

Capítulo 7

Novas abordagens para o controle hormonal da nutrição em plantas

*Rogério Falleiros Carvalho¹
Carolina Cristina Monteiro²*

7.1 Introdução

Os hormônios são moléculas que controlam praticamente todas as etapas do desenvolvimento vegetal, desde a germinação até o florescimento. Dessa forma, não é surpresa que haja um forte controle hormonal da nutrição em plantas desde a absorção e transporte de íons até a indução de respostas morfofisiológicas aos nutrientes, incluindo estresses impostos pela deficiência ou excesso nutricional. De fato, evidências mostram que hormônios podem modular a atividade de transportadores de alta afinidade para diversos íons, induzir o acúmulo de enzimas que facilitem a remobilização de nutrientes a partir de fontes orgânicas ou inorgânicas e estimular o crescimento de órgãos que diretamente

¹ Biólogo, Doutor, Professor do Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Via de Acesso Paulo Donato Castellane, s/n, CEP 14884-900, Jaboticabal, SP, rfcarval@fcav.unesp.br

² Engenheira-Agrônoma, Mestre, Doutoranda do Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Produção Vegetal), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP.

participam da aquisição de nutrientes (BATES; LYNCH, 1996; LANDSBERG, 1996; LÓPEZ-BUCIO et al., 2003).

Desde a década de 30, foi exponencial a realização de trabalhos que exploraram os hormônios como componentes fundamentais da sinalização nutricional durante o desenvolvimento vegetal, e o atual conhecimento das bases moleculares e bioquímicas da nutrição tem revelado uma evidente participação de praticamente todas as classes hormonais nesses eventos, principalmente por meio de exploração de ferramentas moleculares, tais como plantas mutantes e transgênicas (MOUNIER et al., 2014).

O presente capítulo é uma atualização de aspectos da nutrição de plantas em função das classes hormonais auxinas (AUXs), citocininas (CKs), giberelinas (GAs), ácido abscísico (ABA) e etileno (ET).

7.2 AUXs

Muitos resultados indicam evidências da interação entre AUXs e diferentes nutrientes. Isso é evidente, por exemplo, nas quantidades endógenas das AUXs de modo dependente da presença de N, observação feita inicialmente em 1937 por Avery et al. (1937), usando *Brassica caulorapa*. Esses autores observaram que houve aumento dos teores de AUX em ápices caulinares de plantas deficientes em N. Posteriormente, vários trabalhos relatando mudanças no acúmulo de AUX em função da disponibilidade de N foram publicados em diferentes espécies, como soja (*Glycine max*) (CABA et al., 2000), trigo (*Triticum aestivum*) (CHEN et al., 1998), abacaxi (*Ananas comosus*) (TAMAKI; MERCIER, 2007), milho (*Zea mays*) (LIU et al. 2010) e *Arabidopsis* (*Arabidopsis thaliana*) (KROUK et al., 2010). Em cada caso, a AUX parece ser translocada da parte aérea para a raiz em resposta a um decréscimo no fornecimento de N. Esse evento

foi evidenciado com o trabalho de Walch-Liu et al. (2006). Esses autores quantificaram AUX na parte aérea e raízes de plantas de *Arabidopsis* crescidas continuamente em meio rico em NO_3^- (50 mM KNO_3) ou crescidas inicialmente em 50 mM KNO_3 e, posteriormente, transferidas a um meio com baixa disponibilidade de nitrato (1 mM KNO_3) durante 24 h. Os autores observaram que plantas transferidas ao meio com reduzido N apresentaram aumentada quantidade de AUX na raiz, ao passo que houve redução de AUX na parte aérea, comparada às plantas crescidas continuamente em meio com elevado KNO_3 . Estes resultados sugerem que o excesso de nitrato pode inibir a biossíntese ou o transporte da auxina da parte aérea à raiz.

Considerando a presença da AUX na raiz em função da disponibilidade de N, observa-se que a AUX induz o crescimento da raiz; a redução de AUX nesse órgão pode ser uma estratégia para a redução da absorção de N na condição de excesso desse nutriente. De fato, no mutante *axr4* de *Arabidopsis*, o qual apresenta baixa sensibilidade à AUX, o incremento com nitrato não alterou o desenvolvimento radicular (ZHANG et al., 1999).

Embora seja evidente que a alteração nos níveis de AUX na raiz seja dependente da disponibilidade de N, o papel da AUX na arquitetura radicular parece ser mais bem explicada pela remobilização desse hormônio durante o transporte para induzir o crescimento de raízes laterais. Por exemplo, Guo et al. (2005) verificaram em milho que um inibidor do transporte da AUX (TIBA - 2,3,5- ácido tri-iodobenzoico) para as raízes inibiu o crescimento de raízes laterais na presença de NO_3^- localizado (porção específica da raiz exposta ao NO_3^-). Entretanto, a aplicação de TIBA abaixo do NO_3^- localizado não inibiu o crescimento das raízes laterais (Figura 1). Esses resultados indicam que, durante o transporte a partir do caule, a AUX age com uma importante molécula sinalizadora, a qual permite modificações nas raízes laterais na presença do NO_3^- .

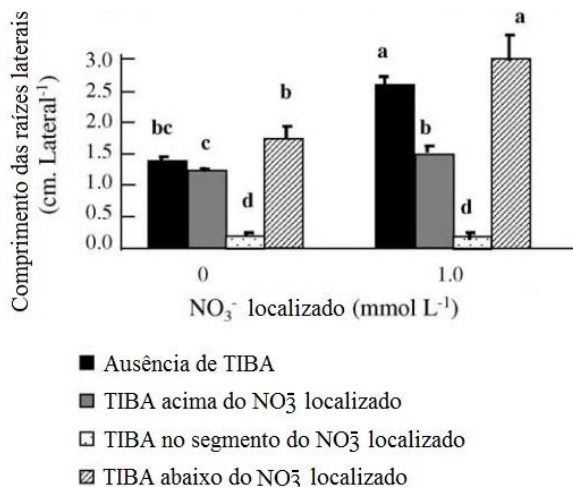


Figura 1. Média do comprimento das raízes laterais de milho na presença ou ausência de TIBA, um inibidor do transporte de AUX, aplicado em segmentos abaixo ou acima do NO₃⁻ localizado, sendo uma porção específica da raiz exposta ao NO₃⁻. Os valores que são as médias de quatro repetições ± SE, não são significativamente diferentes ao nível de P=0,05 (GUO et al., 2005).

Entretanto, os mecanismos moleculares envolvidos na interação entre AUX e NO₃⁻ nas raízes têm sido agora mais bem elucidados. Embora tenha sido mostrado que o transportador de membrana para NO₃⁻ (NRT1.1) possa ser induzido pela AUX (GUO et al., 2002), um modelo proposto por Krouk et al. (2010) indica que o transportador de membrana para NO₃⁻ (NRT1.1) também pode transportar AUX. Os autores observaram que isso ocorre de maneira dependente da concentração de NO₃⁻, sendo que o transporte de AUX pode ser inibido pelo NO₃⁻ ou seja, o excesso de NO₃⁻ diminui a atividade de NRT1.1 para o transporte de AUX e, conseqüentemente, permite maior acúmulo de AUX no ápice das raízes laterais, estimulando o desenvolvimento (Figura 2).

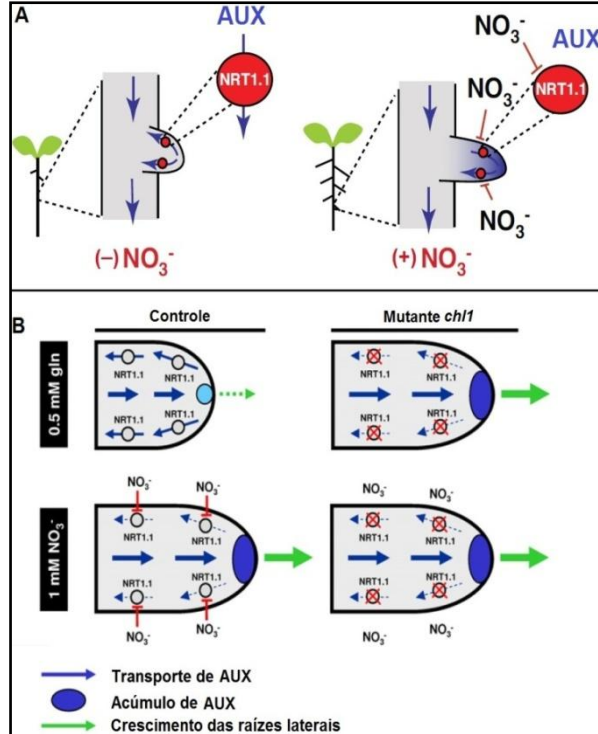


Figura 2. Controle da formação de raízes laterais pela AUX de modo dependente do NO_3^- . Em (A), na ausência (-) do NO_3^- , a AUX é transportada a partir do caule em direção à raiz (transporte basípeto), mas não é acumulada no ápice dos primórdios das raízes laterais, e não permite o crescimento desses órgãos. De modo contrário, a presença (+) do NO_3^- permite o acúmulo da AUX e o crescimento de novas raízes laterais. Isso ocorre em função da indução do transporte da AUX (por meio da atividade do transportador do NO_3^- ; NRT1.1) na presença de NO_3^- ou da inibição do transporte da AUX na ausência do NO_3^- . Para melhor explicar esse evento, em (B), Krouk et al. (2010) utilizaram em *Arabidopsis* baixa disponibilidade de N, a partir de 0,5 mM de glutamina. Com o transporte acrópeto da AUX (a partir do ápice da raiz em direção à parte aérea) pelo NRT1.1, esse hormônio não é acumulado no ápice. Entretanto, a presença de 1mM de NO_3^- inibe o transporte da AUX pela NRT1.1, e ocasiona o acúmulo desse hormônio no ápice, induzindo o crescimento das raízes laterais. De acordo com isso, note que o mutante *chl1*, que é defeitivo para NRT1.1, não permite o transporte da AUX em ambas as situações de disponibilidade de N (Modificado KROUK et al.,2010; 2011).

Em estudos envolvendo AUX e micronutrientes, o elemento mais estudado tem sido o ferro (Fe) (WU et al., 2011; HINDT; GUERINOT, 2012; GIEHL et al., 2012). Em um dos trabalhos pioneiros, no que diz respeito ao controle hormonal das respostas à limitação de Fe, Römheld e Marschner (1986) relataram que as raízes de plantas de girassol com deficiência de Fe produziram maiores quantidades de AUX comparadas às plantas não deficientes, além do fato de que a aplicação exógena deste hormônio pôde induzir mudanças morfológicas nas raízes, semelhantes àquelas em condição de deficiência deste elemento.

Em um trabalho recente, os autores propõem um modelo no qual ocorre o acúmulo de Fe no simplasto, e a absorção é mediada pelo transportador de Fe IRT1. Quando ocorre a deficiência de Fe em uma parte da raiz, a falta do nutriente pode ser reposta pelo movimento de Fe da parte aérea ou de outras partes das raízes para esse local. Esse movimento simplástico até o local onde ocorre a deficiência de Fe induz a expressão de genes relacionados ao aumento de síntese de AUX, aumentando a formação e o alongamento de raízes laterais (GIEHL et al., 2012). Este modelo demonstra como a sinalização hormonal atua nas vias de desenvolvimento para permitir um aumento da eficiência de aquisição de micronutrientes.

Além disso, há relatos de que a AUX também está envolvida com outros genes relacionados à Estratégia I de absorção de Fe quando ocorre sua deficiência (HINDT; GUERINOT, 2012). Essa Estratégia I, para dicotiledôneas e monocotiledôneas não gramíneas, consiste em três principais etapas: (i) aumento da disponibilidade de Fe em resposta à diminuição do pH do solo, o qual é induzido pela liberação de prótons na rizosfera através da H^+ -ATPase das raízes; (ii) indução da redutase férrica, uma importante enzima que atua na redução do Fe^{3+} a Fe^{2+} na superfície da raiz (GARCÍA et al., 2011), codificada pelo gene *FRO2*, e (iii) transporte de Fe^{+2} para células da raiz através da indução de

específicos transportadores de membrana (ROMERA et al., 2011), codificado pelo gene *IRT1* (Figura 3).

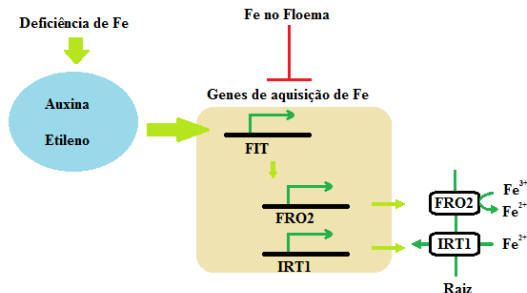


Figura 3. Modelo das vias de sinalização dos hormônios AUX e ET em resposta à deficiência de Fe em plantas (Estratégia I). AUX e ET seriam reguladores positivos na transcrição e expressão dos genes relacionados à aquisição de Fe pelas raízes (*FIT*, *FRO2* e *IRT1*). A concentração de Fe no floema serviria como um regulador negativo dos genes relacionados à aquisição de Fe pelas raízes. *FIT* é um fator de transcrição que controla os outros fatores de transcrição *FRO2* e *IRT1*, que, por sua vez, controla a expressão dos genes *FRO2* e *IRT1*. *FRO2* codifica a enzima redutase férrica, e *IRT1* codifica para o transportador de ferro na membrana (Modificado de HINDT; GUERINOT, 2012).

Outros trabalhos relatam que a deficiência de Fe em *Arabidopsis* (CHEN et al., 2010) e maçã (*Malus sp*) (WU et al., 2011) também induziu a produção de AUX, evidenciando o forte controle deste hormônio nas respostas da planta à carência de Fe. De fato, o mutante *aux1-7* de *Arabidopsis*, o qual apresenta baixa sensibilidade à AUX, diminuiu a atividade da redutase férrica na ausência de Fe (CHEN et al., 2010). De acordo com isto, em plantas de maçã, a redutase férrica foi induzida na concomitante presença de AUX e ausência de Fe (WU et al., 2011).

7.3 CKs

As modificações hormonais envolvendo respostas ao N parecem também depender das CKs. Por exemplo, em *Arabidopsis*,

o gene *IPT3* (uma isopentenil transferase responsável por um passo importante da biossíntese das CKs) é fortemente induzido por NO_3^- tanto nas raízes quanto na parte aérea (WANG et al., 2004). De fato, o nocaute gênico de *IPT3* afeta negativamente a síntese de CKs dependente do NO_3^- (SAKAKIBARA et al., 2006). Além disso, tratamentos com NO_3^- induziram a expressão de genes para proteínas reguladoras de respostas em *Arabidopsis* (ARR-Tipo A), as quais são parte da sinalização de respostas à CK, bem como o gene *NRT2.1*, codificador de um componente importante do transporte de alta afinidade do NO_3^- foi induzido pelas CKs exógenas (TANIGUCHI et al., 1998; WANG et al., 2003; SCHEIBLE et al., 2004; WANG et al., 2004).

Evidências indicam que as CKs agem como moléculas sinalizadoras de longa distância para assimilação de N. Por exemplo, visto que o fornecimento de NO_3^- na raiz pode induzir a expressão de genes do metabolismo do NO_3^- nas folhas, a aplicação de CK nas folhas também pode desencadear a mesma resposta (BRENNER et al., 2005; SCHEIBLE et al., 2004). Dessa forma, sendo a raiz uma importante fonte de CK, esses resultados sugerem que as CKs são transportadas da raiz às folhas para mediar o metabolismo do NO_3^- . Recentemente, Song et al. (2013) relataram, em duas cultivares de arroz, que o transporte das CKs da raiz às folhas de modo dependente de N está fortemente associado com um incremento na atividade fotossintética (Tabela 1).

As CKs também são conhecidas por inibir respostas associadas à deficiência de fósforo (P), tal como um aumento da proliferação de raízes laterais, indução de genes que codificam para transportadores de P de alta afinidade [eg. *AtPT1* de *Arabidopsis* (MARTÍN et al., 2000)] e para a fosfatase ácida [eg. *AtACP5* (CERUTTI; DELATORRE, 2013)]. De acordo com isso, durante a baixa disponibilidade de P, pode ocorrer uma redução nos níveis de Cks (SALAMA; WAREING, 1979; HORGAN; WAREING, 1980; WAGNER; BECK, 1993), além do fato de que *CRE1*, gene

envolvido na codificação para um receptor de Cks, possa ser reprimido (FRANCO-ZORRILLA et al., 2002).

Tabela 1. Taxa de assimilação do CO₂ (A); condutância estomática (gs); concentração intercelular de CO₂ (Ci); Taxa de transpiração (Tr); rendimento quântico aparente (α) de duas cultivares de arroz (Nanguang e Elio) em resposta ao NH₄⁺ ou nutrição parcial com nitrato (PNN) ou somente NH₄⁺ com 20 μ M de 6-BA (6-benzilaminopurina).

	Nanguang			Elio		
	NH ₄ ⁺	PNN	NH ₄ ⁺ + 6-BA ^a	NH ₄ ⁺	PNN	NH ₄ ⁺ + 6-BA
A (μ mol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	18.91 $\pm$ 0.61b	24.19 $\pm$ 0.83a	24.12 $\pm$ 1.22a	16.61 $\pm$ 0.24c	16.91 $\pm$ 0.55c	22.86 $\pm$ 0.72a
g _s (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	0.32 $\pm$ 0.01b	0.39 $\pm$ 0.02a	0.39 $\pm$ 0.01a	0.28 $\pm$ 0.01c	0.27 $\pm$ 0.02c	0.38 $\pm$ 0.01a
C _i (μ mol CO ₂ mol ⁻¹ ar)	276.45 $\pm$ 11.45a	280.23 $\pm$ 9.37a	284.23 $\pm$ 10.13a	260.18 $\pm$ 10.36a	264.60 $\pm$ 10.23a	277.90 $\pm$ 10.36
T _r (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	6.04 $\pm$ 0.34b	7.22 $\pm$ 0.12a	7.20 $\pm$ 0.14a	5.14 $\pm$ 0.15c	5.07 $\pm$ 0.22c	7.14 $\pm$ 0.12a
α	0.041 $\pm$ 0.01a	0.041 $\pm$ 0.01a	0.042 $\pm$ 0.01a	0.041 $\pm$ 0.01a	0.042 $\pm$ 0.01a	0.041 $\pm$ 0.01a

Os dados são as médias de 12 repetições $\pm$ SE; médias com a mesma letra não diferem, significativamente entre si ($P \leq 0,05$), de acordo com ANOVA, seguida pelo teste LSD (SONG et al., 2013).

Tem sido sugerido que o efeito negativo das CKs na sinalização de P pode, em parte, ser devido ao aumento intercelular desse nutriente. Wang et al. (2006) verificaram que ocorreu aumento de P nas células da raiz e na parte aérea de plântulas de arroz tratadas com CK. Embora pareça que esse evento ocorra por meio de fontes internas de P, é pouco provável que a sua liberação intercelular ocorra extensivamente durante a deficiência desse nutriente.

Evidências têm demonstrado que as CKs também interagem com ferro (Fe). Por exemplo, CK reprimiu a expressão de genes de Arabidópsis que codificam para um transportador de ferro (*IRT1*) e uma redutase férrica (*FRO2*), além do fato de que em plantas tratadas com CK houve redução da atividade desta enzima sob baixa disponibilidade de Fe (SÉGUÉLA et al., 2008). Adicionalmente, tratamentos com CK também reduziram a expressão do gene *FIT*, codificador de um fator de transcrição

induzido pela deficiência de Fe. Entretanto, esses eventos são informações que ainda necessitam muito de ser exploradas visto que a sinalização das CKs durante a interação com Fe pode envolver vários fatores de transcrição, reguladores de respostas e receptores de CKs (LAI et al., 2007; RUBIO et al., 2009).

7.4 GAs

Ainda há poucas informações do impacto das GAs na modulação das respostas à nutrição, e embora haja evidências de que suportem a interação entre GAs e nutrientes durante o desenvolvimento das plantas, esse evento é complexo e parece depender da espécie. Por exemplo, o total de N e a massa seca da parte aérea de plantas de batata foram aumentados após tratamentos com GA (DAVIES, 2000). Entretanto, a aplicação de GA em *Arabidopsis* não alterou a quantidade de N em um mutante deficiente na biossíntese de GA (*ga1-3*) bem como na planta-controle (BOUTON et al., 2002). Adicionalmente, esses autores verificaram que a GA não alterou a expressão de *NIA1* e *NIA2*, genes envolvidos na codificação da redutase do nitrato. Semelhantemente, em tomateiro, o mutante deficiente na biossíntese de GA (*gib*) apresentou quantidades similares de N comparadas ao controle (NAGEL et al., 2001). Entretanto, embora neste trabalho a quantidade de N não depende de GA, os autores sugerem que a GA possa controlar pelo menos a remobilização de N durante o crescimento, evento que ainda necessita ser explorado.

Foi observado que plantas de *Arabidopsis* cultivadas sob baixa disponibilidade de P contêm quantidade reduzida de GA, correlacionando com o acúmulo de DELLA (JIANG et al., 2007), proteínas que regulam negativamente a sinalização de GA (JIANG; FU, 2007). Curiosamente, mutantes de *Arabidopsis* que aumentam a função de DELLA exibem respostas aumentadas à deficiência de P, tais como acúmulo de antocianina e proliferação de pelos

radiculares, ao passo que essas respostas são inibidas em plantas tratadas com GA bem como no mutante de *Arabidopsis* com reduzida função de DELLA. Entretanto, GA exógena não afeta a expressão de genes que codificam para transportadores de alta afinidade de P, tais como *AtPT1* e *AtPT2* (JIANG et al., 2007).

7.5 ABA

Embora haja observações da interação entre ABA e nutrientes, como ocorre principalmente com N, esse evento ainda parece ser bastante complexo, envolvendo também uma forte dependência do tecido ou espécie. Nesse contexto, a presença de NO_3^- foi relacionada à redução do acúmulo de ABA na parte aérea de trigo (*Triticum aestivum* L) (GARNICA et al., 2010), ao passo que, na raiz dessa espécie, o ABA induziu a expressão dos genes *NRT2* e *NAR2*, codificadores, para transportadores de nitrato. Além disso, essa complexidade pode ser observada quando considerados os níveis de ABA e as alterações morfológicas controladas por esses hormônios. Por exemplo, plântulas de *Arabidopsis* não alteraram as quantidades de ABA tanto em alta quanto em baixa disponibilidade de NO_3^- (KIBA et al., 2011), mas controlaram o desenvolvimento de raízes laterais na presença de NO_3^- (SIGNORA et al., 2001). Esses autores indicaram claramente que os mutantes com baixa sensibilidade ao ABA (*abi4-1*, *abi4-2*) bem como deficientes na biossíntese de ABA (*abi5-1*, *aba1-1*, *aba2-3*, *aba2-4*, e *aba3-2*), pouco respondem aos efeitos da alta disponibilidade do nitrato durante a inibição das raízes laterais.

Dessa forma, o ABA parece envolver múltiplos passos da sinalização de resposta ao N, incluindo o controle de enzimas do metabolismo do NO_3^- , tal como a NR (DESIKAN et al., 2002; RITIKA et al., 2012). Além disso, evidências moleculares mostraram que o ABA também interage com outros nutrientes, como o P. Plantas de *Arabidopsis* tratadas com ABA reprimiram

alguns membros de riborreguladores da família At4, a qual é induzida por P. Esses eventos certamente abrem uma série de questões de como o ABA modula a nutrição em plantas.

7.6 ET

Como parte fundamental das respostas à deficiência de Fe, as evidências da participação do ET tem sido exponencial. Sob deficiência de Fe, a produção de ET aumenta na raiz, assim como a expressão de enzimas relacionadas à síntese desse hormônio, como a SAM sintetase (SAMS), ACC sintase (ACS) e ACC oxidase (ACO). O aumento da produção do ET nas células das raízes afeta a expressão de genes relacionados à absorção desse micronutriente, aumentando sua transcrição, assim como dos transportadores de membrana, como o IRT1 (ROMERA et al., 2011) (Figura 4). Foi relatado que o uso desse hormônio exógeno em tomateiro (SCHMIDT et al., 2000) e ervilha (*Pisum sativum* L.) (SCHMIDT; SCHIKORA, 2001) induziu respostas adaptativas da raiz semelhantes àsquelas observadas na ausência de Fe. Em pepino (*Cucumis sativus*) e ervilha, a deficiência de Fe induziu a produção de ET concomitante ao aumento da redução do Fe⁺³ (ROMERA et al., 1999); bem como o uso de inibidores da síntese de ET reduziu a atividade desta enzima em plantas de ervilha (KABIR et al., 2012). De acordo com esses dados, Lucena et al. (2006) demonstraram que o uso ET exógeno em tomateiro induziu a expressão do gene *SIFRO1*, o qual codifica para a redutase férrica. Além disso, o uso de inibidores de ET, na ausência de Fe, reduziu a expressão de *SIFRO1*.

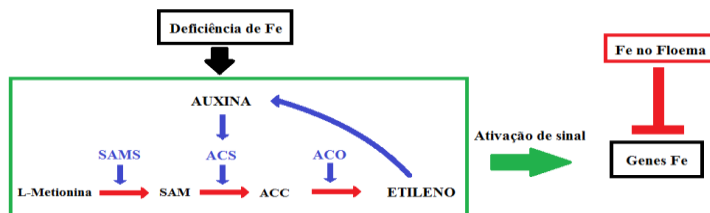


Figura 4. Influência da AUX e ET na expressão de genes relacionados à absorção de Fe nas raízes. Sob condições de deficiência de Fe, ocorre o aumento na produção de AUX e, consequentemente, na produção de ET. O aumento na concentração de Fe no floema inativa a expressão de genes de absorção de Fe na raiz. (Adaptado de ROMERA et al., 2011).

Essas respostas adaptativas nas raízes sob condições de deficiência de Fe envolvem também o maior desenvolvimento de pelos radiculares para maior absorção (Figura 5) (GARCÍA et al., 2010). Neste trabalho, foram utilizadas plantas mutantes de *Arabidopsis* pouco sensíveis ao etileno, denominado *ein2-1*, e o genótipo-controle. No mutante, a aplicação de ET exógeno induziu a expressão de genes relacionados à aquisição de Fe e aumentou a atividade da ferredoxina, porém não induziu ao aumento da formação de pelos radiculares na planta-controle.

Segundo Hindt e Guerinot (2012), o ET seria um regulador positivo na transcrição e na expressão dos genes relacionados à aquisição de Fe pelas raízes (*FIT*, *FRO2* e *IRT1*) (Figura 3). Para gramíneas, a deficiência de Fe é denominada como "Estratégia II", a qual envolve a secreção de um ácido orgânico na rizosfera, denominado sideróforo (PS), que complexa o Fe^{3+} ; e subsequentemente esse complexo é transportado para o interior da célula da raiz por meio de um transportador de membrana específico (MARSCHNER, 1995; SCHMIDT, 2003; ZUO; ZHANG, 2011). Em arroz, a produção de ET nas raízes aumentou em condições de deficiência de Fe, e em tratamento com ACC

conferiu tolerância a esse estresse; em contraste à cevada, que não apresentou respostas significativas (WU et al., 2011).

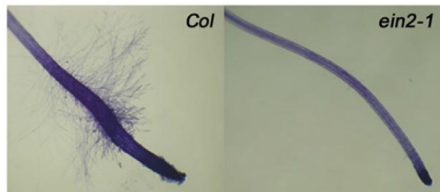


Figura 5. Efeito da aplicação de ET no desenvolvimento de pelos radiculares em *Arabidopsis* cultivadas sob condições de deficiência de Fe. Col é a cultivar selvagem, e *ein2-1* é o mutante pouco sensível ao ET. Adaptado de García et al. (2010).

Em trabalho com nutrição de P, foi indicado que o ET também pode regular a formação e o desenvolvimento de pelos radiculares quando tem-se a diminuição de disponibilidade desse nutriente. Este trabalho utilizou *Arabidopsis* e mutantes dessa espécie pouco sensíveis ao ET e analisou as mudanças morfológicas e anatômicas durante o desenvolvimento dessas raízes submetidas à deficiência de P. Observa-se que, como na deficiência por Fe, ocorre o aumento do desenvolvimento de pelos radiculares na cultivar selvagem (Figura 6) (ZHANG et al., 2003).

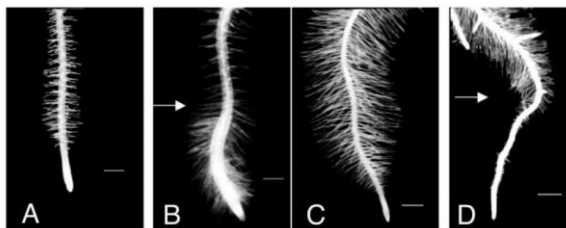


Figura 6. Crescimento de pelos radiculares em plantas de *Arabidopsis* quando crescidas sob alta (1000 μM) ou baixa (1 μM) disponibilidade P, bem como na presença e ausência de ACC ou AVG (inibidor de ET) durante 12 dias. (A) 1.000 μM de P; (B) 1.000 μM e 1 μM de ACC; (C) 1 μM de P; (D) 1 μM de P e 2 μM de AVG (ZHANG et al., 2003).

Como o ET é parte fundamental das respostas a diversos estresses abióticos, é consistente levantar hipóteses de que esse hormônio modula a deficiência de uma série de outros nutrientes. Nesse sentido, isso é ainda o começo de uma longa exploração bioquímica e molecular.

7.7 Considerações finais

A presente revisão indicou evidências das interações entre hormônios e nutrientes em plantas. Entretanto, os desvendamentos moleculares e bioquímicos do controle hormonal da nutrição são ainda bastante complexos e necessitam de muita elucidação, visto que: i) as respostas vegetais a um único nutriente podem ser controladas por mais de um hormônio; ii) um hormônio pode modular as respostas a mais de um nutriente; iii) os hormônios ou nutrientes podem interagir entre si durante a nutrição (FAGERIA et al., 2001; ROSS et al., 2011; WILKINSON et al., 2012; FUJITA et al., 2013) e iv) outras classes hormonais, tais como brassinoesteróides, ácido jasmônico e ácido salicílico parecem também interagir com os nutrientes (NIKIFOROVA et al., 2003; ARMENGAUD et al., 2004; FREEMAN et al., 2005; SHAO et al., 2007).

7.8 Referências

- ARMENGAUD, P.; BREITLING, R.; AMTMANN, A. The potassium dependent transcriptome of Arabidopsis reveals a prominent role of jasmonic acid in nutrient signaling. **Plant Physiology**, v.136, p.2556-2576, 2004.
- AVERY, G.S.; BURKHOLDER, P.R.; CREIGHTON, H.B. Nutrient deficiencies and growth hormone concentration in *Helianthus* and *Nicotiana*. **American Journal of Botany**, v.24, p.553-557, 1937.
- BATES, T.R.; LYNCH, J.P. Stimulation of root hair elongation in Arabidopsis thaliana by low phosphorus availability. **Plant Cell and Environment**, v.19, p.529-538, 1996.

- BOUTON, S.; LEYDECKER, M.T.; CHRISTIAN-MEYER, C.; TRUONG, H.N. Role of gibberellins and of the RGA and GAI genes in controlling nitrate assimilation in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.40, p.939-947, 2002.
- BRENNER, W.G.; ROMANOV, G.A.; KÖLLMER, I.; BÜRKLE, L.; SCHMÜLLING, T. Immediate early and delayed cytokinin response genes of *Arabidopsis thaliana* identified by genome-wide expression profiling reveal novel cytokinin-sensitive processes and suggest cytokinin action through transcriptional cascades. **Plant Journal**, v.44, p.314-333, 2005.
- CABA, J.M.; CENTENO, M.L.; FERNÁNDEZ, B.; GRESSHOFF, P.M.; LIGERO, F. Inoculation and nitrate alter phytohormone levels in soybean roots: differences between a supernodulating mutant and the wild type. **Planta**, v.211, p.98-104, 2000.
- CERUTTI, T.; DELATORRE, C.A. Nitrogen and phosphorus interaction and cytokinin: responses of the primary root of *Arabidopsis thaliana* and the pdr1 mutant. **Plant Science**, v.198, p.91-97, 2013.
- CHEN, J.G.; CHENG, S.H.; CAO, W.X.; ZHOU, X. Involvement of endogenous plant hormones in the effect of mixed nitrogen source on growth and tillering of wheat. **Journal of Plant Nutrition**, v.21, p.87-97, 1998.
- CHEN, W.W.; YANG, J.L.; QIN, C.; JIN, C.W.; MO, J.H.; YE, T.; ZHENG, S.J. Nitric oxide acts downstream of auxin to trigger root ferric-chelate reductase activity in response to iron deficiency in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v.154, p.810-819, 2010.
- DAVIES, C.S. Strategy differences of two potato species in response to nitrogen starvation. Do plants have a genetic switch for nitrogen signalling? **Plant, Cell and Environment**, v.23, p.759-765, 2000.
- DESIKAN, R.; GRIFFITHS, R.; HANCOCK, J.; NEILL, S. A new role for an old enzyme: nitrate reductase-mediated nitric oxide generation is required for abscisic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.99, p.16314-16318, 2002.
- FAGERIA, V.D. Nutrient interactions in crop plants. **Journal of Plant Nutrition**, v.24, p.1269-1290, 2001.
- FRANCO-ZORRILLA, J.M.; MARTÍN, A.C.; SOLANO, R.; RUBIO, V.; LEYVA, A.; PAZ-ARES, J. Mutations at CRE1 impair cytokinin-induced repression of phosphate starvation responses in *Arabidopsis*. **Plant Journal**, v.32, p.353-360, 2002.
- FREEMAN, J.L.; GARCÍA, D.; KIM, D.; HOPF, A.; SALT, D.E. Constitutively elevated salicylic acid signals glutathione-mediated nickel tolerance in *Thlaspi* nickel hyper accumulators. **Plant Physiology**, v.137, p.1082-1091, 2005.
- FUJITA, Y.; VAN BODEGOM, P.M.; WITTE, J.P.M. Relationships between nutrient-related plant traits and combinations of soil N and P Fertility Measures. **Plos one**, v.8, p.1-9, 2013.
- GARCÍA, M.J.; LUCENA, C.; ROMERA, F.J.; PÉREZ-VICENTE, R. Ethylene and nitric oxide involvement in the up-regulation of key genes related to iron acquisition and homeostasis in *Arabidopsis*. **Journal of Experimental Botany**, v.61, p.3885-3899, 2010.
- GARCÍA, M.J.; SUÁREZ, V.; ROMERA, F.J.; ALCÁNTARA, E.; PÉREZ-VICENTE, R. A new model involving ethylene, nitric oxide and Fe to explain the regulation of Fe-acquisition genes in Strategy I plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.49, p.537-544, 2011.

- GARNICA, M.; HOUDUSSE, F.; ZAMARREÑO, A.M.; GARCIA-MINA, J.M. The signal effect of nitrate supply enhances active forms of cytokinins and indole acetic content and reduces abscisic acid in wheat plants grown with ammonium. **Journal of Plant Physiology**, v.167, p.1264-1272, 2010.
- GIEHL, R.F.H.; LIMA, J.E.; WIRÉN, N.V. Localized iron supply triggers lateral root elongation in *Arabidopsis* by altering the AUX1-mediated auxin distribution. **Plant Cell**, v.24, p.33-49, 2012.
- GUO, F.Q.; WANG, R.; CRAWFORD, N.M. The *Arabidopsis* dual-affinity nitrate transporter gene *AtNRT1.1 (CHL1)* is regulated by auxin in both shoots and roots **Journal of Experimental Botany**, v.53, p.835–844, 2002.
- GUO, Y.F.; CHEN, F.J.; ZHANG, F.S.; MI, G.H. Auxin transport from shoot to root is involved in the response of lateral root growth to localized supply of nitrate in maize. **Plant Science**, v.169, p.894-900, 2005.
- HINDT, M.N.; GUERINOT, M.L. Getting a sense for signals: Regulation of the plant iron deficiency response. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.1823, p.1521–1530, 2012.
- HORGAN, J.M.; WAREING, P.F. Cytokinins and the growth responses of seedlings of *Betula pendula* Roth. and *Acer pseudoplatanus* L. to nitrogen and phosphorus deficiency. **Journal of Experimental Botany**, v.31, p.525–532, 1980.
- JIANG, C.; FU, X. GA action: turning on de-DELLA repressing signaling. **Current Opinion in Plant Biology**, v.10, p.461–465, 2007.
- JIANG, C.; GAO, X.; LIAO, L.; HARBERD, N.P.; FU, X. Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by the gibberellin-DELLA signaling pathway in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v.145, p.1460–1470, 2007.
- KABIR, A.H.; PALTRIDGE, N.G.; ABLE, A.J.; PAULL, J.G.; STANGOUIS, J.C.R. Natural variation for Fe-efficiency is associated with upregulation of Strategy I mechanisms and enhanced citrate and ethylene synthesis in *Pisum sativum* L. **Planta**, v.235, p.1409-1419, 2012.
- KIBA, T.; KUDO, T.; KOJIMA, M.; SAKAKIBARA, H. Hormonal control of nitrogen acquisition: roles of auxin, abscisic acid, and cytokinin. **Journal of Experimental Botany**, v.62, p.1399–1409, 2011.
- KROUK, G.; LACOMBE, B.; BIELACH, A.; PERRINE-WALKER, F.; MALINSKA, K.; MOUNIER, E.; HOYEROVA, K.; TILLARD, P.; LEON, S.; LJUNG, K.; ZAZIMALOVA, E.; BENKOVA, E.; NACRY, P.; GOJON, A. Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. **Development Cell**, v.18, p.927-37, 2010.
- KROUK, G.; RUFFEL, S.; GUTIERREZ, R.A.; GOJON, A.; CRAWFORD, N.M.; CORUZZI, G.M.; LACOMBE, B. A framework integrating plant growth with hormones and nutrients. **Trends in Plant Science**, v.16, p.178–182, 2011.
- LAI, F.; THACKER, J.; LI, Y.; DOERNER, P. Cell division activity determines the magnitude of phosphate starvation responses in *Arabidopsis*. **Plant Journal**, v.50, p.545–556, 2007.
- LANDSBERG, E.C. Hormonal regulation of iron-stress response in sunflower roots: a morphological and cytological investigation. **Protoplasma**, v.194, p.69-80, 1996.
- LIU, J.; AN, X.; CHENG, L.; CHEN, F.; BAO, J.; YUAN, L.; ZHANG, F.; MI, G. Auxin transport in maize roots in response to localized nitrate supply. **Annals of Botany**, v.106, p.1019-1026, 2010.

- LÓPEZ-BUCIO, J.; CRUZ-RAMÍREZ, A.; HERRERA-ESTRELLA, L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. **Current Opinion in Plant Biology**, v.6, p.280-287, 2003.
- LUCENA, C.; WATERS, B.M.; ROMERA, F.J.; GARCÍA, M.J.; MORALES, M.; ALCÁNTARA, E.; PÉREZ-VICENTE, R. Ethylene could influence ferric reductase, iron transporter, and H⁺-ATPase gene expression by affecting FER (or FER-like) gene activity. **Journal of Experimental Botany**, v.57, p.4145-4154, 2006.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**, 2^a. Ed. Academic, Boston, 1995.
- MARTÍN, A.C.; DEL POZO, J.C.; IGLESIAS, J.; RUBIO, V.; SOLANO, R.; DE LA PEÑA, A. Influence of cytokinins on the expression of phosphate starvation responsive genes in *Arabidopsis*. **Plant Journal**, v.24, p.559-567, 2000.
- MOUNIER, E.; PERVENT, M.; LJUNG, K.; GOJON, A.; NACRY, P. Auxin-mediated nitrate signalling by NRT1.1 participates in the adaptive response of *Arabidopsis* root architecture to the spatial heterogeneity of nitrate availability. **Plant, Cell and Environment**, v.37, p.162-174, 2014.
- NAGEL, O.W.; LAMBERS, H. Changes in the acquisition and partitioning of carbon and nitrogen in the gibberellin-deficient mutants A70 and W335 of tomato (*Solanum lycopersicum* L.). **Plant, Cell and Environment**, v.25, p.883-891, 2002.
- NIKIFOROVA, V.; FREITAG, J.; KEMPA, S.; ADAMIK, M.; HESSE, H.; HOEFGEN, R. Transcriptome analysis of sulfur depletion in *Arabidopsis thaliana*: interlacing of biosynthetic pathways provides response specificity. **Plant Journal**, v.33, p.633-650, 2003.
- RITIKA, M.; GARG, S.K.; SINGH, S.R. Regulation of nitrate reductase activity by abscisic acid in poplar (*Populus deltoids*) Leaves. **Vegetos-An International Journal of Plant Research**, v.25, p.57-61, 2012.
- ROMERA, F.J.; ALCÁNTARA, E.; DE LA GUARDIA, M.D. Ethylene production by Fe-deficient roots and its involvement in the regulation of Fe-deficiency stress responses by Strategy I plants. **Annals of Botany**, v.83, p.51-55, 1999.
- ROMERA, F.J.; GARCÍA, M.J.; ALCÁNTARA, E.; PEREZ-VICENTE, R. Latest findings about the interplay of auxin, ethylene and nitric oxide in the regulation of Fe deficiency responses by strategy I plants. **Plant Signaling and Behavior**, v.6, p.167-170, 2011.
- RÖMHELD, V.; MARSCHNER, H. Mobilization of iron in the rhizosphere of different plant species. In: TINKER, B.P.; LÄUCHLI, A. (Eds.). **Advances in Plant Nutrition**, v. 2, New York, Praeger Scientific, 1986, p.155-204.
- ROSS, J.J.; WESTON, D.E.; DAVIDSON, S.E.; REID, J.B. Plant hormone interactions: How complex are they? **Physiologia Plantarum**, v.141, p.299-309, 2011.
- RUBIO, V.; BUSTOS, R.; IRIGOYEN, M.; CARDONA-LÓPEZ, X.; ROJAS-TRIANA, M.; PAZ-ARES, J. Plant hormones and nutrient signaling. **Plant Molecular Biology**, v.69, p.361-373, 2009.
- SAKAKIBARA, H. Cytokinins: activity, biosynthesis, and translocation. **Annual Review of Plant Biology**, v.57, p.431-449, 2006.
- SALAMA, A.; WAREING, P.F. Effects of mineral nutrition on endogenous cytokinins in plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Journal of Experimental Botany**, v.30, p.971-981, 1979.
- SCHEIBLE, W.R.; MORCUENDE, R.; CZECHOWSKI, T.; FRITZ, C.; OSUNA, D.; PALACIOS-ROJAS, N. Genome-wide reprogramming of primary and secondary

- metabolism, protein synthesis, cellular growth processes, and the regulatory infrastructure of Arabidopsis in response to nitrogen. **Plant Physiology**, v.136, p.2483–2499, 2004.
- SCHMIDT, W. Iron solutions: acquisition strategies and signaling pathways in plants. **Trends in Plant Science**, v.8, p.188–193, 2003.
- SCHMIDT, W.; SCHIKORA, A. Different pathways are involved in phosphate and iron stress-induced alterations of root epidermal cell development. **Plant Physiology**, v.125, p.2078–2084, 2001.
- SCHMIDT, W.; TITTEL, J.; SCHIKORA, A. Role of hormones in the induction of iron deficiency responses in Arabidopsis roots. **Plant Physiology**, v.122, p.1109–1118, 2000.
- SÉGUÉLA, M.; BRIAT, J.F.; VERT, G.; CURIE, C. Cytokinins negatively regulate the root iron uptake machinery in Arabidopsis through a growth-dependent pathway. **Plant Journal**, v.55, p.289–300, 2008.
- SHAO, H.B.; CHU, L.Y.; LU, Z.H.; KANG, C.M. Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells. **International Journal of Biological Science**, v.4, p.8–14, 2007.
- SIGNORA, L.; DE SMET, I.; FOYER, C.H.; ZHANG, H. ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in *Arabidopsis*. **Plant Journal**, v.28, p.655–662, 2001.
- SONG, W.; LI, J.; SUN, H.; HUANG, S.; GONG, X.; MA, Q.; ZHANG, Y.; XU, G. Increased photosynthetic capacity in response to nitrate is correlated with enhanced cytokinin levels in rice cultivar with high responsiveness to nitrogen nutrients. **Plant Soil**, v.373, p.981–993, 2013.
- TAMAKI, V.; MERCIER, H. Cytokinins and auxin communicate nitrogen availability as long-distance signal molecules in pineapple (*Ananas comosus*). **Journal of Plant Physiology**, v.164, p.1543–1547, 2007.
- TANIGUCHI, M.; KIBA, T.; SAKAKIBARA, H.; UEGUCHI, C.; MIZUNO, T.; SUGIYAMA, T. Expression of Arabidopsis response regulator homologs is induced by cytokinins and nitrate. **FEBS Letters**, v.429, p.259–262, 1998.
- WAGNER, B.M.; BECK, E. Cytokinins in the perennial herb *Urtica dioica* L. as influenced by its nitrogen status. **Planta**, v.190, p.511–518, 1993.
- WALCH-LIU, P.; IVANOV, I.I.; FILLEUR, S.; GAN, Y.; REMANS, T.; FORDE, B.G. Nitrogen regulation of root branching. **Annals of Botany**, v.97, p.875–881, 2006.
- WANG, R.; OKAMOTO, M.; XING, X.; CRAWFORD, N.M. Microarray analysis of the nitrate response in Arabidopsis roots and shoots reveals over 1, rapidly responding genes and new linkages to glucose, trehalose-6-phosphate, iron, and sulfate metabolism. **Plant Physiology**, v.132, p.556–567, 2003.
- WANG, R.; TISCHNER, R.; GUTIÉRREZ, R.A.; HOFFMAN, M.; XING, X.; CHEN, M. Genomic analysis of the nitrate response using a nitrate reductase-null mutant of Arabidopsis. **Plant Physiology**, v.136, p.2512–2522, 2004.
- WANG, X.; YI, K.; TAO, Y.; WANG, F.; WU, Z.; JIANG, D. Cytokinin represses phosphate-starvation response through increasing of intracellular phosphate level. **Plant, Cell and Environment**, v.29, p.1924–1935, 2006.
- WILKINSON, S.; KUDOVAROVA, G.R.; VESELOV, D.S.; ARKHIPOVA, T.N.; DAVIES, W.J. Plant hormone interactions: innovative targets for crop breeding and management. **Journal of Experimental Botany**, v.63, p.3499–3509, 2012.

- WU, J.; WANG, C.; ZHENG, L.; WANG, L.; CHEN, Y.; WHELAN, J.; SHOU, H. Ethylene is involved in the regulation of iron homeostasis by regulating the expression of iron-acquisition-related genes in *Oryza sativa*. **Journal of Experimental Botany**, v.62, p.667-674, 2011.
- ZHANG, H.; JENNINGS, A.; BARLOW, P.W.; FORDE, B.G. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.96, p.6529-6534, 1999.
- ZHANG, Y.-J.; LYNCH, J.P.; BROWN, K.M. Ethylene and phosphorus availability have interacting yet distinct effects on root hair development. **Journal of Experimental Botany**, v.54, p.2351-2361, 2003.
- ZUO, Y.; ZHANG, F. Soil and crop management strategies to prevent iron deficiency in crops. **Plant Soil**, v.339, p.83-95, 2011.