação do HG e RG I na matriz de pectina, destacando o papel do Ca na ligação das cadeias de HG, a presença dos grupamentos com cargas elétricas negativas (CTC) e a formação dos poros da parede celular.

Drover (1972) avaliou o efeito da metilação dos grupos carboxílicos pelo tratamento com diazometano, e a remoção dos grupos aminas com 2,4-dinitro-1-fluorobenzeno, sobre a CTC_{raiz} em raízes de morango. A deaminação proporcionou pequenas alterações na quantidade de cargas negativas. Entretanto, a metilação

ocasionou a redução de 89% e 96%, para o cultivar Red Galent e Cambridge Rival, respectivamente, demonstrando a participação dos grupamentos -COOH na formação de cargas negativas na parede celular.

Figura 21 – Representação da combinação dos domínios pécticos homogalacturonano (HG) e ramnogalacturonano I (RG I) na lamela média (LM). A associação do cálcio (Ca) com os grupamentos carboxílicos nas cadeias de HG permite a conexão dos domínios. As cargas negativas dependentes de pH conferem à matriz a capacidade de troca catiônica (CTC) possibilitando a adsorção de elementos com carga positiva repulsão ânions. O arranjo das cadeias proporciona a formação de poros com diferentes diâmetros conferindo seletividade.



Fonte: Carpita et al. (2015, p.79), modificado pelo próprio autor.

Em relação ao processo de adsorção, a CTC_{raiz} apresenta similaridades com a CTC do solo. A força da atração eletrostática é influenciada pela carga do cátion, onde elementos de maior valência, como o Al^{3+} , são adsorvidos mais fortemente que elementos divalentes, sendo a mesma relação observada entre cátions di e

monovalentes (White, 2023). O ponto de carga zero (PCZ) dos resíduos de ácido galacturônico é próximo de quatro (Phyo et al., 2019), indicando que nas condições de pH de solo empregado para o cultivo da maioria das culturas, a desprotonação dos grupamentos confere carga negativa à parede celular.

Por outro lado, a CTC_{raiz} é influenciada por outros fatores como a idade do sistema radicial, com valores maiores nos pontos de crescimento (ápices) e nas fases iniciais de desenvolvimento da planta, quando considerado na totalidade (Ram, 1980). Entre tecidos também há diferença entre intensidade de cargas negativas, com valores maiores no córtex do que no parênquima do cilindro central (Fritz, 2007). A magnitude da CTC_{raiz} é uma característica genotípica, sendo diferentes entre espécies, e até mesmo entre cultivares (Lu et al., 2018).

A CTC_{raiz} atua como estoque transitório de nutrientes com carga positiva, como Mn^{2+} , permitindo o desenvolvimento em condições de baixa disponibilidade na solução do solo, influenciando a sensibilidade dos genótipos quanto à deficiência (White, 2012). Outra situação é a adsorção em situações de alta disponibilidade, permitindo a permanência do Mn^{2+} no apoplasto radicial, conferindo tolerância ao genótipo (Lu et al., 2020). Isso contribui para menor absorção, reduzindo o estresse oxidativo e evitando o bloqueio no funcionamento de transportadores (Tópico 2.4.2).

A determinação da CTC_{raiz} pode ser realizada diretamente pela protonação dos grupamentos negativamente carregados e posterior substituição dos H^+ por outro cátion. Na metodologia proposta por Crooke (1964) a protonação é realizada por HCl 0,01 *N* e a substituição por KCl 1,0 *M*, e posterior titulação dos H^+ liberados com KOH 0,01 *N*. Enquanto Chamuah e Dey (1982) trabalharam com o preenchimento das cargas negativas por NH_4^+ , com acetato de amônio 1,0 *M*, e deslocamento do NH_4^+ adsorvido com KCl 1*M*, e posterior determinação do N pelo método micro-Kjeldahl.

Outras metodologias associam dados de outros parâmetros com a CTC_{raiz} . Rengel e Robinson (1989) apresentam a correlação entre a extração de bases (Ca^{+2} , Mg^{2+} , K^+ e Na^+) por $BaCl_2$ 0,5 *M* em tecidos com a CTC_{raiz} . Li et al. (2015) desenvolveram equipamento para determinação do zeta potencial (ζ), que representa o potencial na dupla camada elétrica formada quando a raiz é submersa em uma solução eletrolítica, sendo a correlação entre ζ e CTC_{raiz} apresentados por Lu et al. (2018).

Para a soja, dados a respeito dos valores de CTC_{raiz} determinados pelo método proposto por Crooke (1964) são escassos. Lu et al. (2018) empregou os

procedimentos propostos por Chamuah e Dey (1982) e Rengel e Robinson (1989) com modificações, obtendo valores entre 320 e 390 $\text{cmol}_c \text{ kg}^{-1}$ de matéria seca de raiz para plantas de soja cultivada em solução nutritiva aos 19 dias após a emergência (DAE).

2.4.4 Formas de Manganês Adsorvidas à Raiz

Munns et al. (1963a) avaliaram o acúmulo de Mn nas cultivares de aveia Sun II e Alegrian, em solução nutritiva, durante estações do ano distintas. Além da diferença genotípica, os autores observaram em relação ao acúmulo de Mn na raiz que i) a temperatura da solução nutritiva, ao invés da temperatura ambiente (estação do ano), é que influenciava o padrão de acúmulo, ii) o incremento no pH da solução nutritiva proporciona maiores teores de Mn na raiz, iii) quantidades adicionais de Fe ou CaSO_4 na solução nutritiva não alteram o processo de acúmulo, e iv) em elevadas quantidades de Mn em solução as diferenças genotípicas persistem.

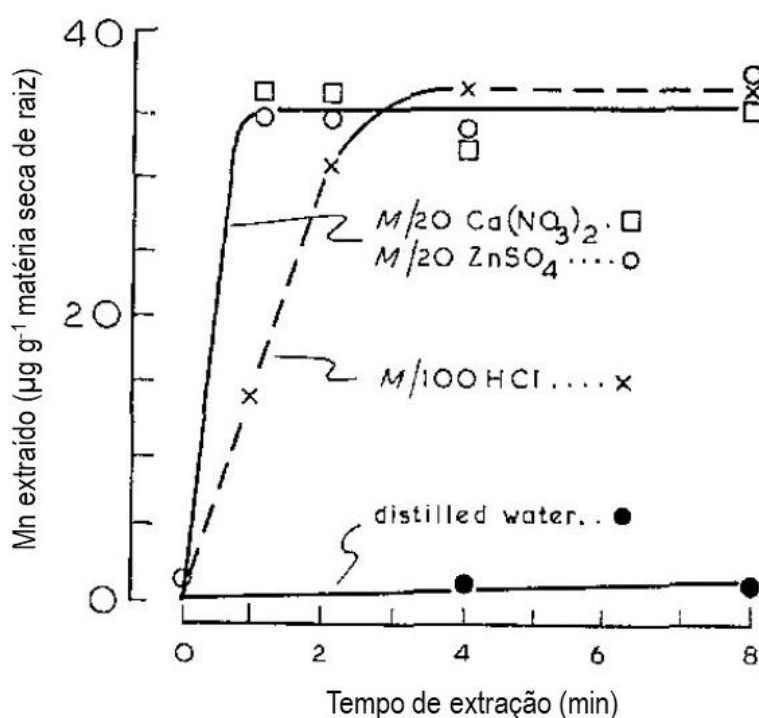
Em função disso, com objetivo de detalhar quais os mecanismos envolvidos no acúmulo de Mn em raízes, Munns et al. (1963b) realizaram uma série de experimentos. Primeiramente, empregaram a cultivar de aveia Bannock, cultivada em solução nutritiva contendo 25 μM Mn. Aos 25 dias após a germinação (DAG), os autores avaliaram a habilidade de soluções salinas em extrair o Mn presente no apoplasto do sistema radicial. Como soluções extratoras foram utilizadas $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M e HCl 10 mM. O período de extração variou de um até 8 minutos, cada raiz foi submetida ao processo uma única vez, o Mn foi determinado no extrato e os dados expressos em $\mu\text{g g}^{-1}$ de matéria seca de raiz, como apresentado na Figura 22.

O extrato das soluções de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M e $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M apresentaram quantidades de Mn semelhantes, alcançando a máxima extração com o tempo de permanência de um minuto. A solução de HCl 10 mM proporcionou extratos com concentrações próximas às soluções salinas, porém, com velocidade inferior, atingindo a máxima extração com tempo de quatro minutos (Figura 22). A H_2O destilada também foi empregada como condição de extração, apresentando quantidades não significativas de Mn, demonstrando que a lavagem das raízes

anterior à extração não exerce influência sobre o processo de determinação.

A quantidade de Mn dos extratos representou, aproximadamente, 25% do Mn total presente nas raízes (Munns et al., 1963a). A solução nutritiva, como a empregada no cultivo, porém, com ausência de Mn, também foi empregada como extrator, e apresentou capacidade de extração semelhante às soluções salinas. Segundo os autores, essa fração de Mn adsorvida no apoplasto das raízes foi subtraída com ausência de variações abruptas de pH ou potencial osmótico, sendo então mensurável, e denominada de Mn trocável.

Figura 22 – Extração do Mn trocável em raízes frescas de aveia (cultivar Bannock, expresso em $\mu\text{g g}^{-1}$ de matéria seca de raiz), pelas soluções extratoras $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M e HCl 10 mM, empregadas separadamente e em diferentes tempos de extração (min.).



Fonte: Munns et al. (1963b, p. 195).

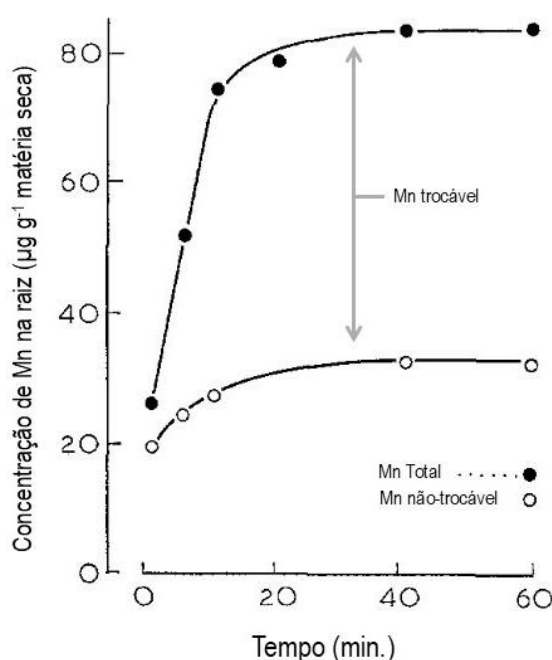
Posteriormente, a cultivar Bannock foi cultivada em solução nutritiva com 0,5 μM Mn e pH 5,0 até os 25 DAG. Apesar da baixa disponibilidade de Mn, os autores argumentam a ausência de sintomas visuais de deficiência do elemento. Uma fração das raízes foi retirada e adicionada em solução nutritiva com mesmo pH, porém, com

25 μM Mn, os períodos de imersão foram de até uma hora, com posterior determinação química do Mn total nas raízes, e Mn trocável com $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M (tempo de extração de 5 minutos). A estimativa do Mn não trocável foi obtida por diferença entre Mn total e Mn trocável como apresentado na Figura 23.

Até o tempo de 30 minutos a adsorção de Mn pelas raízes foi crescente, com maior intensidade nos primeiros 10 minutos. Inicialmente o Mn trocável apresentou pequena participação, porém, no tempo de 20 minutos mais de 50% do Mn total nas raízes foi representado pela forma trocável. A baixa disponibilidade de Mn em solução motivou incremento na fração de Mn na forma trocável. Isso demonstrou que num primeiro momento o Mn é absorvido pelo mecanismo passivo, permanecendo no apoplasto, para posteriormente acessar a rota de absorção simplástica.

Com esses dois experimentos os autores constataram que na raiz há uma fração trocável, e que inicialmente é preenchida pelo Mn disponível em solução. Entretanto, como a fração de Mn trocável abastece a rota simplástica de absorção, e qual a participação da fração não trocável no processo permaneceram sem resposta. Para visualizar as alterações entre as frações de Mn trocável e não trocável, os autores empregaram o ^{54}Mn em dois experimentos.

Figura 23 – Absorção e adsorção de Mn por raízes de aveia em solução com pH 5,0 e 25 μM Mn no transcorrer de 60 minutos.



Fonte: Munns et al. (1963b, p. 196), modificada pelo próprio autor.

No primeiro, as cultivares de aveia Sun II e Alegrian foram cultivadas em solução nutritiva com ausência de Mn até 9 dias após a emergência (DAE). Depois, a solução nutritiva foi trocada, passando a apresentar $2 \mu\text{M}$ Mn e $0,20 \mu\text{C}$ ^{54}Mn , permanecendo por 8 dias nessa condição (17 DAE), de forma que o Mn na planta e em solução apresentasse praticamente a mesma atividade. Antes de submeter as plantas às condições de ausência e disponibilidade normal, representadas por zero e $2 \mu\text{M}$ Mn, as raízes das plantas foram lavadas duas vezes por um período de três minutos com solução nutritiva livre de Mn para retirada do Mn trocável.

A Figura 24 apresenta os conteúdos de Mn por planta, determinado quimicamente, e a contagem do ^{54}Mn na parte aérea para uma permanência de 80 horas nas condições de ausência e disponibilidade normal de Mn ($2 \mu\text{M}$). Nas raízes, anterior à determinação do Mn total, a fração de Mn trocável foi extraída por $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ $0,05 \text{ M}$, sendo assim, os dados representam o conteúdo de Mn total menos o Mn trocável.

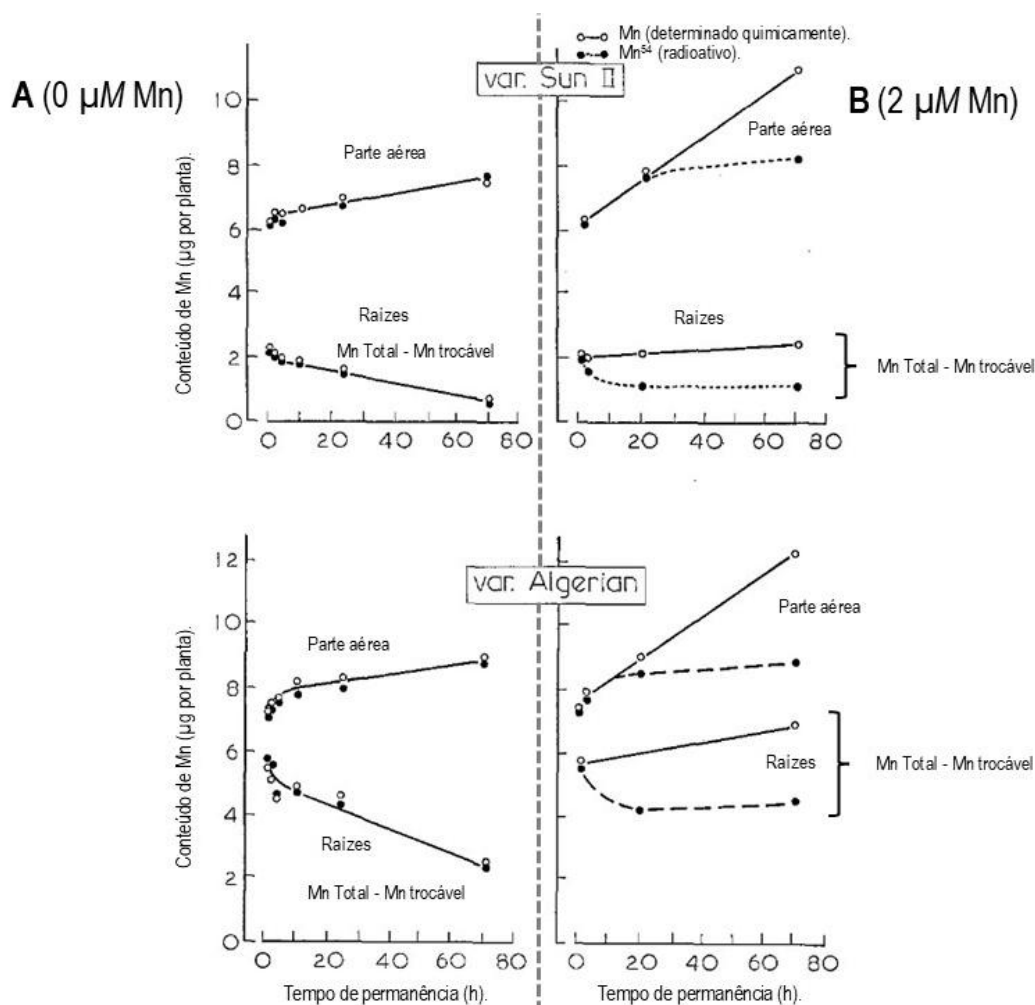
Como o Mn trocável foi extraído anteriormente à imposição das condições de disponibilidade, na condição A o suprimento de Mn para a parte aérea foi realizado, quase que exclusivamente, pela fração de Mn não trocável presente nas raízes. Com o transcorrer do tempo de permanência a fração não trocável de Mn reduz, com transferência de ambas as formas do elemento das raízes para a parte aérea. A fração de Mn não trocável atuou como estoque do elemento, com estabilidade perante a capacidade de extração pela solução salina, e com a habilidade “lábil” fornecendo Mn para alimentação da rota simplástica de absorção, porém, não utilizada até o esgotamento.

Na condição B, a disponibilidade de $2 \mu\text{M}$ Mn em solução abasteceu a fração de Mn não trocável, visto que os valores do Mn total menos o Mn trocável das raízes aumentou com o transcorrer do tempo de permanência. Entretanto, o radioisótopo alocado na fração de Mn não trocável nas raízes reduziu, associado ao incremento das contagens na parte aérea, um comportamento semelhante à condição A. Inicialmente, o suprimento de Mn para a parte aérea foi proveniente da fração de Mn não trocável da raiz, demonstrando a habilidade “lábil” também na condição de fornecimento adequado de Mn (Figura 24).

No segundo experimento, os mesmos genótipos de aveia, foram cultivados em solução nutritiva com pH 4,5 e $2,5 \mu\text{M}$ Mn, por 23 dias, quando foi adicionado $0,20 \mu\text{C}$ ^{54}Mn por litro de solução. A determinação química do Mn total e a contagem do

radioisótopo foram efetuadas na raiz e parte aérea, 4, 24 e 95 horas após a adição, como apresentado na Figura 25. Com o desenvolvimento das plantas, e consequente incremento de matéria seca, a quantidade de Mn total por planta aumenta no transcorrer do tempo.

Figura 24 – Conteúdo de Mn total e ^{54}Mn na parte aérea, e Mn não trocável nas raízes das cultivares de aveia Sun II e Alegrian, cultivadas na ausência de Mn até 9 DAE, e em $2\ \mu\text{M}$ Mn e $0,20\ \mu\text{C}$ ^{54}Mn até 17 DAE. Anterior as condições A e B, o Mn trocável foi retirado por extração com solução nutritiva ausente em Mn. (A) Desenvolvimento por 80 horas em solução com Mn ausente ($0\ \mu\text{M}$), e (B) em solução contendo $2\ \mu\text{M}$ Mn.



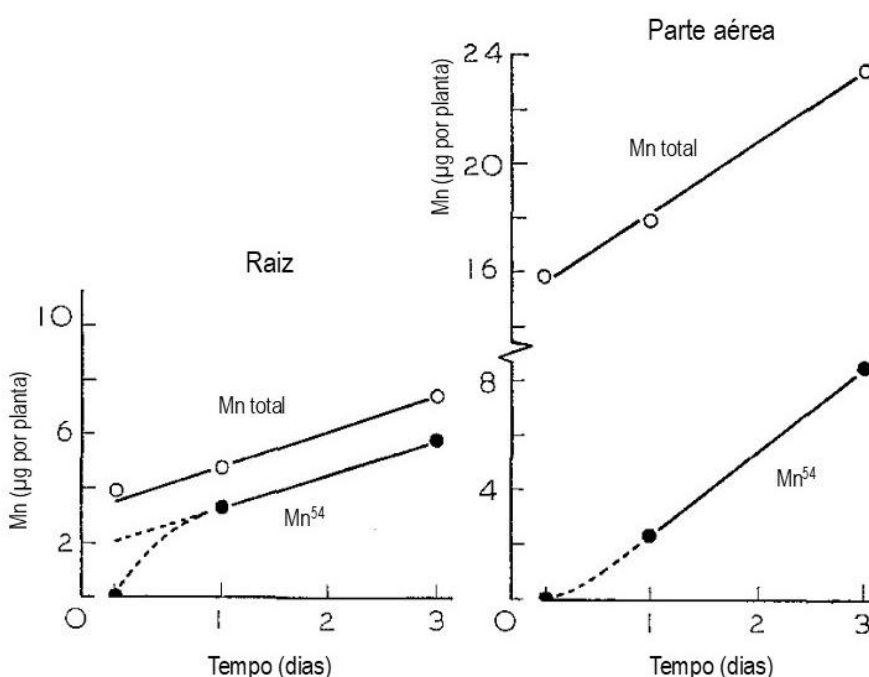
Fonte: Munns et al. (1963b, p. 197), modificada pelo próprio autor.

Tanto na raiz como na parte aérea, a contagem do radioisótopo aumentou seguindo a mesma tendência do Mn total, sendo assim, a parte aérea não fornece Mn para a raiz. Isso indica que os sítios de adsorção produzidos na raiz nos pontos de

crescimento são abastecidos pelo Mn em solução, e que em condições de suprimento adequado, o Mn que acessa a rota simplástica proveniente da solução nutritiva apresenta maior contribuição.

Com esses experimentos, Munns et al. (1963b) delimitaram três formas de Mn adsorvidas no apoplasto radicular: uma trocável removida por soluções salinas, e outra não trocável, que apresenta uma fração lábil e outra não lábil. No final Munns et al. (1963b; 1963c) concluem que i) o Mn trocável nas raízes, provavelmente no estado de oxidação +2, apresenta relação com o teor do elemento nos tecidos da parte aérea, ii) a adsorção não ocorre somente por atração eletrostática, mas com provável formação de complexos com os grupamentos carboxílicos da parede celular, iii) o Mn na forma lábil apresenta maior participação nos locais de crescimento da raiz, enquanto a forma não lábil nas regiões mais velhas, iv) a quantidade de Mn que acessa a fração não lábil nas primeiras 12 a 24 horas é muito pequena e v) que o fluxo de Mn do substrato para a parte aérea passa pela fração Mn lábil presente na raiz.

Figura 25 – Absorção de Mn após a adição do ^{54}Mn em solução. Mn total determinado quimicamente, ^{54}Mn determinado por contagem do radioisótopo. A extrapolação que alcança o eixo da abscissa representa o Mn lábil. Na raiz a extrapolação da linha do gráfico representa o Mn não lábil.



Fonte: Munns et al. (1963b, p. 199).

Nos estudos mais recentes sobre as formas de Mn adsorvidas em raízes de soja, os autores Lu et al. (2018), Liu et al. (2019) e Lu et al. (2020), empregam as denominações trocável, complexado e precipitado, para as frações de Mn. Essa terminologia é proveniente de estudos a respeito da toxidez de Al^{+3} , e foi empregada por Liu e Xu (2015) na avaliação das formas de Al adsorvidas à raízes de soja e milho.

A forma trocável de Al é retida pelas cargas negativas presentes na parede celular do sistema radicular, e apresenta correlação positiva com a CTC_{raiz} (Wagatsuma (1983). A fração complexada de Al ocorre pela formação de complexos de superfície com os grupamentos funcionais de carga negativa da parede celular (Rangel et al. (2009). Enquanto as formas de Al precipitadas são representadas pelas frações amorfas de $Al(OH)_3$ e hidróxi-Al polimerizados (Wagatsuma e Ezoe, 1985).

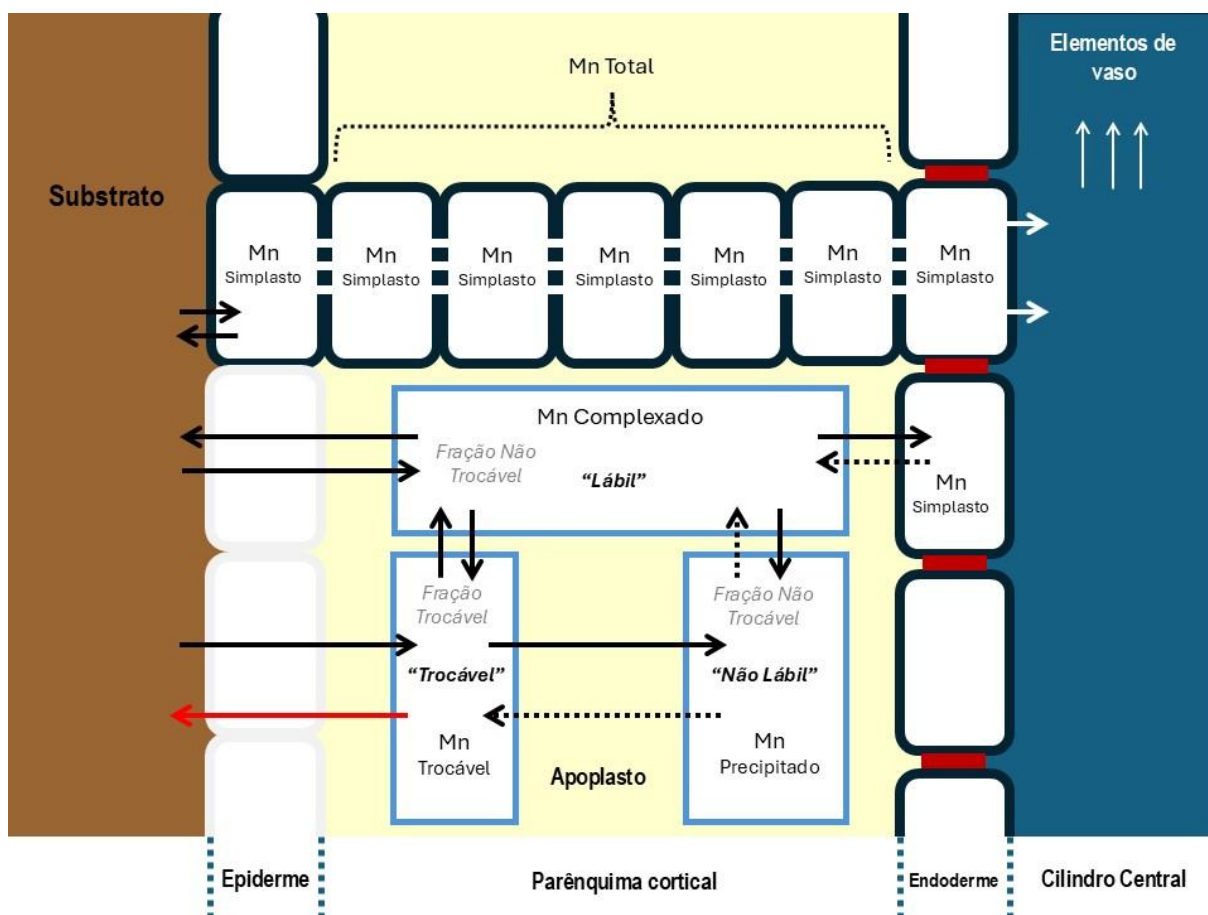
Em função da cinética de adsorção apresentada por Munns et al. (1963a; 1963b e 1963c) é possível associar as frações de Mn não trocável às formas de Al complexado e precipitado. Desta forma, o Mn complexado representa a fração de Mn não trocável com habilidade lábil, enquanto o Mn precipitado engloba a fração não lábil.

A Figura 26 esquematiza as formas de Mn adsorvidas no apoplasto radicular da planta de soja. O Mn total engloba todas as formas de Mn presentes na raiz. O Mn no simplasto representa a fração do elemento no interior da célula, podendo este ser encontrado no citosol ou no interior de organelas como vacúolo, retículo endoplasmático ou complexo de golgi. As formas de Mn trocável, complexado e precipitado, são intercambiáveis e estão adsorvidas à parede das células do parênquima cortical da raiz.

A solução salina de $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ 0,05 M apresenta a habilidade de remover somente a forma de Mn trocável, representado pela seta vermelha na figura 26. A alimentação da rota simplástica é efetuada preferencialmente pela forma de Mn complexado. O Mn precipitado é abastecido pelas formas de Mn trocável e complexado. Por estar na forma amorfa, pode ser convertido na forma complexada e abastecer o pool de Mn complexado para fornecimento do elemento quando necessário.

No tópico seguinte são apresentadas as metodologias empregadas para a determinação das formas de Mn em raízes de soja, podendo também ser empregadas em estudos com outras espécies.

Figura 26 – Esquema da distribuição das formas de Mn na raiz. O Mn Total representa o somatório das formas de Mn no simplasto e apoplasto radicial. No apoplasto as formas de Mn são divididas em trocável, complexado e precipitado. A fração não trocável é composta pelo Mn complexado (lábil) e pelo Mn precipitado (não lábil). As setas indicam o intercâmbio entre as formas de Mn, na cor vermelha a extração por soluções salinas.



Fonte: O próprio autor.

2.4.5 Metodologias de Determinação das Formas de Manganês Adsorvidas à Raiz

O Mn Total presente nas raízes pode ser determinado na matéria seca através de digestão nítrico-perclórica e leitura em espectrofotômetro de absorção atômica (EAA), conforme metodologia proposta por Malavolta et al. (1997). As formas de Mn trocável, complexado e precipitado, adsorvidas no apoplasto radicial são mensuradas em tecido fresco, por meio de soluções extratoras, e posterior determinação do Mn

presente no extrato.

O Mn trocável, adsorvido por atração eletrostática, pode ser mensurado pela metodologia proposta por Munns et al. (1963b), com extração pela solução de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M, no período de 5 min. Liu et al. (2019) avaliaram o Mn trocável em raízes de soja, cultivar Xodu 14, cultivada em solução nutritiva, empregando como solução extratora o KNO_3 1 M, pelo período de 30 min, conforme proposto por Xu e Zhao (2013). Esses autores empregaram a solução de KNO_3 1 M em avaliação da habilidade do biochar proveniente da palha de canola e amendoim, em adsorver os metais Cu, Pb e Cd, em três diferentes solos.

Metais positivamente carregados, como K^+ e Ca^{2+} , ou Zn^{2+} como empregado por Munns et al. (1963a), quando em solução, apresentam a capacidade de dessorver outros cátions, sendo este princípio adotado nas metodologias de análise de solo (Teixeira et al., 2017). O fator concentração altera a força iônica da solução extratora modificando grau de dessorção, onde soluções de maior força iônica apresentam maior capacidade de extração (Van Raij, 2017).

A solução de KNO_3 1 M empregada por Liu et al. (2019) na extração da forma trocável de Mn apresenta concentração 20 vezes superior à solução de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M proposta por Munns et al. (1963a). Esse fato confere a solução KNO_3 1 M maior potencial durante o processo podendo extrair outras formas de Mn superestimando os valores da fração de Mn trocável.

O Mn complexado, adsorvido pela formação de complexos de superfície (Rangel et al. 2009), é mensurado pela extração com solução do ácido etilenodiaminotetracético (EDTA, 0,05 M), em pH 6,0 como proposta por Santos et al. (2010), pelo período de 30 min, conforme empregado por Liu et al. (2019). Para o Mn precipitado, provavelmente presente na forma amorfa, são empregadas soluções com maior habilidade de dessorção compostas por CuCl_2 ou HCl, que neste último caso, devido à liberação de H^+ também promove a dissolução das formas de Mn precipitado.

Dahlgren et al. (1991) avaliaram a formas de Al em raízes de abeto em ecossistema subalpino empregando HCl 10 mM como solução extratora. Liu et al. (2019) utilizaram essa mesma solução, com período de extração de 30 min, na determinação da fração de Mn precipitado em raízes de soja. Wang (2003) empregou a solução de dessorção composta por $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 2 mM e $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 0,5 mM, a 5°C por 30 min, na determinação do Mn presente no apoplasto radicial de plantas de tabaco. Segundo Hepler e Wayne (1985), a presença do CaCl_2 durante o processo de

extração garante a integridade da membrana plasmática evitando a absorção de Cu^{2+} da solução de dessorção.

As soluções destinadas à extração da fração de Mn precipitado utilizadas por Dahlgren et al. (1991) e Wang (2003) são capazes de retirar as três formas de Mn, enquanto a solução de EDTA 0,05 M apresentada por Santos et al. (2010) dessorve as formas de Mn complexado e trocável. Sendo assim, para a determinação das frações de Mn, em função das habilidades de dessorção das diferentes soluções extratoras, o processo necessita ser executado de forma sequencial com extração do Mn trocável no primeiro momento, seguido pelo Mn complexado e, ao final, o Mn precipitado.

2.4.6 Toxidez por Manganês na Soja

A síntese ou reciclagem de transportadores de Mn permitem um certo controle sobre a rota absorção simplástica, isto possibilita a manutenção de quantidades adequadas de Mn no citosol, fato necessário para manutenção da homeostase celular (Pittman 2005; Alejandro et al., 2020). Somente nos locais de falhas ou ausência de deposição da estria de Caspary, compreendendo os pontos de ramificação e zona meristemática do ápice radicular, há a possibilidade de elementos acessarem o cilindro central pela rota apoplástica.

Complexação e armazenamento no interior de organelas são estratégias também empregadas (Haydon e Cobbett, 2007). Entretanto a falta de especificidade dos transportadores (Tópico 2.4.2), associada aos pontos de absorção apoplástica possibilitam situações de absorção excessiva, que no caso do Mn, é proporcionada pela alta disponibilidade da forma Mn^{2+} na solução do solo alimentadas pelas rotas química e biológica mencionadas no Tópico 2.3.

O teor de Mn no tecido vegetal é variável entre espécies, com diferenças até entre cultivares, sendo uma característica genotípica (Horiguchi, 1987). Mengel e Kirkby (2001) apresentam como teor crítico de deficiência em folhas completamente expandidas os valores de 10 a 20 mg Mn kg^{-1} de matéria seca. Para as plantas de soja, folhas recém maduras no início do florescimento, teores entre 20 e 100 mg Mn kg^{-1} são considerados como suficientes (Fageria et al., 1997; Sfredo, 2008).

Para a toxidez, o nível crítico é obtido quando a quantidade de Mn disponível à planta ocasiona redução de 10% na produção em relação à produção máxima (Menzies, 2003). Nessa situação, há divergência entre dados, Foy (1990) comenta em teores na faixa de 180 a 320 mg kg⁻¹, Marschner (1996) emprega o valor de 600 mg kg⁻¹, enquanto Fageria (2001) atribui 720 mg kg⁻¹ como teor tóxico para plantas de soja. Pelo fato de o nível crítico ser uma característica genotípica, o elevado número de cultivares existentes colabora para visualização de diferentes comportamentos.

Lavres Junior et al. (2008) avaliaram em solução nutritiva o efeito das concentrações de 2, 100, 150, 200 e 250 µM Mn sobre vários atributos biométricos nas cultivares Santa Rosa, IAC 15 e IAC 31. Pela análise de regressão apresentada pelos autores foi possível calcular e verificar a dificuldade no estabelecimento do nível crítico de toxidez. Para a produção de matéria seca total, representado pela presença de duas plantas por vaso, 90% da produção máxima é alcançada por 62, 43 e 31 µM Mn em solução, para as cultivares Santa Rosa, IAC 15 e IAC 31, respectivamente.

Para a produção de grãos, 90% da produção máxima é alcançada por 20, 117 e 168 µM Mn em solução, para as cultivares Santa Rosa, IAC 15 e IAC 31, respectivamente. Nessas concentrações em solução, os teores críticos no tecido vegetal calculados seriam 176, 597 e 618 mg kg⁻¹ de matéria seca nas folhas superiores, para as cultivares Santa Rosa, IAC 15 e IAC 31, respectivamente. A elevação na concentração de Mn em solução proporciona efeitos diferentes entre cultivares, no caso da cultivar Santa Rosa, primeiramente afeta a produção de grãos, ao passo que nas demais cultivares o decréscimo na produção de grãos ocorre em disponibilidades mais elevadas de Mn.

No solo Fageria (2001) apresenta como parâmetros para obtenção de 90% da produção máxima de matéria seca da parte aérea em soja os níveis de Mn no solo de 8 e 4 mg Mn kg⁻¹ de solo extraídos por Mehlich-1 e DTPA, respectivamente. E como níveis críticos para toxidez os valores de 92 e 56 mg Mn kg⁻¹ de solo, para os extratores Mehlich-1 e DTPA, respectivamente.

A toxidez por Mn altera processos como atividade enzimática, absorção, redistribuição e a alocação de nutrientes, como o Ca, Fe, Mg, N e P (Lavres Junior et al., 2010). Quando em concentrações acima da adequada no citosol, similar a outros elementos de transição, o Mn de forma competitiva, substitui outros cofatores no sítio catalítico enzimático ocasionando estresse oxidativo, culminando na produção de espécies ativas de oxigênio (EROs) (St. Clair e Lynch, 2005; Demidchik, 2015).

As EROs são representadas pelas formas do oxigênio singlet ($^1\text{O}_2$) e ânion superóxido ($\text{O}_2^{\bullet -}$), pela molécula do peróxido de dihidrogênio (H_2O_2) e pelo radical hidroxila ($\text{OH}^\bullet$). Essas espécies de oxigênio desempenham um duplo papel no metabolismo celular, em baixas concentrações atuam como sinalizadores de MAP Kinases (Foyer e Noctor, 2005), promovem proteção contra invasão por patógenos (Kumar e Roberts, 2011), estimulam a tolerância ao estresse abiótico (Golldack et al, 2014), além de importante função durante respostas iniciais provocadas por ferimentos (Soares et al, 2011).

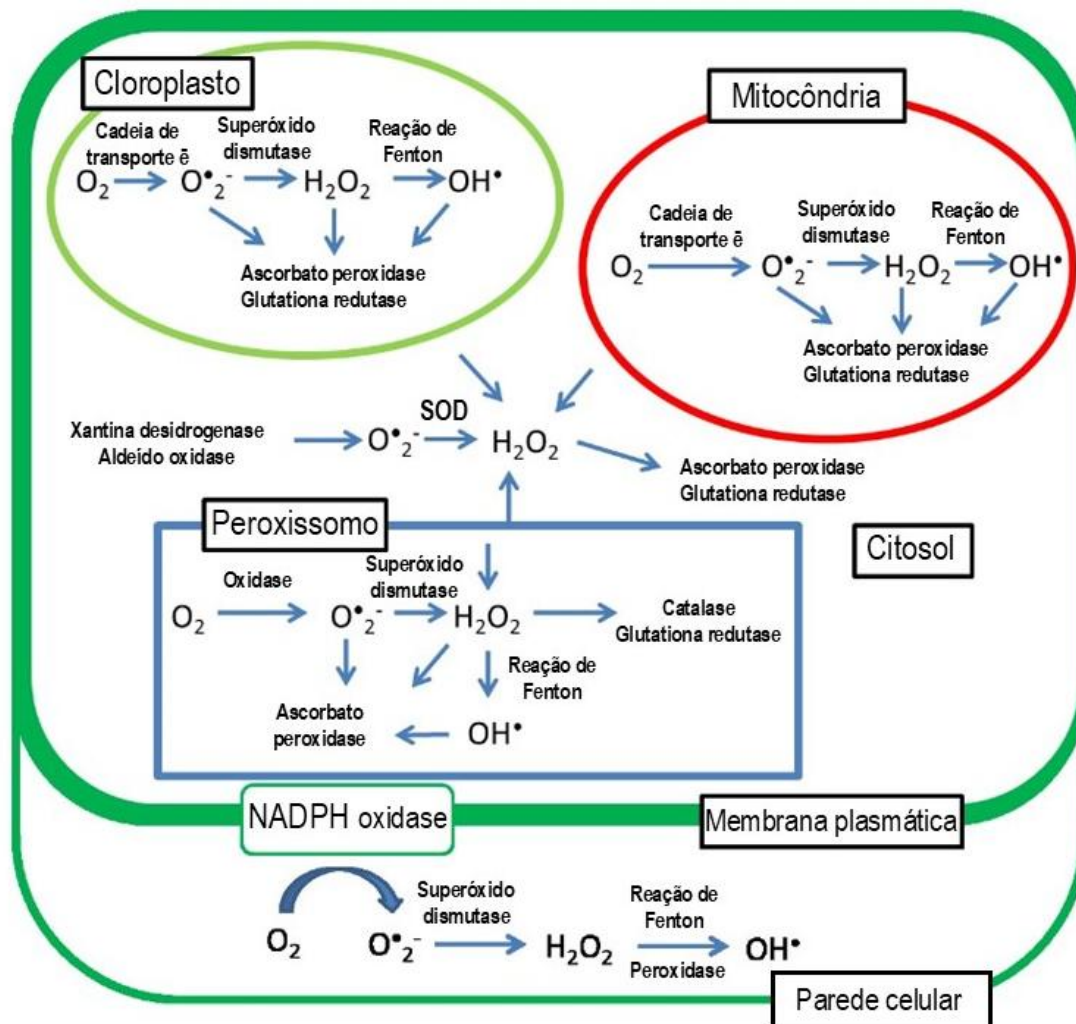
No nível celular, os locais de produção de EROs associados aos complexos antioxidantes no processo de inativação são apresentados na Figura 27. A origem do $\text{O}_2^{\bullet -}$ é variável em função da localização celular, nos cloroplastos é gerado pela reação de Mehler, nas mitocôndrias o O_2 pode receber um e^- na cadeia de transporte, nos peroxissomos pela ação de enzimas oxidases, no citosol como produtos das enzimas xantina desidrogenase e aldeído oxidase, enquanto no apoplasto o $\text{O}_2^{\bullet -}$ é gerado pela NADPH oxidase localizada na membrana plasmática (Jajic et al, 2015).

Em relação ao funcionamento das enzimas do complexo antioxidante, a superóxido dismutase (SOD) converte o ânion $\text{O}_2^{\bullet -}$ em H_2O_2 . A reação de Fenton produz o radical $\text{OH}^\bullet$ a partir do H_2O_2 e oxidação do Fe^{2+} em Fe^{3+} . A catalase (CAT) e a peroxidase (POD) convertem o H_2O_2 em H_2O e O_2 . Enquanto as enzimas ascorbato peroxidase (APX) e glutatona redutase (GR) transformam o H_2O_2 em H_2O e seus respectivos intermediários reduzidos.

Sob condições normais a produção de EROs nas células é mantida em níveis adequados pelo complexo de enzimas antioxidantes (Jajic et al., 2015) (Figura 27). Esse equilíbrio pode ser alterado pela redução dos agentes antioxidantes ou pela produção excessiva de EROs, ocasionando a degradação de lipídeos, proteínas, carboidratos, ácidos nucleicos e até a morte celular (Fernando et al., 2013).

Santos et al. (2017) avaliaram o efeito das concentrações 0, 2, 10, 100, 200 e 300 μM Mn em solução nutritiva, sobre a cultivar de soja BMX Potência RR[®]. Após 48 h os autores analisaram a primeira folha recém madura, houve redução na atividade das enzimas nitrato redutase (NR) e urease a partir de 10 μM , com decréscimo de 39% na atividade da NR em 300 μM . Para as enzimas do complexo antioxidativo, o incremento na atividade foi crescente com a elevação na disponibilidade de Mn em solução.

Figura 27 – Localização a nível celular dos pontos de produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) e complexos enzimáticos antioxidantes envolvidos na inativação.



Fonte: Jajic et al. (2015, p. 398), modificado pelo próprio autor.

Segundo os autores as enzimas SOD, POD e CAT apresentaram incrementos na atividade de 54, 266 e 660% na folha e 67, 250 e 262% na raiz, respectivamente. Com esses resultados os autores demonstraram que a alta disponibilidade de Mn^{2+} proporciona estresse oxidativo na planta de soja. E que dentre as enzimas analisadas, há diferença na resposta entre raiz e folha, visto que SOD e POD apresentaram atividades 10 vezes superiores na raiz, enquanto a CAT foi 3 vezes mais ativa na folha.

Liu et al. (2023) avaliaram o efeito das disponibilidades de 5 e 100 μM Mn em solução nutritiva durante 20 dias sobre atributos do sistema radicial da soja, cultivar “Yue-chun 03-3”. Os autores consideraram 5 μM Mn como tratamento controle, e as

avaliações foram realizadas 28 DAE. Em relação às raízes, o incremento de 20 vezes na disponibilidade de Mn proporcionou reduções de 32 e 26% na massa da matéria fresca e seca, respectivamente. Os atributos comprimento total, superfície, volume e número de ápices (“root tip”) apresentaram reduções de 23, 27, 48 e 35%, respectivamente. Para os nutrientes analisados, houve incremento de 3,6 vezes no teor de Fe, enquanto o Mg reduziu 8,9 vezes.

Como consequência da concentração de Mn em solução, a atividade das enzimas SOD e POD aumentaram 14 e 44%, respectivamente, enquanto a CAT apresentou atividade 5 vezes maior. O incremento nos teores de prolina e malondialdeído foram de 15 e 25%, respectivamente. Similar aos dados apresentados por Santos et al. (2017), os dados apresentados por Liu et al. (2023) também demonstram o efeito da alta disponibilidade de Mn às raízes em proporcionar estresse oxidativo.

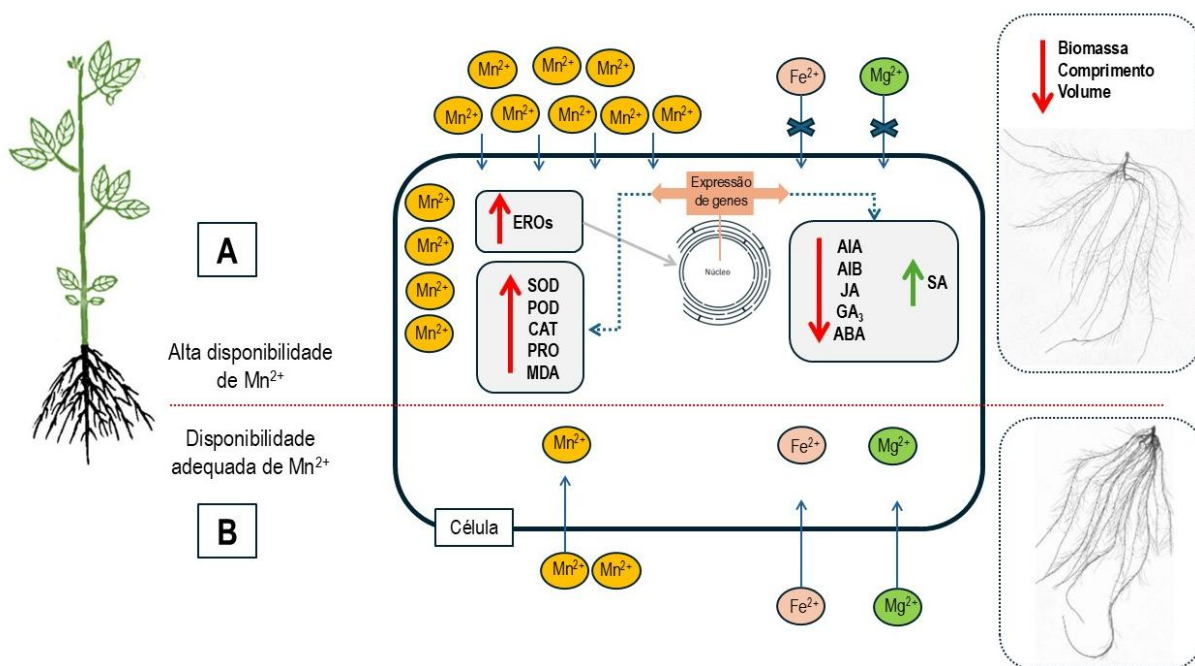
Liu et al. (2023), além dos genes correlacionados, também analisaram a concentração dos hormônios ácido indol acético (AIA), ácido indol butírico (AIB), ácido jasmônico (JA), ácido giberélico (GA_3), ácido abscísico (ABA) e ácido salicílico (AS). Para os hormônios AIA, AIB, JA, GA_3 e ABA a condição de 100 μM Mn por 20 dias proporcionou reduções de 21, 20, 51, 56 e 15% respectivamente. O SA, ao contrário dos demais hormônios, apresentou incremento de 18%. Os autores consideraram as alterações observadas como os mecanismos fisiológicos pelos quais as raízes de soja respondem à toxidez por Mn, sendo estes apresentados na forma de diagrama na Figura 28.

Os sintomas visuais típicos da toxidez por Mn em soja são caracterizados por manchas de coloração marrom circundadas por áreas cloróticas, como apresentado na Figura 29. De acordo com Horiguchi (1987), as áreas necróticas proporcionadas pela toxidez representam o acúmulo de Mn na forma oxidada, com presença de Mn precipitado nesses locais (Horst, 1988). Santos et al. (2017) apresentaram imagens confeccionadas por microscopia eletrônica de varredura da área necrótica da toxidez por Mn. Pela Figura 29 D é possível visualizar a alteração no padrão de deposição da cera cuticular na área necrótica quando comparada à área externa. Além disso, segundo os autores houve incremento na concentração de Ca e Mn no interior da área necrótica, enquanto P, K e Mg apresentaram maior concentração na área adjacente.

A expressão dos sintomas foliares de toxidez por Mn em soja são influenciados pelas condições da estação de cultivo. A expressão da toxidez associada a presença

do encarquilhamento (“crinkle leaf”) em soja quando cultivada em solução nutritiva é condicionada pela temperatura ambiente (Hennan e Carter, 1997).

Figura 28 – Mecanismo fisiológico da toxidez por Mn em raiz de soja. Na parte superior A, a alta disponibilidade de Mn^{2+} proporciona estresse oxidativo com produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), e consequente sinalização com expressão de genes e incremento na atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT), e nos teores de prolina (PRO) e malondialdeído (MDA). Em relação aos hormônios há incremento na quantidade de ácido salicílico e redução nas concentrações dos hormônios ácidos indol acético (AIA) e indol-butírico (AIB), ácido jasmônico (JA), ácido abscísico (ABA) e giberelina (GA_3). A toxidez por Mn também reduz a absorção de Fe e Mg pelas raízes. Como resultado, há redução nos atributos biomassa, comprimento e volume do sistema radicular. Em B, condição adequada de disponibilidade de Mn^{2+} , com crescimento normal do sistema radicular.

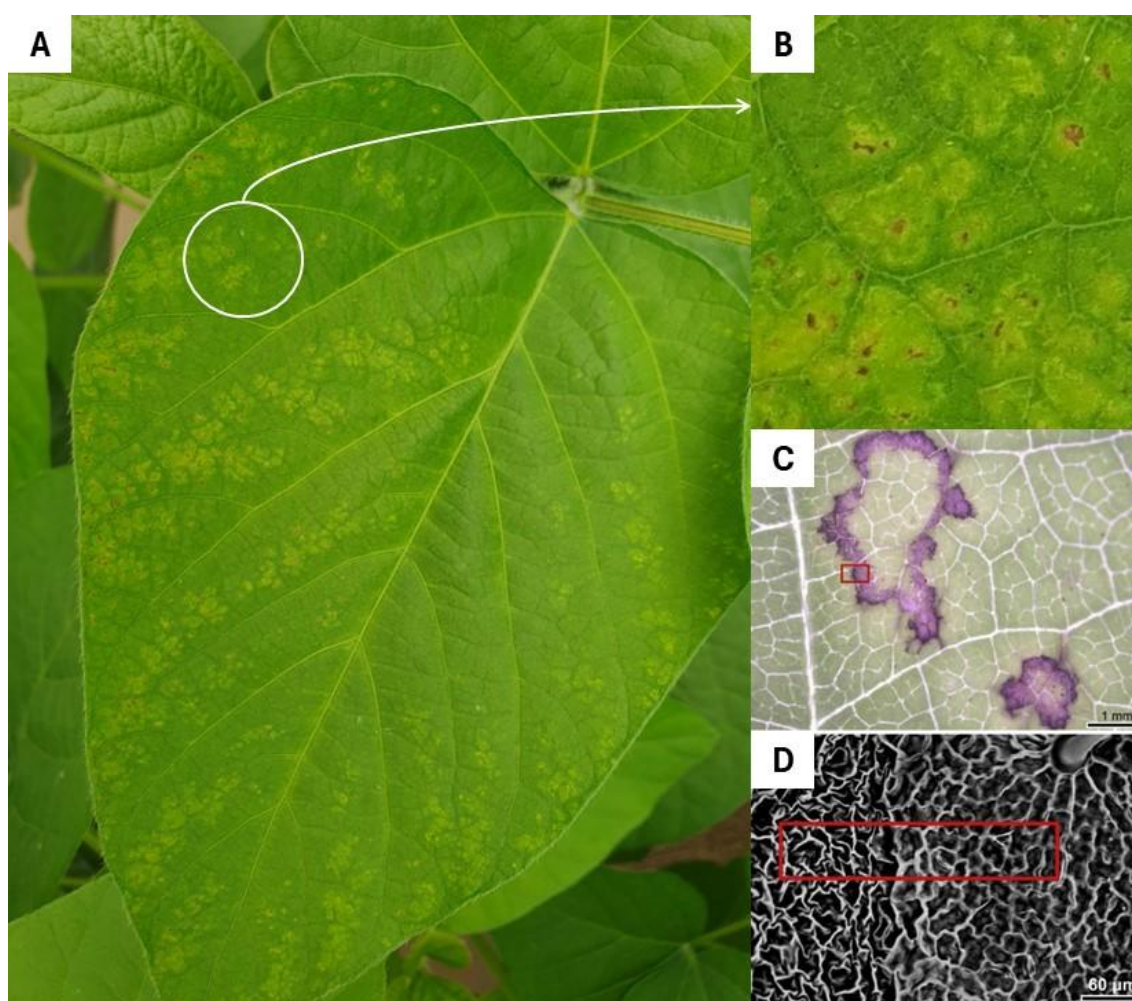


Fonte: Liu et al. (2023, p. 9), modificado pelo próprio autor.

Hennan e Carter (1977) avaliaram o efeito da temperatura do ambiente sobre a expressão dos sintomas de toxidez por Mn nos cultivares de soja Lee e Bragg. Os autores empregaram a concentração de $270 \mu M$ Mn em solução para produção dos sintomas e $2 \mu M$ Mn como tratamento controle. O experimento foi conduzido em condições controladas, com 16 horas de fotoperíodo, e duas combinações de

temperaturas diurna/noturna, 33°C/28°C e 21°C/18°C, respectivamente.

Figura 29 – Sintomas da toxidez por Mn em folha de soja no mês de dezembro (primavera) com 100 μM Mn em solução nutritiva, cultivar DONMARIO 66i68 IPRO®. Em (A) e (B) presença de manchas de coloração marrom circundadas por áreas cloróticas. Em (C) e (D) imagem da região necrótica ocasionada pela toxidez por 300 μM Mn em solução, cultivar BMX Potência RR, obtida por microscopia eletrônica de varredura. Em destaque região limítrofe da área necrótica.



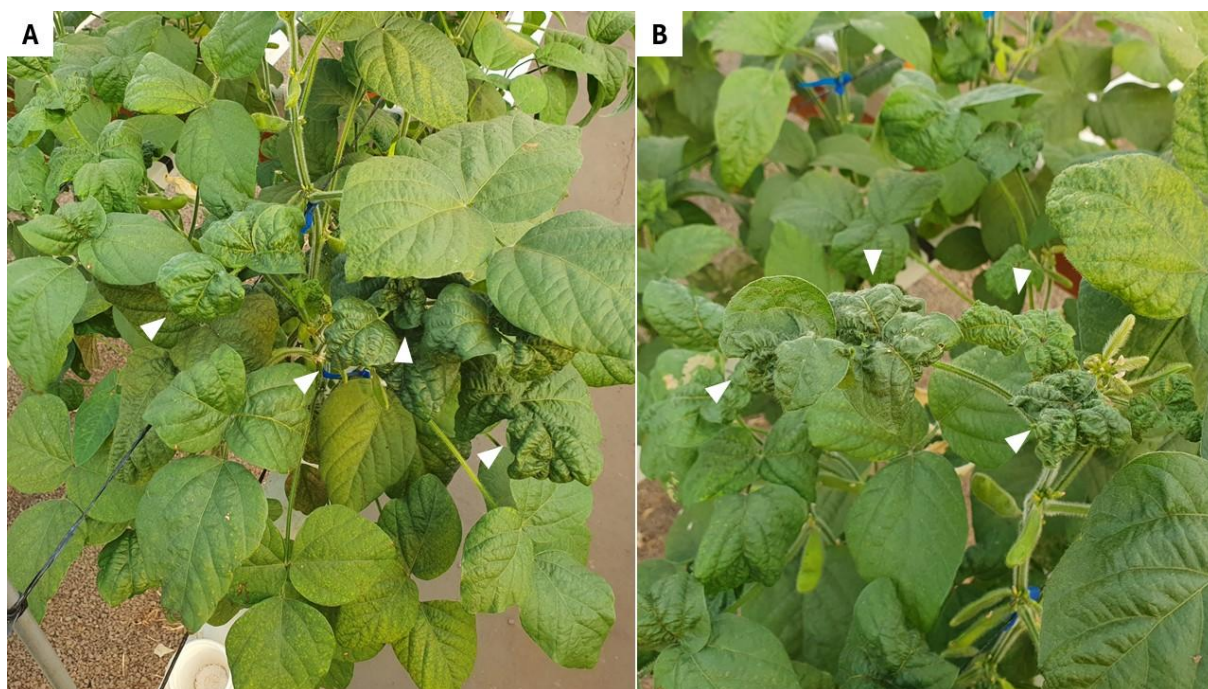
Fonte: O próprio autor (Fotos A e B). Fotos C e D retiradas de Santos et al. (2017, p 15).

A transferência das plantas para a solução foi realizada no estágio fenológico V1 (Fehr et al., 1971), permanecendo por 21 dias na solução com 270 μM Mn. Segundo os autores a toxidez por Mn associado ao encarquilhamento foi visualizado em ambos os genótipos somente na condição de temperatura de 21°C/18°C, com

“crinkle leaf” mais acentuado na cultivar Bragg. Nesse regime térmico a clorose foliar também foi mais intensa, com redução gradativa conforme o amadurecimento das folhas. Segundo os autores 270 μM Mn não proporcionou alteração na relação parte aérea/raiz dentro de cada condição de temperatura. Entretanto, na temperatura mais elevada tanto acúmulo de matéria seca quanto a relação parte aérea/raiz foram maiores ocasionado o efeito diluição sobre o teor de Mn.

Esse efeito da temperatura sobre a presença do encarquilhamento pode ser visualizado também na Figura 30, onde o mesmo genótipo da Figura 29 (DONMARIO 66i68 IPRO®), agora no mês de junho (outono) em solução nutritiva com 50, e depois com 100 μM Mn, apresenta o encarquilhamento associado à toxidez por Mn.

Figura 30 - Encarquilhamento (“crinkle leaf”) em soja, cultivar DONMARIO 66i68 IPRO®. Em (A) e (B) encarquilhamento proporcionado por 50 e 100 μM Mn em solução em solução no mês de junho (outono), respectivamente. As setas destacam as folhas com crinkle leaf devido a toxidez por Mn.



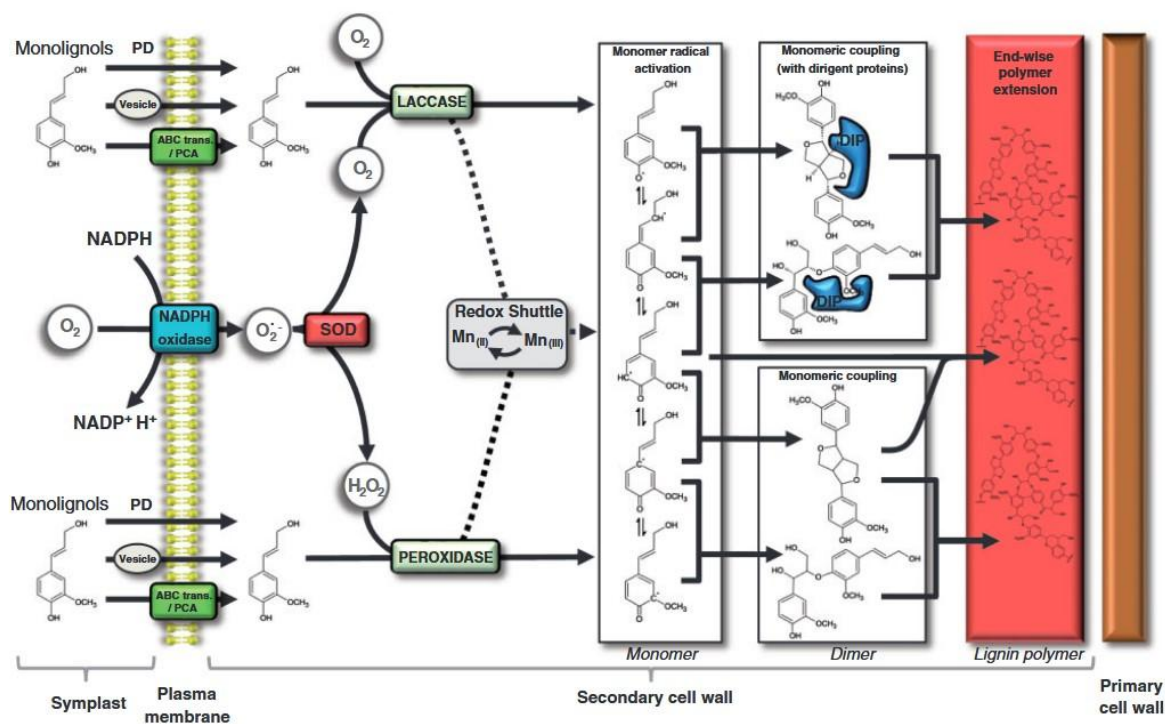
Fonte: O próprio autor.

Além de efeitos negativos sobre o sistema radicial, a toxidez por Mn também altera a composição da parede celular das folhas. Sharma e Uttam (2016) empregaram plântulas de trigo cultivadas em solução nutritiva com 4 DAE, para verificar o potencial da técnica de espectroscopia Attenuated Total Reflectance

Fourier Transform Infrared (ATR-FTIR) como método não destrutivo na avaliação da composição da parede celular. Anterior a análise, as plântulas cresceram por quatro dias em solução contendo 0, 50, 100, 200, 500 e 1000 μM Mn. Segundo os autores houve incremento no teor de lignina até 200 μM Mn em solução.

De acordo com Barros et al. (2015), a lignificação é parte normal do programa de diferenciação e funcionamento de tecidos como xilema, esclerênquima, epiderme e tegumentos de sementes. Os autores, além da rota sintética dos monômeros que compõem a cadeia de lignina (monolignóis), também apresentaram a via de polimerização dos monolignóis, com destaque para participação do Mn como cofator na ativação do radical. O diagrama da polimerização é apresentado na Figura 31.

Figura 31 – Representação da formação de polímeros no processo de lignificação. Os monolignóis são exportados através da plasmalema por difusão passiva (PD), por exocitose ou por transportadores do tipo ABC e/ou antiporte acoplado a H^+ (PCA). As enzimas lacase e peroxidase ativam os monolignóis resultando na adição de forma cruzada com o polímero em extensão. A produção de H_2O_2 é realizado pelas enzimas NADPoxidase e superóxido dismutase (SOD). As proteínas dirigentes (DIP) guiam estereoespecificamente o acoplamento dos radicais. O manganês (Mn) atua como cofator na ativação do radical.



Fonte: Barros et al. (2015, p. 1062).

De acordo com Yoon et al. (2015), a expressão da maioria dos genes vinculados à síntese de lignina é vinculada a especialização do tecido, ocorrendo normalmente nas frações vasculares do caule e folhas. Entretanto, sob condições de estresse de ordem biótica e/ou abiótica o padrão de expressão dos genes sofre alteração, com incremento em genes de baixa expressão e lignificação precoce de regiões onde normalmente o polímero seria observado em estágios posteriores, como no meristema apical do caule.

Eskandri e Shafinabi (2019) avaliaram o efeito da aplicação foliar de Mn na supressão de oídio (*Podosphaera fulginea*) em plantas de pepino. A calda empregada apresentava 1% (m/v) de $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, com aplicação realizada quando as plantas de pepino estavam no estágio de seis folhas e avaliação 14 dias após o tratamento com Mn. Além de proporcionar 40% de redução na severidade da doença, a aplicação foliar de Mn aumentou o teor de lignina em 31%. As plantas no tratamento controle, onde foi aplicado somente H_2O , apresentaram 35,5 mg de Mn kg^{-1} de matéria seca, enquanto o tratamento com Mn foliar apresentou um teor de 563 mg kg^{-1} ms.

Em termos anatômicos, alterações pela toxidez por Mn em soja foram relatadas por Lavres et al. ((2010). Os autores avaliaram o efeito das concentrações de 0,5, 2 e 200 μM Mn (fornecimento deficiente, disponibilidade normal e toxidez, respectivamente) em solução nutritiva, sobre a anatomia de raízes secundárias (distante 10 mm do ápice) e de folhas do terço superior, nas cultivares Santa Rosa, IAC 15 e IAC 31. Segundo os autores, nas raízes a toxidez por Mn proporcionou desorganização do xilema, separação do protoplasto com consequente incremento no apoplasto do córtex radicial, enquanto nas folhas, houve redução na quantidade de cloroplastos.

De acordo com Malavolta (1997) a manifestação visual da toxidez de qualquer elemento é resultado de uma cascata de processos que iniciam com alterações a nível molecular, continuam com mudanças subcelulares, culminando em alterações celulares com consequente desorganização de tecidos e expressão dos sintomas visuais.

2.5 FORMULAÇÃO DA SOLUÇÃO NUTRITIVA

O solo é um organismo dinâmico, a solução do solo como parte integrante do sistema, apresenta variações na composição ao longo do fator tempo. Neste contexto, as plantas evoluíram em sistemas oscilantes em relação à disponibilidade de nutrientes, conferindo a capacidade de suportar variações nas proporções entre nutrientes dentro de certos limites. Desta forma, segundo Hoagland (1920), dentro de certos intervalos, soluções nutritivas com diferentes concentrações e proporções de nutrientes podem não alterar o rendimento do cultivo de maneira significativa.

Segundo Prieto Martinez e Clemente (2011), a concentração dos nutrientes em tecidos de plantas de determinada espécie ou cultivar, bem nutridas e com boa performance, podem fornecer parâmetros para a formulação da solução nutritiva destinada ao seu cultivo. Entretanto, a obtenção de um balanceamento entre nutrientes que proporcione o máximo desenvolvimento da planta com ausência de sobras de nutrientes é difícil devido ao fato de a exigência nutricional ser influenciada por fatores como: genética, estágio de desenvolvimento, fotoperíodo, radiação solar, temperatura e taxa transpiratória.

Além dos fatores quantidade, referente à concentração dos nutrientes em solução, e qualidade, relacionado à compatibilidade das fontes de nutrientes empregadas, também temos que considerar possíveis efeitos interiônicos que podem alterar a cinética de absorção devido à proporção entre determinados nutrientes. Desse modo, as variáveis pH e potencial osmótico (ψ_{π}) da solução também são pontos importantes e precisam ser considerados na formulação da solução nutritiva.

O ψ_{π} juntamente com o potencial de pressão (ψ_p), potencial gravitacional (ψ_g) e potencial mátrico (ψ_m), formam os componentes do potencial hídrico (ψ), podendo este ser estimado pela equação apresentada por Pimenta (2019).

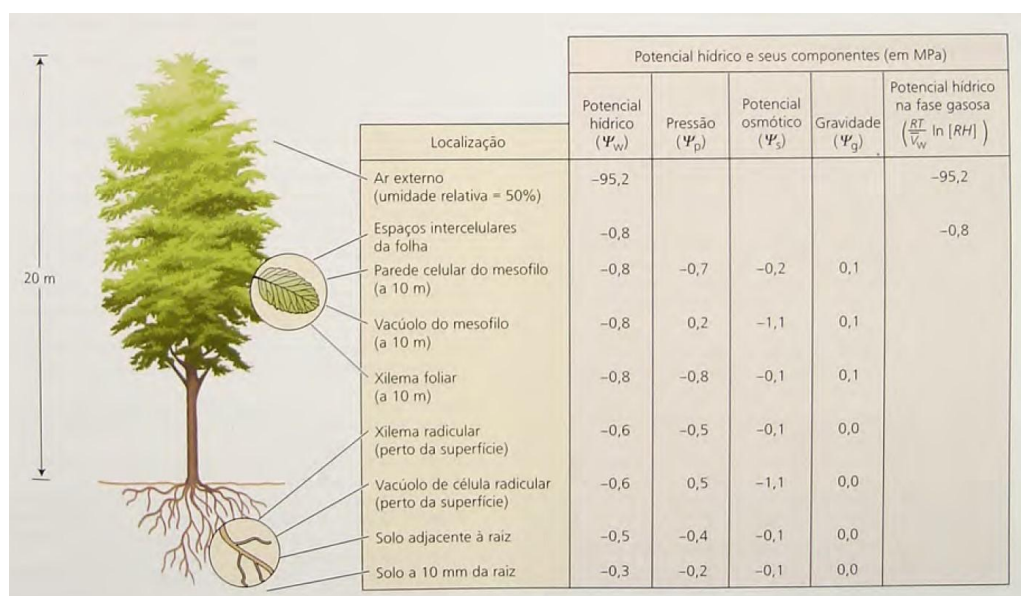
$$\psi = \psi_{\pi} + \psi_p + \psi_g + \psi_m \text{ (Eq. 4)}$$

A Figura 32 apresenta os valores estimados do ψ para os componentes do sistema solo-planta-atmosfera para uma condição hipotética. O ψ_{π} do solo a 10 mm das raízes foi estimado em $-0,3$ Mpa, onde alterações nos valores dessa variável geram modificações nos valores do ψ nos demais componentes do sistema, devido

ao fato do movimento da água ser direcionado a favor de um gradiente de ψ . Pelos valores apresentados na Figura 32, percebe-se que no interior do sistema planta as reduções no ψ são motivadas principalmente pela redução no ψ_{π} .

A solução nutritiva, por circundar as raízes permitindo o desenvolvimento da planta, pode ser considerada como a fração do solo adjacente à raiz. Valores de ψ_{π} da solução inferior ao exigido pela planta cultivada implicam em alterações metabólicas como forma de adaptação para o desenvolvimento no meio, gerando consumo de fotoassimilados, e consequentemente redução de potencial de produção.

Figura 32 – Valores dos componentes de potencial hídrico ψ no sistema solo-planta-atmosfera.



Fonte: Taiz et al. (2004, p. 91).

No sistema NFT (*Nutrient Film Technique*) os potenciais ψ_p , ψ_g e ψ_m podem ser considerados nulos, então o ψ da solução nutritiva equivale ao ψ_{π} . A faixa de ψ_{π} mais favorável ao desenvolvimento é característica de cada espécie, podendo apresentar flutuações até entre cultivares. Segundo Prieto Martinez e Clemente (2011), os valores usuais de ψ_{π} da solução nutritiva variam em torno de - 0,07 a - 0,08 MPa, dificilmente ultrapassando - 0,12 MPa.

A estimativa do ψ_{π} para o volume de um litro de solução pode ser realizada empregando a relação de van't Hoff modificada para concentrações de sais conhecidas como apresentado por Papendick e Campbell (1981).

$$\psi_{\pi} = - \phi \gamma c R T \text{ (Eq. 5)}$$

Onde c é a concentração molar do soluto, R é a constante universal dos gases perfeitos ($0,00832 \text{ MPa K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$), T é a temperatura em Kelvin, ϕ é o coeficiente osmótico do soluto e γ é o número de partículas osmoticamente ativas por mol de soluto. Segundo Papendick e Campbell (1981), para soluções, o valor de ϕ pode ser adotado igual a 1, fornecendo acurácia na estimativa do ψ_{π} . Para a estimativa do ψ_{π} da solução nutritiva a Eq. 5 é empregada com modificações.

$$\psi_{\pi \text{ solução}} = - n R T \text{ (Eq. 6)}$$

Onde $\psi_{\pi \text{ solução}}$ representa o potencial osmótico em um litro de solução nutritiva, n representa o número total de mols (somatório de cátions e ânions) em solução (M), R a constante universal dos gases perfeitos ($0,00832 \text{ MPa K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$) e T a temperatura em Kelvin.

A dissociação das espécies químicas presentes na solução nutritiva pode não acontecer em sua totalidade, podendo ocorrer superestimativa do $\psi_{\pi \text{ solução}}$ (Cometti et al., 2006). Como alternativa e aferição do $\psi_{\pi \text{ solução}}$, os autores apresentam a Eq. 7 para estimativa da concentração total de íons presentes em solução, onde n representa a concentração total de íons (mM) em solução e CE a condutividade elétrica da solução em $dS \text{ m}^{-1}$.

$$n = CE \times 14,33 \text{ (Eq. 7)}$$

Para a formulação de uma solução nutritiva a etapa inicial reside no fator qualidade, ou seja, a proporção entre nutrientes essenciais e benéficos a ser empregada. Isso pode ser realizado por modificações em soluções preestabelecidas, ou através dos teores de nutrientes presentes na matéria seca da cultura com posterior cálculo da proporção entre os nutrientes a empregar. No presente trabalho, como parâmetros dos teores de macronutrientes presentes na matéria seca da parte aérea da planta de soja, foram empregados os valores médios apresentados por Araújo (2018) (Tabela 5). Como parâmetro para o $\psi_{\pi \text{ solução}}$ foi estabelecido o valor de $- 0,06 \text{ Mpa}$.

Tabela 5 – Teores médios de N, P, K, Ca, Mg e S na parte aérea da soja (folhas, caule, ramos, vagens e grãos), cultivar BRS 1001 (hábito de crescimento indeterminado), em função dos dias após a emergência (DAE).

Dias após a emergência	N	P	K	Ca	Mg	S
	----- g kg ⁻¹ -----					
15	52,92	5,29	33,84	13,51	6,92	1,69
30	43,02	4,19	29,32	14,34	6,72	1,31
45	39,66	3,30	23,61	11,50	6,01	1,19
60	35,94	5,20	22,96	20,34	6,11	1,13
75	38,71	4,00	20,18	10,52	4,92	1,55
90	36,04	4,30	19,51	15,09	4,72	1,48
105	46,93	5,33	19,68	14,39	3,73	1,33
Média	41,89	4,52	24,16	14,24	5,59	1,38

Fonte: Araújo (2018, p. 27).

Para a determinação do número de milimols de cada nutriente por litro de solução foi empregada a equação abaixo apresentada por Prieto Martinez e Clemente (2011).

$$n' \text{ (mM)} = \frac{\text{Teor do elemento (mg hg}^{-1} \text{ ms)}}{\text{Massa milimolar do elemento (mg)}} \text{ (Eq. 8)}$$

Os valores de n' calculados pela Eq. 8 foram apresentados na Tabela 6. O número de milimols por litro de solução é obtido pelo somatório dos valores de n' de cada elemento, neste caso, 438,21 mM.

Tabela 6 – Teores médios dos macronutrientes (mg hg⁻¹ ms) na parte aérea da planta de soja durante o ciclo de desenvolvimento, massa milimolar (mg) dos elementos e valores n' calculados pela Eq. 8.

Variável	N	P	K	Ca	Mg	S
mg hg ⁻¹ ms	4189	452	2416	1424	559	138
Massa (mM)	14,01	30,97	39,10	40,08	24,30	32,07
n'	299	14,59	61,79	35,53	23	4,30

Fonte: O próprio autor.

Transformando o n' dos macronutrientes para molar, e considerando a temperatura de 25°C (298 K), o ψ_{π} solução pode ser estimado pela Eq. 6.

$$\psi_{\pi \text{ solução}} = - (0,438 \text{ M}) \times (0,00832 \text{ Mpa K}^{-1} \text{ M}^{-1}) \times (298 \text{ K}) = - 1,08 \text{ Mpa}$$

As quantidades de nutrientes obtidas pela Eq. 8 geram uma solução nutritiva com ψ_{π} solução muito negativo (- 1,08 Mpa) quando comparado ao valor fixado anteriormente. Para adequar o valor n' de cada macronutriente, primeiramente foi necessário calcular o n para um ψ_{π} solução de - 0,06 Mpa (estabelecido) empregando a Eq. 6.

$$- 0,06 \text{ MPa} = - n_{\text{calculado}} \times (0,00832 \text{ Mpa K}^{-1} \text{ mol}^{-1}) \times (298 \text{ K})$$

$$n_{\text{calculado}} = \frac{- 0,06 \text{ MPa}}{- (0,00832 \text{ MPa K}^{-1} \text{ M}^{-1}) \times (298 \text{ K})} = 0,0242 \text{ M} \Leftrightarrow 24,19 \text{ mM}$$

Com o valor de $n_{\text{calculado}}$ (24,19 mM) para o ψ_{π} estabelecido de - 0,06 MPa foi calculado um fator de correção (FC) para adequação das quantidades de macronutrientes da Tabela 6. Os valores de $n_{\text{corrigido}}$ são apresentados na Tabela 7.

$$\text{Fator de correção (FC)} = \frac{n_{\text{calculado}}}{n} = \frac{24,19 \text{ mM}}{438,21 \text{ mM}} = 0,05520$$

Tabela 7 – Teores médios dos macronutrientes (mg kg⁻¹ ms) na parte aérea da planta de soja durante o ciclo de desenvolvimento, massa milimolar (mg) dos elementos e valores $n_{\text{corrigido}}$ calculados pelo fator de correção (FC).

Variável	N	P	K	Ca	Mg	S
n' (mM)	299	14,59	61,79	35,53	23	4,30
FC	0,055	0,055	0,055	0,055	0,055	0,055
$n_{\text{corrigido}}$ (mM)	16,50	0,80	3,41	1,96	1,26	0,23
mg L ⁻¹	231	25	134	79	31	8

Fonte: O próprio autor.

Os valores de $n_{\text{corrigido}}$ são obtidos por multiplicação pelo FC, enquanto os valores na unidade mg L⁻¹ pela multiplicação entre $n_{\text{corrigido}}$ e a massa milimolar de

cada nutriente. Tanto as concentrações (mg L^{-1}) como o $n_{\text{corrigido}}$ dos macronutrientes apresentadas na Tabela 7 podem ser empregados na formulação da solução nutritiva.

As moléculas de sais solúveis disponíveis são compostas pela associação entre cátion e ânion. Se ambos forem nutrientes, o emprego da fonte para a adição de um elemento implica na colaboração do outro nutriente presente na molécula do sal. Desta forma, iniciar o delineamento das fontes pelo nutriente requerido em menor quantidade facilita o processo de formulação.

O S é o nutriente com menor participação no balanceamento apresentado na tabela 7. A adição de 0,23 mM de $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ supre a necessidade de S e colabora com 0,23 mM de Mg^{2+} . A necessidade de P é de 0,80 mM, a adição de 0,80 mM de $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ fornece 0,80 mM do ânion H_2PO_4^- e 0,80 mM de N-NH_4^+ . O próximo nutriente é o Mg na quantidade de 1,26 mM, porém, 0,23 mM foi fornecido na forma de $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, restando 1,03 mM a ser adicionado na forma de $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, adicionando também 2,06 mM de N-NO_3^- .

O próximo nutriente é o Ca na quantidade de 1,96 mM. A adição de 1,96 mM de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ completa a necessidade do elemento e colabora com 3,92 mM de N-NO_3^- . Para o K são necessários 3,41 mM, preenchido por 3,41 mM de KNO_3 , adicionando mais 3,41 mM de N-NO_3^- . Por fim, para o N as outras fontes adicionaram 0,80 mM N-NH_4^+ e 9,39 mM N-NO_3^- , totalizando 10,19 mM de N, porém, ainda faltam 6,31 mM de N para totalizar 16,50 mM.

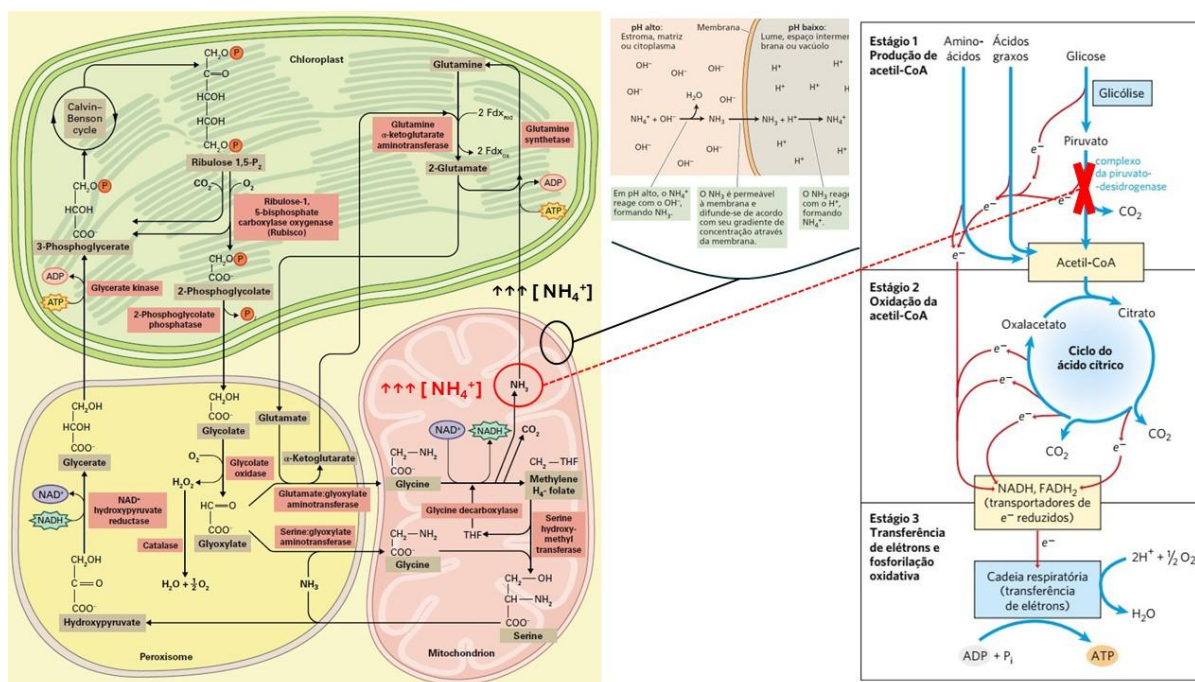
Uma alternativa seria a adição de 3,15 mM de NH_4NO_3 , disponibilizando 3,15 mM N-NH_4^+ e 3,15 mM N-NO_3^- , totalizando 3,95 mM N-NH_4^+ e 12,55 mM N-NO_3^- . Com essa composição 31,5% do N é fornecido como N-NH_4^+ . Altas concentrações de NH_4^+ em solução podem ser prejudiciais ao desenvolvimento da planta como apresentado na Figura 33. Em pH alcalino o NH_4^+ reage com OH^- produzindo NH_3 . As membranas biológicas são permeáveis à NH_3 , desta forma o excesso de NH_4^+ no citosol ocasiona o incremento na concentração de NH_3 em outras organelas celulares.

A diferença de pH entre os compartimentos celulares possibilita a existência de um gradiente de potencial eletroquímico garantindo a homeostase celular. Quando o NH_3 atravessa as membranas das organelas, ao encontrar uma condição de pH ácido, o NH_3 aceita um H^+ do meio produzindo NH_4^+ novamente. O consumo de OH^- no meio alcalino e H^+ no meio ácido dissipa o gradiente de pH alterando a homeostase celular.

Na mitocôndria o NH_4^+ é produzido na desaminação da glicina durante o processo fotorrespiratório, migrando posteriormente para o cloroplasto, sendo então

incorporado ao glutamato pela enzima glutamato sintase, mantendo baixo os níveis de NH_4^+ na matriz mitocondrial. Entretanto, altas concentrações de NH_4^+ no citosol possibilitam a formação de NH_3 , que devido a permeabilidade, atravessa as membranas mitocondriais proporcionando elevação no nível de NH_4^+ na matriz. Esse fato ocasiona a inibição do complexo piruvato desidrogenase interrompendo o funcionamento do ciclo do ácido cítrico (Taiz et al., 2017).

Figura 33 – Representação esquemática do efeito no incremento das concentrações de NH_4^+ acima da capacidade de assimilação da planta. O NH_4^+ em pH alcalino reage com uma hidroxila produzindo uma molécula de NH_3 , e devido a sua permeabilidade nas membranas biológicas, acessa outros compartimentos celulares. Em pH ácido o NH_3 reage com H^+ produzindo NH_4^+ dissipando o gradiente de potencial eletroquímico. Na mitocôndria o NH_4^+ é produzido na desaminação da glicina durante o processo fotorrespiratório. O incremento na concentração de NH_4^+ na matriz mitocondrial inibe o complexo piruvato desidrogenase paralisando o ciclo do ácido cítrico.



Fonte: Buchanan et al. (2015, p. 649), Taiz et al. (2017, p. 356) e Nelson et al. (2019, p. 620), modificado pelo próprio autor.

A alternativa que o metabolismo vegetal adotou para evitar os prejudiciais efeitos do NH_4^+ foi a incorporação dessa forma de N em esqueletos carbônicos. A tolerância a concentrações elevadas de NH_4^+ em solução é variável entre espécies.

No caso da planta de soja, em relação ao nível de NH_4^+ tolerado, poucos dados referentes ao assunto estão disponíveis, requerendo mais investigações a respeito desse tópico. Dessa forma, apesar do N-NH_4^+ auxiliar no manejo de pH da solução nutritiva, alta disponibilidade de N-NH_4^+ estimula a produção de tecidos vegetativos podendo ocasionar o crescimento excessivo da planta.

Outro ponto a ser considerado na confecção de uma solução nutritiva para a soja com base nos valores de extração à campo, é o fornecimento de N pela fixação biológica de nitrogênio (FBN). A planta apresenta alta quantidade de N na matéria seca dos tecidos, porém, esse N é disponibilizado gradativamente e dependente da qualidade do processo de simbiose e do fornecimento de fotoassimilados para o *Bradyrhizobium*.

A Tabela 8 apresenta um comparativo entre a solução calculada acima, a solução de Hoagland modificada por Epstein e Bloom (2005) e a empregada por Moreira (1999). A quantidade de N da solução calculada é próxima da empregada por Epstein e Bloom (2005), porém, superior à utilizada por Moreira (1999) no cultivo da soja. Desta forma, visando evitar o crescimento excessivo da soja em ambiente protegido, a opção foi trabalhar com a quantidade de N próximas a aplicada por Moreira (1999).

Outro ponto a ser considerado na ocasião da formulação é a disponibilidade de fontes. Para a formulação da solução empregada no experimento havia as seguintes fontes para macronutrientes: KNO_3 , $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, KH_2PO_4 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, NH_4NO_3 e $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$. Para a fonte de Mg disponível, a cada milimolar de $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ em solução, após a dissociação há a liberação de um mM de Mg^{2+} e um mM de SO_4^{2-} , desta forma, o valor de n' para os nutrientes Mg e S passou ser igual na solução do experimento (Tabela 8).

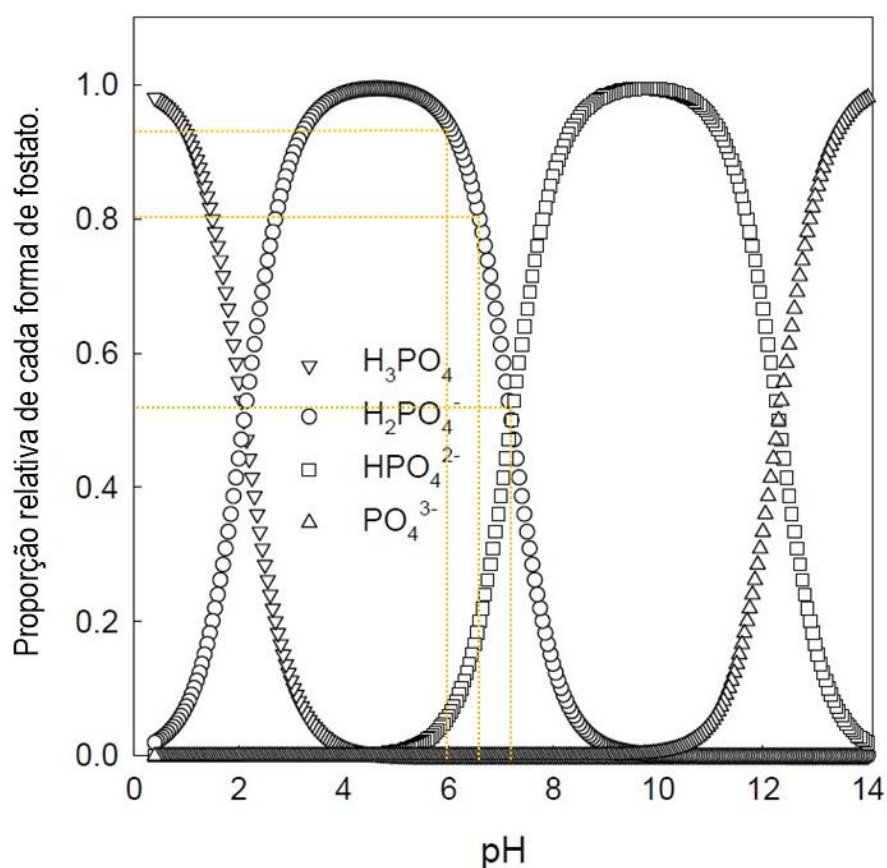
As espécies de P em solução são influenciadas pelo pH conforme apresentado na Figura 34. Em pH 6 quase 10% do ânion ortofosfato adicionado (H_2PO_4^-) está na forma aniônica metafosfórica (HPO_4^{2-}), e em pH 6,5 a quantidade passa para 20%. Uma estratégia para manter a quantidade de H_2PO_4^- em solução disponível para absorção pelas raízes é aumentar a participação do ânion em solução. E, devido à redução na quantidade de N em solução uma fração do K precisa ser proveniente do fosfato monopotássico. Desta forma, a participação do P na solução passou de 0,80 para 1,91 mM na forma de KH_2PO_4 .

Tabela 8 – Comparativo entre as concentrações de nutrientes da solução calculada com base na extração de nutrientes pela soja e as soluções empregadas por Moreira (1999) e Epstein e Bloom (2005).

Solução	N-NH ₄ ⁺	N-NO ₃ ⁻	P	K	Ca	Mg	S	Cl
	----- mM -----							
Calculada	3,95	12,55	0,80	3,41	1,96	1,26	0,23	–
Moreira (1999)	2	4	1	2	2	1	1	1
Epstein e Bloom (2005)	2	14	2	6	4	1	1	0,05
Experimento	0,43	6,42	1,91	3,64	2,36	1,15	1,15	0,46

Fonte: O próprio autor.

Figura 34 – Intercâmbio entre espécies de fósforo em solução em função do pH.



Fonte: Baek et al. (2004, 105), modificado pelo próprio autor.

As soluções de Moreira (1999) e Epstein e Bloom (2005) possuem relações Ca/Mg de 2 e 4, respectivamente (Tabela 9). A solução calculada apresentou uma

relação Ca/Mg de 1,56, valor mais baixo quando comparada com as demais. Apesar do sistema NFT permitir uma boa absorção de Ca pelo fluxo de solução, optou-se por incrementar a participação do Ca para 2,36 mM gerando uma relação Ca/Mg de 2,05, sendo 2,13 e 0,46 mM provenientes do $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ e $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, respectivamente.

Tabela 9 – Relações N/K, Ca/Mg, K/Ca e K/Mg das soluções calculada, Moreira (1999), Epstein e Bloom (2005) e da solução empregada no experimento.

Solução	Relações			
	N/K	Ca/Mg	K/Ca	K/Mg
Calculada	4,84	1,56	1,74	2,71
Moreira (1999)	2,00	2,00	1,00	2,00
Epstein e Bloom (2005)	2,67	4,00	1,50	6,00
Experimento	1,88	2,05	1,54	3,17

Fonte: O próprio autor.

Os 0,43 mM de NH_4NO_3 foram adicionados com intuito de facilitar o manejo do pH da solução. Com isso, somados à contribuição de N de 4,26 mM presente no $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, totalizam 5,12 mM de N. Então, para elevar a quantidade de N para patamares próximos ao empregado por Moreira (1999) foram adicionados 1,73 mM de KNO_3 , reduzindo a relação N/K para 1,88 e alterando a relação K/Ca para valor mais próximo ao da solução de Epstein e Bloom (2005) (Tabela 9).

Para o balanceamento dos micronutrientes foram empregadas as quantidades presentes na solução de Epstein e Bloom (2005), com modificações nas quantidades de Mo e Fe. De forma completa, a solução nutritiva para a condução do experimento foi composta pelas seguintes fontes e quantidades: KNO_3 – 1,73 mM, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 1,15 mM, NH_4NO_3 – 0,43 mM, KH_2PO_4 – 1,91 mM, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ – 2,13 mM, $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ – 0,23 mM, H_3BO_3 – 25 μM , $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ – 2 μM , $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 2 μM , $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ – 0,5 μM , $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ – 0,15 μM , FeEDDHA – 43 μM e FeNa₂EDTA – 89,53 μM .

Considerando a total dissociação das fontes presentes, a solução empregada para a condução do experimento apresentou 17,69 mM. Pela Eq. 6, considerando a temperatura de 25 °C, foi possível estimar o $\psi_{\pi \text{ solução}}$.

$$\psi_{\pi \text{ solução}} = - n R T$$

$$\psi_{\pi \text{ solução}} = - (0,01769 \text{ M}) \times (0,00832 \text{ Mpa K}^{-1} \text{ M}^{-1}) \times (298 \text{ K}) = - 0,043 \text{ Mpa}$$

Pela Eq. 7 é possível estimar a CE da solução. Neste caso, somente para uma questão de cálculo, não foi considerado qualquer contribuição em CE pela água empregada na diluição.

$$n = \text{CE} \times 14,33$$

$$\text{CE} = \frac{17,69}{14,33} = 1,23 \text{ dS m}^{-1}$$

A Tabela 10 apresenta o efeito da adição das fontes sobre as variáveis CE e pH. Na ocasião da aferição, a água potável utilizada apresentava CE de 0,088 dS m⁻¹ e pH 6,44. A ordem de adição das fontes empregada foi a apresentada por Resh (2013), demonstrando o maior grau de dissociação. Dentre as fontes, o KH₂PO₄ é a que proporcionou maior redução de pH, enquanto o Ca(NO₃)₂.4H₂O apresentou a maior contribuição na CE.

Tabela 10 – Efeito da adição das fontes de nutrientes sobre as variáveis CE (dS m⁻¹) e pH da água potável utilizada na formação da solução nutritiva.

Ordem	Fonte	[] mM	CE (dS m ⁻¹)	pH	T °C
0	H ₂ O ⁽¹⁾	—	0,088	6,39	28,9
1	KNO ₃	1,73	0,360	6,37	29,0
2	NH ₄ NO ₃	1,15	0,420	6,30	29,0
3	MgSO ₄ .7H ₂ O	0,43	0,607	6,42	28,8
4	KH ₂ PO ₄	1,91	0,775	5,68	28,8
5	Ca(NO ₃) ₂ .4H ₂ O	2,13	1,181	5,64	28,9
6	CaCl ₂ .2H ₂ O	0,23	1,221	5,65	28,7
7	Micro ⁽²⁾	0,029	1,221	5,65	28,7
8	Fe ⁽²⁾	0,132	1,226	5,71	28,7

⁽¹⁾ Água potável com concentração de solutos não determinada.

⁽²⁾ Solução contendo H₃BO₃ – 25 µM, MnSO₄.H₂O – 2 µM, ZnSO₄.7H₂O – 2 µM, CuSO₄.5H₂O – 0,5 µM, (NH₄)₆Mo₇O₂₄.4H₂O – 0,15 µM.

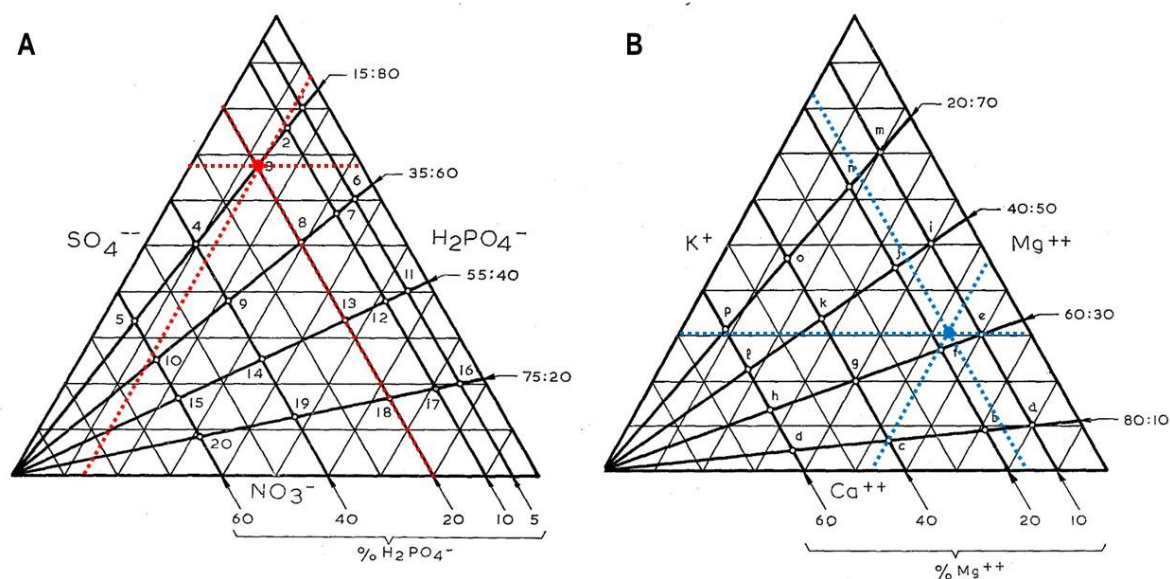
⁽³⁾ Fontes de Fe: FeEDDHA – 43 µM e FeNa₂EDTA – 89,53 µM.

Fonte: O próprio autor.

A Figura 35 apresenta a visualização das relações entre ânions e cátions testadas por Steiner (1961), onde cada lado do triângulo representa um íon específico, e quanto mais distante do respectivo lado maior a contribuição da espécie. A solução apresentava uma relação de $\text{NO}_3^-:\text{H}_2\text{PO}_4^-:\text{SO}_4^{2-}$ de 59:26:15, e uma relação de cátions $\text{K}^+:\text{Ca}^{2+}:\text{Mg}^{2+}$ de 51:33:16. Em termos de contribuição, o NO_3^- e K^+ são os íons de maior participação na solução.

Pela Figura 35, as relações de ânions e cátions da solução foram próximas das empregadas pelo autor, indicando baixa interação entre as espécies. Segundo o autor, o limite da participação do H_2PO_4^- na relação de ânions é de 25%, onde valores superiores podem propiciar interações com o Ca^{2+} presente, ocasionando a precipitação de ambos. Desta forma, a solução empregada apresentava habilidade de disponibilizar os nutrientes nas proporções preconizadas.

Figura 35 – Relações entre ânions em (A), e entre cátions em (B), pelo sistema proposto por Steiner (1961).



Fonte: Steiner (1961, p. 143), modificado pelo próprio autor.

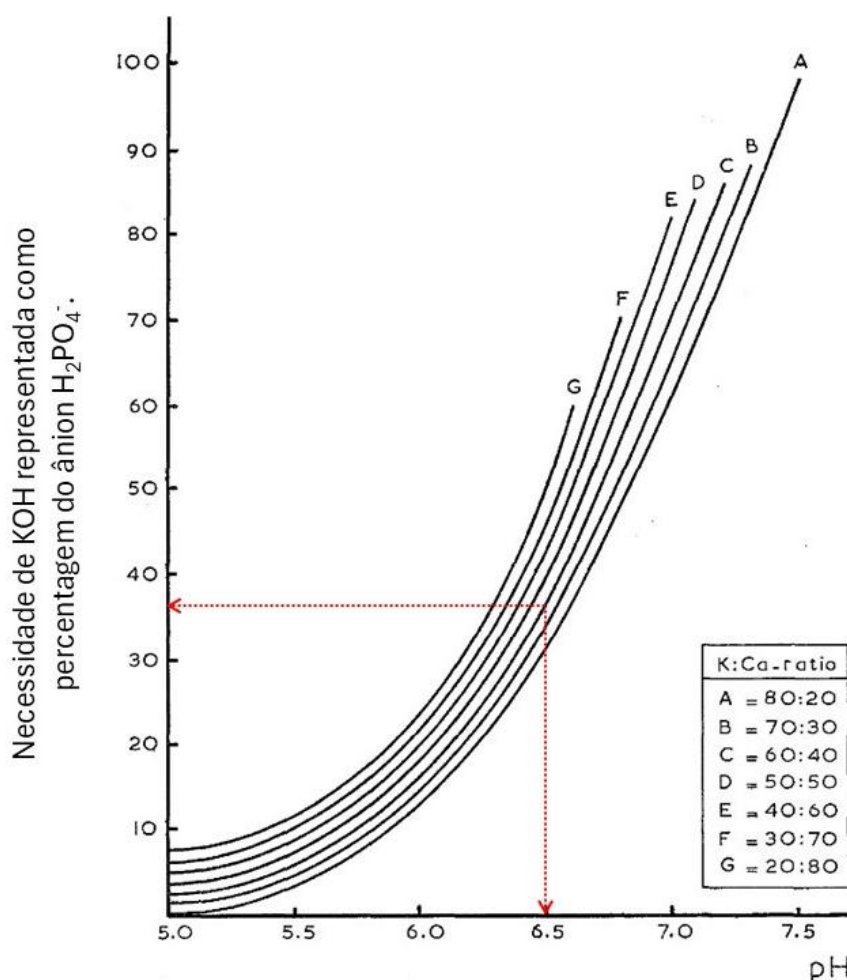
Steiner (1961), além do equilíbrio entre as espécies presentes, propôs uma metodologia para formulação de solução nutritiva com composição e pH desejado. Segundo o autor fontes compostas pelo ânion ortofosfato (H_2PO_4^-) alteram o pH da solução exigindo a adição de bases, que consequentemente, alteram a relação de cátions previamente estabelecida.

A metodologia é apresentada na Figura 36, como variáveis são empregados a

relação $K^+ : Ca^{2+}$ da solução fornecendo qual curva empregar, o eixo das abscissas indica o pH final desejado, enquanto o eixo das ordenadas indica o percentual do ânion ortofosfato adicionado a ser corrigido com hidróxido de potássio (KOH).

Como exemplo, a solução do experimento apresentava uma relação $K^+ : Ca^{2+}$ de 61: 39. A curva mais próxima é representada por uma relação 60:40 (Figura 36. curva C). Desse modo, caso a formulação exigisse um pH de 6,5, a interpolação desse pH com a curva C resulta em aproximadamente 36%. Ou seja, uma quantidade de KOH equivalente a 36% da concentração de $H_2PO_4^-$ necessitam ser adicionados para proporcionar um pH 6,5.

Figura 36 – Metodologia para formulação de solução nutritiva com pH desejado proposta por Steiner (1961). As setas vermelhas indicam que para uma solução com relação $K^+ : Ca^{2+}$ de 60:40 e $H_2PO_4^-$ como fonte de P, aproximadamente 36% da concentração do ânion necessita ser adicionada na forma de KOH.



Fonte: Steiner (1961, p. 150), modificado pelo próprio autor.

O KOH, além de proporcionar o consumo de H^+ e elevar o pH, também é uma fonte de K. Desta forma, a metodologia proposta por Steiner (1961) permite prever a acidificação proporcionada pelo ânion $H_2PO_4^-$ e adequar o fornecimento de K para relações entre cátions pré-estabelecidas. Para o presente trabalho, o pH estabelecido foi de 6,00, com 95% do N sendo fornecido na forma de NO_3^- . Nessa condição o pH da solução apresenta a tendência de elevação, deste modo, a adição de KOH como fonte de K não foi empregada na formulação, somente na correção do pH durante a condução do experimento.

3 HIPÓTESES E OBJETIVOS

3.1 HIPÓTESES

O encarquilhamento (“crinkle leaf”) é um dos sintomas visuais da toxidez por Mn em plantas de soja proporcionado pela disponibilidade de Mn acima da concentração adequada ao crescimento em solução nutritiva.

Em condições variáveis de disponibilidade de Mn em solução nutritiva durante o transcorrer do ciclo de desenvolvimento da planta de soja, as formas químicas manganês(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas à CTC da raiz permanecem no apoplasto dos tecidos radiculares mesmo com ausência de adição de Mn em solução após uma condição de excesso de disponibilidade do elemento.

As formas químicas de manganês(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas às raízes da planta de soja determinadas por meio de soluções extratoras não são observadas em condições de disponibilidade adequada de Mn em solução nutritiva.

Há correlação entre as formas de manganês(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas no apoplasto da raiz da planta de soja e o teor de Mn no tecido da folha diagnóstico.

A disponibilidade crescente de Mn em solução nutritiva até níveis acima dos adequados altera negativamente o crescimento das raízes e parte aérea da planta de soja.

O Mn em solução nutritiva quando em concentrações acima da adequada ao crescimento das plantas de soja reduz a absorção dos demais nutrientes essenciais.

3.2 OBJETIVO

Avaliar o efeito da toxidez por Mn em genótipos de soja cultivados em solução nutritiva com disponibilidade de Mn variável ao longo do ciclo de desenvolvimento da planta através da determinação i) da expressão do encarquilhamento (“crinkle leaf”)

nas folhas; ii) do efeito sobre as variáveis referentes à produção de biomassa e acúmulo de macro e micronutrientes; iii) das formas químicas de manganês(II) trocável, complexado e precipitado, adsorvidas no apoplasto das células do sistema radicial e ao final iv) estabelecer a correlação entre as formas químicas de manganês(II) com o teor de Mn na folha diagnóstico permitindo a interpretação da toxidez por Mn em soja pela análise das formas de Mn(II) adsorvidas às raízes em ambientes com disponibilidade de Mn variável como a presente no sistema solo-planta.

3.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Cultivar a planta de soja em solução nutritiva com disponibilidade de Mn acima da adequada ao crescimento da planta, e através de imagens confeccionar a cronologia do estabelecimento do encarquilhamento em plantas de soja.

Cultivar a planta de soja em solução nutritiva com disponibilidade adequada de Mn inicialmente, e de forma sequencial, incrementar a disponibilidade e posteriormente não adicionar o elemento na formulação da solução ocasionando a flutuação dos níveis de Mn na solução nutritiva. Associado aos momentos de alteração na disponibilidade de Mn determinar as quantidades das formas químicas de manganês(II) trocável, complexado e precipitado por meio de soluções extratoras e verificar a dinâmica e permanência das formas de manganês(II) quando o elemento não participa da formulação da solução nutritiva.

Determinar as quantidades das formas químicas de manganês(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas às raízes das plantas de soja cultivadas em solução nutritiva sob condição de disponibilidade adequada em Mn.

Correlacionar as formas de manganês(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas às raízes da planta de soja aos teores de Mn presentes no tecido da folha índice permitindo a interpretação e identificação de condições de excesso na disponibilidade de Mn em períodos posteriores à condição de toxidez em situações de disponibilidade variável de Mn.

Demonstrar através das variáveis biométricas comprimento da haste principal (CHP), número de nós da haste principal (NHP), número de ramificações (NRAM),

massa da matéria seca da parte aérea (MSPA), comprimento de raiz (COMPR), volume de raiz (VOLR), massa da matéria seca das raízes (MSR) e densidade do sistema radicial (DENSR), o efeito do incremento na disponibilidade de Mn em solução nutritiva sobre o desenvolvimento das plantas de soja.

Avaliar por meio de análise de tecido vegetal da raiz e parte aérea o efeito do incremento na disponibilidade de Mn em solução nutritiva sobre os teores dos nutrientes N, P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe, Mn e Zn.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 LOCAL E INSTALAÇÃO DO EXPERIMENTO

O experimento foi realizado em ambiente protegido, com cultivo em solução nutritiva no sistema fluxo laminar de nutrientes (*Nutrient Film Technique*, NFT), localizado no Departamento de Agronomia da Universidade Estadual de Londrina (UEL), Londrina, Estado do Paraná, Brasil (23° 19' 45" LS e 51° 12' 15" LW, altitude de 566 metros). Em estufa do tipo arco com 166 m², orientação norte/sul, laterais abertas, coberta com plástico anti UV de baixa densidade com 100 micras de espessura.

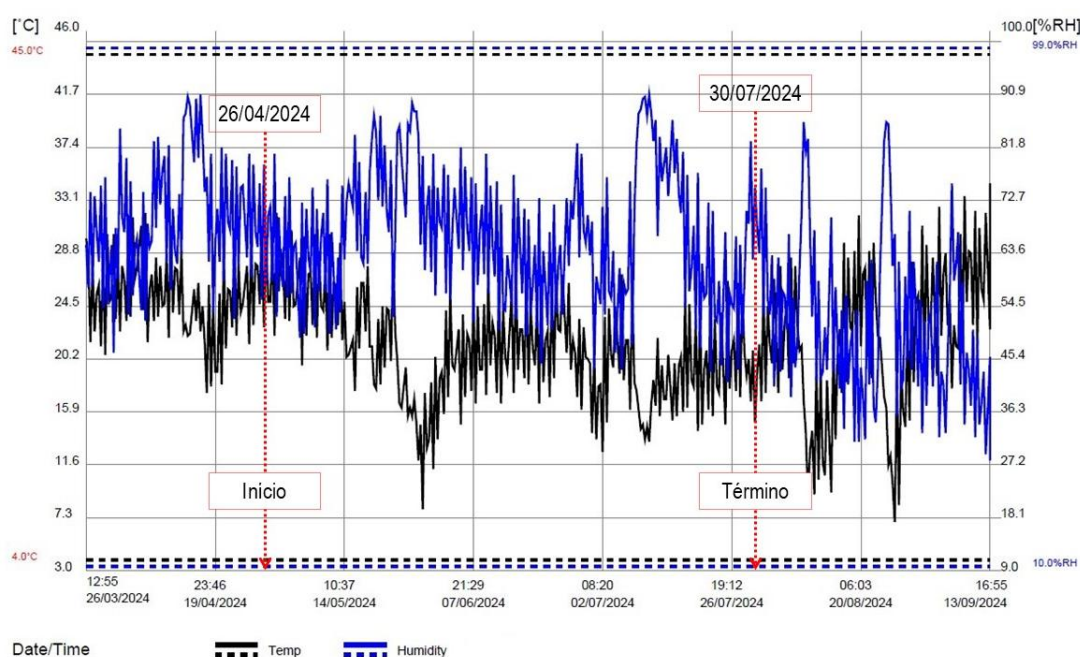
As sementes dos cultivares de soja (*Glycine max* (L.) Merrill), ambos com hábito de crescimento indeterminado, BMX Fúria CE® (Grupo de Maturidade Relativa, GMR 6.5) e DM 66168 IPRO® (GMR 6.6) foram inoculadas com estirpes de *Bradyrhizobium*, formulação turfosa, seguindo as recomendações de Hungria e Nogueira (2020). Depois, separadamente, 200 sementes de cada cultivar foram colocadas para germinar (26/04/2024) em bandejas de polipropileno (30,2C x 20,8L x 6,3A - cm) contendo areia lavada, e umedecidas uma única vez com solução de sulfato de cálcio (CaSO₄.2H₂O - 0,1 mM). Posteriormente, a manutenção de umidade necessária ao processo de germinação foi realizada com água potável. No estágio fenológico VC (Fehr et al., 1971), em 03/05/2024 (2 dias após a emergência – 2 DAE), 55 plântulas de cada cultivar com uniformidade de tamanho e vigor foram transferidas para o sistema NFT.

Os dados referentes a temperatura (T°C) e umidade relativa (UR%) foram coletados por datalogger da marca Instrutherm®, modelo HT-900, programado para registrar os dados a cada período de uma hora, localizado no centro da unidade experimental a 1,50 m de altura. A Figura 37 apresenta graficamente a variação da T°C e UR%, as setas vermelhas tracejadas indicam o período de início e fim do experimento. As médias e respectivos desvios-padrão das temperaturas máxima, mínima e média durante a condução do trabalho foram 28,56 ± 4,32, 15,75 ± 3,04 e 21,13 ± 3,36°C, respectivamente.

Em função da influência da temperatura sobre a expressão dos sintomas de

toxidez de Mn em soja (Hennan e Carter, 1977), a apresentação dos valores médios da temperatura máxima, média e mínima de cada um dos períodos nos quais as condições de disponibilidade de Mn em solução foram impostas é importante para a comparação entre experimentos. De forma mais didática os valores foram apresentados na Figura 39 (parte inferior) em associação com as respectivas fases.

Figura 37 – Dados referentes à temperatura (T°C) e umidade relativa (UR%) no interior da unidade experimental no período de condução do experimento. As setas vermelhas indicam o início e término das avaliações.



Fonte: O próprio autor.

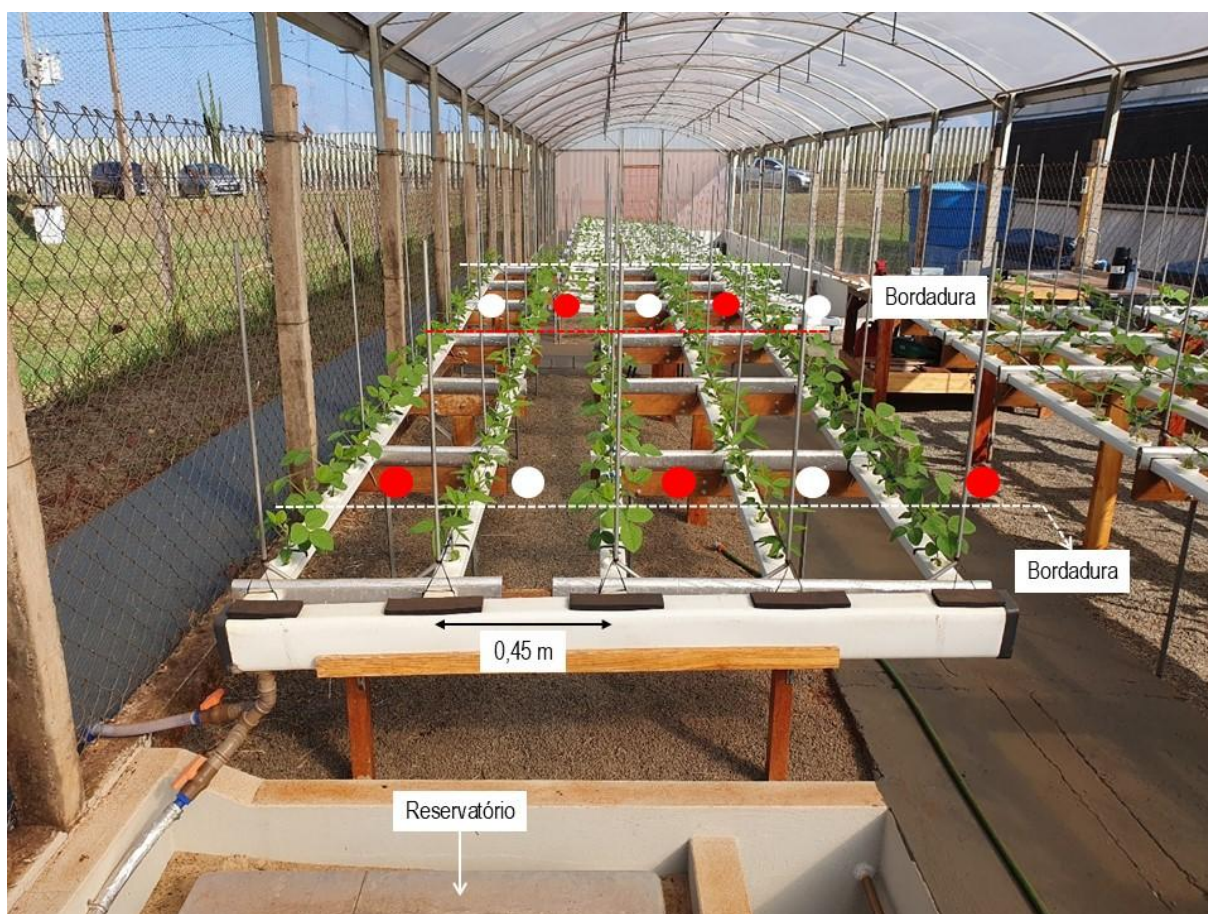
A bancada de cultivo do sistema NFT, apresentada na Figura 38, foi composta por cinco perfis hidropônicos de 6,00 metros de comprimento, espaçados 0,45 m um do outro, instalados em declividade de 5% com capacidade para 22 plantas distanciadas de 0,25 m, totalizando 110 plantas, permitindo a alocação de 55 plantas de cada cultivar.

O sistema apresentava reservatório único de 700 litros de capacidade e volume de trabalho de 500 litros (Figura 38), disponibilizando 4,55 litros de solução nutritiva por planta. A tubulação para a circulação da solução continha um registro do tipo gaveta para controle de vazão, conjunto motobomba de ½ HP (185 W) com recalque e retorno para fins de aeração da solução nutritiva. A vazão do sistema foi programada para 2,5 L min⁻¹ para cada perfil e circulação permanente.

4.2 SOLUÇÃO NUTRITIVA DOS TRATAMENTOS

O balanceamento de macronutrientes da solução nutritiva foi confeccionado pela metodologia proposta por Prieto Martinez e Clemente (2011) empregando os parâmetros de absorção e balanço de nutrientes apresentado por Araújo (2018) e Moreira (1999), respectivamente. Para o balanceamento dos micronutrientes foram utilizados os valores apresentados por Epstein e Bloom (2005) com modificações.

Figura 38 – Bancada de cultivo do sistema NFT (*Nutrient Film Technique*). Os círculos vermelho e branco simbolizam os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® na disposição aleatória empregada, respectivamente. Em destaque a bordadura nas partes inicial e final, e distância entre perfis hidropônicos. O reservatório na parte inferior abaixo do nível do solo.



Fonte: O próprio autor

A solução nutritiva para a condução do experimento foi composta pelas

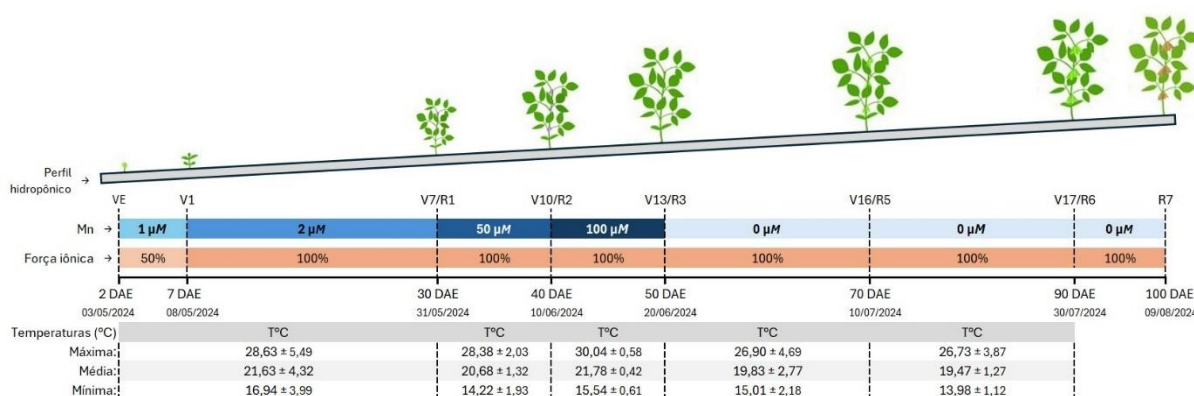
seguintes fontes: KNO_3 – 1,73 mM, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 1,15 mM, NH_4NO_3 – 0,43 mM, KH_2PO_4 – 1,91 mM, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ – 2,13 mM, $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ – 0,23 mM, H_3BO_3 – 25 μM , $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ – 2 μM , $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 2 μM , $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ – 0,5 μM , $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ – 0,15 μM , FeEDDHA – 43 μM e FeNa_2EDTA – 89,53 μM . Em relação às soluções estoque (SE), as fontes de macronutrientes e Fe foram armazenadas em recipientes independentes, enquanto os micronutrientes B, Mn, Zn, Cu e Mo compunham uma SE conjunta.

A água potável empregada na dissolução das fontes de nutrientes no preparo da solução de trabalho (ST) apresentava um valor médio de condutividade elétrica (CE) de 0,09 dS m^{-1} e pH 6,75. Desta forma, quando empregada com 100% da força iônica a solução nutritiva apresentava CE de 1,28 dS m^{-1} , pH de 5,80 e potencial osmótico (ψ_π) estimado de – 0,043 MPa. As correções de pH foram realizadas pela adição de HCl 0,5 N ou KOH 0,1 N, quando o valor de pH estava acima ou abaixo de 6,00, respectivamente.

Os índices pH, CE e temperatura ($^{\circ}\text{C}$) da solução nutritiva foram monitorados diariamente, apresentando médias e desvios-padrão de $6,00 \pm 0,31$ e $1,27 \pm 0,16$ dS m^{-1} e $25,4 \pm 3,18^{\circ}\text{C}$, respectivamente. Sob aeração constante, a solução nutritiva foi renovada a cada 10 dias. Como período adaptativo foi empregada solução nutritiva diluída a 50% da força iônica máxima, a pH 6,0, por cinco dias, até o estágio fenológico V1 (7 DAE). Após essa fase a concentração da solução foi elevada para 100% da força iônica com 2 μM Mn, permanecendo as plantas nessa condição por 23 dias até o estágio V7 (30 DAE), como diagramado na Figura 39.

Para promover as variações na disponibilidade do Mn durante o ciclo de desenvolvimento da planta de soja, uma SE com B, Zn, Cu e Mo foi confeccionada, sendo o Mn adicionado separadamente por meio de uma outra SE com 50 mM Mn, sendo o único nutriente a partir do estágio V7 a apresentar alterações planejadas na concentração até o final do experimento. No intervalo compreendendo os estádios de V7 a V10 (30 a 40 DAE) as plantas foram submetidas à 50 μM Mn, por meio da adição de 1 ml da SE de 50 μM Mn por litro de ST. No período seguinte, do estágio V10 ao V13 (40 a 50 DAE), 2 ml da SE de 50 μM Mn foram adicionados por litro de ST, gerando uma concentração de 100 μM Mn. A partir do estágio V13 (50 DAE) as ST foram confeccionadas sem a adição de Mn até o estágio fenológico R7 (100 DAE), como representado na Figura 39.

Figura 39 – Representação do desenvolvimento da planta de soja no perfil hidropônico com as variações na disponibilidade de Mn da solução nutritiva aplicadas, associados aos respectivos estádios fenológicos e dias após a emergência (DAE) de início e término do tratamento. Na parte inferior temperaturas máxima, média, mínima e respectivos desvios padrão para cada fase de disponibilidade de Mn.



Fonte: O próprio autor.

4.3 ANÁLISES FISIOLÓGICAS

As análises fisiológicas foram realizadas somente no estágio fenológico V13, aos 50 DAE, na terceira folha partindo do ápice para base (folha recém madura). As medidas da taxa fotossintética (A – $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 (C_i – $\mu\text{mol mol}^{-1}$), condutância estomática (g_s – $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e transpiração (E – $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) foram efetuadas com analisador portátil IRGA (Infrared Gas Analyzer, Marca LI-COR, modelo LI6400XT) com luz 90% vermelha e 10% azul, câmara de $2,0 \text{ cm}^2$, com temperatura do bloco de 24°C e densidade de fluxo de fótons igual a $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

O teor de clorofila foi avaliado com aparelho SPAD-502 (Soil Plant Analysis Development Index). O teor de clorofila foi estimado pela equação, conforme transformação proposta por Rodrigues et al. (2012).

$$\text{Teor de Clorofila} = (\text{Valor do SPAD} \times 0,0007) - 0,0071 \text{ (Eq. 9)}$$

Por meio dos dados obtidos de fotossíntese (A), concentração interna de CO_2

(C_i), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) foram calculadas a eficiência instantânea no uso da água (EUA), eficiência instantânea de carboxilação (EIC) e eficiência intrínseca no uso da água (E_iUA) empregando as seguintes equações apresentadas por DA SILVA et al. (2013).

$$EUA = \frac{A}{E} \text{ (Eq. 10)}$$

$$EIC = \frac{A}{C_i} \text{ (Eq. 11)}$$

$$E_iUA = \frac{A}{g_s} \text{ (Eq. 12)}$$

4.4 VARIÁVEIS BIOMÉTRICAS DA PARTE AÉREA E DAS RAÍZES

As análises biométricas da parte aérea e do sistema radicial foram realizadas nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6, correspondendo a 30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente, conforme apresentado na Figura 39. Após a retirada das plantas dos perfis hidropônicos, estas foram acondicionadas em baldes contendo água potável e transportadas ao laboratório. Parte aérea e sistema radicial foram separados por meio de corte no colo da planta. Na parte aérea foram determinados o comprimento da haste principal (CHP – medida do ponto de separação entre raiz e parte aérea até a base da gema apical, cm), número de nós da haste principal (NHP), número de ramificações (RHP). No sistema radicial foram mensurados o comprimento (COMP, cm), volume de raiz fresca (VOLR – determinado por imersão em proveta de 1000 mL) e massa da matéria fresca de raízes (MFR, g).

Depois de coletadas as variáveis biométricas em tecido fresco, as amostras foram secas em estufa com circulação de ar forçada a 60°C até atingirem massa contante, com determinação da massa da matéria seca da parte aérea (MSPA, g) e massa da matéria seca de raízes (MSR, g). A variável densidade do sistema radicial (DENSUR), em base de matéria seca, foi calculado pela equação 13 a seguir.

$$DENSUR = \frac{VOLR}{MSR} \text{ (Eq. 13)}$$

Onde DENS_R representa a densidade do sistema radicial (g cm^{-3}), VOL_R o volume do sistema radicial fresco (cm^3) e MS_R a massa da matéria seca de raízes (g).

4.5 ANÁLISE DOS TEORES DE MACRO E MICRONUTRIENTES DA PARTE AÉREA E RAÍZES

Os teores de macro e micronutrientes foram realizados nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 correspondendo a 30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente. A quantificação do N foi realizada por digestão sulfúrica e determinação por colorimetria (Searle, 1984). Para os demais macros e micronutrientes, exceto B, foi efetuada digestão nítrico-perclórica, e a partir do extrato foram determinados os teores de Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn por espectrofotometria de absorção atômica (EAA), S por turbidimetria de sulfato de bário, P por espectrofotometria e o K por fotometria de chama, conforme proposto por Malavolta et al. (1997).

4.6 EXTRAÇÃO DAS FORMAS DE MANGANÊS(II) NAS RAÍZES

As extrações das formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas no apoplasto do córtex do sistema radicial das plantas de soja foram realizadas nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 correspondendo a 30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente.

4.6.1 Manganês (II) Trocável

A extração da fração de Mn trocável adsorvido ao sistema radicial das plantas de soja foi realizada pela solução $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0,05 M proposta por Munns et al. (1963a). Para operacionalizar o procedimento de extração foi confeccionada uma SE $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0,1 M. Para extração foram empregados 500 ml da SE com 500 ml de

água potável a pH 6,5 por 30 min.

4.6.2 Manganês (II) Complexado

Para determinação da fração de Mn denominada de complexada foi utilizada a solução de EDTA 0,05 M a pH 7,0, com modificação no valor do pH, conforme Santos et al. (2010). A solução extratora foi confeccionada pela adição de 130 ml de NaOH 1 N em 750 ml de água potável gerando uma solução alcalina com pH 12. Posteriormente, sob agitação, foram adicionados 14,61 g de EDTA ácido e, ao final da dissolução a solução apresentou pH 5,5. Posteriormente foi realizada titulação com NaOH 1 N e adequação de volume para 1000 ml e tempo de extração de 30 min.

4.6.3 Manganês (II) Precipitado

A fração de Mn nomeada de precipitada foi extraída pela metodologia proposta por Wang (2003) com modificações. Em associação à solução composta por $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 2 mM e $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 0,5 mM foi adicionado HCl 50 mM, permanecendo o tempo de 30 min de extração à 5°C. Devido a necessidade de armazenamento da solução extratora à 5°C, uma SE com $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 4 mM, $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 1 mM e HCl 100 mM foi preparada. Para extração foram utilizados 500 ml da SE com 500 ml de água potável.

4.6.4 Procedimento de Extração das Formas de Manganês

A determinação das formas de Mn(II) adsorvidas às raízes foi realizada em cinco plantas de cada cultivar nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6. Após a retirada das plantas dos perfis hidropônicos, estas foram acondicionadas em baldes contendo água potável e transportadas ao laboratório. Parte aérea e raiz foram separados e coletados os parâmetros biométricos em tecido fresco. O sistema radicial,

íntegro e total, foi fixado no suporte do tipo “sabonete”, de forma a permanecer suspenso na solução extratora em becker de um litro, conforme demonstrado na Figura 40. Como procedimento de lavagem do sistema radicial foi empregada a submersão em água potável pelo período de uma hora, para posteriormente iniciar o processo de extração.

As formas adsorvidas de Mn trocável, complexada e precipitada foram extraídas de forma sequencial em beckers distintos, nesta mesma ordem, com volume de solução extratora de um litro e período de extração de 30 min para cada uma das formas de Mn(II). Durante a mudança entre as soluções extradoras as raízes não foram lavadas com água, permanecendo suspensas até o escoamento da solução extratora no respectivo becker.

Figura 40 – Processo de extração das formas de Mn(II). (A) Sistema radicial fixo ao suporte do tipo “sabonete”, em destaque (seta amarela a esquerda,) permanecendo suspenso na solução extratora. Em (B) e (C) na parte inferior esquerda, detalhe das raízes imersas na solução extratora no interior do becker.



Fonte: O próprio autor.

Dentro de cada período de extração a agitação foi realizada manualmente por meio de suspensão/imersão do sistema radicial por três vezes sucessivas a cada cinco minutos, totalizando 15 ciclos de suspensão/imersão em cada extração. O Mn foi determinado no extrato por EAA e os dados expressos em mg Mn kg⁻¹ massa seca de raiz, calculados pela equação 14.

$$\text{Mn(II) adsorvido} = \frac{\text{Leitura EAA (mg L}^{-1}\text{)} \times 1000}{\text{MSR (g)}} \quad (\text{Eq. 14})$$

4.7 ANATOMIA DE TECIDOS DO CAULE

As amostras de tecidos do caule foram retiradas em três plantas de cada genótipo nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6, correspondendo a 30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente. Os seguimentos do caule foram retirados da região do nó cotiledonar (VC) e dos entrenós correspondentes entre as folhas dos estádios fenológicos V5-V6, V7-V8, V9-V10 e V11-12 como ilustrado na Figura 41. Devido ao desenvolvimento da planta em função dos DAE, a quantidade de entrenós amostrados por planta aumentou em função do estágio fenológico.

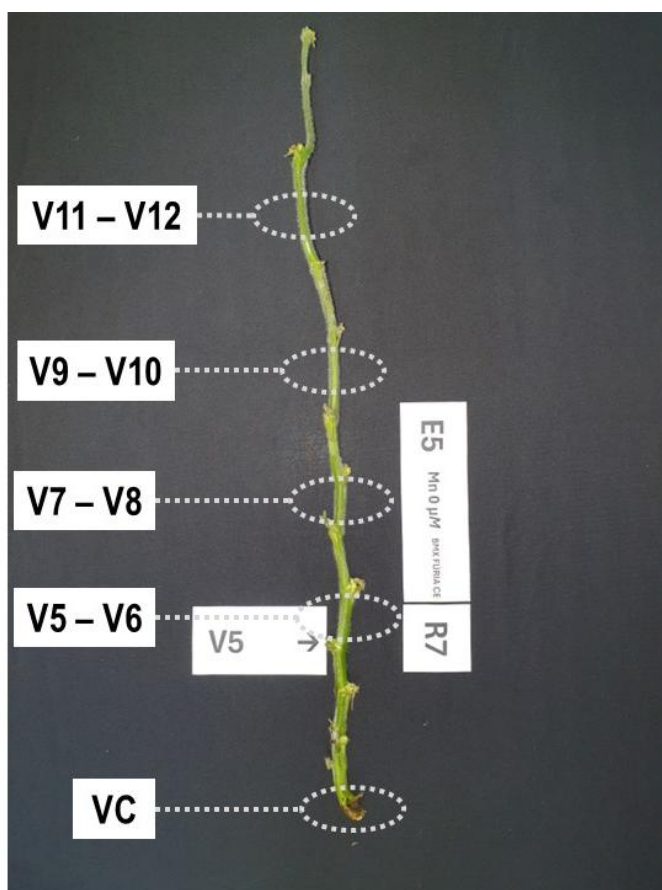
No estágio fenológico V7 foram retiradas amostras as regiões VC e V5-V6, em V10 as regiões (VC, V5-V6 e V7-V8), em V13 (VC, V5-V6, V7-V8 e V9-10), e em V16 e R6 foram amostradas todas as regiões consideradas. Após retiradas as amostras foram depositadas em tubo do tipo Falcon de 15 ml e fixadas em FAA_{50%} (Formaldeído, ácido acético glacial e álcool etílico 50% na relação de 5:5:90, v:v:v) (Johansen, 1940), e armazenadas em geladeira por 20 dias a 8°C. Depois de fixadas em FAA_{50%} foram desidratadas em álcool etílico 50% por 48 horas, e posteriormente, armazenadas em álcool etílico 70%.

Os cortes dos segmentos de caule foram confeccionados manualmente e corados com Safrablau (Azul de astra 1% em ácido tartárico 2% em H₂O e Safranina 1% em H₂O, 15:1, v:v). ou azul de toluidina. A safranina colore em tonalidade vermelha as frações lignificadas da parede celular do tecido, destacando xilema primário (X1), xilema secundário (X2), capa de fibra do floema primário (CFF1) e regiões da epiderme (E). O azul de astra na tonalidade azul destaca as porções de

celulose do tecido, permitindo a visualização das frações compreendidas pela medula (M), floema secundário (F2) e córtex (C), conforme exemplificado na Figura 42.

Enquanto azul de toluidina destaca em tonalidade azul as frações lignificadas da parede celular dos tecidos destacando xilema primário (X1), xilema secundário (X2), capa de fibra do floema primário (CFF1) e regiões da epiderme (E). E na tonalidade vermelha/roxa as porções de celulose do tecido, permitindo a visualização das frações compreendidas pela medula (M), floema secundário (F2) e córtex (C).

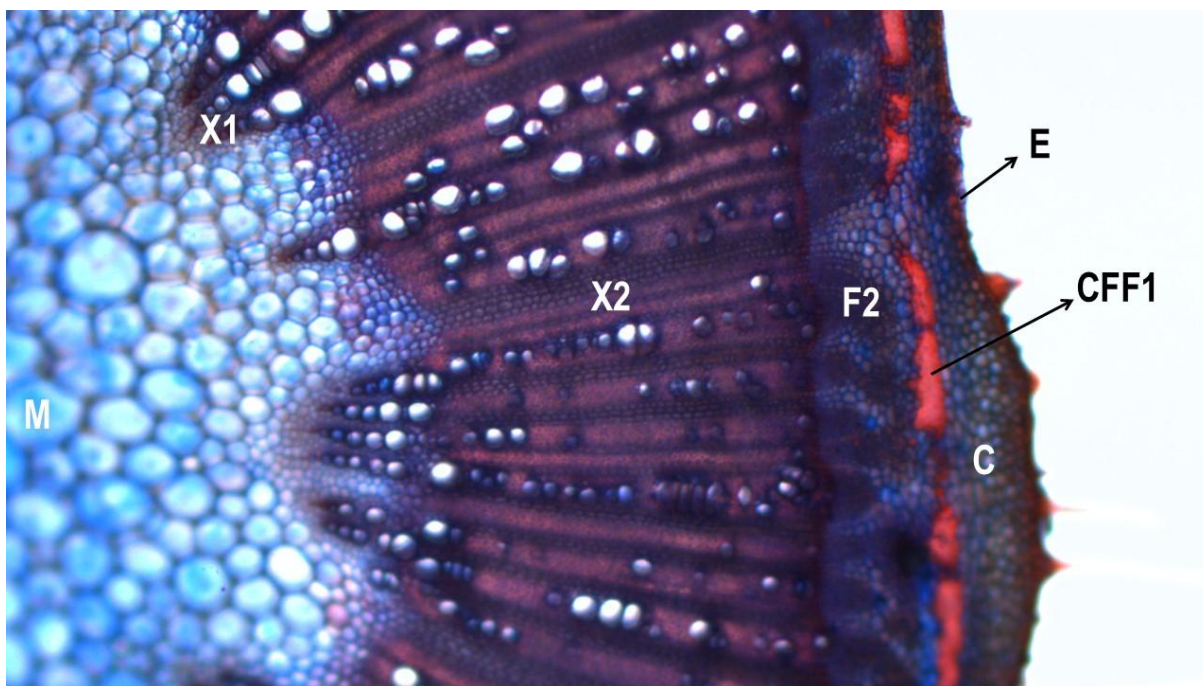
Figura 41 – Ilustração das regiões do caule amostradas para anatomia de tecidos do caule da planta de soja no estágio fenológico R7, aos 90 dias após a emergência.



Fonte: O próprio autor.

Para identificação das estruturas dos tecidos os cortes foram montados em lâminas não permanentes e fotografadas em microscópio Leica® DM4500 B com câmera DFC 300FX e software LAS X Life Science.

Figura 42 – Seção transversal do caule de soja corada com Safrablau e identificação dos tecidos: medula (M), xilema primário (X1), xilema secundário (X2), floema secundário (F2), capa de fibras do floema primário (CFF1), córtex (C) e epiderme (E)(Aumento 40X).



Fonte: O próprio autor.

4.8 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

O delineamento experimental utilizado foi em blocos casualizados em arranjo fatorial 2 x 5, sendo dois genótipos e cinco épocas correspondendo aos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6, com 10 repetições, exceto para as formas de Mn(II) e dados de nutrientes nas raízes (5 repetições), e análises fisiológicas (25 repetições). Os dados foram submetidos ao teste de normalidade dos resíduos (Shapiro e Wilk, 1965), seguido de análise de variância (ANOVA) e Teste F a 5% de significância empregando o software SISVAR (Ferreira, 2001). Os gráficos foram confeccionados com auxílio do Microsoft Excel®. Para as variáveis analisadas as diferenças foram obtidas pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 ANÁLISES FISIOLÓGICAS

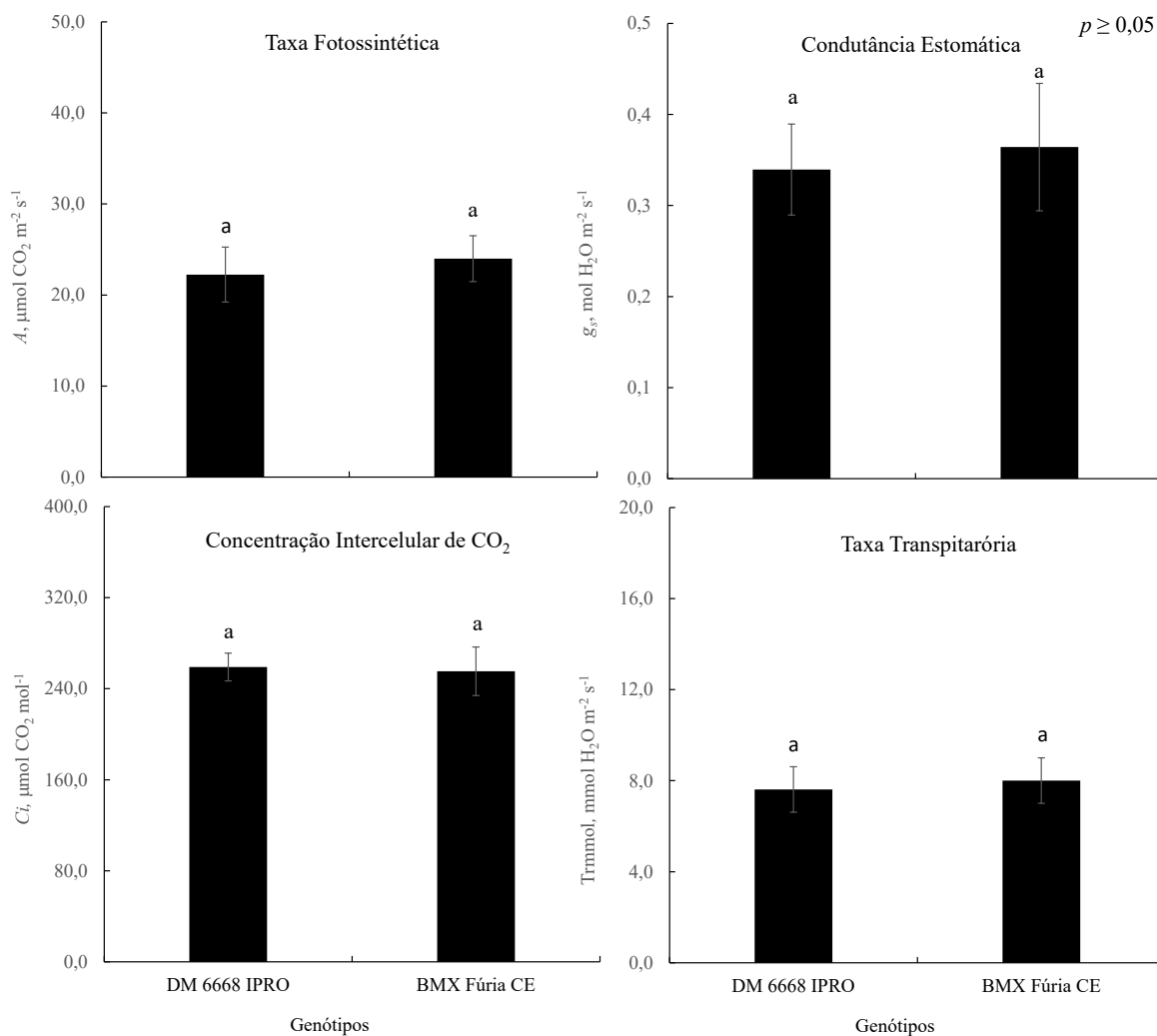
As análises fisiológicas foram realizadas somente no estágio fenológico V13 (50 DAE), tomando-se como referência a folha recém madura (terceira folha do ápice para base). Os dados das medidas da taxa fotossintética ($A - \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 ($C_i - \mu\text{mol mol}^{-1}$), condutância estomática ($g_s - \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e transpiração ($E - \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® foram apresentadas na Figura 43, não apresentando diferença entre os genótipos para o Teste de Tukey a 5% de significância.

Para a taxa fotossintética (A) o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou o valor de $22,24 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® o valor de $24,00 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Para o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® a concentração interna de CO_2 na câmara estomática (C_i) foi de $258,90 \mu\text{mol mol}^{-1}$, e para o cultivar BMX FÚRIA CE® foi de $255,28 \mu\text{mol mol}^{-1}$. A condutância estomática apresentou valores de $0,34$ e $0,36 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente. Enquanto a taxa transpiratória (E) foi de $7,61 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ no genótipo e $8,01 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ no genótipo BMX FÚRIA CE®.

As variáveis fisiológicas taxa fotossintética (A), condutância estomática (g_s) e taxa transpiratória (E) apresentaram valores semelhantes aos obtidos por Santos et al. (2017) com o cultivar BMX Potência RR® em solução nutritiva com $100 \mu\text{M Mn}$, enquanto os valores da concentração interna de CO_2 (C_i) foram inferiores ao valor de $304 \mu\text{mol mol}^{-1}$ apresentado pelo autor.

O valor do teor de clorofila, calculado pela Eq.9, e os valores dos índices eficiência instantânea no uso da H_2O (EUA), eficiência instantânea de carboxilação (EIC) e eficiência instantânea no uso de H_2O ($E_i\text{UA}$), para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® foram apresentados na Figura 44. Para o teor de clorofila houve diferença entre os genótipos pelo Teste de Tukey a 5% de significância, com valores de $279,80$ e $286,60 \text{ mg m}^{-2}$ para os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente.

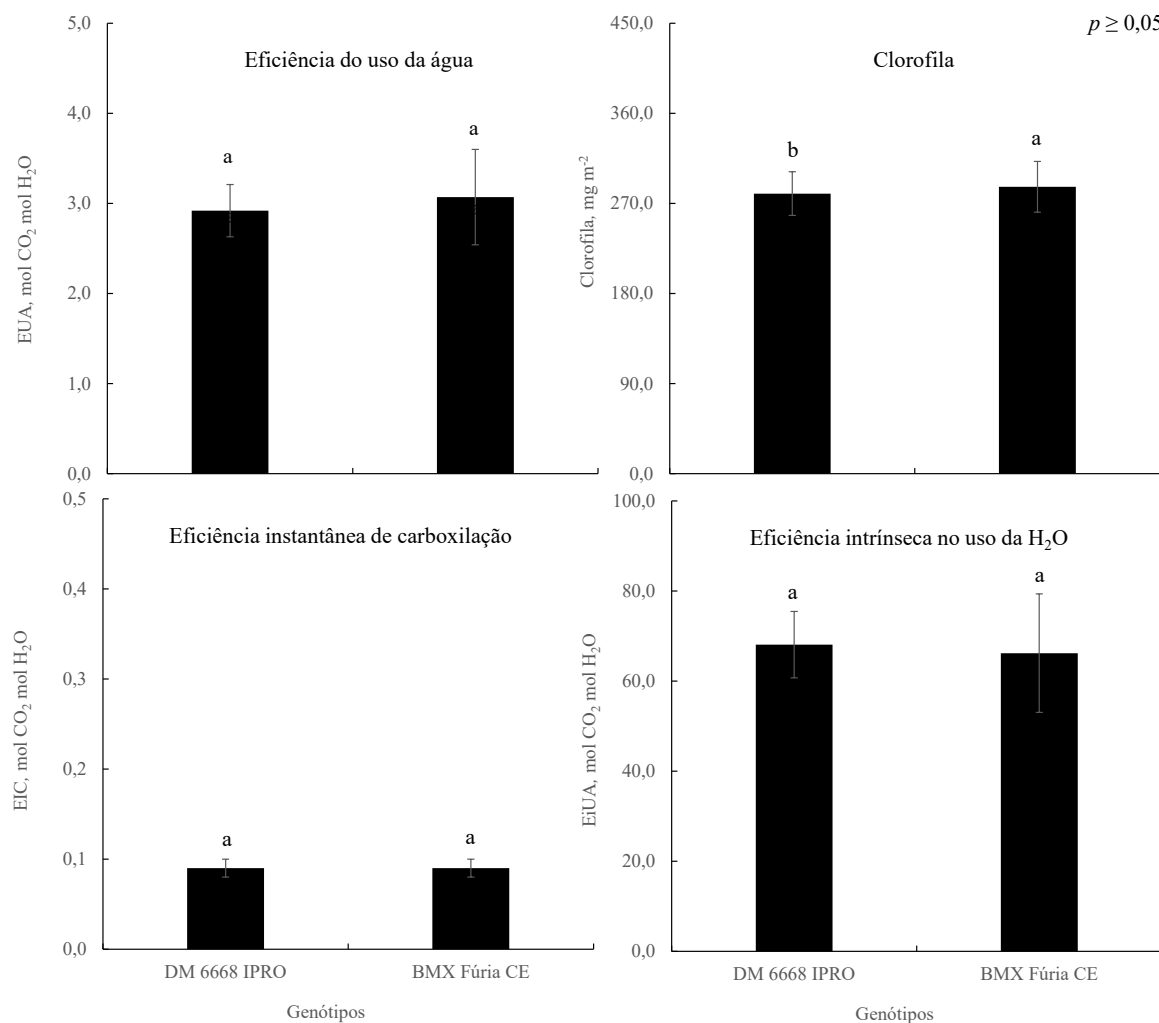
Figura 43 – Efeito de 100 μM Mn em solução nutritiva nos genótipos DONMARIO 66i68 IRPO® e BMX FÚRIA CE®, estágio fenológico V13 (50 DAE), sobre as variáveis fisiológicas taxa fotossintética (A – $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 (C_i – $\mu\text{mol mol}^{-1}$), condutância estomática (g_s – $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiração (E – $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).



Fonte: O próprio autor.

Para os índices EUA, EIC e E_i UA não houve diferença entre os genótipos pelo Teste de Tukey a 5% de significância. O EUA fornece a quantidade de μmol de CO_2 fixado por mol de H_2O consumida. O cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um valor de EUA de 2,92, enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® um valor de 3,07. O índice EIC fornece a taxa de carboxilação pela relação entre taxa fotossintética e concentração interna de CO_2 na câmara estomática, onde ambos os cultivares apresentaram o mesmo valor de 0,09.

Figura 44 – Efeito de 100 μM Mn em solução nutritiva nos genótipos DONMARIO 66i68 IRPO® e BMX FÚRIA CE®, estágio fenológico V13 (50 DAE), sobre o teor de clorofila (mg m^{-2}) e os índices de eficiência instantânea no uso da água (EUA), eficiência instantânea de carboxilação (EIC) e eficiência intrínseca no uso da água (EiUA).



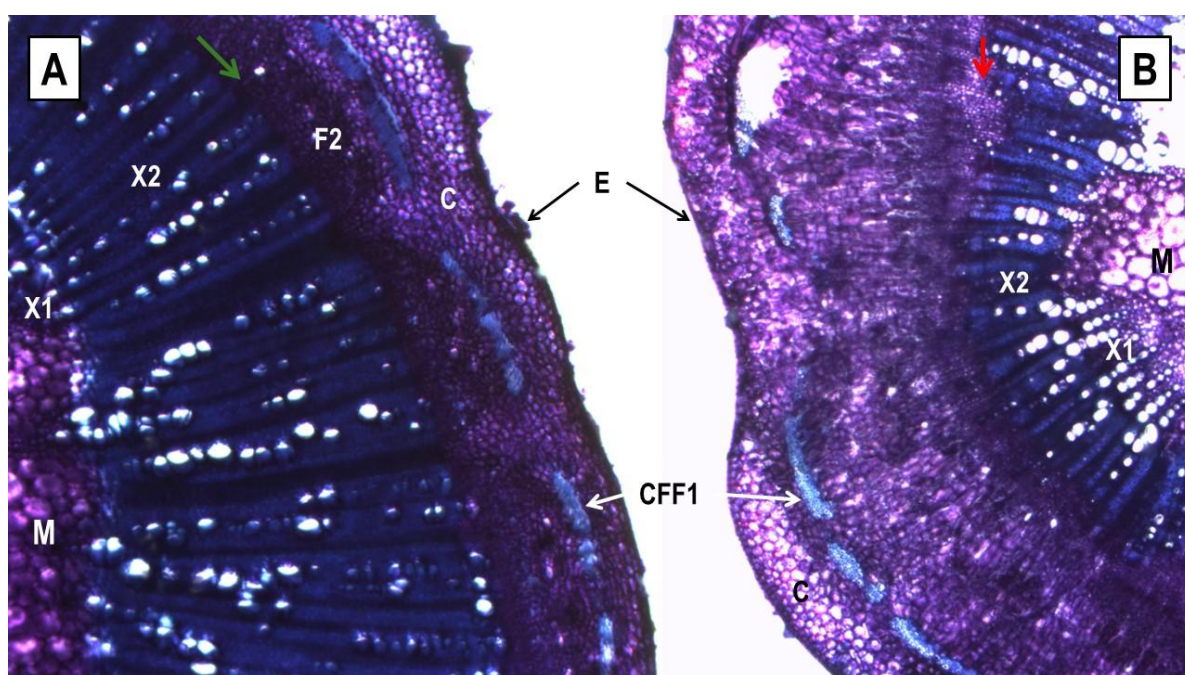
Fonte: O próprio autor.

O índice EiUA fornece a quantidade de μmol de CO_2 fixado em relação à condutância estomática. Para o índice EiUA o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou valor de 66,19, enquanto o genótipo BMX FÚRIA CE® o valor de 68,10.

5.2 ANATOMIA DE TECIDOS DO CAULE

A seção transversal do caule da planta de soja com disposição adequada de tecidos a ser empregada como referência foi apresentada na Figura 42. As imagens apresentadas a seguir são de plantas de soja cultivadas em solução nutritiva com disponibilidade variável de Mn, como esquematizado na Figura 39, ambas no estágio fenológico R6 (90 DAE). Na Figura 45 são apresentadas as seções do caule do entrenó V5-V6 do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® (em A, lado esquerdo) e do entrenó V7-V8 do genótipo BMX FÚRIA CE® (em B, lado direito), obtidos pelo emprego do corante azul de toluidina e aumento de 40X.

Figura 45 – Seções transversais do caule da planta de soja corada com azul de toluidina. Em (A) região do entrenó V5-V6 do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® com disposição de tecidos adequada. A seta verde indica a posição do câmbio vascular. (B) Caule do genótipo BMX FÚRIA CE® na região do entrenó V7-V8 com alterações na atividade do câmbio vascular (CV) e formação irregular do floema secundário (F2). A seta vermelha indica mudança da atividade do CV com paralização na formação do xilema secundário (X2) e produção de tecido parenquimático. Demais tecidos: (M) medula, (X1) xilema primário, (CFF1) capa de fibras do floema primário, (C) córtex e (E) epiderme. Aumento 40X.



Fonte: O próprio autor.

O corante azul de toluidina confere a coloração azul para as áreas com deposição lignina, enquanto as porções de celulose permanecem na coloração arroxeada. Pela análise da Figura 45A, o caule do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou uma disposição normal dos tecidos, com uma linha do meristema lateral câmbio bem definida (indicado pela seta verde), e visualmente apresentando atividade normal. Houve adequada formação do xilema secundário (X2), com elementos de vaso de calibre regular e linhas de raios com frequência e número de células características da planta de soja.

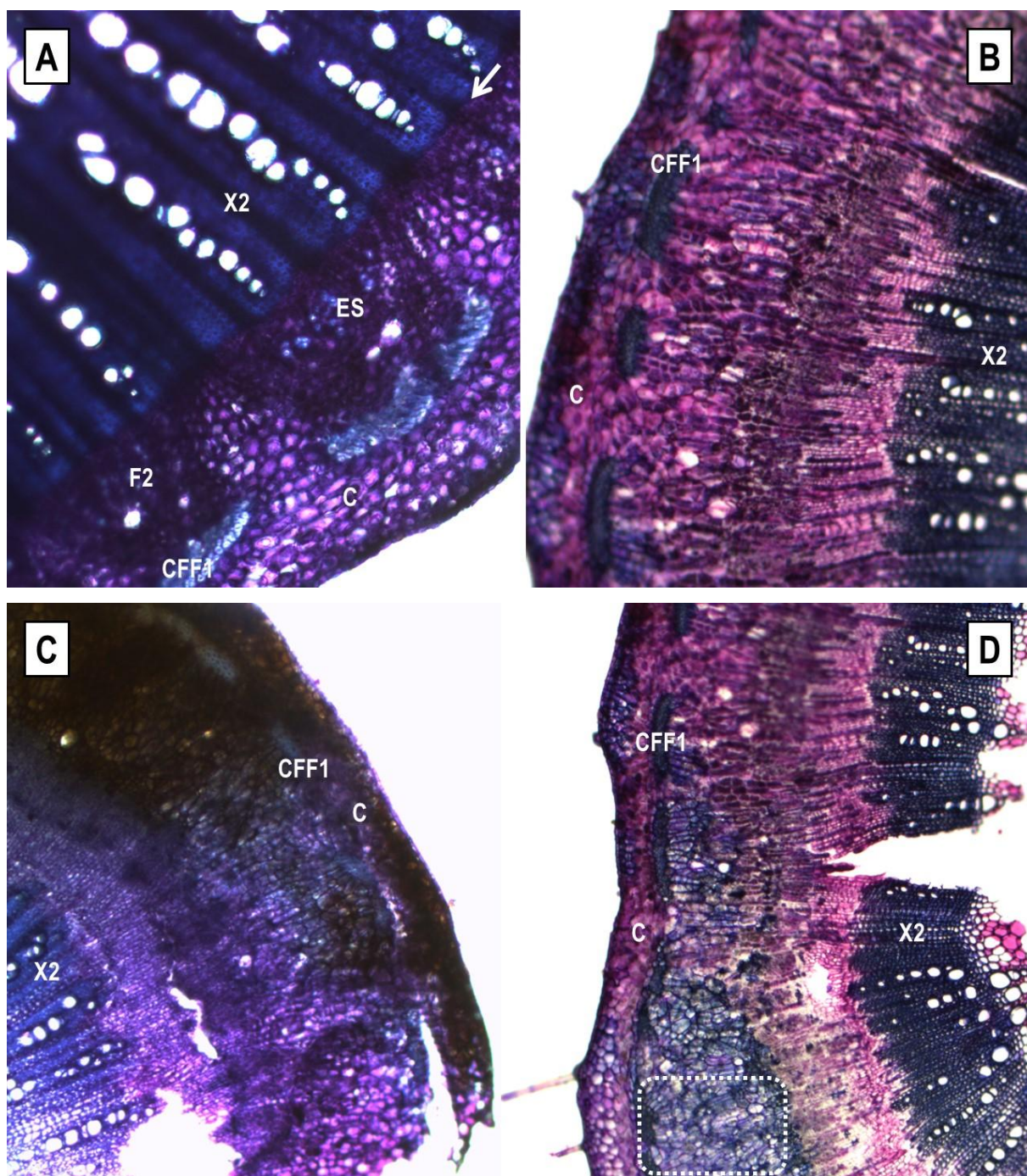
As células que compõem a linha de raios, representados pelas linhas mais escuras entre os elementos de vaso no X2, ao contrário das demais células desse tecido, apresentam protoplasto sendo responsáveis pela conexão entre os tecidos vasculares xilema e floema, além de realizarem o transporte de fotoassimilados presentes na seiva do floema para o armazenamento na medula (M) (Evert, 2013).

O floema secundário (F2) também apresentou disposição normal, com elementos de tubo crivado, células companheiras e presença de esclerênquima. Mais externamente ao F2 as capas de fibra do floema primário (CFF1) bem formadas e ainda presentes imprimindo resistência ao caule. Na parte mais externa é possível visualizar o córtex (C), um tecido parenquimático, com regularidade e células de tamanho adequados. Em contrapartida, quando analisamos a seção do caule do genótipo BMX FÚRIA CE® na Figura 45B, de imediato é possível notar algumas diferenças.

Na região periférica da seção do caule há poucas modificações, com córtex apresentando células mais volumosas e uma CFF1 bem formada. Entretanto a área de tecido externa ao X2 é mais extensa quando comparada com a mesma região na Figura 45A. A seta vermelha na Figura 45B aponta para uma suposta posição do meristema câmbio vascular indicando alteração na atividade do tecido. Pela imagem foi possível observar a manutenção do ciclo de divisões celulares, visto que há formação de células, porém, com produção de células parenquimáticas em substituição às células destinadas à formação de X2 e F2.

A Figura 46A destaca o F2 com desenvolvimento normal e uma linha cambial definida no genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®. As regiões de coloração roxa mais escura, ao redor da identificação em formato de arco conectados aos raios do X2 representam o F2.

Figura 46 – Seções transversais do caule da planta de soja corada com azul de toluidina. (A) região do entrenó V5-V6 do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®. A seta branca indica o câmbio vascular (CV), floema secundário com desenvolvimento normal. Presença de esclerênquima (ES) e parênquima do floema com disposição adequada. Imagens B, C e D região do entrenó V7-V8 do genótipo BMX FÚRIA CE®.com alteração na atividade do CV observado pela desconfiguração do floema secundário (F2) e substituição por tecido parenquimático.



Fonte: O próprio autor.

As Figuras 46B a 46D são do genótipo BMX FÚRIA CE®, além de linhas cambiais irregulares, há a formação de um tecido parenquimático espesso, com células de formato irregular e ausência de F2 definido. Na Figura 46C há uma extensa área oxidada de coloração mais escura, algo incomum em tecidos com atividade regular. Ao passo que na Figura 46D há uma grande área com deposição de lignina na coloração azul, destacada pelo retângulo pontilhado branco, algo incomum para essa região do caule.

Essas alterações de ordem anatômica visualizadas no caule do genótipo BMX FÚRIA CE® proporcionaram modificações na distribuição de fotoassimilados entre fonte e dreno. A ausência de um F2 definido e funcional alterou a distribuição de fotoassimilados para as vagens em desenvolvimento. A Figura 47 apresenta um comparativo entre as plantas de soja aos 90 DAE, em (A) (lado esquerdo) o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® com disposição normal dos tecidos do caule e desenvolvimento adequado de vagens., e em (B) (lado direito) o genótipo BMX FÚRIA CE® com alterações na atividade do câmbio vascular e ausência de F2 funcional.

Figura 47 – Diferença na formação de vagens entre os genótipos (A) DONMARIO 66i68 IPRO® e (B) BMX FÚRIA CE®, aos 90 dias após a emergência (DAE). Em (B) sinais externos do câmbio vascular com atividade alterada. A desconfiguração do floema secundário impossibilitou o transporte de fotoassimilados aos drenos reprodutivos. Em destaque, paralização do processo de formação das vagens.



Fonte: O próprio autor.

Na comparação entre as Figuras 47A e 47B foi possível observar uma grande diferença no número de vagens entre os genótipos. Em destaque na Figura 47B foi possível visualizar que houve a fecundação das flores e desenvolvimento inicial de estruturas reprodutivas do nó, contudo devido à ausência de transporte de fotoassimilados houve paralização no processo de desenvolvimento das vagens. Para as demais variáveis biométricas analisadas, possíveis interferências da ausência de um F2 definido e funcional foram realizadas nas seções pertinentes a cada variável.

Durante o período de condução do experimento, no interior da unidade experimental haviam mais plantas de soja de ambos os genótipos cultivadas em solução nutritiva com $2\ \mu\text{M}$ Mn e alocadas em diferentes posições. Nessas condições as plantas do genótipo BMX FURIA CE[®] também apresentaram alterações na atividade do meristema lateral câmbio, com modificações similares na anatomia dos tecidos do caule.

Desta forma, as alterações visualizadas não foram proporcionadas pela elevação (50 e $100\ \mu\text{M}$) na disponibilidade de Mn na solução nutritiva. O genótipo BMX FÚRIA CE[®] dentro do senso de cultivares disponíveis apresenta uma participação considerável, e nas condições de campo com semeadura realizada nas datas permitidas pelo zoneamento agroclimático para a cultura da soja não tem ocorrido relatos a respeito de ausência ou alterações no desenvolvimento de vagens.

O detalhe entre as condições de execução do experimento e o desenvolvimento do genótipo à campo reside nas épocas de semeadura diferentes. As datas de semeadura recomendadas pelo zoneamento agroclimático para a cultura da soja na região edafoclimática 201 permitem o desenvolvimento das plantas na primavera/verão, enquanto o experimento foi conduzido no outono/inverno. A atividade do meristema lateral câmbio é influenciada pelo fotoperíodo (Cutter, 2013), e isso pode ter modificado a programação de diferenciação do tecido. Associado a isso, há a diferenças nas temperaturas devido as estações do ano.

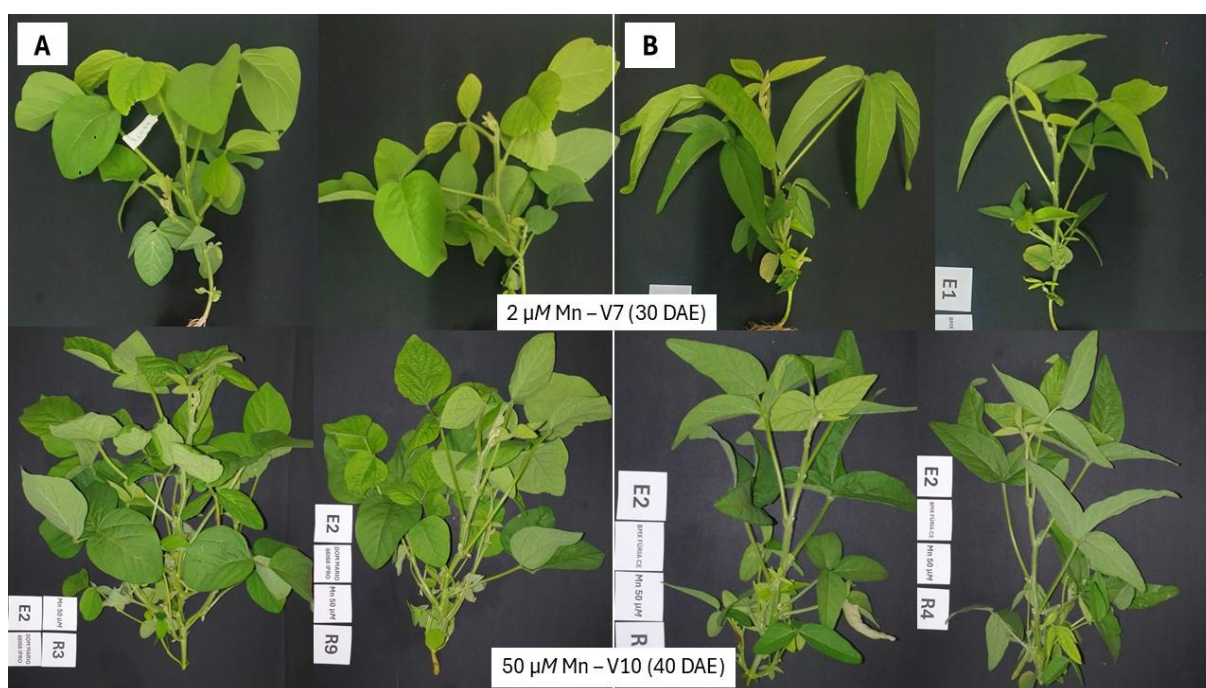
Na literatura disponível, o volume de trabalhos a respeito da atividade do câmbio vascular é restrito, sendo assim, outros experimentos necessitam ser realizados para delimitar o real fator responsável pelas alterações visualizadas no presente trabalho.

5.3 VARIÁVEIS BIOMÉTRICAS DA PARTE AÉREA E DAS RAÍZES

5.3.1 Variáveis Biométricas da Parte Aérea

As avaliações das variáveis biométricas da parte aérea foram realizadas nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6, correspondendo aos 30, 40, 50, 70 e 90 DAE. A Figura 48 apresenta imagens das plantas de soja, genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (em A, no lado esquerdo) e BMX FÚRIA CE® (em B, no lado direito) nas avaliações em V7 e V10. Até o estágio fenológico V7 (metade superior da Figura 48) as plantas cresceram em solução nutritiva com 2 μM Mn, concentração essa considerada como adequada para o fornecimento do elemento em solução. No estágio V7 a concentração de Mn foi alterada para 50 μM , permanecendo as plantas nessa concentração do estágio V7 ao V10, correspondendo a 10 dias nessa condição.

Figura 48 – Parte aérea das plantas de soja, lado esquerdo (A) genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e lado direito (B) genótipo BMX FÚRIA CE®. Na parte superior plantas no estágio fenológico V7 (30DAE) em solução contendo 2 μM Mn. Na parte inferior plantas no estágio V10 (40 DAE) cultivadas por 10 dias em solução com 50 μM Mn.



Fonte: O próprio autor.

A Figura 49 apresenta imagens das plantas de soja nas avaliações realizadas nos estádios V13, V16 e R6. No estágio V10 a concentração de Mn da solução foi alterada para 100 μM , permanecendo essa concentração até o estágio V13. Desta forma, a parte superior da Figura 49 apresenta plantas que passaram pela elevação na concentração de Mn em solução, crescendo 10 dias com 50 μM e 10 dias com 100 μM Mn.

No estágio V13 o Mn foi retirado da formulação da solução nutritiva, desta forma, a parte intermediária da Figura 49 apresenta as plantas na avaliação realizada no estágio V16 que cresceram em solução sem a adição de Mn por 20 dias, após os períodos de 50 e 100 μM Mn em solução. E na parte inferior da Figura 49 estão as plantas no estágio R6 que cresceram 40 dias em solução com ausência de adição de Mn após as elevações de 50 e 100 μM Mn em solução. Ao final, a análise das variáveis biométricas leva em consideração plantas que cresceram inicialmente em condição de disponibilidade normal de Mn, e passaram por duas condições de incremento com posterior queda na disponibilidade de Mn em solução, simulando as condições de fornecimento na solução do solo de áreas derivadas de material de origem do solo rico em Mn.

Os dados das variáveis biométricas estágio fenológico vegetativo (representada por Vn), estágio reprodutivo (representado por Rn), seguindo a escala de Fehr et al. (1971), e comprimento da haste principal (CHP, em cm) foram apresentados na Tabela 11. Os genótipos de soja com hábito de crescimento indeterminado continuam a emitir novos nós após o florescimento pleno (R2). No presente experimento a emissão de novos nós ocorreu até 70 DAE, correspondendo ao estágio R5, como apresentado na Figura 39. Para facilitar a interpretação da toxidez por Mn, optou-se pela representação por estádios Vn, que além de ser uma escala progressiva, apresenta o número de folhas emitidas por cada período de disponibilidade de Mn.

Para as variáveis Vn e Rn na Tabela 11, os dados representam as médias das plantas de soja amostradas, como na ocasião da avaliação nem todas as plantas apresentavam exatamente o mesmo estágio, os resultados apresentam casas decimais. Para os valores de Vn o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® foi superior apresentando um número de folhas 15% maior, com interação entre as fontes de variação genótipo e estágio fenológico.

Os genótipos apresentam Grupo de Maturidade Relativa (GMR) próximos, 6,6

e 6,5 para DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente.

Figura 49 - Parte aérea das plantas de soja, no lado esquerdo (A) genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e no lado direito (B) genótipo BMX FÚRIA CE®. Parte superior plantas no estágio fenológico V13 (DAE) cultivadas por 10 dias em solução com 100 μM Mn. Na parte intermediária e inferior, plantas nos estádios V16 (70 DAE) e R6 (90 DAE), em ambas, plantas cultivadas por 20 dias com ausência de adição de Mn em solução.



Fonte: O próprio autor.

Com disponibilidade adequada de Mn em solução (2 μM) não houve diferença entre os cultivares em relação à variável Vn, entretanto, com a elevação na

concentração de Mn em solução, para 50 e posteriormente 100 μM , o genótipo BMX FÚRIA CE® passou a emitir um número menor folhas apresentando resultados de Vn inferiores quando comparado ao genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® conforme apresentado na Tabela 11.

Na variável Rn a interação entre as fontes também foi significativa. O genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou desenvolvimento normal, com estádios Rn em progressão. No genótipo BMX FÚRIA CE® a ausência de um floema secundário definido e funcional, devido as alterações anatômicas no caule, retardou o crescimento das vagens a partir de V13 (50 DAE), proporcionando a diferença entre os genótipos no estágio V16.

Tabela 11 – Valores das variáveis biométricas da parte aérea, estágio fenológico vegetativo (Vn) e reprodutivos (Rn) pela escala de Fehr et al. (1971), e valores do comprimento da haste principal (CHP - em centímetros cm), para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		V(n)		R(n)		CHP (cm)
Genótipo						
DM 66i68 IPRO® (D)		12,02 a		3,36 a		39,78 a
BMX FÚRIA CE® (F)		10,44 b		2,88 b		36,60 b
Estádio		D	F	D	F	$\bar{x}$
V7		7,00 dA	7,00 dA	1,00 dA	1,00 cA	21,88 c
V10		9,60 cA	8,30 cB	2,00 cA	2,00 bA	33,62 b
V13		12,70 bA	11,00 bB	2,10 cA	2,20 bA	43,41 a
V16		15,20 aA	12,80 aB	5,14 bA	2,52 bB	44,95 a
R6		15,60 aA	13,10 aB	6,60 aA	6,70 aA	47,10 a
Média:		11,23		3,12		38,19
F. V.	F _{tab}	----- Teste F ($p \leq 0,05$): Valores de F calculado (F _{cal}) -----				
Estádio (a)	2,48	286,019*		300,907*		102,975*
Genótipo (b)	3,96	87,324*		17,932*		11,827*
a × b	2,48	7,185*		21,867*		0,584ns
CV%		7,53		18,28		12,09

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$). *g.l.resíduo* = 81.

Fonte: O próprio autor.

No comprimento da haste principal (CHP), medida do colo da planta à base da gema apical do caule, não houve interação entre as fontes de variação. O incremento no CHP foi observado até o estágio V13 (50 DAE), com o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentando um valor médio de CHP (39,78 cm), 8,69% superior em relação ao genótipo BMX FÚRIA CE® com média de 36,60 cm de CHP.

Na Tabela 12 foram apresentados os valores das variáveis biométricas diâmetro do caule (mm), número de nós da haste principal (NHP) e número de ramos da haste principal (RHP). No diâmetro da haste principal não houve diferença entre os genótipos e a interação entre as fontes de variação também não foi significativa. O diâmetro da haste principal nos genótipos aumentou até o estágio V16, sendo um fator não influenciado pelo incremento na disponibilidade de Mn em solução.

Tabela 12 – Valores das variáveis biométricas da parte aérea, diâmetro do caule (mm), número de nós da haste principal (NHP) e número de ramos da haste principal (RHP), para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		Diâmetro (mm)		NHP		RHP	
Genótipo							
DM 66i68 IPRO® (D)		7,38 a		13,64 a		6,86 a	
BMX FÚRIA CE® (F)		7,43 a		11,60 b		4,46 b	
Estádio		$\bar{x}$	D	F	D	F	
V7		4,00 d	9,10 dA	8,10 dB	4,90 dA	4,80 abA	
V10		6,07 c	11,80 cA	9,60 cB	6,00 cdA	4,00 bB	
V13		7,71 b	14,50 bA	12,70 bB	8,60 aA	5,60 aB	
V16		9,20 a	16,20 aA	13,80 aB	8,00 abA	3,80 bB	
R6		9,81 a	16,60 aA	14,10 aB	6,80 bcA	4,10 bB	
Média:		7,36	12,65		5,66		
F.V.	F _{tab}	----- Teste F ($p \leq 0,05$): Valores de F calculado (F _{cal}) -----					
Estádio (a)	2,48	137,573*		241,646*		12,211*	
Genótipo (b)	3,96	0,068ns		139,645*		107,641*	
a * b	2,48	1,314ns		2,650*		8,540*	
CV%		12,27		6,62		20,44	

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$). *g.l.resíduo* = 81.

Fonte: O próprio autor.

No NHP houve diferença entre os genótipos e a interação entre as fontes foi significativa, com o DONMARIO 66i68 IPRO® apresentando em média 13,64 nós na haste principal, valor 17,6% superior ao BMX FÚRIA CE® (11,60 nós), e NHP superior em todos os estádios analisados. Para a variável RHP, similar ao NHP, houve diferença entre genótipos e interação significativa entre as fontes de variação. O genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um RHP médio de 6,86, valor 53% superior ao genótipo BMX FÚRIA CE® com média de 4,46 ramos. O RHP é uma característica genética do cultivar, contudo, no estágio V7 ambos os genótipos apresentaram o mesmo valor de RHP, com diferença emergindo e sendo mantida somente após a variação na disponibilidade de Mn em solução.

Com incremento dos estádios Vn, dependendo da arquitetura do cultivar e do índice de área foliar (IAF), as ramificações com saldo fotossintético negativo podem ser descartadas pela planta de soja. Este fato foi observado no genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, do estágio V16 até R6 há redução de 8 para 6,80 ramos na haste principal em média, representado 15% do valor de RHP. Para o genótipo BMX FÚRIA CE® a flutuação nos valores de RHP não proporcionou diferenças, demonstrando que as alterações anatômicas observadas no caule não modificaram a variável RHP.

Os dados referentes a produção de biomassa da parte aérea foram apresentados na Tabela 13, onde todas as variáveis apresentaram interação significativa entre as fontes de variação genótipo e estágio fenológico. Em função das alterações anatômicas presentes no genótipo BMX FÚRIA CE®, a biomassa da parte aérea foi apresentada de forma dividida como massa de caule e folhas, e massa total da parte aérea, representada pelo somatório das frações caule, folhas e vagens. Essa divisão possibilita visualizar o efeito da ausência de um floema secundário funcional na formação de vagens, além de constatar se a modificação na atividade do câmbio vascular modificou o acúmulo de matéria seca em outros órgãos.

Para a biomassa da parte aérea, representada pela fração caule e folhas, houve diferenças entre os genótipos, com o DONMARIO 66i68 IPRO® apresentando valores médios de 108,44 g e 20,24 g para matéria fresca e seca dessa fração, respectivamente. Esses valores foram 92% e 79% superiores aos apresentados pelo genótipo BMX FÚRIA CE®, com média de 54,44 g e 11,30 g de matéria fresca e seca, respectivamente.

Tabela 13 – Valores das variáveis biométricas da parte aérea, massa da matéria fresca e seca (g) das frações caule + folhas e total (caule + folhas + vagens), para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação	Matéria fresca (g)				Matéria seca (g)			
	(caule + folhas)		(caule + folhas + vagens)		(caule + folhas)		(caule + folhas + vagens)	
Genótipo								
DM 66i68 IPRO® (D)	108,44 a		132,39 a		20,24 a		30,07 a	
BMX FÚRIA CE® (F)	56,44 b		60,94 b		11,30 b		13,60 b	
Estádio	D	F	D	F	D	F	D	F
V7	25,08dA	14,68cA	25,08eA	14,68dA	3,31eA	2,05cA	3,31dA	2,05dA
V10	68,42cA	35,92cB	68,42dA	35,92cdB	10,72dA	6,16cB	10,72dA	6,16cdA
V13	120,05bA	60,08bB	120,05cA	60,08bcB	22,12cA	12,08bB	22,12cA	12,08bcB
V16	188,63aA	82,15abB	188,63bA	82,15abB	28,27bA	15,50bB	41,88bA	18,12bB
R6	140,03bA	88,65aB	259,77aA	111,86aB	36,78aA	20,70aB	72,32aA	29,62aB
Média:	82,37		96,67		15,77		21,84	
F.V.	F _{tab}	----- Teste F (<i>p</i> ≤ 0,05): Valores de F calculado (F _{cal}) e coeficiente de variação (CV) -----						
Estádio (a)	2,48	133,577*		123,109*		140,190*		169,316*
Genótipo (b)	3,96	208,534*		180,949*		129,652*		154,659*
a × b	2,48	19,718*		22,062*		11,751*		32,964*
CV%		21,92		22,47		24,90		30,31

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

g./l.resíduo = 81.

Fonte: O próprio autor.

O incremento na disponibilidade de Mn em solução proporciona respostas diferentes em função do genótipo, como apresentado por Lavres Junior et al. (2008). Segundo os autores, uma disponibilidade de 100 μM Mn em solução proporcionou reduções de 22 e 48% na matéria seca total dos cultivares de soja IAC 31 e Santa Rosa quando comparados ao cultivar IAC15.

Quando comparamos os valores de NHP e RHP dos genótipos, os dados da Tabela 12 demonstram que o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um valor de NHP 17,6% superior e um valor de RHP 53% maior, além de folhas com formato ovaladas conferindo um maior IAF, como apresentado na Figura 48. Desta forma, a diferença observada na produção de biomassa da parte aérea foi influenciada mais pelas características genéticas dos cultivares do que pela elevação na disponibilidade de Mn em solução.

Entretanto quando analisamos cada genótipo separadamente dentro dos estádios fenológicos (Vn) pode-se observar o efeito da elevação na disponibilidade de Mn em solução sobre o acúmulo de biomassa. Para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® a matéria fresca da fração caule e folhas foi crescente até o estágio V16. No estágio R6, para o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® a variável apresentou redução de 188,63 para 140,03 g (Tabela 13), motivada pela redução no número de ramos da haste principal de 8 para 6,8, como apresentado na Tabela 12. Enquanto para o genótipo BMX FÚRIA CE® os incrementos foram crescentes até o estágio R6 devido à ausência na perda de ramificações.

Os incrementos em relação à matéria seca da fração caule e folhas, para ambos os genótipos, foram crescentes até o estágio R6. Este fato demonstrou que a flutuação na disponibilidade de Mn em solução não interferiu no acúmulo de matéria seca dos genótipos, assim como a ausência de um floema secundário definido e funcional não modificou a taxa de acúmulo de matéria seca da fração caule e folhas do genótipo BMX FÚRIA CE®.

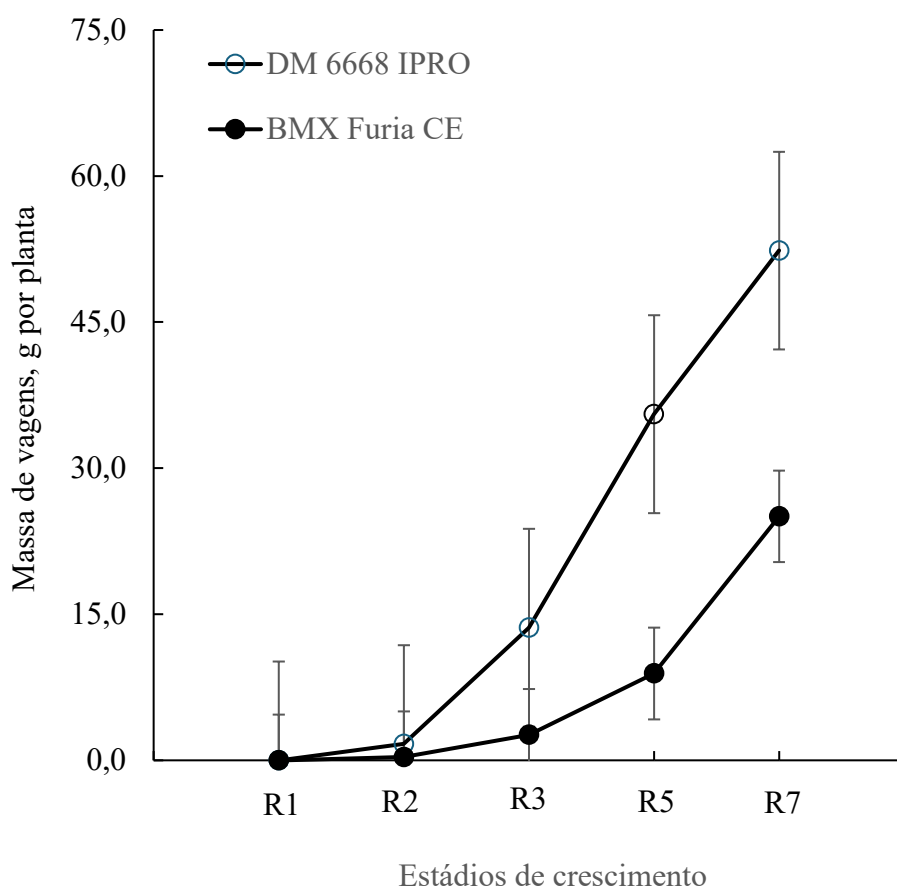
Considerando a biomassa total da parte aérea, representada pelo somatório de caule, folhas e vagens, o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou acúmulo médio de 132,39 g e 30,07 g por planta, para matéria fresca e seca, respectivamente. Quando comparado à produção de biomassa do genótipo BMX FÚRIA CE®, com médias de 60,94 g e 13,60 g, esses valores são 217% e 221% superiores para matéria fresca e seca da parte aérea, respectivamente. De forma semelhante à fração da biomassa representada pela fração caule e folhas, a análise entre cultivares fornece

um resultado inerente as características genéticas dos materiais.

Quando a biomassa total da parte aérea de cada genótipo em relação aos estádios fenológicos considerados é analisada, os dados da Tabela 13 demonstram que, para ambos os genótipos, a flutuação na disponibilidade de Mn em solução durante o ciclo de desenvolvimento das plantas de soja não proporcionou reduções no acúmulo de matéria fresca e seca total da parte aérea, visualizado pelos valores crescentes da variável do estágio fenológico V7 ao R6.

A análise do acúmulo de biomassa total da parte aérea do genótipo BMX FÚRIA CE[®] pelos dados apresentados na Tabela 13, ofusca o efeito das alterações anatômicas visualizadas no caule sobre o processo de formação de vagens. A Figura 50 apresenta a evolução da massa seca de vagens (pericarpo + grãos) em função dos estádios fenológicos reprodutivos para ambos os cultivares.

Figura 50 – Evolução da massa seca de vagens (g) para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO[®] e BMX FÚRIA CE[®] em função dos estádios fenológicos reprodutivos (Fehr et al., 1971).



Fonte: O próprio autor.

Até o estágio R2, representado pelo estágio V10 (40 DAE) na Figura 39, a diferença entre a massa seca das estruturas reprodutivas foi pequena, como pode ser visualizado na Figura 50. Nos estádios seguintes, a massa seca de vagens do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® aumenta, apresentando valores médios de 13,61, 35,54 e 52,34 g por planta nos estádios reprodutivos R3, R5 e R7, respectivamente. Para o genótipo BMX FÚRIA CE® os incrementos nos estádios R3, R5 e R7 são menores apresentando uma massa seca de vagens média de 2,61, 8,92 e 26,79, respectivamente. Pela análise da Figura 50 foi possível verificar que a partir do estágio V13, aos 50 (DAE), as alterações anatômicas observadas nas seções do caule do genótipo BMX FÚRIA CE® modificaram o fluxo de carboidratos proporcionando alterações negativas no processo de formação de vagens no genótipo.

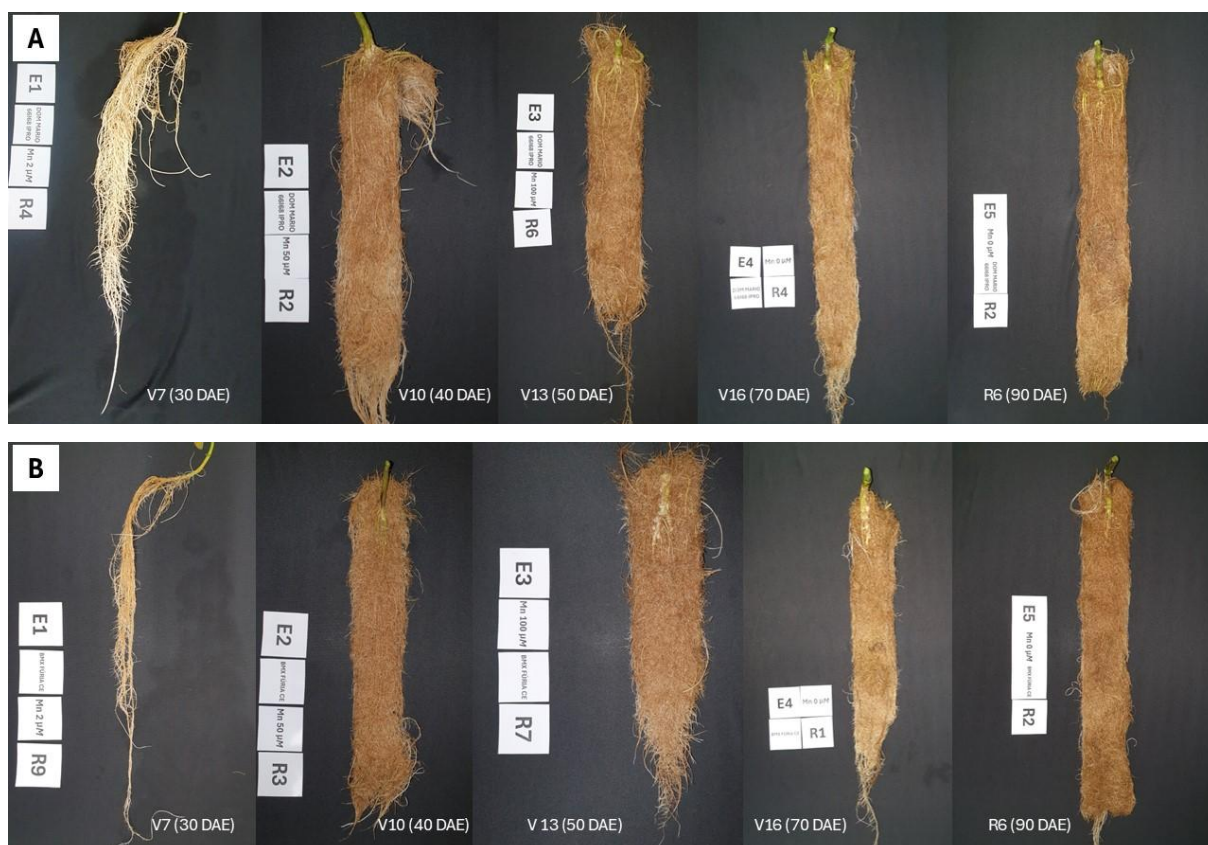
A dinâmica da variável matéria seca total da parte aérea, apresentada na Tabela 13, difere dos dados presentes na literatura. Lavres Junior et al. (2008) apresentaram os efeitos de 2, 100, 150, 200 e 250 μM Mn em solução sobre plantas de soja. Para uma disponibilidade de 100 μM Mn na solução nutritiva os autores relatam reduções na matéria seca total da planta de soja de 11, 17 e 29% para os cultivares IAC 15, Santa Rosa e IAC31, respectivamente. Enquanto Santos et al. (2017) com o cultivar BMX Potência RR apresentam um resultado de 26% de redução na biomassa da parte aérea, para um período de desenvolvimento de 10 dias em solução nutritiva com concentração de 100 μM Mn.

Essa diferença entre os dados da literatura e os obtidos no presente trabalho foram proporcionadas por três fatores. Primeiro, pelo fator genética, como discutido anteriormente, a resposta de cada cultivar perante a toxidez por Mn é inerente as características genotípicas de cada material. Segundo, os autores empregaram concentrações fixas de Mn em solução, sendo assim, durante todo o período de tratamento as plantas de soja cresceram em condições de alta disponibilidade de Mn. E terceiro, pelo sistema empregado na condução do experimento. Os autores trabalharam com solução nutritiva em vasos com agitação da solução realizada somente pela injeção de ar destinada à oxigenação da solução. ao passo que no presente experimento os genótipos foram cultivados no sistema NFT. No NFT a circulação da solução nutritiva no interior dos perfis hidropônicos reduz a formação de dupla camada elétrica na região da rizosfera promovendo uma melhor absorção de nutrientes.

5.3.2 Variáveis Biométricas da Raiz

Para as variáveis biométricas do sistema radicial, as avaliações foram realizadas nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6, juntamente com a coleta de dados da parte aérea. A Figura 51 apresenta imagens do sistema radicial das plantas de soja, na parte superior em (A), raízes do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e em (B) na parte inferior, as raízes do genótipo BMX FÚRIA CE®. Em cada estágio foram mensurados o comprimento do sistema radicial (cm), volume (cm^3), massa da matéria fresca e seca, e a densidade (DENSUR) calculada pela equação 13, sendo os dados apresentados na Tabela 14. Para todas as variáveis a interação entre as fontes variação genótipo e estádios fenológicos não foi significativa pelo teste F a 5% de significância.

Figura 51 – Sistema radicial das plantas de soja em solução nutritiva, na parte superior (A) genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e na parte inferior (B) genótipo BMX FÚRIA CE®, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 aos 30, 40, 50, 70 e 90 dias após a emergência (DAE), respectivamente.



Fonte: O próprio autor.

Tabela 14 – Valores das variáveis biométricas do sistema radicial, comprimento (cm), volume (cm³), massa da matéria fresca (g), massa da matéria seca (g) e densidade (DENS_R, g cm⁻³), para os genótipos soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		Comprimento (cm)	Volume (cm ³)	Matéria fresca (g)	Matéria seca (g)	DENS _R ⁽¹⁾ (g cm ⁻³)
Genótipo						
DONMARIO 66i68 IPRO®		51,92 a	114,34 a	92,83 a	6,10 a	0,052 b
BMX FÚRIA CE®		47,82 a	76,14 b	58,97 b	4,11 b	0,055 a
Estádio Fenológico		$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\bar{x}$
V7		54,72 ab	28,45 d	13,78 c	0,72 d	0,026 d
V10		44,51 bc	50,50 cd	48,94 b	2,69 c	0,056 b
V13		38,36 c	65,20 c	68,73 b	4,97 b	0,080 a
V16		57,77 a	142,55 b	114,07 a	8,21 a	0,058 b
R6		54,00 ab	189,50 a	133,97 a	8,93 a	0 048 c
Média:		49,87	95,24	75,90	5,10	0,050
F.V.	F _{tab}	----- Teste F ($p \leq 0,05$): Valores de F calculado (F _{cal}) e coeficiente de variação (CV) -----				
Estádio (a)	2,48	7,509*	55,517*	42,916*	72,640*	159,898*
Genótipo (b)	3,96	2,386ns	21,909*	25,984*	28,965*	7,246*
a × b	2,48	1,281ns	0,587ns	1,013ns	2,003ns	2,285ns
CV%		26,90	42,85	43,75	36,07	12,77

⁽¹⁾ Densidade obtida pelo volume do sistema radicial fresco dividido pela matéria seca.

Valores na coluna seguidos pela mesma letra não diferem pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$). *g.l.resíduo* = 81.

Fonte: O próprio autor.

Para o comprimento do sistema radicial, pela forma como foi mensurado, a variação nos valores representa alterações no comprimento das raízes de baixa ordem e não do comprimento da raiz principal. A análise dentro do fator genótipo não apresentou diferenças entre os cultivares de soja DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, como apresentado na Tabela 14. Entretanto quando a variável foi analisada em relação aos estádios fenológicos foi possível visualizar o efeito da toxidez por Mn sobre o crescimento das raízes de 2ª e 3ª ordens.

O incremento na disponibilidade de Mn em solução de 2 μM em V7, para 100 μM em V13, proporcionou alteração no comprimento do sistema radicial de 54,72 para 38,36 cm, representando uma redução de 30%, semelhante aos valores apresentados por Liu et al. (2019), Liu et al. (2021), Liu et al. (2022) e Liu et al. (2023), para 100 μM Mn em solução. Com a ausência de adição de Mn em solução, o sistema radicial retomou o crescimento, com comprimento alcançando 57,77 cm no estágio V16 (0 μM), representando 50% de incremento em comprimento durante o período de 20 dias.

Em relação ao volume do sistema radicial houve diferença entre os cultivares. O genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um valor médio de 114,34 cm^3 , com volume do sistema radicial 50% superior ao genótipo BMX FÚRIA CE® (76,14 cm^3). Diferentemente da variável comprimento, o volume do sistema radicial não apresenta resultados negativos devido ao incremento na disponibilidade de Mn em solução. Dos estádios V7 ao V13, a elevação na disponibilidade de Mn de 2 para 100 μM Mn, o sistema radicial reduz em comprimento, ao passo que o volume aumenta aproximadamente 2,2 vezes, de 28,45 para uma média de 65,20 cm^3 (Tabela 14).

Na variável massa da matéria fresca e seca do sistema radicial também houve diferença entre os cultivares, como visualizado na Tabela 14. O genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou médias de 92,83 e 6,10 g de massa da matéria fresca e seca, respectivamente. Enquanto o genótipo BMX FÚRIA CE® apresentou médias de 58,97 e 4,11 g respectivamente, para massa da matéria fresca e seca do sistema radicial. O cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® nas disponibilidades de Mn em solução aplicadas (50 e 100 μM) teve uma produção de raízes em massa 50% superior ao genótipo BMX FÚRIA CE®.

Diferentemente da variável comprimento, a massa do sistema radical, em base seca, não demonstrou reduções com as concentrações de 50 e 100 μM Mn aplicadas na solução nutritiva. Dados diferentes foram apresentados por Lavres Junior et al.

(2008) em experimento onde o crescimento do sistema radicial foi avaliado ao longo do ciclo de desenvolvimento da planta. Segundo os autores, com 2 μM de Mn em solução os cultivares Santa Rosa, IAC 15 e IAC 31 apresentaram 7,28, 6,60 e 6,48 g de massa seca de raízes. Enquanto na concentração de 100 μM a massa seca de raízes foi de 4,53, 4,03 e 4,89 g, para os cultivares Santa Rosa, IAC 15 e IAC 31, representando reduções de 38, 39 e 25% na produção de massa seca do sistema radicial, respectivamente.

Esse contraste entre os resultados obtidos no presente trabalhos e os dados apresentados por Lavres Junior et al. (2008) pode ter sido proporcionado pelos diferentes sistemas de cultivos empregados. Os autores cultivaram os genótipos em vasos contendo solução nutritiva, ao passo que o experimento apresentado foi confeccionado no sistema NFT. Com uma solução nutritiva circulante contendo nutrientes, especialmente o cálcio (Alam et al, 2006), o sistema NFT proporcionou condições para o incremento em massa das raízes da planta de soja mesmo em condições de toxidez por Mn

Para a variável densidade (DENS_R) houve diferenças entre os materiais, com o genótipo BMX FÚRIA CE[®] apresentando densidade 5% superior ao genótipo DONMARIO 66i68 IPRO[®]. Em relação aos estádios fenológicos analisados, o incremento na concentração de Mn em solução proporcionou aumentos na densidade do sistema radicial. Do estágio V7 ao V10, quando a concentração de Mn foi elevada de 2 para 50 μM , a densidade saiu de 0,026 para 0,056 cm^3 , representado um aumento de 2,15 vezes. De V10 a V13, quando a concentração de Mn aumentou de 50 para 100 μM , a densidade aumenta novamente, passando de 0,056 para 0,080 cm^3 , representando uma elevação de 1,43 vezes.

Resultados na literatura com plantas de soja no sistema NFT, e com concentrações de Mn variável ao longo do ciclo de desenvolvimento da planta são escassos. Os resultados obtidos demonstraram que plantas de soja em crescimento sob condições de disponibilidade adequada de Mn (2 μM), quando submetidas a condições de toxidez por Mn (50 e 100 μM) há redução no crescimento das raízes de baixa ordem (1^a e 2^a) pelos mecanismos apresentados por Liu et al. (2023) (Figura 28), resultando em redução no comprimento.

Entretanto, as raízes de alta ordem (4^a e 5^a) continuam a apresentar crescimento visto que o sistema radicial aumentou 6,9 vezes em massa seca e 2,2 vezes em volume do estágio V7 ao V13, quando o Mn em solução passou de 2 para

100 μM . Outro fator que colabora para o incremento em massa do sistema radicial é o espessamento da parede celular, que de forma associada, resultou no incremento de 3 vezes na densidade ao final do período de exposição a 100 μM Mn em solução. O aumento na espessura da parede celular, assim como o incremento dos espaços no apoplasto do córtex do sistema radicial são mecanismos empregados pela planta de soja em condições de toxidez por Mn para maior adsorção do elemento evitando que altas concentrações de Mn acessem a rota simplástica de absorção (Lavres Junior et al., 2010).

5.4 TEORES DE MACRO E MICRONUTRIENTES DA PARTE AÉREA E DAS RAÍZES

Os resultados dos teores de macro e micronutrientes presentes na folha diagnóstico, na parte aérea, e no sistema radicial das plantas de soja não submetidas ao processo de extração das formas de Mn(II) foram apresentados na sequência separadamente.

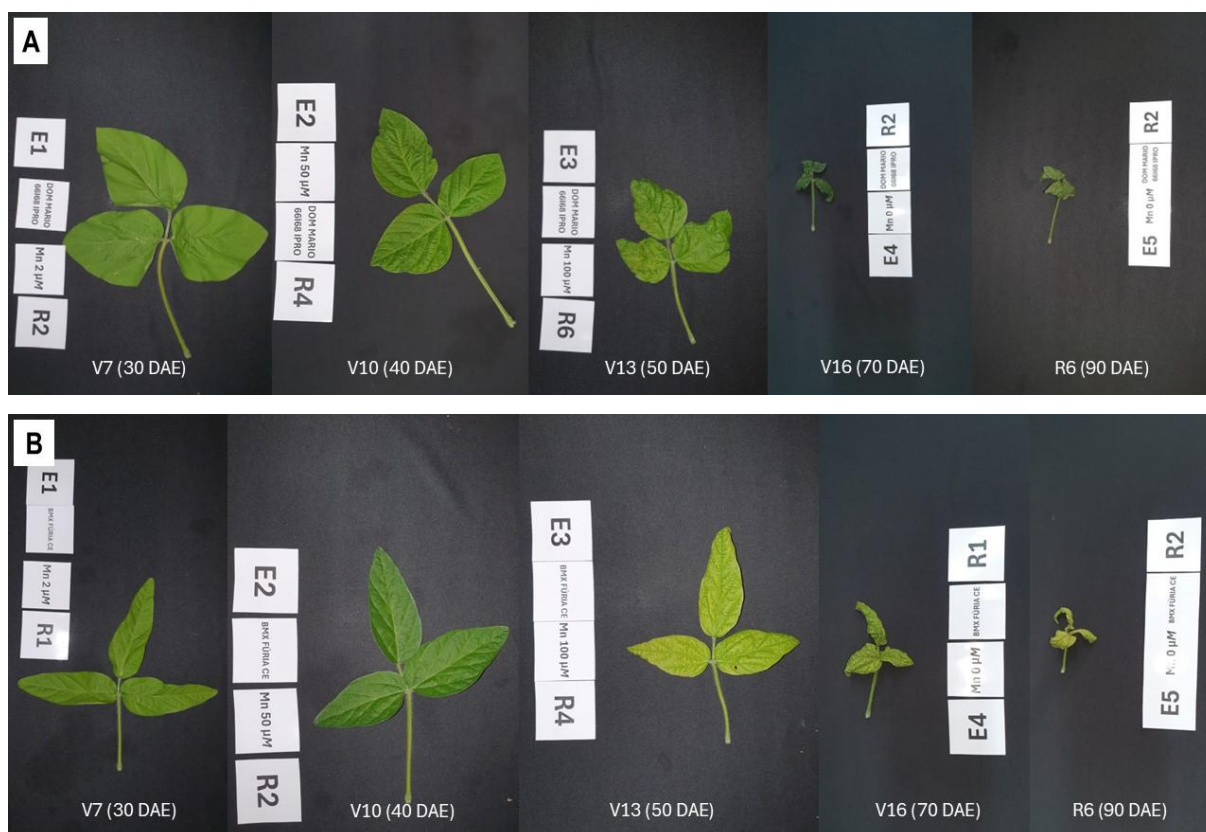
5.4.1 Teores de Macro e Microelementos na Folha Diagnóstico.

Para a planta de soja foi estabelecido como folha diagnóstico a folha recém madura presente no caule principal, representada pela terceira folha no sentido ápice base (Malavolta et al., 1997). Na Figura 52 foram apresentadas imagens da folha diagnóstico das plantas de soja coletadas nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6, correspondendo aos 30, 40, 50, 70 e 90 DAE. Na parte superior em (A), as folhas do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e em (B), na parte inferior as folhas do genótipo BMX FÚRIA CE®. Para ambos os cultivares o efeito do incremento na concentração de Mn em solução é visualmente constatado na folha diagnóstico pela alteração na morfologia e expressão dos sintomas visuais característicos da toxidez por Mn.

Entre os macro e microelementos analisados na folha diagnóstico, somente o Cu não apresentou interação entre os fatores de variação genótipo e estádios fenológicos pelo Teste F a 5% de significância. A interpretação dos teores dos macros

e micronutrientes analisados na folha recém madura foram realizadas empregando como referência os dados apresentados por Malavolta et al. (1997).

Figura 52 – Folha recém madura (terceira folha do ápice para base) dos genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® em (A) na parte superior, e BMX FÚRIA CE® em (B) na parte inferior, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 aos 30, 40, 50, 70 e 90 dias após a emergência (DAE).



Fonte: O próprio autor.

Na Tabela 15 foram apresentados os valores dos teores dos macronutrientes N, P e K avaliados na folha diagnóstico determinados na matéria seca. Para o N houve diferença entre genótipos, os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® apresentaram na folha diagnóstico em média 48,66 e 41,66 g N kg⁻¹, respectivamente. Com incremento na concentração de Mn em solução a partir do estágio V7 houve alteração nos teores de N da folha recém madura para ambos os genótipos.

Nos estádios avaliados o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou médias de 56,46, 53,68, 50,80, 46,50 e 35,86 g N kg⁻¹ na folha diagnóstico, enquanto o genótipo BMX FÚRIA CE® demonstrou teores médios de 53,86, 50,08, 43,34, 32,88 e 28,32 g N kg⁻¹, valores estes inferiores ao cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® em

todos os estádios analisados. As sementes foram inoculadas conforme descrito no item 4.1, porém, com 6,85 mM de N em solução não houve o desenvolvimento de nódulos, como visualizado na Figura 51. Desta forma, a quantidade de N necessária ao crescimento e desenvolvimento das plantas foi provido pela solução nutritiva.

O N é o nutriente requerido em maiores quantidades pela planta de soja (Bender et al., 2015). Com N disponível em solução, o padrão de teores na folha diagnóstico deveria apresentar declínio a partir do estágio V16 quando as plantas atingiram o estágio reprodutivo R5 (Oliveira Junior et al., 2014). Husted et al. (2005) avaliaram o efeito da proporção entre as formas de N-NO_3^- e N-NH_4^+ em solução nutritiva sobre a absorção de Mn em plantas de cevada. Apesar de fornecerem o mesmo nutriente, os efeitos interiônicos do N-NO_3^- e do N-NH_4^+ sobre a absorção de Mn são diferentes.

Segundo os autores, com 100% do N na forma N-NO_3^- houve incrementos no teor de Mn foliar, demonstrando um efeito interiônico de sinergismo. Na condição com 80% do N fornecido como N-NH_4^+ , os teores de Mn nas plantas de cevada apresentaram redução, mostrando que o efeito interiônico entre NH_4^+ e Mn foi de inibição. No presente experimento a contribuição do N-NH_4^+ no fornecimento de N em solução foi de aproximadamente 6%. Com a adição de 50 μM Mn em V7, e 100 μM Mn em V10, houve redução de 10 e 19% nos teores de N da folha diagnóstico no estágio V13, quando comparados aos teores em V7 (2 μM Mn), para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente.

A folha recém madura foi o órgão da planta selecionado para avaliação do estado nutricional por sinalizar a transição entre as fases de dreno e fonte, com habilidade de refletir a qualidade do fornecimento de nutrientes oriundas dos vasos condutores floema e xilema. A redução nos teores de N na folha diagnóstico demonstra o efeito interiônico de inibição sobre a absorção de N-NO_3^- e N-NH_4^+ devido ao incremento na disponibilidade de Mn em solução. Com a ausência de adição de Mn à formulação da solução a partir do estágio V13 (50 DAE), na avaliação seguinte em V16, o teor de N na folha diagnóstico manteve um padrão decrescente mesmo com a redução na disponibilidade de Mn em solução, demonstrando que o Mn adsorvido à CTC_{raiz} também pode influenciar negativamente a absorção de N pela planta de soja.

Entre os estádios V7 e V13, ambos os genótipos apresentaram incremento na matéria seca da parte e raízes, conforme apresentado nas Tabelas 13 e 14,

promovendo a diluição do N no tecido vegetal quando consideramos a planta de soja na totalidade. No estágio V16 o genótipo BMX FÚRIA CE® apresentou 32,88 g N kg⁻¹ na folha diagnóstico, valor inferior ao nível crítico de deficiência de 45 g N kg⁻¹ empregado como referência, posicionando o cultivar na zona de deficiência N devido aos efeitos negativos da alta disponibilidade de Mn sobre o processo de absorção.

Para o P houve diferença entre os genótipos, o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou teores médios de 7,96 g P kg⁻¹, enquanto o DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou médio de 7,34 g P kg⁻¹. De forma semelhante ao N, com incremento na concentração de Mn em solução os teores de P da folha recém madura demonstraram redução. O genótipo BMX FÚRIA CE® apresentou teores médios de 9,88, 9,00, 7,92, 6,32 e 6,88 g P kg⁻¹, e o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® teores médios de 9,04, 8,02, 7,64, 6,56 e 5,44 g P kg⁻¹ na folha recém madura nos estádios V7, V10, V13, V16 e R6, respectivamente.

Em todos os estádios fenológicos os teores de P na folha diagnóstico estiveram acima dos níveis apresentados por Malavolta et al. (1997). Shuman e Anderson (1976) apresentaram uma correlação positiva entre os teores de Mn e P para a planta de soja cultivadas em solo. Santos et al. (2017) apresentam resultados diferentes com o cultivar de soja BMX Potência RR® em solução nutritiva para interação entre Mn e P, onde 100 µM Mn em solução não alterou os níveis de P da parte aérea. No presente trabalho, os valores da Tabela 15 demonstraram que com incremento na concentração de Mn em solução os teores de P da folha recém madura decrescem.

Para os teores de K na folha recém madura não houve diferença entre os genótipos. O cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou em média 23,99 g K kg⁻¹, enquanto o genótipo BMX FÚRIA CE® 23,23 g K kg⁻¹ em média. Na análise dos genótipos em relação aos estádios fenológicos, para o DONMARIO 66i68 IPRO® a alteração na concentração de Mn em solução não modificou os teores até o estágio V13, como apresentado na Tabela 15. No estágio V16 houve redução no teor de K da folha diagnóstico, contudo, o estágio V16 coincide com o estágio reprodutivo R5, momento em que a absorção do elemento apresenta tendência de redução (Oliveira Junior et al., 2014).

No caso do genótipo BMX FÚRIA CE® a elevação na concentração de Mn para 50 µM solução ocasionou uma redução no teor de K da folha diagnóstico de 30,04 para 25,90 g K kg⁻¹, representando um decréscimo de 14%. Quando a concentração de Mn foi elevada para 100 µM em V10, o teor de K foi para 22,02 g K kg⁻¹ em V13,

Tabela 15 – Teores dos macronutrientes N, P, e K, na matéria seca da folha recém madura (terceira folha do ápice para base), expressos em g kg⁻¹, para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		N		P		K	
Genótipo							
DONMARIO 66i68 IPRO® (D)		48,66 a		7,34 b		23,99 a	
BMX FÚRIA CE® (F)		41,96 b		7,96 a		23,23 a	
Estádios Fenológicos		D	F	D	F	D	F
V7		56,46 aA	53,86 aB	9,04 aB	9,88 aA	24,88 abB	30,04 aA
V10		53,68 bA	50,08 bB	8,02 bB	9,00 bA	27,10 aA	25,90 bA
V13		50,80 cA	43,34 cB	7,64 bA	7,92 cA	24,98 abA	22,02 cB
V16		46,50 dA	32,88 dB	6,56 cA	6,32 dA	20,98 cA	19,92 cdA
R6		35,86 eA	28,32 eB	5,44 dB	6,88 dA	22,02 bcA	18,30 dB
Média:		45,17		7,65		23,614	
F.V.	F _{tab}	----- Teste F (p ≤ 0,05): Valores de F calculado (F _{cal}) e coeficiente de variação (CV) -----					
Época (a)	2,48	392,140*		98,810*		32,445*	
Genótipo (b)	3,96	272,031*		23,666*		2,057ns	
a × b	2,48	21,102*		4,364*		8,805*	
CV%		4,67		8,33		11,16	
Níveis adequados ⁽¹⁾		45,0 a 55,0		2,6 a 5,0		17,0 a 25,0	

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

g.l.resíduo = 81.

⁽¹⁾ Intervalos dos teores dos macronutrientes N, P e K (g kg⁻¹ ms) considerados como adequados segundo Malavolta et al. (1997).

Fonte: O próprio autor.

proporcionando mais 15% de redução. Os teores de K do cultivar BMX FÚRIA CE® apresentados na Tabela 15 estão dentro dos limites apresentados por Malavolta et al. (1997), entretanto, o incremento na concentração de Mn em solução ocasionou redução nos teores K da folha diagnóstico.

Para os teores de Ca na folha diagnóstico também foi observada diferença entre os genótipos, como apresentado na Tabela 16. O cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou em média 11,96 g Ca kg⁻¹, e o cultivar BMX FÚRIA CE® um teor médio de 10,88 g Ca kg⁻¹. Para ambos os genótipos, nos estádios V7, V10 e V13, quando a solução nutritiva apresentava 2, 50 e 100 µM Mn, os teores de Ca na folha recém madura não apresentaram diferenças, e patamares acima da faixa apresentada como adequada por Malavolta et al. (1997).

Entretanto quando o Mn foi retirado da formulação da solução, os teores de Ca da folha diagnóstico para ambos os genótipos aumentaram. Para o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, que no estágio V13 apresentou em média 9,90 g Ca kg⁻¹ na folha recém madura, os teores de Ca foram para 14,28 e 19,54 g Ca kg⁻¹, motivados pela redução na disponibilidade de Mn nos estádios V16 e R6, respectivamente. De forma semelhante, o genótipo BMX FÚRIA CE® no estágio V13 apresentava em média 9,48 g Ca kg⁻¹, após a redução na disponibilidade de Mn em solução os teores de Ca da folha diagnóstico aumentaram para 11,34 e 13,24 g Ca kg⁻¹.

Segundo Malavolta (2006) o efeito interiônico do Mn quando em alta disponibilidade sobre a absorção de Ca é classificado como inibição competitiva, com Ca e Mn competindo pelo mesmo sítio de ligação na proteína transportadora. Pelos dados apresentados na Tabela 16 foi possível visualizar o efeito da inibição competitiva, onde com alta disponibilidade de Mn em solução não houve diferença entre os teores de Ca na folha diagnóstico, entretanto com a ausência de adição de Mn na formulação da solução o teor de Ca aumenta 97% e 40% para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® do estágio V13 ao R6, respectivamente.

Como para os demais macronutrientes, para o teor de Mg na folha diagnóstico também houve diferença entre os genótipos. O genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou em média 3,16 g Mg kg⁻¹, ao passo que o genótipo BMX FÚRIA CE® uma média 2,40 g Mg kg⁻¹, valores próximos aos apresentados por Santos et al. (2017). Quando analisamos os teores de Mg da folha recém madura nos estádios fenológicos, pela Tabela 16, o aumento na concentração de Mn de 2 para 50 µM não alterou o teor de Mg no estágio V10 na folha diagnóstico para ambos os genótipos.

Tabela 16 – Teores dos macronutrientes Ca, Mg, e S, na matéria seca da folha recém madura (terceira folha do ápice para base), expressos em g kg⁻¹, para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		Ca		Mg		S	
Genótipo							
DM 66i68 IPRO® (D)		11,96 a		3,16 a		3,67 a	
BMX FÚRIA CE® (F)		10,88 b		2,40 b		3,82 a	
Estádio Fenológico		D	F	D	F	D	F
V7		7,74 cB	9,38 bA	3,30 abA	3,60 aA	4,16 aA	3,86 bA
V10		8,34 cB	10,96 bA	3,44 abA	3,16 aA	4,34 aB	4,04 aA
V13		9,90 cA	9,48 bA	3,94 aA	2,22 bB	4,02 aB	4,76 aA
V16		14,288 bA	11,34 abB	2,96 bA	1,58 bcB	3,22 bA	3,10 cA
R6		19,54 aA	13,24 aB	2,16 cA	1,44 cB	2,62 bA	2,48 cA
Média:		11,42		2,78		3,75	
F.V.	F _{tab}	----- Teste F (<i>p</i> ≤ 0,05): Valores de F calculado (F _{cal}) e coeficiente de variação (CV) -----					
Época (a)	2,48	63,729*		36,266*		57,136*	
Genótipo (b)	3,96	9,079*		51,599*		2,274ns	
a × b	2,48	20,328*		11,888*		4,251*	
CV%		15,69		19,03		13,79	
Níveis adequados ⁽¹⁾		2,0 a 4,0		3,0 a 10,0		2,5	

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo teste de Tukey ($\alpha = 0,05$). g.l.resíduo = 81.

⁽¹⁾ Intervalos dos teores dos macronutrientes Ca, Mg e S (g kg⁻¹ ms) considerados como adequados segundo Malavolta et al. (1997).

Fonte: O próprio autor.

Durante o período de desenvolvimento na condição de alta disponibilidade de Mn em solução, os teores de Mg na folha diagnóstico ficaram dentro da faixa apresentada por Malavolta et al. (1997) para o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO®. Com a adição de 100 μM Mn em solução em V10, no estágio V13 para o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® não foi observado modificações, entretanto, para o genótipo BMX FÚRIA CE® o teor de Mg na folha recém madura reduziu 30%, para 2,22 g Mg kg^{-1} , valor este inferior à 3,0 g Mg kg^{-1} como proposto por Malavolta et al. (1997).

De forma semelhante ao Ca, o efeito interiônico entre Mn e Mg é de inibição competitiva como apresentado por Moreira et al. (2003). Pelos dados do teor de Mg da folha recém madura na Tabela 16, o efeito foi visualizado somente sobre o genótipo BMX FÚRIA CE® com 100 μM Mn em solução. Com a ausência de adição de Mn à formulação da solução a partir do estágio V13, no estágio V16 houve redução no teor de Mg para ambos os genótipos. Neste estágio as plantas alcançaram o estágio reprodutivo R5, momento em que a absorção de Mg começa a demonstrar redução (Oliveira Junior et al., 2014).

Para o teor de S não houve diferença entre os genótipos, entretanto a interação entre as fontes de variação estádios fenológicos e genótipos foi significativa, como apresentado na Tabela 16. Para ambos os genótipos os valores médios foram superiores ao apresentado como referência por Malavolta et al. (1997). A adição de 50 μM Mn em solução no estágio V7 proporcionou incrementos no teor de S da folha recém madura de 4,16 para 4,34 g S kg^{-1} , em média (+5%), para o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, enquanto para o cultivar BMX FÚRIA CE® a elevação foi de 27% com teores médios variando de 3,86 g S kg^{-1} para 4,94 g S kg^{-1} em V10.

Akay e Uzum (2017) apresentaram o efeito positivo do fornecimento de Mn sobre os teores de S na planta de brócolis. No presente experimento, também foi possível visualizar a influência da disponibilidade de Mn sobre a absorção de S, onde os maiores teores do elemento foram observados nos períodos de maior concentração de Mn em solução, demonstrando o efeito interiônico de sinergismo entre Mn e S em plantas de soja.

Os teores dos microelementos (Cu, Fe, Mn e Zn) na folha diagnóstico, expressos em mg kg^{-1} de matéria seca, foram apresentados na Tabela 17.

Tabela 17 – Teores dos micronutrientes Cu, Fe, Mn e Zn, na matéria seca da folha recém madura (terceira folha do ápice para base), expressos em mg kg⁻¹, para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		Cu	Fe	Mn		Zn		
Genótipo								
DM 66i68 IPRO® (D)		23,72 a	137,12 a	639,32 b		85,64 a		
BMX FÚRIA CE® (F)		17,80 b	132,48 a	763,32 a		91,68 a		
Estádio		$\bar{x}$	D	F	D	F	D	F
V7		21,60 ab	105,60cB	123,80bcA	84,40cA	122,00cA	78,60bcB	98,00abA
V10		26,80 a	100,40cA	108,60cdA	366,60bB	583,80bA	59,60cA	75,00bcA
V13		21,50 ab	117,40cA	99,4dB	915,00aB	1055,00aA	75,20cA	72,60cA
V16		17,70 ab	168,40bA	139,60bB	912,80aB	1029,00aA	113,40aA	97,20abA
R6		16,20 b	193,80aA	191,00aA	917,80aB	1026,80aA	101,40abA	115,60aA
Média:		20,76	134,80	701,32		88,66		
F.V.	F _{tab}	----- Teste F ($p \leq 0,05$): Valores de F calculado (F _{cal}) e coeficiente de variação (CV) -----						
Época (a)	2,48	3,008*	89,404*	826,167*		17,985*		
Genótipo (b)	3,96	7,765*	1,687ns	99,953*		2,439ns		
a × b	2,48	1,897ns	5,689*	5,426*		3,016*		
CV%		51,17	13,25	8,84		21,81		
Níveis adequados ⁽¹⁾		10,0 a 30,0	51,0 a 350,0	21,0 a 100,0		21,0 a 50,0		

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

$g.l_{resíduo} = 81$.

⁽¹⁾ Intervalos dos teores dos micronutrientes Cu, Fe, Mn e Zn (mg kg⁻¹ ms) considerados como adequados segundo Malavolta et al. (1997).

Fonte: O próprio autor.

Para o Cu foi observada diferença entre os cultivares, o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor médio de Cu na folha diagnóstico de 23,72 mg kg⁻¹, enquanto o genótipo BMX FÚRIA CE® apresentou teor médio de 17,80 mg Cu kg⁻¹. Nos estádios analisados a alteração na disponibilidade de Mn em solução não proporcionou alterações no teor de Cu da folha recém madura, com valores dentro da faixa considerada como adequada segundo Malavolta et al. (1997).

Lombnaes e Singh (2003) apresentaram dados demonstrando o efeito inibição na absorção de Cu devido ao incremento na atividade do Mn²⁺ em solução em plantas de cevada. No presente trabalho, pelos dados apresentados na Tabela 17 para o teor de Cu na folha diagnóstico, não foi possível visualizar nenhuma interação entre as concentrações dos elementos empregadas para ambos os genótipos, visto que não houve interação entre as fontes de variação genótipo e estádios fenológicos.

Para o teor de Fe na folha recém madura não houve diferença entre os genótipos, e os teores obtidos também estiveram dentro da faixa de suficiência empregada como referência para a planta de soja (Malavolta et al., 1997). Dentro dos estádios fenológicos considerados, para ambos os genótipos, até V13 com 100 µM Mn, os teores de Fe na folha diagnóstico não apresentaram modificações. Entretanto, quando o Mn não mais foi adicionado à formulação da solução, a absorção de Fe nos estádios V16 e R6 demonstrou incremento.

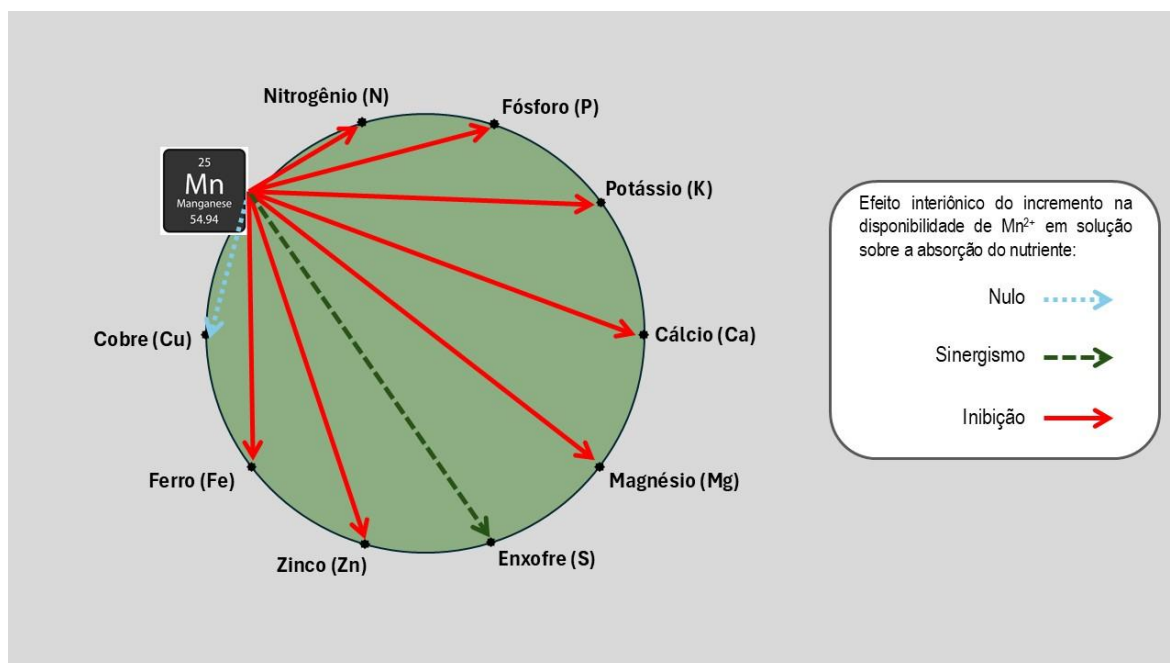
Quando comparamos os teores de Fe na folha recém madura entre os estádios V13 e V16 (Tabela 17), representando o primeiro período de ausência de adição de Mn à formulação da solução, os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® demonstraram, em média, um incremento de 40% no teor de Fe na folha diagnóstico. Malavolta et al. (1997) classifica o efeito interiônico entre Mn e Fe como inibição competitiva, sendo esse efeito visualizado por Heenan e Campbell (1983) no cultivar de soja cultivar Bragg. No presente trabalho a interação competitiva também pode ser visualizada pelos dados apresentados na Tabela 17, nos estádios V16 e R6, quando a disponibilidade de Mn foi reduzida.

Para o teor de Zn na folha diagnóstico não houve diferença entre os genótipos. Entretanto, o incremento da concentração de Mn em solução proporcionou alteração no teor do elemento nos estádios analisados, conforme apresentado na Tabela 17. Em V7, com 2 µM Mn em solução os genótipos apresentavam teores acima do proposto por Malavolta et al. (1997), com valores médios de 91,68 e 85,64 mg Zn kg⁻¹ para os cultivares BMX FÚRIA CE® e DONMARIO 66i68 IPRO®, respectivamente.

Com a adição de 50 e 100 μM Mn em solução houve redução nos teores de Zn da folha recém madura para 59,60 e 75,20 mg Zn kg^{-1} , respectivamente, no caso do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO[®], e para 75,00 e 72,60 mg Zn kg^{-1} , respectivamente, para o genótipo BMX FÚRIA CE[®]. Com a ausência de adição de Mn na formulação da solução os teores de Zn aumentaram nos estádios V16 e R6, para 113,40 e 101,40 mg Zn kg^{-1} , respectivamente, para o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO[®], e para 97,20 e 115,60, respectivamente, para o cultivar BMX FÚRIA CE[®], como apresentado na Tabela 17.

O efeito interiônico de inibição do Mn sobre a absorção de Zn foi relatado por Adiloglu (2006) em plantas de milho. De forma semelhante, nas concentrações de 50 e 100 μM Mn em solução também foi possível visualizar o efeito do Mn na redução da absorção de Zn. A Figura 53 apresenta um diagrama dos efeitos interiônicos proporcionados pelo incremento na disponibilidade de Mn em solução sobre os teores dos macros e micronutrientes analisados na folha diagnóstico.

Figura 53 – Diagrama dos efeitos interiônicos em plantas de soja proporcionados pelo incremento na disponibilidade de Mn em solução nutritiva (100 μM) sobre a absorção dos nutrientes essenciais (N, P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe e Zn), avaliados pelos teores na folha diagnóstico para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO[®] e BMX FÚRIA CE[®].



Fonte: O próprio autor.

Para o Mn houve diferença entre os genótipos para o teor na folha recém madura. O cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou um teor médio de Mn de 763,32 mg Mn kg⁻¹, e o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® um teor médio de 639,32 mg Mn kg⁻¹. Para ambos os cultivares os teores presentes na folha diagnóstico estavam acima dos preconizados como crítico para toxidez por Mn. Para a planta de soja Marschner (1995) considera 600 mg Mn kg⁻¹ como teor de toxidez por Mn na folha diagnóstico, enquanto Fageria (2001) o valor de 720 mg Mn kg⁻¹.

Quando consideramos os teores de Mn da folha recém madura em relação aos estádios fenológicos, em V7 quando a concentração de Mn em solução foi de 2 µM os cultivares BMX FÚRIA CE® e DONMARIO 66i68 IPRO® apresentaram 122,00 e 84,40 mg Mn kg⁻¹, valores considerados adequados segundo Malavolta et al. (1997). Com a elevação na concentração de Mn em solução para 50 µM em V7, com 10 dias de crescimento nessa concentração, em V10 os teores da folha recém madura aumentaram para 583,80 e 366,60 mg Mn kg⁻¹ para os cultivares BMX FÚRIA CE® e DONMARIO 66i68 IPRO®, respectivamente.

No estágio V13, após crescimento por 10 dias em solução nutritiva contendo 100 µM Mn, os teores de Mn apresentaram incrementos, com os genótipos BMX FÚRIA CE® e DONMARIO 66i68 IPRO® apresentando 1055,00 e 915,00 mg Mn kg⁻¹, respectivamente. Nos próximos estádios analisados, mesmo com a ausência de adição de Mn à formulação da solução por 20 dias, quando se considera o estágio V16, e por 40 dias para o estágio R6, os teores de Mn da folha diagnóstico não sofreram alteração, conforme apresentado na Tabela 17.

A planta de soja apresenta mecanismos para controlar os níveis de Mn no citosol e garantir a homeostase celular (Alejandro et al., 2020). Pela rota simplástica o controle do processo de absorção é realizado pela síntese ou degradação de proteínas responsáveis pelo transporte do Mn através da membrana plasmática. Entretanto, a falta de especificidade dos transportadores permite a absorção indesejada de Mn, proporcionando o incremento na concentração do elemento no citosol. Até determinados patamares, o incremento na concentração de Mn no citosol é solucionado pelo estoque do elemento em organelas como vacúolo, retículo endoplasmático e complexo de golgi (Pittman, 2005).

Na raiz os pontos de falhas ou ausência de deposição da Estria de Caspary, compreendendo os locais de ramificação e zona de crescimento nos ápices, respectivamente, a absorção pela rota apoplástica pode ocorrer com ausência de

controle pela planta. Uma reação da planta para contornar essa falta de controle sobre a absorção pela rota apoplástica é a paralização do crescimento das raízes, fato observado pelos dados apresentados na Tabela 14, e relatado por Lavres Junior et al. (2008) e Liu et al. (2023).

Ao final, mesmo com a adoção de estratégias pela planta de soja como i) reduzir o crescimento das raízes de baixa ordem com objetivo de diminuir a absorção apoplástica, e ii) aumentar a densidade do sistema radicial para maior adsorção do Mn em alta disponibilidade na solução, os efeitos interiônicos proporcionados pela falta de especificidade dos transportadores prevalecem sobre o processo de absorção do Mn, permitindo a visualização da toxidez na concentração de 100 μM Mn em solução.

5.4.2 Teores de Macro e Microelementos na Parte Aérea.

A determinação dos teores de macro e micronutrientes na parte aérea das plantas de soja foi realizada na fração composta por caule e folhas. As determinações foram realizadas nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6, correspondendo aos 30, 40, 50, 70 e 90 DAE. Entre os macronutrientes foram determinados os teores de P, K, Ca, Mg e S, enquanto dos microelementos Cu, Fe, Mn e Zn. Dentre os nutrientes analisados somente Ca, Mg e Fe não apresentaram interação entre as fontes de variação genótipo e estádios fenológicos pelo Teste F a 5% de significância.

A interpretação dos teores dos macros e micronutrientes analisados na parte aérea pode ser realizada empregando como referência os dados apresentados por Malavolta et al. (1997). Para todos os nutrientes analisados, exceto N que não foi determinado na parte aérea, Cu, Mn e S demonstraram teores maiores na folha diagnóstico quando comparado aos teores obtidos na parte aérea. Este fato ressalta a correta seleção da folha recém madura para interpretação dos resultados do estado nutricional. Os teores de nutrientes presentes na parte aérea são dados importantes, pois, quando relacionados à produção de matéria seca da parte aérea permitem a visualização da quantidade e cálculo da marcha de acúmulo de nutrientes.

Os dados referentes aos teores dos macronutrientes na fração caule e folhas foram apresentados na Tabela 18. Para o P houve diferença entre os genótipos, o

cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor médio de 19,23 g P kg⁻¹ na matéria seca da parte aérea, enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou 31,02 g P kg⁻¹. Para ambos os cultivares, no estágio R6, do P total presente na parte aérea 58 e 42% estavam nas folhas e caule, respectivamente. No caso do cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® os teores de P na parte aérea foram próximos aos obtidos por Santos et al. (2017), enquanto para o cultivar BMX FÚRIA CE® a maior concentração de P na parte aérea foi proporcionada pela menor presença de estruturas reprodutivas (dreno de P) devido às alterações de ordem anatômica observadas no caule.

Em função disso, a variação no teor de P na parte aérea em relação aos estádios fenológicos foi diferente entre os cultivares. Para o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® na concentração de 2 µM Mn em solução o teor de P na parte aérea foi de 21,78 g P kg⁻¹. Com incremento na disponibilidade de Mn em solução, nos estádios V10 e V13 com 50 e 100 µM Mn em solução, houve decréscimo nos teores de P da parte aérea para 18,67, 17,27, 19,45 e 18,45 g P kg⁻¹, nos estádios posteriores. Na folha diagnóstica o incremento na disponibilidade de Mn também proporcionou redução no teor de P, sendo esse efeito de inibição diferente dos dados apresentados por Shuman e Anderson (1976) e Santos et al. (2017).

Para o genótipo BMX FÚRIA CE® os teores de P na parte aérea demonstraram incrementos nos estádios V16 e R6. Como discutido nas variáveis biométricas da parte aérea, a diferença na formação de estruturas reprodutivas entre os genótipos começou a surgir no estágio reprodutivo R3, como apresentado na Figura 50, momento correspondente ao estágio V13 analisado. Em função da baixa formação de drenos reprodutivos, a planta de soja continuou o processo de absorção gerando acúmulo do elemento, porém, mantendo a proporção de distribuição do elemento entre folhas e caule.

Para o K houve diferença entre os genótipos, com os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® apresentando teores médios de K na parte aérea de 33,39 e 32,08 g K kg⁻¹, respectivamente. De forma similar as variações no teor de K na folha recém madura, as alterações na disponibilidade de Mn em solução não modificaram o teor de K da parte aérea. No estágio R6, 82 e 72% do K presente na parte aérea estavam nas folhas, para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente. Para ambos os genótipos, a redução nos teores de K no estágio R6 coincide com o final do processo de enchimento de grãos, momento em

Tabela 18 – Teores dos macronutrientes P, K, Ca, Mg e S, na matéria seca da parte aérea (caule + folhas), expressos em g kg⁻¹, para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		P		K		Ca		Mg		S	
Genótipo											
DM 66i68 IPRO® (D)		19,23 b		33,39 a		28,51 b		4,88 a		1,95 a	
BMX FÚRIA CE® (F)		31,02 a		32,08 b		30,43 a		4,72 b		2,06 a	
Estádios		D		F		D		F		$\bar{x}$	
V7		21,78aB		28,30bA		37,78aA		35,70aB		23,03 c	
V10		18,67bB		25,36cA		37,87aA		34,53abB		26,33 c	
V13		17,83bB		26,38bcA		36,87aA		32,95bB		22,88 c	
V16		19,45abB		36,26aA		28,63bA		29,78cA		34,83 b	
R6		18,45bB		38,82aA		25,83cB		27,73dA		40,28 a	
Média:		25,13		32,74		29,47		4,80		2,00	
F.V.	F _{tab}	----- Teste F ($p \leq 0,05$): Valores de F calculado (F _{cal}) e coeficiente de variação (CV) -----									
Época (a)	2,48	39,148*		186,879*		72,138*		9,923*		3,368*	
Genótipo (b)	3,96	704,840*		19,60*		5,50*		5,233*		3,038ns	
a × b	2,48	41,316*		14,712*		1,177ns		1,145ns		13,230*	
CV%		8,83		4,54		13,85		7,27		15,82	
Níveis adequados ⁽¹⁾		2,6 a 5,0		17,0 a 25,0		4,0 a 2,0		3,0 a 10,0		2,5	

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

$g.l._{resíduo} = 81$.

⁽¹⁾ Intervalos dos teores dos macronutrientes P, K, Ca, Mg e S (g kg⁻¹ ms) considerados como adequados segundo Malavolta et al. (1997).

Fonte: O próprio autor.

que há redução na absorção do elemento (Oliveira Junior et al., 2014).

Para o teor de Ca na parte aérea também foi observada diferença entre os genótipos, como apresentado na Tabela 18. O cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou em média 28,51 g Ca kg⁻¹, e o cultivar BMX FÚRIA CE® um teor médio de 30,43 g Ca kg⁻¹. Para ambos os genótipos, nos estádios V7, V10 e V13, quando a solução nutritiva apresentava 2, 50 e 100 µM Mn, os teores de Ca na parte aérea foram de 23,03, 26,33 e 22,88 g Ca kg⁻¹, não apresentando diferenças. Entretanto quando o Mn foi retirado da formulação da solução, os teores de Ca da parte aérea para ambos os genótipos aumentaram para 34,83 e 40,28 g Ca kg⁻¹ nos estádios V16 e R6, respectivamente.

Essas oscilações no teor de Ca da parte aérea também foram observadas no teor de Ca da folha diagnóstico. Desta forma, o efeito interiônico de inibição competitiva proporcionado pela alta disponibilidade de Mn sobre a absorção de Ca (Malavolta, 2006), também foi observado nos teores de Ca da parte aérea. Da totalidade do Ca presente na parte aérea 89 e 80% estavam localizados nas folhas, para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, e 11 e 20% no caule respectivamente.

Para o teor de Mg na parte aérea houve diferença entre os genótipos, com teores médios de 4,88 e 4,72 g Mg kg⁻¹, para os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente, valores próximos aos apresentados por Santos et al. (2017). A adição de 50 µM Mn em solução não proporcionou alteração no teor de Mg da parte aérea, entretanto a concentração de 100 µM Mn reduziu o teor de Mg de 4,92 para 4,45 g Mg kg⁻¹, do estágio V10 para o V13, respectivamente.

Para o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® no estágio R6 68% do Mg na parte aérea estavam nas folhas, enquanto no genótipo BMX FÚRIA CE® as folhas correspondiam por 55% do Mg da parte aérea. De forma semelhante ao Ca, o efeito interiônico entre Mn e Mg foi de inibição competitiva como apresentado por Moreira et al. (2003), neste caso também observado nos teores da parte aérea, conforme os dados apresentados na Tabela 18.

No caso do S não houve diferença entre os genótipos, entretanto a interação entre as fontes de variação genótipo e estádios fenológicos foi significativa, conforme apresentado na Tabela 18. No estágio V7 o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor de S maior que o cultivar BMX FÚRIA CE®, com a diferença sendo invertida no estágio R6. Neste estágio para o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® 35%

do S na parte aérea estavam alocados no caule, enquanto para o cultivar BMX FÚRIA CE® o caule representou 63% do S na parte aérea. Para o S, semelhante a concentração de P na parte aérea, a absorção contínua do elemento pela planta associado a falta de drenos reprodutivos devido às alterações anatômicas no caule proporcionou acúmulo de S na parte aérea.

Os teores dos microelementos Cu, Fe, Mn e Zn foram apresentados na Tabela 19. Para o Cu foi observada diferença entre os cultivares, o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor médio de Cu na parte aérea de 4,70 mg kg⁻¹, enquanto o genótipo BMX FÚRIA CE® apresentou teor médio de 5,50 mg Cu kg⁻¹. Diferentemente da folha diagnóstico, na parte aérea houve interação entre as fontes de variação genótipo e estádios fenológicos. No estágio V7, com 2 µM Mn em solução, os teores de Cu na parte aérea foram de 8,00 e 4,30 mg Cu kg⁻¹ para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente.

Nos estádios seguintes, em V10 e V13, com 50 e 100 µM Mn em solução, houve redução nos teores de Cu da parte aérea para 2,80 e 2,70 mg Cu kg⁻¹, e 1,10 e 3,40 mg Cu kg⁻¹ para os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente. Nos estádios posteriores, em V16 e R6, com ausência de adição de Mn a formulação da solução, os teores de Cu foram de 5,60 e 4,30 mg Cu kg⁻¹, e 11,40 e 7,60 mg Cu kg⁻¹ para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente. Os teores de Cu no estágio V16, quando comparado aos obtidos no estágio V13, representam incrementos de 107% e 335%, para os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente.

Lombnaes e Singh (2003) apresentaram dados demonstrando o efeito do incremento na atividade do Mn²⁺ em solução sobre a absorção de Cu em cevada. Pelos dados apresentados pelos autores, o efeito interiônico foi de inibição, com redução nos teores de Cu da parte aérea. Nos dados referentes aos teores de Cu da folha índice o efeito interiônico entre Cu e Mn não foi observado, entretanto nos teores de Cu da parte aérea foi possível visualizar a redução no teor de Cu em função do incremento na disponibilidade de Mn em solução.

Nos estádios V16 e R6, avaliações que representam períodos nos quais o Mn não foi adicionado à formulação da solução nutritiva, a redução na disponibilidade de Mn mitigou o efeito interiônico de inibição, proporcionando incremento nos teores de Cu da parte aérea em ambos os cultivares conforme apresentado na Tabela 19.

Tabela 19 – Teores dos micronutrientes Cu, Fe, Mn e Zn, na matéria seca da parte aérea (caule + folhas), expressos em mg kg⁻¹, para os genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		Cu		Fe		Mn		Zn	
Genótipo									
DM 66i68 IPRO® (D)		4,70 b		305,50 a		605,28 b		129,26 b	
BMX FÚRIA CE® (F)		5,50 a		275,58 b		632,43 a		165,36 a	
Estádio Fenológico		D	F	$\bar{x}$	D	F	D	F	
V7		8,00aA	4,30cB	207,90 c	126,79dA	124,18dA	167,34aA	175,88bA	
V10		2,80cA	1,10dB	203,05 c	575,46cA	583,93cA	115,82cB	138,74cA	
V13		2,70cA	3,40cA	217,45 c	830,74aA	841,92aA	102,10dB	130,73cA	
V16		5,60bB	11,40aA	371,32 b	803,86aB	872,27aA	130,09bB	185,88abA	
R6		4,30bcB	7,60bA	452,98 a	689,56bB	739,89bA	130,94bB	195,56aA	
Média:		5,10		290,54		618,86		147,31	
F.V.	F _{tab}	----- Teste F (<i>p</i> ≤ 0,05): Valores de F calculado (F _{cal}) e coeficiente de variação (CV) -----							
Época (a)	2,48	67,455*		151,839*		1664,439*		96,570*	
Genótipo (b)	3,96	9,172*		12,880*		17,547*		271,881*	
a × b	2,48	35,116*		1,131ns		4,442*		22,847*	
CV%		27,83		14,34		5,24		7,43	
Níveis adequados ⁽¹⁾		10,0 a 30,0		51,0 a 350,0		21,0 a 100,0		21,0 a 50,0	

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

g.l.resíduo = 81.

⁽¹⁾ Intervalos dos teores de micronutrientes Cu, Fe, Mn e Zn (mg kg⁻¹ ms) considerados como adequados segundo Malavolta et al. (1997).

Fonte: O próprio autor.

Da totalidade do Cu presente na parte aérea do cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® 51 e 49% estavam alocados nas folhas e caule, enquanto para o cultivar BMX FÚRIA CE® 34 e 64% do Cu da parte aérea estavam presentes nas folhas e caule, respectivamente.

No caso do elemento Fe houve diferença entre os genótipos, com o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentando teor médio de Fe na parte aérea de 305,50 mg Fe kg⁻¹, e o cultivar BMX FÚRIA CE® um teor médio de 205,58 mg Fe kg⁻¹. Os teores de Fe na parte aérea foram superiores ao da folha diagnóstico, com 88% do elemento, na média dos cultivares, sendo alocado nas folhas. Nos estádios V7, V10 e V13 os teores de Fe não foram diferentes, entretanto após a redução na disponibilidade de Mn em solução nos estádios V16 e R6, o teor de Fe demonstrou incremento de 70% no estágio V16, conforme os dados da Tabela 19.

Malavolta et al. (1997) classifica a interação interiônica entre Mn e Fe como inibição competitiva, sendo esse efeito visualizado por Heenan e Campbell (1983) no de soja cultivar Bragg. Semelhante ao efeito demonstrado pelos teores de Fe da folha diagnóstico, na parte aérea também foi possível observar o efeito interiônico de inibição da alta disponibilidade de Mn sobre a absorção de Fe.

Para o micronutriente Zn houve diferença entre os genótipos, onde o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor médio de Zn de 129,26 mg Zn kg⁻¹, e o cultivar BMX FÚRIA CE® um teor médio de 165,36 mg Zn kg⁻¹, conforme os dados da Tabela 19. No estágio V7 o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor de Zn na parte de 167,34 mg Zn kg⁻¹, e o cultivar BMX FÚRIA CE® um teor médio de 175,88 mg Zn kg⁻¹. Com incremento na concentração de Mn em solução, nos estádios V10 e V13, o teor de Zn da parte aérea apresentou redução, onde o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou teores médios de 115,82 e 102,10 mg Zn kg⁻¹, e o cultivar BMX FÚRIA CE® teores médios de 138,74 e 130,73 mg Zn kg⁻¹, nos estádios V10 e V13, respectivamente.

Nos estádios subsequentes (V16 e R6), com decréscimo na disponibilidade de Mn em solução houve acréscimos na absorção de Zn conforme os dados apresentados na Tabela 19. Esse efeito interiônico de inibição da alta disponibilidade de Mn sobre a absorção de Zn também foi verificado nos teores da folha diagnóstico, e descrito por Adiloglu (2006) em plantas de milho. Do total de Zn presente na parte aérea no estágio R6, 89% estavam nas folhas para o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e para o genótipo BMX FÚRIA CE®, 69% estavam nas folhas e 41% no caule.

Para os teores de Mn na parte aérea houve diferença entre os genótipos e interação entre as fontes de variação. O cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou maior concentração de Mn na parte aérea com teor médio de 632,43 mg Mn kg⁻¹, enquanto o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor médio de 605,28 mg Mn kg⁻¹, conforme apresentado na Tabela 19. No estágio V7 não houve diferenças entre os genótipos para o teor de Mn, com valor médio de 125,48 mg Mn kg⁻¹, valor este dentro da faixa considerada adequada segundo Malavolta et al. (1997). Quase 90% do Mn na planta de soja localiza-se nas folhas, a determinação do teor de Mn na fração composta por folhas e caule ocasiona o efeito diluição, devido a isso, os teores na parte aérea são inferiores aos observados na folha diagnóstico.

Com incremento na concentração de Mn em solução nos estádios V7 e V10, os teores de Mn na parte aérea demonstraram elevação até o estágio V16 para ambos os cultivares, conforme os dados da Tabela 19. A adição de 50 µM Mn em solução no estágio V7 ocasionou um incremento no teor de Mn da parte aérea no estágio V10 de 353 e 370% nos cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente. Enquanto a adição de 100 µM Mn em solução no estágio V10 proporcionou aumento médio de 44% no teor de Mn da parte aérea.

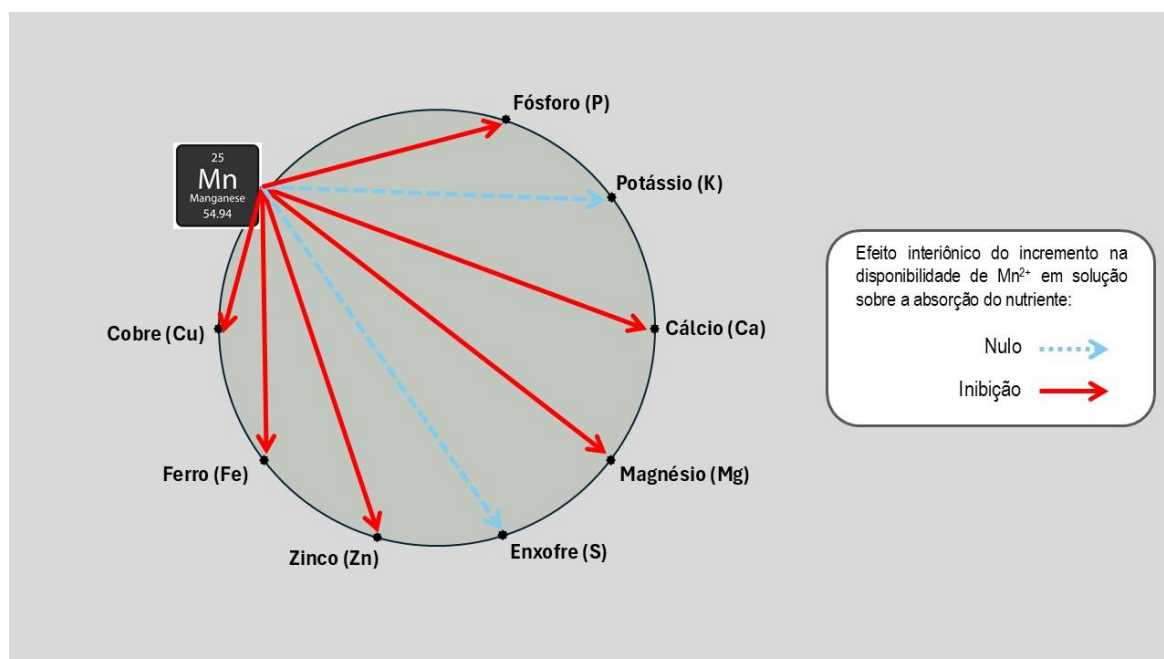
No estágio V13 o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor de Mn de 830,74 mg Mn kg⁻¹, e o cultivar BMX FÚRIA CE® um teor médio de 841,92 mg Mn kg⁻¹, valores estes superiores aos obtidos por Santos et al. (2017) com o cultivar BMX Potência RR® com 100 µM Mn em solução. A partir do estágio V13 a solução nutritiva foi formulada sem a adição de Mn não proporcionando redução nos teores de Mn no estágio V16 devido ao pequeno incremento de matéria seca da fração folhas e caule nesse período. Entretanto, no estágio R6 com maior incremento de matéria seca da parte aérea houve redução nos teores de Mn na parte aérea de ambos os cultivares.

Para a planta de soja Marschner (1995) considera como toxidez o teor de Mn no tecido de 600 mg Mn kg⁻¹, enquanto Fageria (2001) o teor de 720 mg Mn kg⁻¹. Os teores de toxidez propostos pelos autores foram alcançados com a concentração de 100 µM Mn em solução, quando o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor de Mn na parte aérea de 830,74 mg Mn kg⁻¹, e o cultivar BMX FÚRIA CE® um teor de 841,92 mg Mn kg⁻¹.

A Figura 54 apresenta um diagrama dos efeitos interiônicos proporcionados pelo incremento na disponibilidade de Mn em solução sobre os teores dos macros e micronutrientes analisados na parte aérea (caule + folhas) dos cultivares de soja

DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®.

Figura 54 – Diagrama dos efeitos interiônicos em plantas de soja proporcionados pelo incremento na disponibilidade de Mn em solução nutritiva (100 μ M) sobre a absorção dos nutrientes essenciais (P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe e Zn), avaliados pelos teores na parte aérea (caule + folhas) para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®.



Fonte: O próprio autor.

5.4.3 Teores de Macro e Microelementos nas Raízes.

Os teores de macro e micronutrientes nas raízes das plantas que não foram submetidas ao processo de extração das formas de Mn(II) foram realizadas nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6, correspondendo aos 30, 40, 50, 70, e 90 DAE. Entre os macronutrientes foram determinados os teores de P, K, Ca, Mg e S, enquanto dos microelementos os teores de Cu, Fe, Mn e Zn. Dentre os nutrientes analisados Ca, Mg, S, Cu e Zn não apresentaram interação entre as fontes de variação genótipo e estádios fenológicos pelo Teste F a 5% de significância.

Para a interpretação dos teores de macro e microelementos presentes em tecidos radiculares alguns pontos precisam ser considerados. A dissociação de H^+ dos

grupos funcionais -COOH e -OH , presentes nos ácidos glicurônico e galacturônico proporciona a formação de cargas negativas dependentes de pH (Lu et al., 2020), conferindo CTC a parede celular (Epstein e Bloom, 2005). Desta forma, uma fração dos nutrientes obtidos pela determinação através da digestão nítrico-perclórica encontra-se adsorvida no apoplasto das células do córtex do sistema radicial.

Nas raízes das plantas submetidas ao processo de extração das formas de Mn (II), além do Mn remanescente foram determinados o teor dos nutrientes K, Fe e Zn (dados não apresentados). Para esses nutrientes, de forma semelhante ao observado para o Mn, uma fração do total presente no tecido radicial encontra-se localizado no apoplasto celular. As raízes não submetidas ao processo de extração das formas de Mn(II) apresentaram teores médios de K, Fe e Zn de 32,03, 2567,74, 144,70 mg kg^{-1} de matéria seca, respectivamente. Quando se compara com os teores de K, Fe e Zn das raízes submetidas ao processo de extração, foi possível verificar que 48, 53 e 74% do K, Fe e Zn, respectivamente, presente na matéria seca da raiz estavam alocados no apoplasto radicial.

A comparação dos valores dos teores dos nutrientes presentes no tecido radicial com os valores dos teores presentes na fração da parte aérea (folhas e caule) permite visualizar uma concentração maior de nutrientes na raiz, entretanto, não significa que a totalidade observada estava localizada no simplasto celular. Desta forma, em função da disponibilidade de nutrientes proporcionada pela solução nutritiva, o emprego dos níveis de suficiência na interpretação dos teores de nutrientes em tecidos do sistema radicial pode incorrer em equívocos devido a uma fração dos nutrientes estarem localizados no apoplasto das células do sistema radicial.

Os teores de macronutrientes presentes na matéria seca do sistema radicial das plantas não submetidas ao processo de extração das formas de Mn(II) foram apresentados na Tabela 20. Para os nutrientes P e K não houve diferença entre os genótipos, e com incremento na disponibilidade de Mn em solução no estágio V7, nos estágios seguintes os teores de ambos os elementos demonstram variações não relacionadas ao tratamento aplicado.

Para o K os valores obtidos foram similares aos apresentados por Santos et al. (2017), entretanto em relação ao P, no presente trabalho os valores obtidos são 3 vezes superiores aos apresentados pelos autores. Para o P o teor médio observado

nas raízes foi 2,29 vezes maior que o teor presente na parte aérea, enquanto para o K, raízes e parte aérea apresentaram teores semelhantes.

Para o teor de Ca nas raízes não houve diferença entre os genótipos, como apresentado na Tabela 20. As concentrações de 50 e 100 μM Mn em solução, nos estádios V10 e V13, proporcionaram alterações na absorção de Ca, alterando os teores do elemento na parte aérea, entretanto, até o estádio V16 o incremento na disponibilidade de Mn em solução não alterou os teores de Ca na raiz. No estádio R6, semelhante na parte aérea, o teor de Ca na raiz também demonstrou incremento.

Segundo Malavolta (2006) o efeito interiônico entre Mn e Ca é do tipo inibição competitiva. O efeito interiônico está relacionado ao processo de absorção na rota simplástica, onde Mn e Ca competem pelo mesmo sítio de ligação no transportador. A presença de determinado elemento na parte aérea está vinculada ao transporte via xilema, entretanto neste caso, as raízes estavam imersas na solução nutritiva, que apresentava Ca em sua composição, não dependendo do transporte vascular, e os teores de Ca na raiz apresentaram incremento somente no estádio R6, após 40 dias sem adição de Mn na formulação nutritiva.

O Ca é um nutriente essencial com funções de sinalização celular (Taiz et al., 2017), sendo encontrado em baixas concentrações no citosol, com maior presença de Ca no meio extracelular (Hepler e Wayne, 1985). Desta forma, além de influenciar o processo de absorção na rota simplástica, a alta disponibilidade de Mn em solução também reduziu a adsorção de Ca no apoplasto do sistema radicial.

No caso do Mg houve diferença entre os genótipos, com o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® demonstrando um teor médio de Mg na raiz de 6,31 g kg⁻¹, enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou um teor médio de 7,16 g Mg kg⁻¹, valores próximos aos apresentados por Santos et al. (2017). Como não houve interação entre as fontes de variação, no estádio V7 o teor de Mg nas raízes foi de 8,44 g Mg kg⁻¹. Com incremento na concentração de Mn em solução nos estádios V10 e V13 (50 e 100 μM Mn, respectivamente), os teores de Mg na raiz reduziram para 5,71 e 5,76 g Mg kg⁻¹, respectivamente.

Com ausência de adição de Mn na formulação da solução, nos estádios posteriores o teor de Mg na raiz aumentou para 7,22 e 6,66 g Mg kg⁻¹, respectivamente, nos estádios V16 e R6. Semelhante ao observado nos teores de Mg da folha diagnóstico e na parte aérea, o incremento na disponibilidade de Mn também reduziu o teor de Mg na raiz. Segundo Moreira et al. (2003) o efeito interiônico na soja

Tabela 20 – Teores dos macronutrientes P, K, Ca, Mg e S, no sistema radicial das plantas de soja não submetidas à extração das formas de Mn (II), expressos em g kg⁻¹, para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		P		K		Ca	Mg	S
Genótipo								
DM 66i68 IPRO® (D)		56,81 a		31,99 a		12,45 a	6,31 b	4,26 a
BMX FÚRIA CE® (F)		58,52 a		32,06 a		11,60 a	7,16 a	3,56 b
Estádios		D	F	D	F	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\bar{x}$
V7		57,59abB	72,99aA	38,14aA	33,56abA	7,96 c	8,44 a	4,90 a
V10		45,71cB	55,12bA	30,01bA	29,07bA	11,21 bc	5,71 c	3,60 ab
V13		53,75bcA	58,23bA	31,45bA	27,99bA	12,86 b	5,76 c	3,27 b
V16		62,33aA	51,46bB	30,16bB	39,24aA	10,26 bc	7,22 b	3,72 ab
R6		65,70aA	54,82bB	30,22bA	30,44bA	17,84 a	6,66 bc	4,07 ab
Média:		57,67		32,03		12,03	6,76	3,91
F.V.	F _{tab}	----- Teste F ($p \leq 0,05$): Valores de F calculado (F _{cal}) e coeficiente de variação (CV) -----						
Época (a)	2,63	14,177*		7,087*		12,527*	14,880*	2,545ns
Genótipo (b)	4,11	1,679ns		0,004ns		0,834ns	9,106*	4,017ns
a × b	2,63	16,888*		5,695*		0,588ns	2,090ns	2,47ns
CV%		8,07		11,15		27,47	13,95	31,35

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

g.l.resíduo = 36.

Fonte: O próprio autor.

entre Mn e Mg foi do tipo inibição competitiva. No presente trabalho esse efeito foi observado na folha diagnóstico e nos tecidos da parte aérea e raízes.

Para o teor de S houve diferença entre os genótipos, o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor médio de S na raiz de 4,26 g S kg⁻¹, enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® um teor médio de S de 3,56 g S kg⁻¹, valores estes superiores aos apresentados por Santos et al. (2017). Não houve interação entre as fontes de variação genótipo e estádios fenológicos, e a variação na disponibilidade de Mn em solução proporcionou alterações no teor de S na raiz. Quando comparado ao teor de S da parte aérea, as raízes apresentaram uma concentração de S 95% maior.

Os teores dos micronutrientes Cu, Fe, Mn e Zn nas raízes foram apresentados na Tabela 21. Para o teor de Cu nas raízes não houve diferença entre os cultivares, com ausência de interação entre as fontes de variação genótipo e estádios fenológicos. O teor médio de Cu foi de 26,30 mg Cu kg⁻¹, valor superior ao apresentado por Santos et al. (2017) para cultivar Potência RR® com 100 µM Mn em solução. Na parte aérea foi observado o efeito interiônico de inibição pela alta disponibilidade de Mn sobre a absorção de Cu ocasionado redução nos teores do elemento, similar ao observado por Lombnaes e Singh (2003) em plantas de cevada.

Nos teores de Cu na raiz o incremento na disponibilidade de Mn em solução também proporcionou redução na concentração do elemento no tecido. No estádio V7, com 2 µM Mn o teor médio de Cu na raiz foi de 36,30 mg Cu kg⁻¹. Nos estádios V10 e V13, com 50 e 100 µM Mn em solução, os teores de Cu na raiz reduziram para 25,90 e 20,70 mg Cu kg⁻¹, respectivamente. No estádio V16, com 20 dias em solução formulada com ausência de Mn o teor de Cu nas raízes apresentou o menor teor com valor de 18,70 mg Cu kg⁻¹, demonstrando o efeito do Mn adsorvido à CTC_{raiz} sobre a adsorção de Cu. No estádio R6, as plantas cresceram por 40 dias em solução sem adição de Mn na formulação, devido à redução na disponibilidade de Mn, o teor de Cu das raízes aumentou para 30,00 mg Cu kg⁻¹.

Para o Fe houve diferença entre os genótipos e interação entre os fatores de variação. O cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor médio de Fe nas raízes de 2476,22 mg kg⁻¹, enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou um teor médio de 2659,27 mg kg⁻¹, valores inferiores aos obtidos por Santos et al. (2017). Tanto na parte aérea quanto para a folha diagnóstico foi observado o efeito interiônico do tipo inibição competitiva entre Mn e Fe, conforme apresentado por Malavolta et al.

Tabela 21 – Teores dos micronutrientes Cu, Fe, Mn e Zn, no sistema radicial das plantas de soja não submetidas à extração das formas de Mn (II), expressos em mg kg⁻¹, para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		Cu	Fe	Mn	Zn	
Genótipo						
DM 66i68 IPRO® (D)		25,70 a	2476,22 b	714,26 a	133,78 b	
BMX FÚRIA CE® (F)		26,9 a	2659,27 a	853,70 b	155,62 a	
Estádio Fenológico		$\bar{x}$	D	F	D	F
V7		36,30 a	2220,12bcB	2725,70aA	107,55eA	147,58dA
V10		25,90 bc	2143,43cB	2508,35aA	927,62bB	1140,60aA
V13		20,70 cd	2676,17aA	2614,17aA	1197,88aA	1231,67aA
V16		18,70 d	2614,00abA	2663,97aA	792,50cB	965,17bA
R6		30,00 ab	2727,38aA	2784,16aA	545,77dB	783,48cA
Média:		26,30	2567,74	783,98	144,70	
F.V.	F _{tab}	----- Teste F ($p \leq 0,05$): Valores de F calculado (F _{cal}) e coeficiente de variação (CV) -----				
Época (a)	2,63	18,597*	5,805*	344,150*	7,582*	
Genótipo (b)	4,11	0,568ns	8,539*	47,640*	7,379*	
a × b	2,63	0,689ns	2,941*	4,559*	0,639ns	
CV%		19,86	8,63	9,11	19,64	

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

g.l.resíduo = 36.

Fonte: O próprio autor.

(1997) e Heenan e Campbell (1983) Nas raízes o incremento na disponibilidade de Mn em solução não proporcionou alterações nos teores de Fe conforme observado pela variação nos dados presentes na Tabela 21.

Para o teor de Zn nas raízes houve diferença entre os genótipos, com o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentando um teor médio de 133,78 mg Zn kg⁻¹, e o cultivar BMX FÚRIA CE® um teor médio de 155,62 mg Zn kg⁻¹, conforme apresentado na Tabela 21. Para ambos os cultivares os teores foram próximos aos apresentados por Santos et al. (2017). Em relação aos estádios analisados, o teor de Zn na raiz demonstrou redução de 24% com a adição de 50 µM Mn em solução.

O efeito da alta disponibilidade de Mn em solução sobre a absorção de Zn, descrito por Adloglu (2006) em plantas de milho, visualizada na folha diagnóstico e na parte área, também foi observada nos teores de Zn da raiz pelos dados apresentados na Tabela 21. O teor de Zn da raiz demonstrou incremento somente no estádio R6, avaliação realizada aos 90 DAE, com ausência de adição de Mn na formulação da solução por 40 dias. O diagrama do efeito proporcionado pelo incremento na disponibilidade de Mn em solução sobre os teores dos macros e micronutrientes analisados no sistema radicial das plantas não submetidas ao processo de extração das formas de Mn (II) foi apresentado na Figura 55.

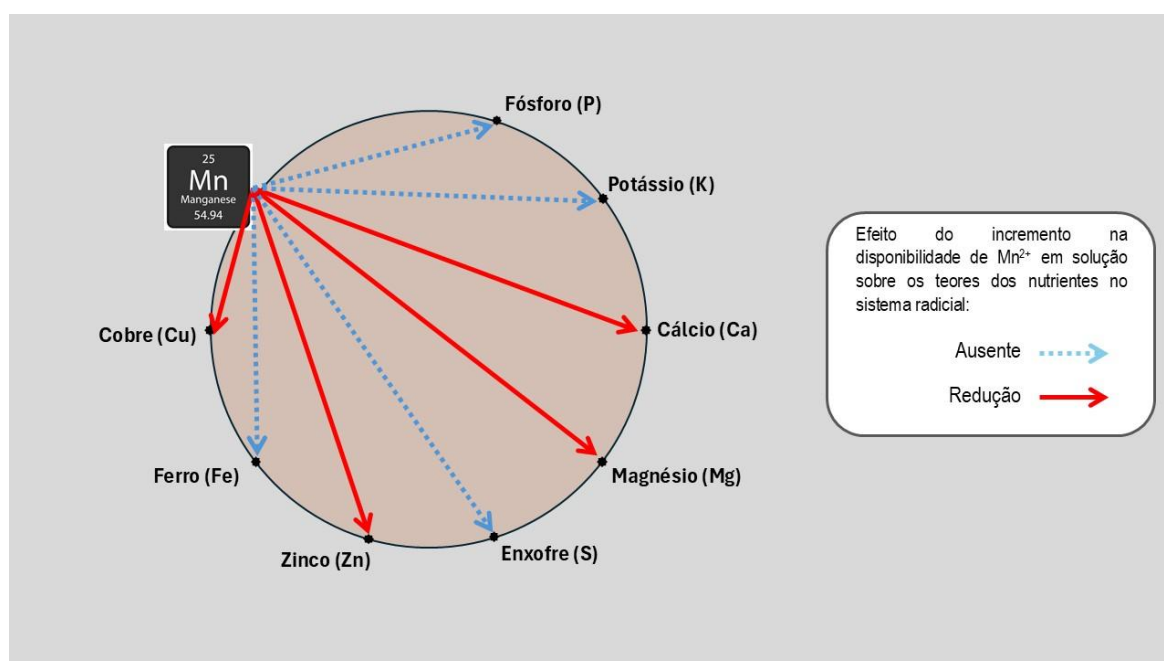
Para o micronutriente Mn houve diferença entre os genótipos e interação entre as fontes de variação. O cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou teor médio de Mn na raiz de 714,26 mg kg⁻¹, enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou um teor médio de 853,70 mg kg⁻¹. Considerando a concentração de 100 µM Mn, as médias de ambos os cultivares foram superiores aos dados apresentados por Santos et al. (2017). Para os nutrientes positivamente carregados analisados, exceto Ca, o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou teores superiores ao cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® na matéria seca da raiz. Devido à atração desses elementos por cargas negativas, possivelmente existe diferenças na característica da CTC_{raiz} entre os cultivares.

No estádio V7, com 2 µM Mn em solução os teores de Mn na raiz foram de 107,55 e 147,58 mg kg⁻¹, para os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente. Esses teores são valores próximos aos teores observados na parte aérea, demonstrando que em condições adequadas de disponibilidade de Mn o acúmulo do elemento no apoplasto das células do sistema radicial é reduzido.

Com a adição de 50 µM Mn em solução os teores de Mn na raiz aumentam 8,62 e 7,72 vezes, atingindo os teores de 927,62 e 1140,60 mg kg⁻¹ nos cultivares

DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente, com aproximadamente 90% desse localizado no apoplasto das células do córtex radicial. No estágio V13, com 100 μM Mn em solução, os teores de Mn na raiz aumentaram novamente para 1197,88 e 1231,67 mg Mn kg^{-1} , para os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente, representando incrementos de 29 e 7%.

Figura 55 – Diagrama do efeito proporcionado pelo incremento na disponibilidade de Mn em solução nutritiva (100 μM) sobre os teores dos nutrientes (P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe e Zn) no sistema radicial das plantas de soja não submetidas ao processo de extração das formas de Mn(II).



Fonte: O próprio autor.

Nos estádios seguintes, com ausência de adição de Mn à formulação da solução nutritiva, e associado ao crescimento do sistema radicial, houve redução nos teores de Mn da raiz, conforme os dados apresentados na Tabela 21. Nos estádios V16 e R6 o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou teores de Mn na raiz de 792,50 e 545,77 mg Mn kg^{-1} , respectivamente. Enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou teores de Mn na raiz de 965,17 e 783,48 mg Mn kg^{-1} , respectivamente.

Os teores de Mn nas raízes das plantas de soja acompanham as elevações na disponibilidade do elemento em solução, entretanto, quando a disponibilidade de Mn em solução diminui, o Mn adsorvido às cargas negativas da CTC do sistema radicial permanece adsorvido.

5.5 FORMAS DE MANGANÊS(II) NAS RAÍZES

A extração das formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas no apoplasto do sistema radicial dos genótipos de soja foram realizadas nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 nas concentrações de Mn em solução nutritiva de 2, 50, 100, 0 e 0 μM , respectivamente. Os estádios analisados correspondiam aos 30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente, como diagramado na Figura 39. O processo de extração foi executado sequencialmente como descrito no item 4.6.

As imagens do sistema radicial das plantas submetidas ao processo de extração das formas de Mn(II) foram apresentadas nas Figuras 56 e 57. Na figura 56, em (A) no lado esquerdo, raízes do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e em (B) do lado direito, as raízes do genótipo BMX FÚRIA CE®. Na parte superior o sistema radicial dos genótipos no estágio V7 com 30 DAE em solução nutritiva com 2 μM Mn, com coloração clara e bem desenvolvidos. Essa concentração de Mn (2 μM) equivale a concentração na solução de Hoagland modificada por Epstein e Bloom (2005), considerada adequada para o fornecimento do elemento em solução.

Na parte intermediária da Figura 56 foram apresentados os sistemas radiciais dos genótipos de soja no estágio V10 (40 DAE), após crescerem 30 dias em solução com 2 μM Mn e 10 dias em solução com concentração de Mn de 50 μM . Nessa avaliação, para ambos os genótipos, a coloração das raízes foi mais escura, com tonalidade na cor caramelo devido à adsorção das formas de Mn(II) na CTC_{raiz} presente no apoplasto das células do sistema radicial.

E na parte inferior da Figura 56 foram apresentados os sistemas radiciais dos genótipos de soja no estágio V13 (50 DAE), após crescerem 30 dias em solução com 2 μM Mn, 10 dias em solução com 50 μM Mn e 10 dias em solução com 100 μM Mn. De forma semelhante à avaliação anterior, para ambos os genótipos em V13, as raízes apresentavam coloração ainda mais escura, com poucas frações de coloração mais claras e uma tonalidade na cor caramelo ainda mais forte, demonstrando que uma quantidade maior de Mn(II) estava adsorvida ao sistema radicial.

Na Figura 57 na parte superior o sistema radicial dos genótipos de soja no estágio V16 (70 DAE), após o desenvolvimento por 30 dias em 2 μM Mn, 10 dias com 50 μM Mn, 10 dias com 100 μM Mn e 20 dias com solução nutritiva com ausência de adição de Mn na formulação (0 μM Mn).

Figura 56 – Sistema radicular das plantas de soja submetidas ao processo de extração das formas de Mn(II). Em (A) genótipo DONMARIO 66I68 IPRO® e em (B) genótipo BMX FÚRIA CE®.



Fonte: O próprio autor.

No estágio V16 (70 DAE), parte superior da Figura 57, as regiões velhas do sistema radicial mantiveram a cor escurecida de tonalidade na cor caramelo, enquanto, as raízes emitidas após a redução na disponibilidade de Mn em solução apresentavam uma cor mais clara, com tonalidade na cor palha (em destaque na Figura 57), indicando que nessas regiões a quantidade de Mn(II) adsorvido era menor.

Figura 57 – Sistema radicial das plantas submetidas ao processo de extração das formas de Mn(II). Em (A) e (B) representam os genótipos DONMARIO 66I68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente. Na parte superior plantas no estágio fenológico V16 (70 DAE) e na parte inferior em R6 (90 DAE) Em destaque áreas de crescimento na ausência de suprimento de Mn em solução com raízes de coloração clara com menor absorção de Mn.



Fonte: O próprio autor.

E na parte inferior da Figura 57 foram apresentados os sistemas radiciais dos genótipos no estágio R6 (90 DAE), após o crescimento em solução com 2 μM Mn por 30 dias, 10 dias com 50 μM Mn, 10 dias com 100 μM Mn e 40 dias em solução sem a adição de Mn na formulação (0 μM Mn). As regiões antigas do sistema radicial permaneceram com a coloração característica da adsorção de Mn, com coloração escura e tonalidade na cor caramelo, contudo as regiões desenvolvidas na condição de ausência de Mn na formulação da solução, em destaque na Figura 57, apresentavam cor clara semelhante às raízes aos 30 DAE (2 μM).

Os valores das formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado determinados pelo processo de extração, expressos em mg Mn kg^{-1} de matéria seca de raiz, foram apresentados na Tabela 22. Para a forma de Mn(II) trocável houve diferença entre os genótipos e significância entre as fontes de variação pelo Teste F a 5%. Em média o genótipo BMX FÚRIA CE® apresentou 192,86 mg Mn kg^{-1} da forma de Mn(II) trocável, enquanto o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou em média 151,88 mg Mn kg^{-1} .

Tanto para a forma de Mn(II) trocável, como para as formas Mn(II) complexado e precipitado adsorvidas às raízes dos genótipos de soja, a interpretação dos valores apresentados na Tabela 22 em relação aos estádios analisados permite visualizar a dinâmica das formas de Mn(II) em função da oscilação na disponibilidade de Mn em solução. No estágio V7, representada pelo crescimento em solução nutritiva com 2 μM Mn, a extração com a solução de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 0,05 M proposta por Munns et al. (1963a) demonstrou não haver a forma de Mn(II) trocável adsorvida às raízes de ambos os genótipos.

Com adição de 50 e 100 μM na solução nutritiva, respectivamente, nos estádios V7 e V10, houve adsorção da forma de Mn(II) trocável às raízes, onde o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou médias de 297,13 e 406,46 mg Mn kg^{-1} , e o genótipo BMX FÚRIA CE® apresentou médias de 290,09 e 615,67 mg Mn kg^{-1} nos estádios V10 e V13, respectivamente. Do estágio V10 para V13 houve o incremento na forma de Mn(II) trocável de 36 e 112% para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente. Nos estádios posteriores, com ausência de adição de Mn na formulação da solução, os níveis da forma de Mn(II) trocável adsorvida às raízes reduziram para 38,30 e 16,00 mg Mn kg^{-1} , e 48,05 e 10,51 mg Mn kg^{-1} para os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE®, respectivamente, nos estádios V16 e R6.

Tabela 22 – Formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas às raízes de soja, expressos em mg kg⁻¹ de matéria seca de raiz, para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		Mn Trocável		Mn Complexado		Mn Precipitado	
Genótipo							
DONMARIO 66i68 IPRO® (D)		151,88 b		800,88 b		316,58 b	
BMX FÚRIA CE® (F)		192,86 a		1230,46 a		601,93 a	
Estádio Fenológico		D	F	D	F	D	F
V7		0,00cA	0,00cA	0,00dA	0,00dA	10,00cA	1,99dA
V10		297,13bA	290,09bA	1232,21abA	1580,15bA	520,33aB	1019,87bA
V13		406,46aB	615,67aA	1550,84aB	2776,45aA	588,86aB	1303,65aA
V16		38,30cA	48,05cA	524,86cdA	896,29cA	210,42bB	356,62cA
R6		16,00cA	10,51cA	696,52bcA	899,29cA	253,26bA	327,50cA
Média:		172,22		1015,67		459,25	
F.V.	F _{tab}	----- Teste F (<i>p</i> ≤ 0,05): Valores de F calculado (F _{cal}) e coeficiente de variação (CV) -----					
Época (a)	2,63	216,031*		68,813*		255,323*	
Genótipo (b)	4,11	9,154*		24,028*		173,641*	
a × b	2,63	9,511*		5,727*		40,553*	
CV%		28,01		30,51		16,67	

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$). *g.l.resíduo* = 36.

Fonte: O próprio autor.

Para a forma de Mn(II) complexado houve diferença entre os genótipos e interação entre as fontes de variação genótipo e estádios fenológicos. O cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou em média 800,88 mg Mn kg⁻¹, enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou em média 1230,46 mg Mn kg⁻¹. Quando as médias da forma de Mn(II) complexado dos cultivares são comparadas, o genótipo BMX FÚRIA CE® apresentou uma quantidade adsorvida 53% maior que o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®.

Quando analisamos os resultados da forma de Mn(II) complexado em relação aos estádios, de forma semelhante ao Mn(II) trocável, com 2 µM Mn em solução, a extração com EDTA 0,05 M a pH 7,0 demonstrou a ausência de Mn(II) complexado adsorvido às raízes de ambos os genótipos no estágio V7. Com incremento na disponibilidade de Mn em solução nos estádios V7 e V10, nos estádios analisados V10 e V13, os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® apresentaram em média 1232,21 e 1550,84 mg Mn kg⁻¹, e 1580,15 e 2776,45 mg Mn kg⁻¹ da forma de Mn(II) complexado adsorvidas às raízes, respectivamente.

No período posterior, nos estádios V16 e R6 que representam a ausência de adição de Mn à formulação da solução, houve redução na forma de Mn(II) complexado adsorvida às raízes, onde os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® apresentaram em média 524,86 e 696,52 mg Mn kg⁻¹, e 896,29 e 899,29 mg Mn kg⁻¹, respectivamente. De forma semelhante ao Mn(II) trocável, a forma de Mn(II) complexada acompanhou as flutuações na concentração de Mn em solução.

Para a forma de Mn(II) precipitado houve diferenças entre os genótipos, além de interação entre as fontes de variação. O cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou em média 316,58 mg Mn kg⁻¹, enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou média de 601,93 mg Mn kg⁻¹ da forma de Mn(II) complexado adsorvido ao sistema radicial. Quando analisamos a flutuação nos valores obtidos na extração em relação aos estádios fenológicos, pelos dados da Tabela 22, o Mn(II) precipitado foi a única forma de Mn(II) adsorvida às raízes detectada quando a solução nutritiva apresentou 2 µM Mn.

Com incremento na concentração de Mn na solução nutritiva, similar as demais formas de Mn(II) trocável e complexado, a quantidade da forma de Mn(II) precipitado também aumentou nos estádios V10 e V13. Nesses estádios o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou em média 520,33 e 588,86 mg Mn kg⁻¹, enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou em média 1019,87 e 1303,65 mg Mn kg⁻¹ da forma de

Mn(II) precipitada adsorvida às raízes, respectivamente. Quando os genótipos são comparados nos estádios V10 e V13, o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou uma adsorção da forma de Mn(II) precipitado 96 e 220% superior ao cultivar DONMARIO 66i68 IPRO®, respectivamente.

Nos períodos subsequentes, nos estádios V16 e R6, com ausência na adição de Mn à formulação da solução, a quantidade de Mn(II) precipitado presente nas raízes também demonstrou redução. Nesses estádios, V16 e R6, o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou em média 210,42 e 253,26 mg Mn kg⁻¹, enquanto o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou em média 356,62 e 327,50 mg Mn kg⁻¹ da forma de Mn(II) adsorvida às raízes, respectivamente.

Para interpretar a dinâmica das formas de Mn(II) adsorvidas nas raízes das plantas de soja, além de analisar a flutuação das formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado em função das concentrações de Mn na formulação da solução nutritiva, as variáveis biométricas referentes ao sistema radicial precisam ser analisados de forma conjunta.

A análise dos dados presentes na Tabela 22 permitiu visualizar a habilidade do Mn em ocupar as cargas negativas presentes na CTC do sistema radicial. Do estágio V10 ao V13 a massa seca das raízes apresentou um aumento de 84%, como apresentado na Tabela 14. E nesse mesmo intervalo, com 100 µM Mn em solução, a média de incremento das formas de Mn(II) entre os genótipos foi de 74, 53 e 22% para as formas Mn(II) trocável, complexado e precipitado, respectivamente. Isso demonstra que em condições de disponibilidade alta de Mn os novos sítios de adsorção produzidos são ocupados pelo elemento.

Da avaliação no estágio V13, momento a partir do qual a solução nutritiva foi formulada com ausência de Mn, até a última avaliação realizada em R6, as formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado apresentaram em média reduções de 97, 64 e 70%. Entretanto nesse mesmo período considerado as raízes demonstraram um incremento na massa da matéria seca de 79%, conforme apresentado na Tabela 14. Desta forma, neste intervalo a redução nas formas de Mn(II) foi proporcionado pelo crescimento de novas raízes com ausência de Mn(II) adsorvido proporcionando o efeito diluição das formas de Mn(II) presentes nas frações antigas do sistema radicial, como visualizado na Figura 57.

De acordo com Munns et al. (1963a) a forma de Mn(II) trocável pode ser dessorvida por soluções salinas, onde a própria solução nutritiva com ausência de Mn

possuí a capacidade de extrair a forma de Mn(II) trocável. Pela análise dos dados apresentados na Tabela 22 para a forma de Mn(II) trocável foi possível visualizar esse efeito, onde os valores obtidos no processo de extração para a forma de Mn(II) no estágio V7 ($2 \mu\text{M}$ Mn) e nos estádios V16 e R6 ($0 \mu\text{M}$ Mn), não apresentaram diferença pelo teste de Tukey a 5% de significância

Diferentemente da forma de Mn(II) trocável retida por atração eletrostática (Wagatsuma, 1983), as formas de Mn(II) complexado retidas pela formação de complexos de superfície (Rangel et al., 2009), e Mn(II) precipitado presente na forma amorfa (Wagatsuma e Ezoe, 1985), permaneceram adsorvidas às raízes das plantas de soja mesmo após a ausência de adição de Mn à formulação da solução nutritiva, podendo neste caso, serem empregadas no diagnóstico de condições de alta disponibilidade de Mn de forma retroativa.

Na concentração de $2 \mu\text{M}$ Mn em solução houve somente a presença da forma de Mn(II) precipitado. A adição de 50 e $100 \mu\text{M}$ Mn à formulação da solução nutritiva proporcionou a adsorção das formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado às raízes das plantas de soja. Desta forma, para os dados apresentados na Tabela 22, tanto soluções extratoras nas concentrações empregadas quanto o processo de extração demonstraram sensibilidade em representar o nível de disponibilidade de Mn às raízes.

O somatório das formas de Mn(II) trocável, precipitado e complexado representa o Mn adsorvido no apoplasto das células do sistema radicial, sendo denominado de Mn(II) apoplasto. O Mn(II) localizado no interior da célula, local não acessado pelas soluções extratoras, é denominado de Mn remanescente pela incerteza da extração total das formas de Mn(II). Os valores do Mn(II) apoplástico e do Mn remanescente são apresentados na Tabela 23.

Pela forma como é calculado, o Mn(II) apoplasto fornece uma visão mais ampla da dinâmica de adsorção das formas de Mn(II) às raízes da planta de soja, além de possibilitar a comparação entre resultados obtidos por diferentes soluções empregadas na extração das formas de Mn(II). Para essa variável houve diferença entre os genótipos e interação entre as fontes de variação pelo teste F a 5% de significância. Em média o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou $1269,05 \text{ mg Mn kg}^{-1}$, e o cultivar BMX FÚRIA CE® apresentou em média $2025,25 \text{ mg Mn kg}^{-1}$ das formas de Mn(II) adsorvidas no apoplasto radicial, valores próximos ao obtido por Liu et al. (2019) com $100 \mu\text{M}$ Mn em solução.

Tabela 23 – Quantidades de Mn(II) presentes no apoplasto e Mn remanescente, em raízes de soja, expressos em mg kg⁻¹ de matéria seca de raiz, para os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (D) e BMX FÚRIA CE® (F), em solução nutritiva, nos estádios fenológicos V7, V10, V13, V16 e R6 (30, 40, 50, 70 e 90 DAE, respectivamente).

Fontes de Variação		Mn Apoplasto		Mn Remanescente	
Genótipo					
DM 66i68 IPRO® (D)		1269,05 b		100,11 a	
BMX FÚRIA CE® (F)		2025,25 a		262,35 b	
Estádios		D	F	D	F
V7		10,04cA	1,99dA	6,86cA	3,86cA
V10		2049,67aB	2890,10bA	122,08abB	304,99abA
V13		2546,16aB	4695,79aA	198,51aB	388,38aA
V16		773,59bB	1300,96cA	98,52bcB	390,61aA
R6		965,78bA	1237,42cA	74,57bcB	223,91bA
Média:		1647,15		181,23	
F.V.	F _{tab}	----- Teste F (<i>p</i> ≤ 0,05): Valores de F calculado (F _{cal}) -----			
Época (a)	2,63	126,038*		47,023*	
Genótipo (b)	4,11	45,411*		124,777*	
a × b	2,63	11,197*		10,789*	
CV%		24,09		28,33	

Valores seguidos por letra minúscula na coluna, e letra maiúscula na linha para cada variável, não diferem pelo Teste de Tukey ($\alpha = 0,05$). *g.l.resíduo* = 36.

Fonte: O próprio autor.

O cultivar BMX FÚRIA CE® demonstrou uma adsorção 60% superior ao genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®. A habilidade de adsorver as formas de Mn(II) no apoplasto do sistema radicial é influenciada por características genotípicas, sendo variável entre espécies e cultivares. Lu et al. (2020) apresentou as diferenças entre os valores do Mn(II) apoplasto em plantas de milho, soja, feijão, trigo e arroz. Enquanto Lavres et al. (2008) demonstrou a diferente capacidade de adsorção de Mn(II) apoplasto entre os genótipos de soja Santa Rosa, IAC 15 e IAC 31.

A forma e arranjos dos domínios pécticos na lamela média e parede celular modulam o balanço de íons, a porosidade e seletividade (Carpita et al., 2015), proporcionando o comportamento diferente entre genótipos em relação a adsorção

das formas de Mn(II). A dissociação do H⁺ dos grupamentos funcionais -COOH e -OH desses componentes, proporciona a formação de cargas elétricas negativas sob condições naturais (Wu e Hendershot, 2009), com grupamentos carboxílicos dos ácidos glicurônico e galacturônico gerando cargas negativas dependentes de pH (Lu et al., 2020), conferindo CTC a parede celular (Epstein e Bloom, 2005). Outros grupamentos como carbonilas, aminas e amidas também participam da formação de cargas negativas (Lu et al., 2018). Contudo, segundo Drover (1972) quase 90% da CTC das raízes é proporcionada pelos grupamentos carboxílicos na formação de cargas negativas na parede celular.

Em função disso, a dinâmica do Mn(II) apoplasto foi diferente entre os genótipos nos estádios analisados. Em V7, com 2 μ M Mn em solução, os valores do Mn(II) apoplasto foram baixos, não havendo diferenças entre os cultivares, como apresentado na Tabela 23. Entretanto em V10 e V13, estádios que representam as concentrações de Mn em solução de 50 e 100 μ M, os cultivares DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® apresentaram em média 2049,67 e 2546,16 mg Mn kg⁻¹, e 2890,10 e 4695,79 mg Mn kg⁻¹ de Mn(II) apoplasto, respectivamente.

Nos próximos estádios, compreendendo V16 e R6, a ausência na adição de Mn na formulação da solução nutritiva, associado ao incremento de matéria seca do sistema radicial, proporcionou reduções nos valores de Mn(II) apoplasto pelo efeito diluição. Nesses estádios os genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® apresentaram em média 773,59 e 965,78 mg Mn kg⁻¹, e 1300,96 e 1237,42 mg Mn kg⁻¹ de Mn(II) apoplasto adsorvido, em V16 e R6, respectivamente. A variação na disponibilidade de Mn em solução permitiu verificar que houve diferença entre os genótipos em relação ao acúmulo de Mn(II) apoplasto.

De acordo com Edwards e Asher (1982) há dois mecanismos de tolerância ao excesso de Mn em plantas. O primeiro confere tolerância à altas concentrações de Mn(II) simplasto com ausência de prejuízos ao crescimento da planta. Enquanto no segundo, o controle na absorção é por mecanismos extracelulares como a adsorção do Mn(II) apoplasto. Em relação a esses mecanismos, pelos dados da Tabela 23, em condições de alta disponibilidade de Mn o genótipo BMX FÚRIA CE® apresentou maiores valores de Mn(II) apoplasto, com maior adsorção das formas de Mn(II), e maiores valores de Mn simplasto, demonstrando maior habilidade em acumular Mn(II) que o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®.

Os campos de produção de soja são destinados à produção grãos, esse é o propósito do cultivo. Os mecanismos de tolerância são características que o genótipo apresenta e o habilitam a obter maior produção de grãos em determinadas circunstâncias desfavoráveis. Neste caso, os mecanismos de tolerância da planta de soja a condições de toxidez por Mn seriam atribuições inerentes a um determinado genótipo permitindo que este apresentasse uma maior produção de grãos em condições de alta disponibilidade de Mn.

No caso dos genótipos empregados no presente trabalho, em função das alterações anatômicas presentes no caule do genótipo BMX FÚRIA CE®, e consequente redução na produção de grãos, não foi possível delimitar que uma maior adsorção das formas de Mn(II), associada a maior presença de Mn simplasto, seriam estratégias de tolerância, pois, mesmo com esses atributos o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® poderia ter alcançado maior produção de matéria seca de grãos.

Para o Mn simplasto no estágio V7, com 2 μM Mn em solução, não houve diferença entre os genótipos conforme os dados da Tabela 23. Os valores de 6,86 e 3,86 mg Mn kg⁻¹ também são baixos, indicando que em condições de disponibilidade adequada de Mn o armazenamento do elemento no interior de organelas é pequeno, com grande parte do Mn absorvido sendo transportado para as folhas.

Nos estádios posteriores, as concentrações de 50 e 100 μM Mn em solução proporcionaram elevação nos valores de Mn simplasto. Para o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® os valores médios de Mn simplasto foram de 122,08, 198,51, 98,52 e 74,57 mg Mn kg⁻¹, nos estádios V10, V13, V16 e R6, respectivamente. Esses teores foram próximos da faixa considerada como adequada proposta por Malavolta et al. (1997) para o teor de Mn na folha diagnóstico. Este fato indica que tanto as soluções extratoras quanto o processo de extração empregado apresentaram habilidade de retirar as formas de Mn(II) quase totalmente.

Para o genótipo BMX FÚRIA CE® os valores de Mn simplasto foram superiores ao genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, com valores médios de 304,99, 388,38, 390,61 e 223,91 mg Mn kg⁻¹ de Mn simplasto nos estádios V10, V13, V16 e R6, respectivamente. O genótipo BMX FÚRIA CE® demonstrou apresentar uma maior habilidade em compartimentalizar o Mn(II) em organelas celulares do que o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®.

A Tabela 24 apresenta os valores de F do coeficiente de correlação de Pearson para as formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado, Mn apoplástico, Mn

remanescente e os teores de nutrientes da folha diagnóstico. As formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado apresentaram correlação significativa (5% significância) com o Mn apoplasto.

Dentre as três formas, o Mn(II) complexado demonstrou o maior valor de F calculado na correlação com o Mn apoplasto. Pelos dados apresentados na Tabela 22, foi possível observar que o Mn complexado acompanhou as oscilações na disponibilidade de Mn em solução. Pelo procedimento de extração realizado a temperatura ambiente (25°C), a forma de Mn complexado demonstra o maior potencial para ser empregada na visualização da presença de Mn(II) adsorvido em raízes de plantas de soja.

O teor de Mn da folha diagnóstico apresentou correlação significativa com as formas de Mn(II) adsorvidas no apoplasto do sistema radicial, e com o Mn remanescente. Esta última correlação indica que para existir Mn estocado em compartimentos celulares no simplasto sistema radicial, a planta empregou mecanismos para garantir a homeostase celular de Mn, indicando que uma grande quantidade de Mn acessou o sistema vascular alcançando os tecidos foliares.

Para as formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado uma correlação significativa com o teor de Mn na folha diagnóstico demonstra que teores foliares acima do nível crítico de toxidez estão associados a adsorção das formas de Mn(II) no apoplasto do sistema radicial. Dentre as três formas de Mn(II), o Mn(II) complexado apresentou o maior valor de F calculado com o teor de Mn na folha recém madura, apresentando desse modo, as melhores características para o emprego no estudo da toxidez por Mn em plantas de soja.

Tabela 24 - Valores de F do coeficiente de correlação de Pearson entre as formas de manganês(II) trocável, complexado e precipitado, Mn Apoplástico e Mn Remanescente nas raízes das plantas de soja e os teores dos nutrientes (N, P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe, Mn e Zn) presentes na folha diagnóstico.

	Mn-Tro	Mn-Com	Mn-Pre	Mn-Ap	Mn-Rem	N	P	K	Ca	Mg	S	Cu	Fe	Mn	Zn
Mn-Tro	-														
Mn-Com	193,92*	-													
Mn-Pre	161,15*	333,32*	-												
Mn-Ap	299,37*	2585,25*	727,12*	-											
Mn-Rem	18,98*	54,11*	59,27*	52,11*	-										
N	2,92 ^{NS}	0,61 ^{NS}	0,04 ^{NS}	0,07 ^{NS}	12,10*	-									
P	1,37 ^{NS}	0,23 ^{NS}	0,15 ^{NS}	0,01 ^{NS}	4,01 ^{NS}	40,52*	-								
K	0,59 ^{NS}	0,48 ^{NS}	0,13 ^{NS}	0,16 ^{NS}	8,47*	24,63*	34,99*	-							
Ca	6,38*	0,49 ^{NS}	0,86 ^{NS}	1,08 ^{NS}	0,27 ^{NS}	20,85*	16,37*	0,93 ^{NS}	-						
Mg	3,92 ^{NS}	0,02 ^{NS}	0,01 ^{NS}	0,03 ^{NS}	7,41*	70,82*	13,55*	39,29*	2,23 ^{NS}	-					
S	21,90*	6,95*	13,01*	10,60*	0,93 ^{NS}	27,12*	19,27*	18,01*	10,32*	20,87*	-				
Cu	1,32 ^{NS}	0,50 ^{NS}	0,08 ^{NS}	0,45 ^{NS}	0,81 ^{NS}	0,41 ^{NS}	0,16 ^{NS}	0,42 ^{NS}	3,32 ^{NS}	0,04 ^{NS}	0,01 ^{NS}	-			
Fe	37,93*	11,41*	15,84*	16,01*	3,78 ^{NS}	26,31*	9,14*	5,37*	54,09*	7,94*	35,93*	5,71*	-		
Mn	4,06*	18,20*	10,26*	13,68*	30,42*	56,40*	47,74*	25,13*	14,57*	9,21*	4,32*	0,03 ^{NS}	4,73*	-	
Zn	24,20*	14,75*	15,74*	17,28*	8,19*	3,19 ^{NS}	0,01 ^{NS}	0,19 ^{NS}	19,15*	1,68 ^{NS}	6,80*	0,15 ^{NS}	51,25*	0,20 ^{NS}	-

Mn-Tro: manganês trocável; Mn-Com: manganês complexado; Mn-Pre: manganês precipitado; Mn-Ap: manganês apoplástico e Mn-Rem: manganês remanescente.

*significativa a 5% de significância ($p \leq 0,05$); NS: não significativo.

5.6 SINTOMAS VISUAIS DE TOXIDEZ E ENCARQUILHAMENTO

Do estágio fenológico V1 até o estágio V7 todas as plantas do experimento cresceram em solução nutritiva com $2\mu\text{M}$ Mn, como diagramado na Figura 39. Em V7 a média do teor de Mn da folha diagnóstico entre os genótipos foi de $103,20\text{ mg Mn kg}^{-1}$, quantidade dentro da faixa apresentada como adequada para a planta de soja por Malavolta et al. (1997). No estágio V7 (30 DAE) houve a amostragem de plantas conforme o planejamento do experimento, e posteriormente, a solução nutritiva foi substituída passando a apresentar $50\mu\text{M}$ Mn. A Figura 58 apresenta uma imagem do experimento dois dias após a adição de $50\mu\text{M}$ Mn na solução nutritiva.

Figura 58 – Genótipos de soja DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® aos 32 dias após a emergência (DAE), 48 horas em solução com $50\mu\text{M}$ Mn.



Fonte: O próprio autor.

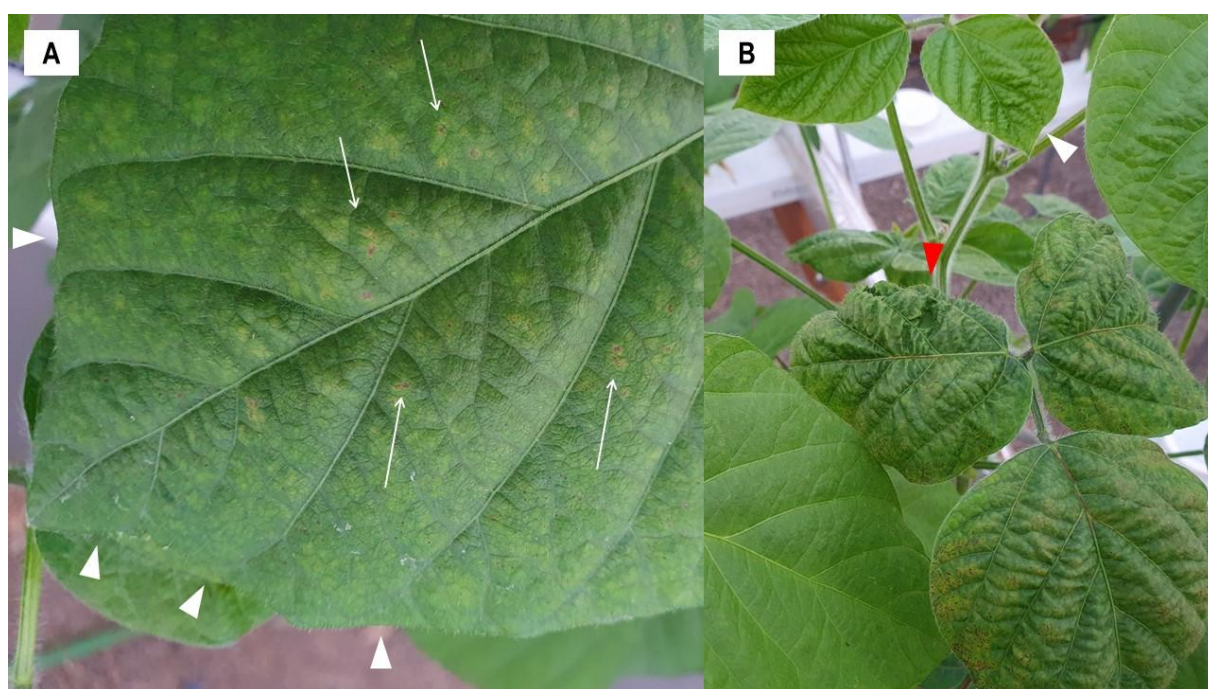
Os sintomas visuais típicos da toxidez por Mn em soja são caracterizados por manchas de coloração marrom circundadas por áreas cloróticas, como apresentado

na Figura 29. De acordo com Horiguchi (1987), as áreas necróticas proporcionadas pela toxidez representam o acúmulo de Mn na forma oxidada, com presença de Mn precipitado nesses locais (Horst, 1988).

Pela aparência das plantas na Figura 58, com 48 horas de permanência nessa concentração de Mn em solução, as plantas apresentavam aspecto normal, com ausência de sintomas visuais de toxidez por Mn. As áreas cloróticas localizadas no limbo foliar entre as nervuras começaram a surgir no quinto dia (120 h), e as manchas marrons e áreas necróticas foram detectadas com sete dias (168 h) de permanência em solução nutritiva com 50 μM Mn.

A Figura 59 apresenta os sintomas visuais da toxidez por Mn no genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® no estágio fenológico V10, em solução nutritiva com 50 μM Mn por 10 dias. Em (A), lado esquerdo, foi possível visualizar as áreas cloróticas entre as nervuras, as setas barrancas destacam as áreas necróticas. E em (B), lado direito, o mesmo genótipo apresentando encarquilhamento foliar (“crinkle leaf”) por toxidez de Mn.

Figura 59 – Sintomas foliares de toxidez por Mn em folhas no genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® no estágio fenológico V10 (40 DAE), 10 dias de crescimento em solução com 50 μM Mn. (A) Manchas cloróticas e áreas necróticas entre as nervuras características do sintoma. (B) Alterações na morfologia foliar com expressão do sintoma denominado encarquilhamento (“crinkle leaf”).



Fonte: O próprio autor.

No estágio V10, com 50 μM Mn em solução, o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentou um teor de Mn na folha diagnóstico de 366,60 mg Mn kg^{-1} . Marschner (1995) e Fageria (2001) atribuem como teores de toxidez por Mn em plantas de soja os valores de 600 e 720 mg Mn kg^{-1} , respectivamente, enquanto Foy (1990) considera teores na faixa de 180 a 320 mg Mn kg^{-1} . Pela observação dos sintomas visuais de toxidez com 366,60 mg Mn kg^{-1} no genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, a faixa de valores apresentada por Foy (1990) ficou mais próxima dos resultados apresentados nas Figura 59A e 59B.

Pela Figura 59B, foi possível verificar que o encarquilhamento foliar na soja é caracterizado pelo enrugamento do limbo foliar entre as nervuras de segunda ordem (em destaque pelo triângulo na cor vermelha) e alteração no formato da borda da folha (em destaque pelos triângulos na cor branca), conferindo um aspecto “amarrotado” ao tecido foliar. De acordo com Amorin e Salgado (1995) anormalidades no crescimento, na multiplicação e diferenciação das células podem produzir deformações como o encarquilhamento. Segundo os autores o sintoma é resultante do crescimento inadequado de células (hiperplasia e/ou hipertrofia), de forma localizada no limbo foliar, ocasionando zonas de deformação.

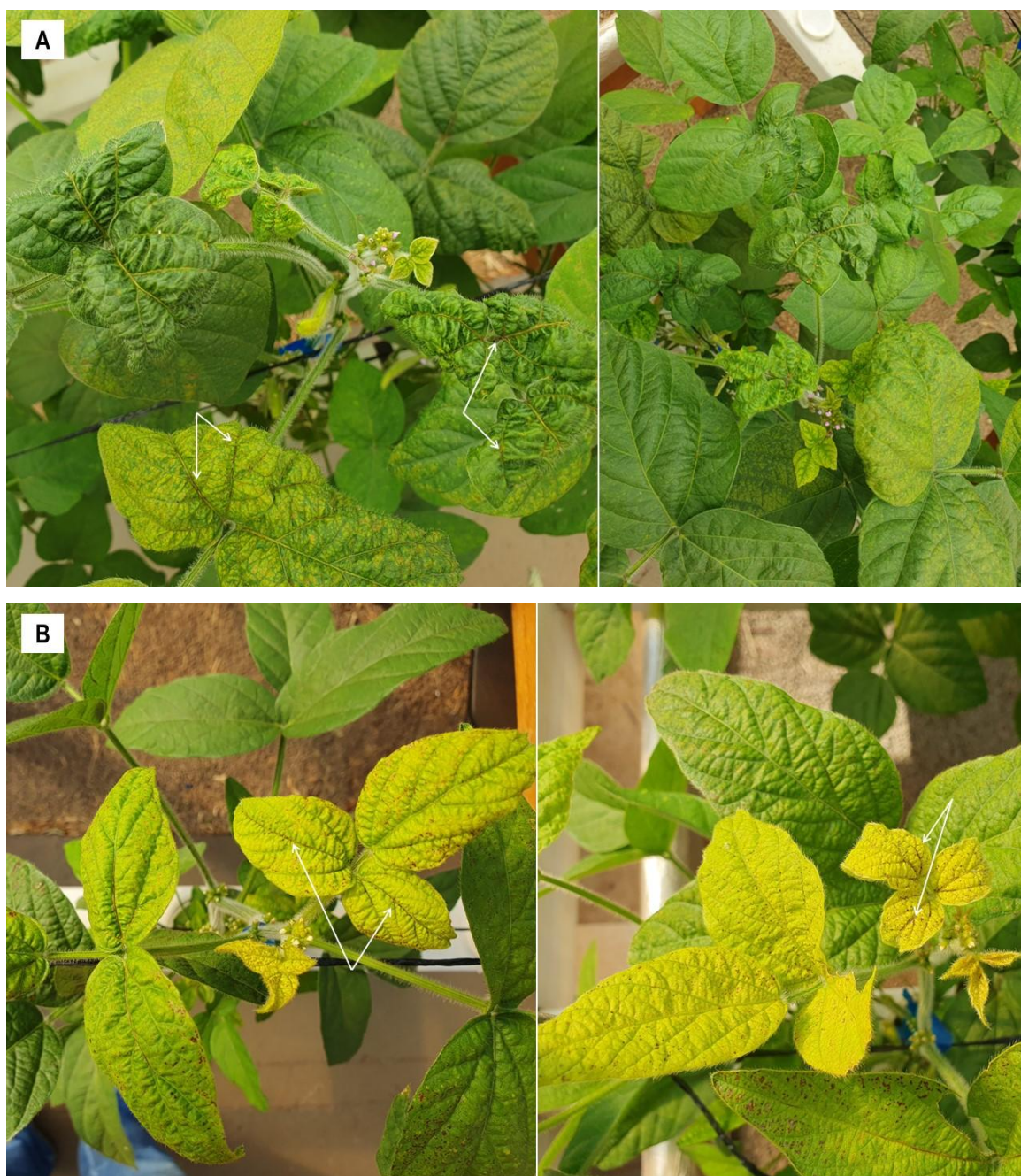
No estágio V10 (40 DAE) a solução nutritiva foi substituída, com a nova solução apresentando concentração 100 μM Mn. A Figura 60 apresenta o aspecto dos genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® em (A) na parte superior, e BMX FÚRIA CE® em (B) na parte inferior, no estágio V13 (50 DAE), representando 10 dias de crescimento em solução com 100 μM Mn. Em V13 o teor médio de Mn na folha diagnóstico dos genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® e BMX FÚRIA CE® foram de 915,00 e 1055,00 mg Mn kg^{-1} , respectivamente.

O incremento na concentração de Mn em solução de 50 para 100 μM Mn intensificou os sintomas foliares de toxidez em ambos os genótipos. Como apresentado na Figura 60A (parte superior), para o cultivar DONMARIO 66i68 IPRO® a clorose foi mais intensa e abrangente, com aspecto mosqueado. No limbo foliar a quantidade de áreas necróticas foi maior, o encarquilhamento foi mais intenso, e com presença de áreas oxidadas (em destaque pela seta branca na Figura 60A) nas nervuras de 1ª e 2ª ordem da folha.

No genótipo BMX FÚRIA CE® a condição de 100 μM Mn em solução também intensificou os sintomas de toxidez por Mn. Pela figura 60B foi possível observar uma clorose foliar mais intensa e uniforme do que no genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®.

No limbo foliar a quantidade de áreas necróticas foi maior, associado ao visual oxidado das nervuras de 1ª e 2ª ordem na folha, como destacado pelas setas brancas na Figura 60B.

Figura 60 – Sintomas de toxidez por Mn no ápice dos genótipos (A) DONMARIO 66i68 IPRO® e (B) BMX FÚRIA CE® com 100 μM Mn em solução no estágio fenológico V13 (50 DAE). As setas brancas indicam a presença de tecido oxidado nas nervuras pela deposição de Mn.

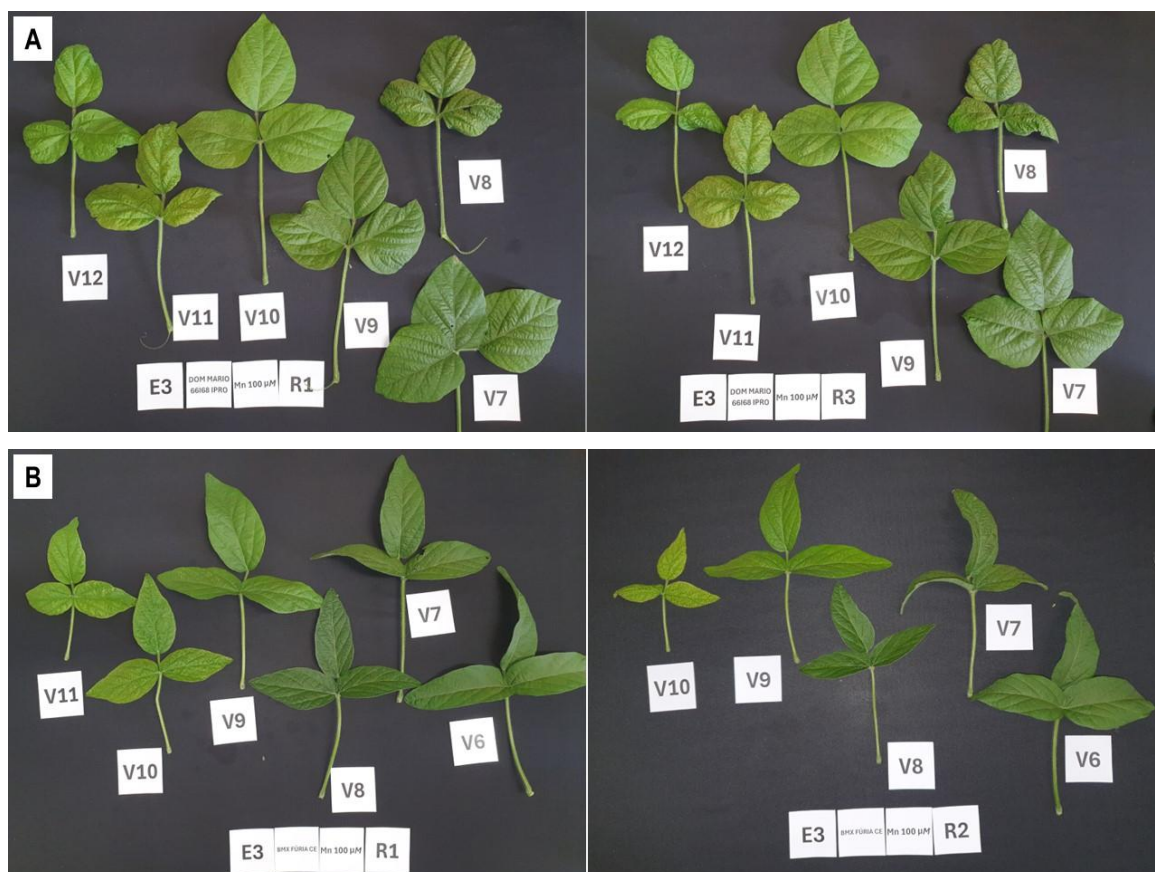


Fonte: O próprio autor.

Pelos sintomas apresentados nas Figuras 59 e 60, o encarquilhamento foliar (“crinkle leaf”) também integra os sintomas visuais proporcionados pela toxidez por Mn na planta de soja. A expressão dos sintomas de toxidez por Mn como a clorose, associada a manchas marrons e aéreas necróticas apresenta relação com o período de exposição à concentração de Mn acima do nível crítico peculiar de cada genótipo para toxidez pelo elemento.

Enquanto a expressão do encarquilhamento foliar (“crinkle leaf”) apresenta relação com o grau de maturidade da folha e o momento da elevação na disponibilidade de Mn, sendo possível confeccionar uma relação entre as definições dos estádios fenológicos da planta de soja com o grau de maturidade da folha. Na Figura 61 foi apresentado a cronologia do desenvolvimento da toxidez por Mn em folhas de soja na avaliação realizada no estágio V13 (50 DAE).

Figura 61 – Cronologia do desenvolvimento da toxidez por Mn em folhas soja para os genótipos (A) DONMARIO 66i68 IPRO® na parte superior, e (B) BMX FÚRIA CE® na parte inferior, ambos no estágio fenológico V13 (50 DAE). As etiquetas brancas (Vn) indicam o nó vegetativo da localização da folha da respectiva folha.



Fonte: O próprio autor.

No estágio V13 as plantas passaram pelas condições de 30 dias em $2\mu\text{M}$, de 10 dias em $50\mu\text{M}$, e de 10 dias em $100\mu\text{M}$ Mn em solução. Na parte superior da Figura 61, em (A) foram apresentadas as folhas do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® associadas a identificação da posição da folha no respectivo nó da haste principal. Na parte inferior da Figura 61, em (B), estão dispostas as folhas do genótipo BMX FÚRIA CE® seguindo a mesma metodologia.

Como mencionado anteriormente, no estágio V7 a concentração da solução passou para $50\mu\text{M}$ Mn, e no estágio V7 as plantas apresentavam um par de folha unifoliada no nó “v1” e mais seis folhas maduras nos nós “v2, v3, v4, v5, v6 e v7”, e a folha “v8” ainda imatura com bordos que não mais se tocavam e folíolos com formato cilíndrico. Desta forma, na Figura 61, a folha “v7” indica o momento de elevação na disponibilidade de Mn em solução, e que a folha “v8” apresentava o status de “imatura” no momento do estímulo da toxidez.

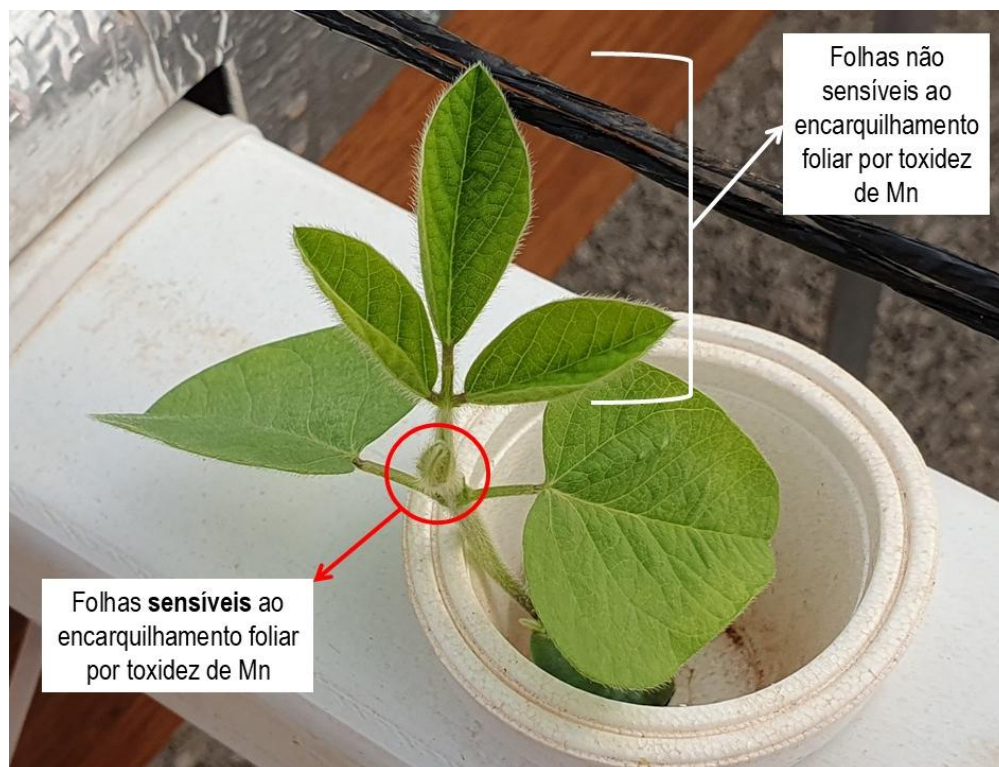
A Figura 62 apresenta uma planta de soja no estágio V1, na qual a folha “v2” ainda com “status” de imatura, apresenta os bordos separados (não mais se tocam) e limbo foliar em fase final de abertura com os folíolos perdendo o formato cilíndrico. No ápice do caule encontra-se o meristema apical, e destacada pelo círculo vermelho a futura folha “v3”, com “status” de imatura na qual os bordos ainda estão em contato e sensível ao estímulo do encarquilhamento foliar por toxidez de Mn.

As folhas com identificação “v7” na Figura 61A não apresentaram alterações morfológicas visuais, enquanto as folhas com identificação “v8”, que no momento da elevação na concentração de Mn para $50\mu\text{M}$ ainda apresentavam o limbo foliar com formato cilíndrico desenvolveram sintomas de encarquilhamento foliar devido à toxidez por Mn. Desta forma, o estímulo para a expressão do encarquilhamento (“crinkle leaf”) devido à toxidez por Mn em plantas de soja ocorre nas folhas presentes na região meristemática em estágio de desenvolvimento inferior ao momento em que os bordos não mais se tocam e em folhas com “status” de imatura com folíolos apresentando limbo foliar com formato cilíndrico.

Seguindo a cronologia apresentada na Figura 61A, as folhas identificadas com “v9” do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® também apresentaram alterações morfológicas devido à alta disponibilidade de Mn. No estágio V10, a concentração de Mn em solução foi elevada para $100\mu\text{M}$ Mn, neste momento os bordos da folha “v10” não mais se tocavam, e de forma semelhante à expressão dos sintomas de encarquilhamento na folha “v8”, as folhas com bordo ainda em contato (“v11” e “v12”)

apresentaram o desenvolvimento do sintoma de encarquilhamento.

Figura 62 – Folhas da planta de soja não sensíveis ao encarquilhamento foliar por toxidez de Mn com bordos abertos e limbo foliar em fase final de abertura. E folhas com bordos ainda em contato, localizadas no meristema apical, sensíveis ao encarquilhamento foliar por toxidez de Mn.



Fonte: O próprio autor.

Um fato observado foi a expressão diferencial dos sintomas de encarquilhamento por toxidez de Mn entre os genótipos. Pela Figura 61B, até a avaliação realizada no estágio V13 (50 DAE), o genótipo BMX FÚRIA CE® não havia desenvolvido alterações morfológicas no limbo foliar, visualmente foi possível observar somente o desenvolvimento de clorose associado a manchas marrons.

Um detalhe na Figura 61A foram os sintomas de encarquilhamento mais leves na folha com identificação “v10”. No estágio V7 a folha diagnóstico do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® apresentava um teor de 84,40 mg Mn kg⁻¹ e a quantidade de Mn(II) apoplasto adsorvido às raízes foi de 10,04 mg Mn kg⁻¹. O sistema de proteínas transportadoras estava dimensionado para absorção de Mn na rota simplástica para uma solução com disponibilidade de 2 µM Mn.

Pelo valor do Mn remanescente de 6,86 mg Mn kg⁻¹ no processo de extração das formas de Mn(II) foi possível observar uma baixa quantidade de Mn armazenado nas células das raízes, com transporte do Mn absorvido para parte aérea, e desta maneira, com o vacúolo preenchido por outros elementos para garantir a homeostase celular e potencial hídrico (ψ) da raiz necessário para absorção de H₂O.

Com a elevação na disponibilidade de Mn, de 2 para 50 μ M, houve alta absorção e translocação de Mn, pois o Mn remanescente aumentou de 6,86 para 122,08 mg Mn kg⁻¹, enquanto o incremento no teor da folha índice foi de 84,40 para 366,60 mg Mn kg⁻¹, e a adsorção das formas de Mn(II) representadas pelo Mn(II) apoplasto foi de 10,04 para 2049,67 mg Mn kg⁻¹. A adsorção das formas de Mn(II) no apoplasto foi empregada pelo genótipo como mecanismo para tolerar a condição de alta disponibilidade de Mn. Segundo Marschner (1995), em condições de alta absorção de determinado nutriente, há o feedback entre parte área e raízes com redimensionamento de transportadores envolvidos na rota simplástica de absorção.

Desta forma, o estímulo para o desenvolvimento de sintomas na folha “v10” foi menos intenso do que nas folhas “v8” e “v9”. Entretanto, com a adição de 100 μ M Mn em solução no estágio V10, quando os bordos da folha “v10” não mais se tocavam, novamente houve o descompasso entre dimensionamento de transportadores e disponibilidade de Mn em solução. De forma associada, a alta absorção ocorreu devido aos efeitos interiônicos com transportadores de outros elementos motivado pela baixa especificidade das proteínas transportadoras (Alejandro et al., 2020). Como consequência, houve elevação nos teores da folha diagnóstico de 366,60 para 915,00 mg Mn kg⁻¹ no estágio V13.

A partir do estágio V10 os sintomas de toxidez por Mn nas plantas de soja foram mais acentuados pois os pontos de adsorção das formas de Mn(II) já estavam parcialmente preenchidos, o Mn(II) apoplasto aumentou somente de 2049,67 para 2546,16 mg Mn kg⁻¹, o Mn remanescente aumentou em valor (de 122,08 para 198,51 mg Mn kg⁻¹), entretanto o estoque no interior de organelas apresenta a limitação do fator volume. Como consequência, o estímulo ao encarquilhamento foi mais intenso nas folhas subsequentes à folha “v10”, com aumento de intensidade no genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® e expressão de clorose e necrose no genótipo BMX FÚRIA CE®.

A percepção de um nível crítico superior para expressão dos sintomas de encarquilhamento devido a toxidez por Mn no genótipo BMX FÚRIA CE® pode ser

atribuído ao maior valor do Mn apoplasto apresentado pelo cultivar (4695,79 mg Mn kg⁻¹), assim como pela maior habilidade de estocar o Mn(II) no interior de organelas celulares devido ao maior valor de Mn(II) remanescente (388,38 mg Mn kg⁻¹), quando comparado ao genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®.

A Figura 63 apresenta a cronologia do desenvolvimento da toxidez por Mn em folhas de plantas de soja no estágio V16 (70 DAE), após as elevações na concentração de Mn em solução para 50 e 100 µM, e crescimento por 20 dias em solução com ausência de adição de Mn na formulação da solução nutritiva. Na parte superior em (A), as folhas do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e na parte inferior em (B), as folhas do genótipo BMX FÚRIA CE®.

Figura 63 – Cronologia do desenvolvimento da toxidez por Mn em folhas soja para os genótipos (A) DONMARIO 66i68 IPRO® na parte superior, e (B) BMX FÚRIA CE® na parte inferior, ambos no estágio fenológico V16 (70 DAE). As etiquetas brancas (Vn) indicam o nó vegetativo da localização da folha da respectiva folha.



Fonte: O próprio autor.

Diferente do apresentado na Figura 61, na Figura 63 foi possível observar uma

expressão mais acentuada da toxidez por Mn nas plantas de soja. Neste estágio (V16) os sintomas de encarquilhamento foram mais acentuados e bem característicos no genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, observados pelas folhas “v11”, “v12” e “v13” na Figura 63A no lado direito. O genótipo BMX FÚRIA CE® também apresentou encarquilhamento nas folhas “v11” e “v12”, conforme a Figura 63B, além de clorose mais acentuada nas folhas subsequentes a folha “v10”.

A figura 64 apresenta plantas dos genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (em A, lado esquerdo) e BMX FÚRIA CE® (em B, lado direito), no estágio V16 (70 DAE) durante a condução do experimento. Ambos os cultivares desenvolveram os sintomas de encarquilhamento foliar devido à toxidez por Mn, entretanto a expressão do “crinkle leaf” ocorreu em menores concentrações de Mn em solução para o genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, ao passo que o desenvolvimento de clorose e áreas necróticas foram mais intensas no genótipo BMX FÚRIA CE®, quando a solução apresentou maior disponibilidade de Mn.

Figura 64 – Sintomas foliares de toxidez por Mn em folhas nos genótipos DONMARIO 66i68 IPRO® (A) e BMX FÚRIA CE® (B), no estágio V16 (70 DAE), após as condições de 50 e 100 μM Mn em solução. Manchas cloróticas e necróticas entre as nervuras características do sintoma, associadas a alterações na morfologia foliar com expressão do sintoma denominado encarquilhamento (“crinkle leaf”).



Fonte: O próprio autor.

A Figura 65 apresenta a cronologia da toxidez por Mn em folhas de plantas de soja no estágio R6 (90 DAE). Em (A) na parte superior estão as folhas do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, e na parte inferior em (B), as folhas do genótipo BMX FÚRIA CE®. Neste estágio (R6), após as concentrações de 50 e 100 μM Mn em solução, os genótipos cresceram em solução com ausência de adição de Mn na formulação por 40 dias. O estímulo à expressão dos sintomas visualizados na Figura 65 ocorreram inicialmente no estágio V7 aos 30 DAE, ou seja, com 60 dias de antecedência.

Figura 65 – Cronologia do desenvolvimento da toxidez por Mn em folhas soja para os genótipos (A) DONMARIO 66i68 IPRO® na parte superior, e (B) BMX FÚRIA CE® na parte inferior, ambos no estágio fenológico R6 (90 DAE). As etiquetas brancas (Vn) indicam o nó vegetativo da localização da folha da respectiva folha.



Fonte: O próprio autor.

No estágio R6 houve redução nas formas de Mn(II) adsorvidas às raízes, com valor do Mn(II) apoplasto médio entre os genótipos de 1101,60 mg Mn kg⁻¹. Essa redução ocorreu devido ao crescimento do sistema radicial e consequente efeito

diluição sobre as formas de Mn(II) adsorvidas. O valor do Mn remanescente para ambos os genótipos também apresentou redução demonstrando o transporte de Mn armazenado nas raízes para a parte aérea, proporcionando a manutenção nos teores de Mn na folha diagnóstico, conforme apresentado na Tabela 17.

A cronologia da toxidez por Mn em folhas da planta de soja permitiu visualizar que o estímulo para expressão das alterações morfológicas que culminam na produção dos sintomas de encarquilhamento atingem as folhas imaturas nas quais os bordos ainda estão em contato e os folíolos que apresentam o formato cilíndrico, como ilustrado na Figura 62. Entretanto o mecanismo pelos quais as alterações morfológicas ocorrem ainda permanecem sem respostas. Segundo Amorin e Salgado (1995) o crescimento inadequado (hiperplasia e/ou hipertrofia) de células em um tecido pode ocasionar zonas de deformação. O fototropismo é um exemplo do crescimento desproporcional resultando no crescimento em direção à fonte de energia luminosa.

Além de efeitos negativos sobre o sistema radicial, a toxidez por Mn também altera a composição da parede celular das folhas. Sharma e Uttam (2016) empregaram plântulas de trigo cultivadas em solução nutritiva com 4 DAE, com período de permanência de quatro dias em solução contendo 0, 50, 100, 200, 500 e 1000 μM Mn. Segundo os autores houve incremento no teor de lignina até 200 μM Mn em solução.

De acordo com Yoon et al. (2015), a expressão da maioria dos genes vinculados à síntese de lignina é vinculada a especialização do tecido, ocorrendo normalmente nas frações vasculares do caule e folhas. Entretanto, sob condições de estresse de ordem biótica e/ou abiótica o padrão de expressão dos genes sofre alteração, com incremento em genes de baixa expressão e lignificação precoce de regiões onde normalmente o polímero seria observado em estágios posteriores, como no meristema apical do caule.

Eskandri e Shafinabi (2019) avaliaram o efeito da aplicação foliar de Mn na supressão de oídio (*Podosphaera fulginea*) em plantas de pepino. Além de proporcionar 40% de redução na severidade da doença, a aplicação foliar de Mn aumentou o teor de lignina em 31%. As plantas no tratamento controle, onde foi aplicado somente H_2O , apresentaram 35,5 mg Mn kg^{-1} , enquanto o tratamento com Mn foliar apresentou um teor de 563 mg kg^{-1} .

O aspecto oxidado das nervuras de 1ª e 2ª ordens nas folhas, destacada pelas

setas brancas na Figura 60, pode representar um acúmulo de Mn na forma oxidada Horiguchi (1987), com presença de Mn precipitado nesses locais (Horst, 1988). O excesso de Mn nas nervuras pode proporcionar a lignificação precoce, com consequente prejuízos na elongação celular, enquanto a região entre as nervuras apresenta um crescimento e desenvolvimento celular adequado. Se essa perda de sincronia entre desenvolvimento das nervuras e crescimento do mesofilo foliar é resultado da lignificação precoce das nervuras, e se essas alterações morfológicas podem resultar na expressão dos sintomas do encarquilhamento foliar em plantas de soja, são perguntas que necessitam de mais avaliações para serem respondidas.

A Figura 66 apresenta imagens de plantas do genótipo DONMARIO 66i68 IPRO® no estágio fenológico V16, onde é possível visualizar folhas encarquilhadas subsequentes à folha “v10” no lado esquerdo. E, no lado direito, folhas encarquilhadas e sem alterações morfológicas presentes na mesma haste de crescimento.

Figura 66 – Sintomas foliares de toxidez por Mn em folhas no genótipo DONMARIO 66i68 IPRO®, no estágio fenológico V16 (70 DAE), após as condições de 50 e 100 μM Mn em solução. Alterações na morfologia foliar com expressão do sintoma denominado encarquilhamento (“crinkle leaf”).



Fonte: O próprio autor.

A dificuldade na elucidação dos mecanismos envolvidos no encarquilhamento por toxidez de Mn em soja situava-se na lacuna de tempo entre o estímulo para o

desenvolvimento dos sintomas de encarquilhamento e a expressão das alterações morfológicas.

No ambiente solo-planta a quantidade de Mn na solução de solo é flutuante, sendo alterada pelos fatores que influenciam as rotas químicas ou biológicas de oxidação e redução do elemento. A constatação dos sintomas visuais de encarquilhamento implica num estímulo passado, e se os níveis de Mn no solo demonstrarem redução posterior ao estímulo, podemos ter o desenvolvimento de plantas com aspecto semelhante ao da Figura 66.

Uma planta de soja que passou por condições de disponibilidade de Mn de tal forma que houve o estímulo para o desenvolvimento do encarquilhamento foliar pode, nos estádios posteriores, apresentar teor de Mn na folha diagnóstico abaixo do nível crítico de toxidez. Essa dinâmica flutuante dos teores de Mn na planta e no ambiente solo dificultam o estabelecimento da participação do Mn no encarquilhamento foliar visualizado em plantas de soja em solos derivados do material de origem basalto.

As formas de Mn(II) complexado e precipitado apresentam correlação com o teor de Mn presente na folha diagnóstico, além de permanecerem adsorvidas as raízes das plantas de soja após a redução na disponibilidade de Mn em solução, sendo removidas somente pelo emprego de soluções extratoras. Desta forma, a metodologia de extração das formas de Mn(II) apresentada no presente trabalho permite a verificação da disponibilidade de Mn em excesso de forma retroativa, ou seja, o histórico de disponibilidade de Mn em excesso fica registrado nas raízes nas formas de Mn(II) complexado e precipitado.

6 CONCLUSÕES

O encarquilhamento foliar (“crinkle leaf”) também integra os sintomas visuais proporcionados pela toxidez por Mn na planta de soja. Sua expressão é variável entre genótipos, apresenta relação com o grau de maturidade da folha e o momento da elevação na disponibilidade de Mn, ocorrendo nas folhas presentes na região meristemática em estágio de desenvolvimento inferior ao momento em que os bordos não mais se tocam e em folíolos com formato cilíndrico.

Os teores de Mn nas raízes das plantas de soja acompanham as elevações na disponibilidade do elemento em solução, entretanto, quando a disponibilidade de Mn em solução diminui, o Mn adsorvido às cargas negativas da CTC_{raiz} do sistema radicial permanece retido.

Em oscilações sequenciais e positivas na disponibilidade de Mn, a primeira elevação na concentração de Mn em solução em solução foi mais eficiente em gerar incrementos nos teores de Mn nas raízes e parte aérea.

Tanto soluções extratoras nas concentrações empregadas quanto o processo de extração demonstraram sensibilidade em representar o nível de disponibilidade de Mn às raízes.

O teor de Mn da folha diagnóstico apresentou correlação significativa com as formas de Mn(II) trocável, complexado e precipitado adsorvidas no apoplasto do sistema radicial das plantas de soja. Isso demonstra que teores foliares acima do nível crítico de toxidez estão associados a adsorção das formas de Mn(II) no apoplasto do sistema radicial

O histórico de disponibilidade de Mn em excesso fica registrado nas raízes nas formas de Mn(II) complexado e precipitado. Desta forma, a metodologia de extração das formas de Mn(II) permite a verificação da disponibilidade de Mn em excesso de forma retroativa.

Para os nutrientes determinados na folha diagnóstico, o incremento na disponibilidade de Mn em solução até 100 μM não alterou o teor de Cu da folha recém madura, entretanto para os nutrientes N, P, K, Ca, Mg, Fe e Zn houve efeito interiônico de inibição com redução nos teores, ao passo que para o S houve efeito interiônico de sinergismo aumentando o teor na folha diagnóstico.

Na parte aérea das plantas de soja analisadas, o incremento na disponibilidade

de Mn em solução não alterou o teor de K, entretanto, houve efeito interiônico de inibição na absorção dos nutrientes Ca, Mg, Cu, Fe e Zn, proporcionando menores teores na parte aérea.

Nas raízes das plantas de soja analisadas, o incremento na disponibilidade de Mn em solução não alterou os teores de K, P e Fe. Para o S a maior disponibilidade de Mn apresentou aumento o teor de S nas raízes. Enquanto para Ca, Mg, Cu, e Zn houve decréscimo nos teores desses elementos nas raízes.

No sistema radicial das plantas de soja, o incremento na disponibilidade de Mn em solução durante o ciclo de desenvolvimento das plantas proporcionou redução no comprimento das raízes de baixa ordem, e aumento na densidade, enquanto as variáveis volume e biomassa fresca e seca não sofreram redução.

A flutuação na disponibilidade de Mn em solução nutritiva no sistema NFT durante o ciclo de desenvolvimento das plantas de soja não interferiu no acúmulo de biomassa da parte aérea para os genótipos empregados.

O incremento na disponibilidade de Mn em solução não proporcionou diferenças entre os genótipos de soja para as variáveis fisiológicas analisadas.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, F.; WEAR, J. I. Manganese toxicity and soil acidity in relation to crinkle leaf of cotton. **Soil Science Society Proceedings**, v. 21, n. 3, p. 305 – 308, 1957.
- ADILOGLU, S. The effect of increasing nitrogen and zinc doses on the iron, copper and the manganese contents of maize plant in calcareous and zinc deficient soil. **Asian Journal of Plant Sciences**, v. 5, n. 3, p. 504 – 507, 2006.
- AKAY, A.; UZUN, F. Influence of manganese and sulfur fertilization on the mineral composition of Broccoli (*Brassica oleracea* L.) var. italica). **Tarım Bilimleri Dergisi**, v. 24, n. 4, p. 481 – 487, 2017.
- ALAM, S. F.; AKIHA, S.; KAMEI, S.; KAWAI, S. Mechanism of potassium alleviation of manganese phytotoxicity in barley evaluated by short-term absorption of ^{54}Mn and ^{59}Fe . **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 49, n. 4, p. 485 – 492, 2003.
- ALEJANDRO, S.; HÖLLER, S.; MEIER, B.; PEITER, E. Manganese in plants: from acquisition to subcellular allocation. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, p. 1 – 23, 2020.
- ALSCHER, R. G.; ERTURK, N.; HEATH, L. S. Role of superoxide dismutase (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 372, p. 1331 – 1341, 2002.
- AMORIN, L.; SALGADO, C. L. Diagnose. In: BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H. AMORIN, L. **Manual de Fitopatologia: Princípios e Conceitos**. 3 ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 1995. p. 224 – 233.
- AMSTRONG, F. A. Why did nature choose manganese to make oxygen? **Philosophical Transactions of The Royal Society B**, v. 363, p. 1263 – 1270, 2008.
- ARAÚJO, W. A de. Acúmulo de matéria seca e marcha de absorção de nutrientes em soja de crescimento determinado e indeterminado. **Dissertação de Mestrado**. Dourados: UFGD, 2018.
- ARNON, D. I.; STOUT, P. R. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. **Plant Physiology**, n. 14, v. 2, p. 371 – 375, 1939.
- ATKINS, P.; JONES, L.; LAVERMAN, L. **Princípios de Química: questionando a vida moderna e o meio ambiente**. 7 ed. Porto Alegre: Bookman, 2018.
- BAEK, K.; KIM, B.; YANG, J. Removal of phosphorus using micellar-enhanced ultrafiltration with cationic surfactant: effects of surrounding pH. **Fresenius Environmental Bulletin**, v. 13, n. 2, p. 105 – 111, 2004.
- BANDUSKI, R. S.; COHEN, J. D.; SLOVIN, J. P.; REINECKE, M. Hormones Biosynthesis and Metabolism In: DAVIES, P. J. **Plant Hormones**. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1995. p. 39 – 159.
- BARAL, B.; DA SILVA, J. A. T.; IZAGUIRRE-MAYORAL, M. L. Early signaling,

synthesis, transport and metabolism of ureides. **Journal of Plant Physiology**, v. 193, p. 97 – 109, 2016.

BARBER, S. A. **Soil Nutrient Bioavailability: a mechanistic approach**. 2 ed. Oxford: John Wiley & Sons, 1995.

BARROS, J.; SERK, H.; GRANLUD, I.; PESQUET, E. The cell biology of lignification in higher plants. **Annals of Botany**, v. 115, n. 7, p. 1053 – 1074, 2015.

BENDER, R. R.; HEAGELE, J. W.; BELOW, F. Nutrient uptake, partitioning, and remobilization in modern soybean varieties. **Agronomy Journal**, n. 107, n. 2, p. 563 – 573, 2015.

BROADLEY, M.; BROWN, P.; CAKMAK, I.; RENGEL, Z.; ZHAO, F. Function of Nutrients: Micronutrients. *In*: MARSCHNER, P. **Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants**. 3 ed. San Diego: Academic Press, 2012. p. 191 – 248.

BURNEL, J. N.; The Biochemistry of Manganese in Plants. *In*: GRAHAM, R. D.; HANNAM, R. J.; UREN, N. C. **Manganese in Soils and Plants**. 1 ed. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 125 – 137.

CAKMAK, I.; BROWN, P.; COLMENERO-FLORES, J. M.; HUSTED, S.; KUTMAN, B. Y.; NIKOLIC, M.; RENGEL, Z.; SCHMIDT, S. B.; ZHAO, F. Micronutrients. *In*: RENGEL, Z.; CAKMAK, I.; WHITE, P. J. **Marschner's Mineral Nutrition of Plants**. 4 ed. San Diego: Academic Press, 2023. p. 283 – 386.

CANAL RURAL. Embrapa estuda enrugamento das folhas de soja no PR e descarta algumas hipóteses. Disponível em: <https://www.canalrural.com.br/agricultura/embrapa-estuda-enrugamento-das-folhas-de-soja-e-descarta-algumas-hipoteses/>. Acesso em: 01 fev. 2025.

CARPITA, N. C.; RALPH, J.; McCANN, M. C. The cell wall. *In*: BUCHANAN, B. B.; GRIUSSEN, W.; JONES, R. L. **Biochemistry & Molecular Biology of Plants**. 2 ed. Oxford: John Wiley & Sons, 2015. p. 45 – 110.

CHAMUAH, G. S.; DEY, S. K. Determination of cation exchange capacity of woody plants using ammonium acetate extractant. **Plant and Soil**, v. 68, n. 1, p. 135 – 138, 1982.

CHE, J.; YAMAJI, N.; SHAO, J. F.; MA, J. F.; SHEN, R. F. Silicon decreases both uptake and root-to-shoot translocation of manganese in rice. **Journal of Experimental Botany**, v.67, n. 5, p. 1535 – 1544, 2016.

COMETTI, N. N.; FURLANI, P. R.; RUIZ, H. A.; FERNANDES FILHO, E. I. Soluções nutritivas: formulação e aplicações. *In*: FERNANDES, M. S. **Nutrição Mineral de Plantas**. 1 ed. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006, p. 89 – 114.

CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. Safra Brasileira de Grãos. Disponível em: <https://www.conab.gov.br/info-agro/safras/graos>. Acesso em: 31 jan. 2025.

COSGROVE, D. J. Structure and growth of plant cell walls. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, v. 25, n. 5, p. 340 – 358, 2024.

CROOKE, W. M. The measurement of cation-exchange capacity of plants. **Plant and Soil**, v. 21, n. 1, p. 43 – 49, 1964.

CUTTER, E. **Anatomia Vegetal**. 2 ed. São Paulo: Roca, 2013.

DA SILVA, A.R.A.; BEZERRA, F.M.L.; DE LACERDA, C.F.; FILHO, J.V.P.; DE FREITAS, C.A.S. Trocas gasosas em plantas de girassol submetidas à deficiência hídrica em diferentes estádios fenológicos. **Revista Ciência Agronômica**, v. 44, n. 1, p. 86-93, 2013.

DAHLGREN, R. A.; VOGT, K. A.; UGOLINI, F. C. The influence of soil chemistry of fine root aluminum concentrations and root dynamics in a subalpine Spodosol, Washington State, USA. **Plant and Soil**, v. 133, n. 1, p. 117 – 129, 1991.

DE VERENES, A.; CARNEIRO, J. P.; GOSS, M. J. Characterization of manganese toxicity in two species of annual medics. **Journal of Plant Nutrition**, v. 24, n. 12, p. 1947 – 1955, 2001.

DEMIDCHIK, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology. **Environmental and Experimental Botany**, v. 109, p. 212-228, 2015.

DING, Z.; DING, Y.; LIU, F.; YANG, J.; LI, R.; DANG, Z. H. I.; SHI, Z. Coupled sorption and oxidation of soil dissolved organic matter on manganese oxides: nano/sub-nanoscale distribution and molecular transformation. **Environmental Science Technology**, v. 56, p. 2783 – 2793, 2022.

DROVER, D. P. Cation exchange in plant roots. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 3, n. 3, p. 207 – 209, 1972.

EATON, T. Manganese. In: BARKER, A. V.; PILBEAM, D. J. **Handbook of Plant Nutrition**. 2 ed. New York: CRC Press, 2015. p. 427 – 485.

EDWARDS, D. G.; ASHER, C. J. Tolerance of crop and pasture species to manganese toxicity. In: International Plant Nutrition Colloquium. 9 ed, 1982, Warwick. **Farnham Royal Proceedings**. Commonwealth Agricultural Bureau, 1982, p. 145 – 150.

EMBRAPA, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Soja em números (safra 2023/24)**. Disponível em: <https://www.embrapa.br/soja/cultivos/soja1/dados-economicos>. Acesso em: 31 jan. 2025.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A.J. **Mineral nutrition of plants: Principles and perspectives**. 2 ed. Sunderland: Sinauer, 2005. 400p.

ESKANDRI, S.; SHARIFNABI, B. The modifications of cell wall composition and status of cucumber leaves induced by powdery mildew and manganese nutrition. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 145, p. 132 – 141, 2019.

EVERT, R. F. **Anatomia das plantas de Esau – Meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento**. 3 ed. São Paulo:

Bulcher, 2013.

FAGERIA, N. K.; BALIGAR, V. C. Response of common bean, upland rice, corn, wheat and soybean to fertility of an oxisol. **Journal of Plant Nutrition**, v. 20, p. 1279 – 1289, 1997.

FAGERIA, N. K. Adequate and toxic levels of copper and manganese in upland rice, common bean, corn, soybean and wheat grown on an oxisol. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 32, n. 9 & 10, p. 1659 – 1676, 2001.

FEHR, W.E.; CAVINISS, C.E.; BURMOOD, D.T.; PENNINGTON, J.S. Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merrill. **Crop Science**, v. 11, n.6, p. 929-931. 1971.

FERNANDO, D.R.; MARSHALL, A.T.; FOSTER, P.I.; HOEBEE, S.E.; SIEGELE, R. Multiple metal accumulation within a manganese-specific genus. **American Journal of Botany**, v. 100, n. 4, p. 690-700, 2013.

FERREIRA, D. F. Sisvar: um sistema computacional de análise estatística. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 35, p. 1039 – 1042, 2011.

FOY, C. D. Physiological Effects of Hydrogen, Aluminium, and Manganese Toxicities in Acid Soil. In: ADAMS, F. **Soil Acidity and Liming**. 2. ed. Winsconsin: American Society of Agronomy, 1990. p. 57-97.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G.; Oxidant and antioxidant signaling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. **Plant Cell Environment**, v. 28, p. 1056 – 1071, 2005.

FRITZ, E. Measurement of cation exchange capacity (CEC) of plant cell walls by X-Ray Microanalysis (EDX) in the transmission electron microscope. **Microscopy and Microanalysis**, v. 13, n. 4, p. 233 – 244, 2007.

GAZZONI, D. L.; DALL'AGNOL, A. **A saga da soja: de 1050 a.C a 2050 d.C**. 1 ed. Brasília, DF: Embrapa, 2018.

GHIORSE, W.C.; EHRLICH, H.L. Microbial biomineralization of iron and manganese. In: **Biomineralization processes of Fe and Mn. Catena (Supl.)**, v.21, p. 75 – 99, 1992.

GILKES, R. J.; MCKENZIE, R. M. The Geochemistry of manganese in soil. In: GRAHAM, R. D.; HANNAM, R. J.; UREN, N. C. **Manganese in Soils and Plants**. 1 ed. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 23 – 36.

GOLLDACK, D.; LI, C.; MOHAN, H. PROBST, N. Tolerance of drought and salt stress in plants: unraveling the signaling networks. **Frontiers Plant Science**, v. 5, p. 1 – 10, 2014.

GOMES, C; KASTER, M. **Cultivares de soja: conquistando o Brasil**. Folder nº 01. Embrapa. 2000.

HALSTEAD, E. A.; BARBER, S. A.; WARNCKE, D. D.; BOLE, J. B. Supply of Ca, Sr,

Mn and Zn to plant roots growing in soil. **Soil Society American Proceedings**, v. 32, p. 69 – 72, 1968.

HÄNSCH, R.; MENDEL, R. Physiological functions of mineral nutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). **Current Opinion in Plant Biology**, v. 12, p. 259 – 266, 2009.

HAVLIN, J. L.; TISDALE, S. L.; NELSON, W. L.; BEATON, J. D. **Soil Fertility and Fertilizers: an introduction to nutrient management**. 8 ed. Uttar Pradesh: Pearson, 2017.

HAYDON, M. J.; COBBETT, C. S.; Transporters of ligands for essential metal ions in plants. **New Phytologist**, v. 174, p. 499 – 506, 2007.

HENNAN, D. P.; CARTER, O. G. Influence of temperature on the expression of manganese toxicity by two soybean varieties. **Plant and Soil**, v. 47, n. 1, p. 219 – 227, 1977.

HEENAN, D. P.; CAMPBELL, L. C. Manganese and iron interactions on their uptake and distribution in soybean (*Glycine max* L. Merr.). **Plant and Soil**, v. 70, n. 3, p. 317 – 326, 1983.

HEM, J.D. Chemical equilibria affecting the behavior of manganese in natural water. **Hydrology Science Journal**, v. 83, p. 30 – 37, 1963.

HEM, J.D. Chemical factors that influence the availability of iron and manganese in aqueous systems. **Geological Society of American Bulletin**, v. 83, p. 443 – 450, 1972.

HEPLER, P. K.; WAYNE, R. O. Calcium and Plant Development. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 36, p. 397 – 439, 1985.

HOAGLAND, D. R. Optimum nutrient solutions for plants. **Nature**, v. 70, n. 1347, p. 562 – 564, 1920.

HORIGUCHI, T. Mechanism of manganese toxicity and tolerance of plants. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 33, n. 4, p. 595-606, 1987.

HORST, W. J.; The Physiology of Manganese Toxicity. In: GRAHAM, R. D.; HANNAM, R. J.; UREN, N. C. **Manganese in Soils and Plants**. 1 ed. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 175 – 188.

HUNGRIA, M.; NOGUEIRA, M. A. Fixação biológica de nitrogênio. In: SEIXAS, C.D.S; NEUMAIER, N.; BALBINOT JUNIOR, A.A.; KRYZANOWSKI, F.C.; LEITE, R.M.B.C. **Tecnologias de Produção de soja**. Sistema de Produção 17. Londrina: Embrapa Soja, 2020. p. 185-196.

HUSTED, S.; THOMSEN, M. U.; MATTSON, M.; SCHJOERRING, J. K. Influence of nitrogen and sulfur form on manganese acquisition by barley (*Hordeum vulgare*). **Plant and Soil**, v. 268, p. 309 – 317, 2005.

ISLAM, A. K. M. N. Effects of interaction of calcium and manganese on the growth and nutrition of *Epilobium hirsutum* L. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 32, n. 2, p. 161

– 168, 1986.

JAJIC, I.; SARNA, T.; STRZALKA, K. Senescence, stress, and reactive oxygen species. **Plants**, v. 4, n. 3, p. 393 – 411, 2015.

JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. 1 ed. New York: McGraw Hill Book, 1940.

KABATA-PENDIAS, A. **Trace elements in soils and plants**. 3. ed. New York: CRC Press, 2000.

KUMAR, N.; EBEL, R. C.; ROBERTS, P. D. H₂O₂ degradation in suppressed in kumquat leaves infected with *Xanthomonas axonopodis* pv. Citri. *Science Horticulturae*, v. 130, p. 241 – 247, 2011.

LAVRES JUNIOR, J.; MORAES, M.F.; CABRAL, C.P.; MALAVOLTA, E. Influência genotípica na absorção de manganês em soja. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 32, n. 1, p. 173 – 181, 2008.

LAVRES JUNIOR, J.; REIS, A.R.; CABRAL, C.P.; NOGUEIRA, N.L.; MALAVOLTA, E. Changes in the ultrastructure of soybean cultivars in response to manganese supply in solution culture. **Scientia Agricola**, v. 67, n. 3. p. 287 – 294, 2010.

LEHMANN, R.G.; CHENG, H. H.; HARSH, J.B. Oxidation of phenolic acids by soil iron and manganese oxides. **Soil Science Society of American Journal**, v. 51, p. 352 – 356, 1987.

LI, Z.; LIU, Y.; ZHENG, Y.; XU, R. Zeta potential at root surfaces of rice characterized by streaming potential measurement. **Plant Soil**, v. 386, n. 2, p. 237 – 250, 2015.

LINGAPPA, U. F.; MONTEVERDE, D. R.; MAGYAR, J. S.; VALENTINE, J. S.; FISCHER, W. W. How manganese empowered life with dioxygen (and vice versa). **Free Radical Biology and Medicine**, v. 140, p. 113 – 125, 2019.

LIU, Y.; XU, R. The forms and distribution of aluminum adsorbed onto maize and soybean roots. **Journal Soils Sediments**, v. 15, n. 3, p. 491 – 502, 2015.

LIU, Y.; LI, Z.; XU, R. Distribution of manganese (II) chemical forms on soybean roots and manganese (II) toxicity. **Pedosphere**, v. 29, n. 5, p. 656-664, 2019.

LIU, Y.; CHEAN, J.; LI, X.; YANG, S.; HU, H.; XUE, Y. Effects of manganese toxicity on the growth of soybean (*Glicine max* L.) at the seedling stage. **Bangladesh Journal Botany**, v. 50, n. 3, p. 803 – 811, 2021.

LIU, Y.; CHEN, J.; LI, X.; YANG, S.; HU, H.; XUE, Y. Effects of manganese toxicity of the growth and gene expression at the seedling stage of soybean. **Phyton International Journal of Experimental Botany**, v. 91, n. 5, p. 975 – 987, 2022.

LIU, Y.; CHEN, J.; LI, X.; YANG, S.; WU, Z.; XUE, Y.; CHEN, J. Physiological mechanisms in which manganese toxicity inhibits root growth in soybean. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 23, p. 4141 – 4156, 2023.

LOMBNAES, P.; SINGH, B. R. Effect of free manganese activity on yield and uptake

of micronutrient cations by barley and oat grown in chelator-buffered nutrient solution. **Soil and Plant Science**, v. 53, n. 4, p. 161 – 167, 2003.

LU, H.; LIU, Z.; ZHOU, Q.; XU, R. Zeta potential of roots determined by streaming method in relation to their Mn(II) sorption in 17 crops. **Plant Soil**, v. 428, n. 2, p. 241 – 251, 2018.

LU, H.; NKOH, J. N.; BAQUY, M. A.; DONG, G.; LI, J.; XU, R. Plants alter surface charge and functional groups of their roots to adapt to soil conditions. **Environmental Pollution**, v. 267, p. 1 – 9, 2020.

LYNCH, J.P.; WOJCIECHOWSKI, T. Opportunities and challenges in the subsoil: pathways to deeper rooted crops. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, p. 2199 – 2210, 2015.

MALAVOLTA, E.; KLIEMANN, H. J. **Desordens Nutricionais no Cerrado**. 1 ed. Piracicaba: POTAFÓS, 1985.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: Princípios e aplicações**. 2 ed. Piracicaba: Potafos, 1997.

MALAVOLTA, E. Manual de Nutrição Mineral de Plantas. 1 ed. São Paulo: Editora Agronômica Ceres, 2006.

MARSCHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. 2 ed. San Diego: Academic Press, 1995.

MASCARENHAS, H. A. A.; QUAGGIO, J. A.; HIROCE, R.; BRAGA, N. R.; MIRANDA, M. A. C. de; TEIXEIRA, J. P. F. Resposta da soja (*Glycine max* (L.) Merrill) à aplicação de doses de calcário em Latossolo Roxo distrófico de Cerrado. I Efeito imediato. In: SEMINÁRIO NACIONAL DE PESQUISA DE SOJA, N. 2, 1981, Brasília. **Anais [...]** Brasília: Embrapa, 1982, p. 742 – 751.

MCHARGUE, J. S. The role of manganese in plants. **Journal of American Chemical Society**, v. 44, n. 2, p. 1592 – 1598, 1922.

MELO, F. A. F.; SOBRINHO, M. O. C. B.; ARZOLLA, S.; SILVEIRA, R. I.; COBRA NETTO, A.; KIHIL, J. C. **Fertilidade do Solo**. 3 ed. São Paulo: Nobel, 1988.

MENGEL, K.; KIRKBY, E. A. **Principles of Plant Nutrition**. 5. ed. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2001.

MENZIES, N. W. Toxic Elements in Acid Soils: chemistry and measurement. In: RENGEL, Z. **Handbook of Soil Acidity**. 1 ed. New York: Marcel Dekker, 2003. p. 267 – 296.

MEYER, M.; FAVORETO, L.; KEPLER, D.; MARCELINO-GUIMARÃES, F. C. Soybean green steam and foliar retention syndrome caused by *Aphelenchoides besseyi*. **Tropical Plant Pathology**, v. 42, p. 403 – 409, 2017.

MIYAZAWA, M.; PAVAN, M.A.; MARTIN NETO, L. Provável mecanismo de liberação do manganês no solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 28, p. 725 – 731, 1993.

MONTANINI, B.; BLAUDEZ, D.; JEANDROZ, S.; SANDERS, D.; CHALOT, M. Phylogenetic and functional analysis of the Cation Diffusion Facilitator (CDF) Family: improved signature and prediction of substrate specificity. **BMC Genomics**, n. 8, n. 107, p. 1 – 16, 2007.

MOREIRA, A. Influência do magnésio na absorção e transporte do manganês e do zinco na soja. **Tese de Doutorado**. Piracicaba: ESALQ, 1999.

MOREIRA, A.; MALAVOLTA, E.; HEINDRICHS, R.; TANAKA, R. T. Magnesium influence on manganese and zinc uptake by excised roots of soybean. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 38, n. 1, p. 95 – 101, 2003.

MOSCARDI, F.; BUENO, A. F.; SOSA-GÓMEZ, D. R.; ROGGIA, S.; HOFFMANN-CAMPO, C.; POMARI, A. F.; CORSO, I. C.; YANO, S. A. C. **Artrópodes que atacam as folhas da soja**. In: HOFFMANN-CAMPO, C. B.; CORRÊA-FERREIRA, B. S.; MOSCARDI, F. Soja: manejo integrado de insetos e outros artrópodes-praga. 1 ed. Brasília, DF: Embrapa, 2012. p. 213 – 334.

MUNNS, D. N.; JACOBSON, L.; JOHNSON, C. M. Uptake and distribution of manganese in oat plants – I Varietal variation. **Plant and Soil**, v. 19, n. 1, p. 115 – 126, 1963a.

MUNNS, D. N.; JACOBSON, L.; JOHNSON, C. M. Uptake and distribution of manganese in oat plants – II A kinetic model. **Plant and Soil**, v. 19, n. 2, p. 193 – 204, 1963b.

MUNNS, D. N.; JACOBSON, L.; JOHNSON, C. M. Uptake and distribution of manganese in oat plants – III An analysis of biotic and environmental effects. **Plant and Soil**, v. 19, n. 3, p. 285 – 295, 1963c.

NEAL, D. C. Crinkle leaf, a new disease of cotton in Louisiana. **Phytopathology**, v. 27, n. 12, p. 1171 – 1175, 1937.

NEGRA, C.; ROSS, D.R.; LANZIROTTI, A. Oxidizing behavior of soil manganese: interactions among abundance, oxidation state and pH. **Soil Science Society American Journal**, v. 69, p. 87 – 95 , 2005.

NELSON, D. L.; COX, M. M. **Princípios de Bioquímica de Lehninger**. 7 ed. Porto Alegre: Artmed, 2019.

NEUMAIER, N.; CRUSIOL, L. G. T.; SIBALDELLI, R. N. R.; SILVA, B. M.; MARIN, D. R.; NANNI, M. R.; NOGUEIRA, M. A.; CASTRO, C. de; GONÇALVES, S. L.; FOLONI, J. S. S.; FARIAS, J. R. B. Avaliação espectral de plantas de soja com encarquilhamento foliar por meio de câmera multiespectral acoplada a drone. In: 38º REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA, 2023, Londrina. **Eventos técnicos & científicos**. Londrina: Embrapa Soja, 2023. p. 47 – 49.

NIU, H.; DOU, Z.; HOU, K.; WANG, W.; CHEN, X.; CHEN, X.; CHEN, H.; FU, X. A critical review of RG-I pectin: sources extraction methods, structure, and applications. **Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, v. 64, n. 2, p. 8911 – 8931, 2024.

NIYOGI, K. K.; WOLOSIOUK, R. A.; MALKIN, R. Photosynthesis. In: BUCHANAN, B.

B.; GRIUSSEN, W.; JONES, R. L. **Biochemistry & Molecular Biology of Plants**. 2 ed. Oxford: John Wiley & Sons, 2015. p. 508 – 566.

OHYAMA, T.; OHTAKE, N.; SUEYOSHI, K.; TEWARI, K.; TAKAHASHI, Y.; ITO, S.; NISHIWAKI, T.; NAGUMO, Y.; ISHII, S.; SATO, T. **Nitrogen fixation and Metabolism in Soybean Plants**. 1 ed. New York: Nova Science Publishers, 2009.

OLIVER, N.; AVRAMOV, A. P.; NÜRNBERG, D. J.; DAU, H.; BURNAP, R. From manganese oxidation assembly and evolution of the water-splitting complex in photosystem II. **Photosynthesis Research**, v. 152, n. 2, p. 107 – 133, 2022.

OLIVEIRA JUNIOR, A. de; CASTRO, C.; OLIVEIRA, F. A. de; FOLONI, J. S. S. Marcha de absorção de macronutrientes em soja com tipo de crescimento indeterminado. In: XXXIV REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA, 37, 2014, Londrina. **Anais [...]** Londrina: Embrapa Soja, 2014. p. 133 – 136.

OLIVEIRA JUNIOR, A.; CASTRO, C.; OLIVEIRA, F. A.; KLEPKER, D. Fertilidade do solo e avaliação do estado nutricional da soja. In: SEIXAS, C. D. S.; NEUMAIER, N.; BALBINOT JUNIOR, A. A.; KRYZANOWSKI, F. C.; CAMPOS LEITE, R. M. V. B. **Tecnologias de produção de soja**. Sistema de Produção 17. Londrina: Embrapa Soja, 2020. p. 133 – 184.

QUAGGIO, J. A.; MASCARENHAS, H. A. A.; BATAGLIA, O. C. Resposta da soja à aplicação de doses crescentes de calcário em Latossolo Roxo distrófico de Cerrado. II Efeito residual. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 6, p. 113 – 118, 1982.

PAPENDICK, R. I.; CAMPBELL, G. S. Theory and Measurement of Water Potential. In: PARR, F.; GARDNER, W. R.; ELLIOT, L. F. **Water Potential Relations in Soil Microbiology**. 1 ed. Madison: Soil Science Society of America, 1981, p. 1 – 22.

PATRICK, J. W.; TYERMAN, S. D.; van BEL, J. E. Long-Distance Transport. In: BUCHANAN, B. B.; GRIUSSEN, W.; JONES, R. L. **Biochemistry & Molecular Biology of Plants**. 2 ed. Oxford: John Wiley & Sons, 2015. p. 658 – 710.

PAVAN, M.A.; MIYAZAWA, M. Disponibilidade do Mn no solo: dificuldades e problemas na interpretação de análise para fins de fertilidade. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 8, p. 285 – 289, 1984.

PHYO, P.; GU, Y.; HONG, M. Impact of acidic pH on plant cell wall polysaccharide structure and dynamics: insights into the mechanism of acid growth in plants from solid-state NMR. **Cellulose**, v. 26, n.1, p. 291 – 304, 2019.

PIMENTA, J. A. Relações Hídricas. In: KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. 3 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2019, p. 1 – 32.

PITTMAN, J. K. Managing manganese: molecular mechanisms of manganese transport and homeostasis. **New Phytologist**, v. 167, n. 3, p. 733 – 742, 2005.

POST, J. E. Manganese oxide minerals: crystal structures and economic and environmental significance. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 96, p. 3447 – 3454, 1999.

PRIETO MARTINEZ, H. E.; CLEMENTE, J. M. **O uso do cultivo hidropônico de plantas em pesquisa**. Série Didática. Viçosa: UFV, 2011.

RAM, L. C. Cation exchange capacity of plant roots in relation to nutrients uptake by shoot and grain as influenced by age. **Plant and Soil**, v. 55, n. 2, p. 215 – 224, 1980.

RANGEL, A. F.; RAO, I. M.; HORST, W. J. intracellular distribution and binding state of aluminum in root apices of two common bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes in relation to Al toxicity. **Physiologia Plantarum**, v. 135, n. 2, p. 162 – 173, 2009.

RITCHIE, G. S. P. The chemical behavior of aluminum, hydrogen and manganese in acid soils. In: ROBSON, A. D. **Soil Acidity and Plant Growth**. 1 ed. Australia: Academic Press, 1989. p. 1 – 60.

RENGEL, Z.; ROBINSON, D. L. Determination of cation exchange capacity of ryegrass roots by summing exchangeable cations. **Plant and Soil**, v. 116, n. 2, p. 217 – 222, 1989.

RENGEL, Z. Xylem and phloem transport of micronutrients. In: HORST, W. J.; SCHENK, M. K.; BÜRKERT, A.; CLAASEN, N.; FLESSA, H.; FROMMER, W. B.; GOLDBACH, H.; OLFS, H. W.; RÖMHELS, V.; SATTELMACHER, B.; SCHMIDHALTER, V.; SCHUBERT, S.; WIRÉN, N.; WITTENMAYER, L. **Plant Nutrition – Food Security and Sustainability of Agro-Ecosystems**. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2001. p. 628 – 629.

RESH, H. M. **Hydroponic Food Production**. 7 ed. New York: CRC Press, 2013.

RODRIGUES, L.V.; ROGGIA, S.; CRUSIOL, L.G.; CAVALLARI, L.S.; PEREIRA, J.P.V.; FERRARI, F. Teor de clorofila e NDVI de soja em resposta ao ataque do percevejo-marrom, *Euchistus heros*. **Anais VIII Jornada Acadêmica da Embrapa Soja**, Embrapa Soja, 2012.

SANTOS, S.; COSTA, C. A. E.; DUARTE, A. C.; SCHERER, H. W.; SCHNEIDER, R. J.; ESTEVES, V. I.; SANTOS, E. B. H. Influence of different organic amendments on the potential availability of metals from soil: A study on metal fractionation and extraction kinetics by EDTA. **Chemosphere**, v. 78, n. 4, p. 389 – 396, 2010.

SANTOS, E. F.; SANTINI, J. M. K.; PAIXÃO, A. P.; FURLANI JUNIOR, E.; LAVRES JUNIOR, J.; CAMPOS, M.; REIS, A. R. Physiological highlights of manganese toxicity symptoms in soybean plants: Mn toxicity responses. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 113, p. 6 – 19, 2017.

SCHAETZL, R.J.; ANDERSON, S. **Soils Genesis and Geomorphology**. 1 ed. New York: Cambridge University Press, 2005.

SEARLE, P. L. The Berthelot or Indophenol Reaction and Its Use in the analytical Chemistry of Nitrogen. **Analyst**, v. 109, p. 549 – 568, 1984.

SFREDO, G. J. **Soja no Brasil: calagem, adubação e nutrição mineral**. Londrina: Embrapa Soja, 2008.

SHAAF, G.; LUDEWIG, U.; ERENOGLU, B. E.; MORI, S.; KITAHARA, T.; von WIRÉN,

N. ZmYS1 functions as a proton-coupled symporter for phytosiderophore and nicotinamine-chelated metals. **Journal of Biological Chemistry**, v. 279, p. 9091 – 9096, 2004.

SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. An analysis of variance test for normality. **Biometrika**, v. 52: p. 591 – 611, 1965.

SHARMA, S.; UTTAM, K. N. Investigation of the manganese stress on wheat plant by attenuated total reflectance Forier transform infrared spectroscopy. **Spectroscopy Letters**, v. 49, n. 8, p. 520 – 528, 2016.

SHARMA, B. L.; BAPAT, P. N. Levels of micronutrient cations in various plant parts of wheat as influenced by zinc and phosphorus application. **Journal of the Indian Society of Soil Science**, v. 48, p. 130 – 134, 2000.

SHOEMAKER, H. F.; MCLEAN, E. O.; PRATT, P. F. Buffer methods for determining lime requirement of soils with appreciable amounts of extractable aluminum. **Soil Science Society of America**, v. 25, n. 4, p. 274 – 277, 1961.

SHUMAN, L. M.; ANDERSON, O. E. Interactions of Mn with other ions in wheat and soybeans. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 7, n. 6, p. 547 – 557, 1976.

SINCLAIR, J. B. soybeans. *In*: BENNETT, W. F. **Nutrient Deficiencies & Toxicities in Crop Plants**. 3 ed. Minnesota: The American Phytopathological Society, 1996. p. 99 – 105.

SOARES, N. C.; WOJTKOWSKA, J.; JACKSON, P. A. A proteomic analysis of the wound response in Medicago leaves reveals the early activations of a ros-sensitive signal pathway. **Journal of Proteomics**, v. 74, n.8, p. 1411 – 1420, 2011.

STAINER, A. A. A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. **Plant and Soil**, v. 15, n. 2, p. 134 – 154, 1961.

ST CLAIR, S.B.; LYNCH, J.P. Element accumulation patterns of deciduous and evergreen tree seedlings on acid soils: implications for sensitivity to manganese toxicity. **Tree Physiology**, v. 25, n. 1, p. 85-92, 2005.

STELL, G.; JOSLIN, C. G. A theoretical study of effects of interionic forces. **Biophysical Journal**, v. 50, p. 855 – 859, 1986.

STEVENSON, F. J.; COLE, M. A. **Cycles of Soils: carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients**. New York: John Willey & Sons, 1999.

SWAIN, R.; BEHERA, M.; SAHOO, S.; ROUT, G. R. Nanoscience in plant stress mitigation: a comprehensive review. **BioNanoScience**, v. 15, n. 24, p. 23 – 28, 2025.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 3 ed. Porto Alegre: Artmed, 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6 ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

TANNER, A.; BOWATER, L.; FAIRHURST, S. A.; BORNEMANN, S. Oxalate decarboxylase requires manganese and dioxygen for activity. **The Journal of Biological Chemistry**, v. 276, n. 47, p. 43627 – 43634, 2001.

TEIXEIRA, P. C.; DONAGEMMA, G. K.; FONTANA, A.; TEIXEIRA, W. G. **Manual de métodos de análise de solo**. 3 ed. Brasília, DF: Embrapa, 2017.

TISDALE, S. L.; NELSON, W. L.; BEATON, J. D. **Soil Fertility and Fertilizers**. 4. ed. New York: Macmillan, 1985.

TODD, C. D.; POLACCO, J. C. Soybean cultivars 'Williams 82' and 'Maple Arrow' produce both ureia and ammonia during ureide degradation. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 398, p. 867 – 877, 2004.

TSUKAMOTO, T.; NAKANISHI, H.; KIYOMIYA, S.; WATANABE, S.; MATSUHASHI, S. NISHIZAWA, N.; MORI, S. ⁵²Mn translocation in barley monitored using a positron-emitting tracer imaging system. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 52, p. 717 – 725, 2006.

TUREKIAN, K.K.; WEDEPOHL, K.H. Distribution of the elements in some major units of the earth's crust. **Geological Society American Bulletin**, v.72,p 175 – 192, 1961.

UCHIDA, R. Essential Nutrients for Plant Growth: nutrient functions and deficiency symptoms. *In*: SILVA, J. A.; UCHIDA, R. **Plant Nutrient Management in Hawaii's Soils, Approaches for Tropical and Subtropical Agriculture**. 1 ed. Manoa: College of Tropical Agriculture and Human Resources, 2000, p. 31 – 51.

VAN RAIJ, B. **Fertilidade do Solo e Manejo de Nutrientes**. 2 ed. Piracicaba: International Plant Nutrition Institute, 2017.

VODYANITSKII, Y.N. Mineralogy and geochemistry of manganese: a review of publications. **Eurasian Soil Society**, v. 42, p. 1170 – 1178, 2009.

WANG, J. J. Kinetics of manganese uptake by excised roots of sensitive and tolerant tobacco genotypes. **Journal of Plant Nutrition**, v. 26, n. 7, p. 1439 – 1450, 2003.

WAGATSUMA, T. Characterization of absorption sites for aluminum in the roots. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 29, n. 4, p. 499 – 515, 1983.

WAGATSUMA, T; EZOE, Y. Effect of pH on ionic species of aluminum in medium and on aluminum toxicity under solution culture. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 31, n. 4, p. 547 – 561, 1985.

WEIL, R.R.; BRADY, N.C. **The Nature and Properties of Soils**. 15 ed. London: Person, 2017

WELCH, R. M.; SHUMAN, L. Micronutrient Nutrition of Plants. **Critical Reviews in Plant Science**, v. 14, n. 1, p. 49 – 82, 1995.

WHITE, P. J. Io Uptake Mechanism of Individual Cells and Roots. *In*: MARSCHNER, P. **Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants**. 3 ed. San Diego: Academic Press, 2012. p. 7 – 48.

WILSON, M.J. Weathering of the primary rock-forming minerals: process, products and rates. **Clay Minerals**, v.39, n. 3, p. 233 – 266, 2004

WU, Y.; HENDERSHOT, W. H. Cation exchange capacity and proton binding properties of Pea (*Pisum sativum* L.) roots. *Water Air Soil Pollution*, v. 200, n. 1, p. 353 – 369, 2009.

XU, R.; ZHAO, A. Effects of biochars on adsorption of Cu(II), Pb(II) and Cd(II) by three variable charge soils from southern China. **Environment Science and Pollution Research**, v. 20, n. 2, p. 8491 – 8501, 2013.

YOON, J.; CHOI, H.; AN, G. Roles of lignin biosynthesis and regulatory genes in plant development. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 57, n. 11, p. 902 – 912, 2015.

ZHAO, Y. Auxin Biosynthesis: A Simple Two-Step Converts Tryptophan to Indole-3-Acetic Acid in Plants. **Molecular Plant**, v. 5, n. 2, p. 334 – 338, 2012.