



ARTIGO TÉCNICO 1

Papel da Nutrição Vegetal na Mitigação de Estresses Bióticos e Abióticos em Plantas



Flávio Henrique Silveira Rabêlo¹

1. INTRODUÇÃO

Producir alimentos em quantidade e qualidade suficientes para uma população em constante crescimento representa um dos maiores desafios atuais, especialmente em um cenário de mudanças climáticas. A agricultura é muito sensível às alterações climáticas, uma vez que o solo, a água e outros recursos naturais são afetados pelo clima (FAO, 2016). Embora as alterações climáticas (tais como temperatura, precipitação e período de geadas) possam prolongar a estação de cultivo ou permitir o cultivo de diferentes culturas em algumas regiões, na grande maioria das vezes esse cenário representa uma forte limitação à produção de alimentos. Além dos estresses acentuados pelas alterações climáticas, as plantas estão expostas a outros estresses abióticos (componentes não vivos) e bióticos (componentes vivos) durante o seu crescimento. O impacto destes fatores de estresse na produção de alimentos é exemplificado na Figura 1.

A partir dos dados apresentados na Figura 1 é possível observar que as produtividades médias de soja, milho e trigo estão muito aquém dos seus potenciais produtivos, mesmo

atualmente. Também fica claro que os fatores de estresse de ordem abiótica restringem muito mais fortemente a produção de alimentos quando comparados aos fatores de estresse de ordem biótica. Por outro lado, há exemplos mostrando que o manejo adequado das culturas permite que estas possam expressar o seu potencial produtivo, superando, inclusive, as produtividades recordes apresentadas na Figura 1. Na safra brasileira de soja de 2022/2023, produtividades superiores a 8 t ha⁻¹ foram obtidas (CESB, 2023). Portanto, é possível aumentar expressivamente a produtividade das culturas ao mitigar os impactos causados pelos diferentes tipos de estresse.

A sobrevivência e a produtividade das culturas dependem fundamentalmente da sua capacidade de identificar e lidar com os fatores de estresse, por meio do ajustamento ou desenvolvimento de mecanismos de tolerância. Essa capacidade de adaptação e modulação do metabolismo é intrínseca de cada genótipo, mas está fortemente associada ao estado nutricional da planta (CAKMAK, 2008). Dessa forma, o adequado fornecimento de nutrientes e/ou elementos benéficos

Abreviações: Al = alumínio; APX = ascorbato peroxidase; B = boro; Ca = cálcio; CAT = catalase; Cl = cloro; Co = cobalto; Cu = cobre; EPTs = elementos potencialmente tóxicos; CO₂ = dióxido de carbono; EROS = espécies reativas de oxigênio; Fe = ferro; GPX = glutatona peroxidase; H₂O₂ = peróxido de hidrogênio; K = potássio; Mg = magnésio; Mn = manganês; Mo = molibdênio; N = nitrogênio; Na = sódio; NH₄⁺ = amônio; Ni = níquel; NO₃⁻ = nitrato; O₂⁻ = superóxido; ¹O₂ = oxigênio singuleto; OH⁻ = hidroxila; P = fósforo; S = enxofre; Se = selênio; Si = silício; SOD = superóxido dismutase; Zn = zinco.

¹ Engenheiro Agrônomo, D.Sc., Professor Adjunto A de Nutrição Mineral de Plantas no Departamento de Ciência do Solo da Escola de Ciências Agrárias de Lavras (ESAL), Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, MG, Brasil; e-mail: flavio.rabelo@ufla.br, flaviohsr.agro@yahoo.com.br

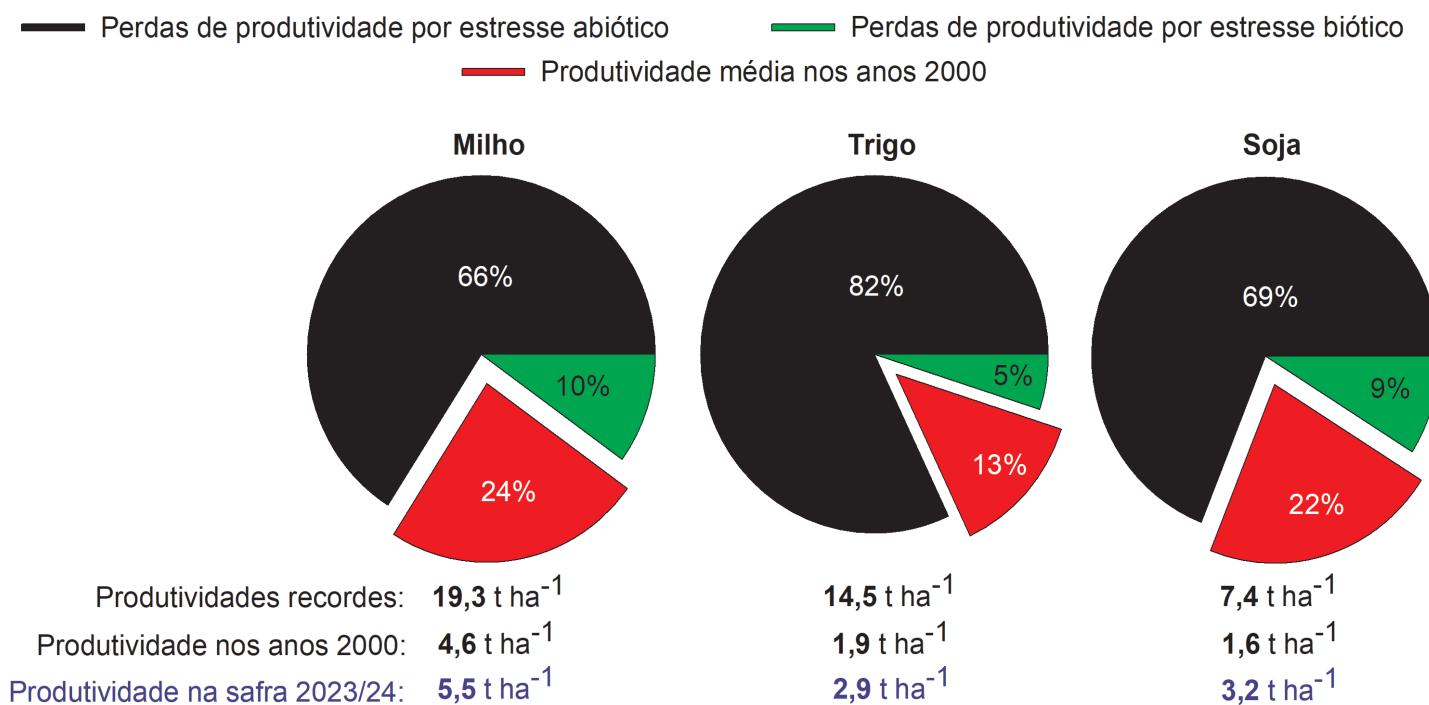


Figura 1. Produtividades recordes obtidas em condições ideais, produtividades médias registradas e decréscimos na produtividade causados por fatores de estresse de ordem abiótica e biótica (anos 2000). As produtividades médias estimadas para milho, trigo e soja para a safra brasileira de 2023/2024 (CONAB, 2024) também foram incluídas para fins de comparação.

Fonte: Adaptada de Bray et al. (2000).

e a aplicação de bioestimulantes em plantas sob condições de estresse pode contribuir para aumentar a tolerância ao estresse e a produtividade da cultura. Parte deste assunto já foi abordado em uma publicação do Informações Agro-nômicas (HANSEL et al., 2021). Contudo, o referido artigo não abordou de maneira mais profunda os conceitos acerca do estresse vegetal (o que é estresse, os fatores e tipos de estresse, os danos causados pelos estresses e a forma como as plantas lidam com os estresses), assim como não abordou o papel dos elementos benéficos e dos bioestimulantes na mitigação dos estresses, o que se faz necessário para utilizar de forma adequada a nutrição de plantas como ferramenta mitigadora de estresse. Portanto, este artigo é complementar ao artigo publicado por Hansel et al. (2021).

2. DEFINIÇÃO, FATORES E TIPOS DE ESTRESSE EM PLANTAS

A definição biológica de estresse vegetal é complexa devido à necessidade de se considerar a resposta da planta ao longo do tempo, os níveis de organização (por exemplo, molecular e celular), os fatores de estresse (contínuos ou intermitentes) e a capacidade de aprendizagem da planta sob estresse (memória celular) (GALVIZ et al., 2022). Portanto, neste artigo trabalharemos com a definição agronômica de estresse: fatores ambientais que limitam a produtividade da cultura.

Entre os fatores ambientais potencialmente desfavoráveis ao crescimento das plantas estão: i) fatores abióticos

de ordem natural, como água, temperatura, luminosidade, concentração de dióxido de carbono (CO_2) e disponibilidade inadequada de nutrientes, elementos benéficos e elementos potencialmente tóxicos – EPTs (muitas vezes referidos como metais pesados); ii) fatores abióticos de ordem antropogênica, como herbicidas, pesticidas, fungicidas, chuva ácida, gases de efeito estufa e poluição inorgânica (por exemplo, EPTs) e orgânica (por exemplo, petróleo) do solo, e iii) fatores bióticos, como competição com plantas daninhas, herbivoria e ataques de insetos, fungos, bactérias, vírus e nematoïdes. É importante frisar que qualquer outro fator que apresente intensidade muito baixa ou muito alta também pode resultar em estresse. Na Tabela 1 é apresentada uma estimativa das áreas afetadas pelos diferentes tipos de estresse abiótico.

O impacto causado pelos diferentes tipos de estresses na produção de alimentos depende basicamente de três fatores: intensidade do estresse, duração do estresse e capacidade do genótipo de lidar com determinado tipo de estresse. De maneira geral, as plantas conseguem lidar melhor com estresses de baixa intensidade e de curta duração em relação a estresses de alta intensidade e longa duração. Quando o estresse é de baixa intensidade, a planta entra na fase de alarme (fase em que há desvio das funções normais e pode haver declínio da vitalidade) de forma transitória, mas sai rapidamente da faixa de perigo para a fase de recuperação, no estádio de resistência (Figura 2). Quando os estresses são de baixa intensidade a planta entra mais rapi-

Tabela 1. Estimativa das áreas terrestres globais e rurais impactadas por fatores de estresse de ordem abiótica.

Tipos de estresse	Área terrestre global afetada (%)	Área rural global afetada (%)
Hídrico		
Déficit ou seca	64	16
Inundações ou anoxia (ausência de O ₂)	13	10
Térmico		
Frio	57	26
Químico/solo		
Salinidade	6	6
Baixa fertilidade ou baixo teor de nutrientes	9	39
Acidez do solo	15	-

Fonte: FAO (2000, 2007).

damente no estádio de resistência, em que há adaptação dos processos para reparo e reativação do processo metabólico normal, resultando em efeitos estimulantes que aumentam a produtividade da cultura. Esse efeito estimulante ou efeito positivo é denominado de *eustress*, e a aplicação do estresse

em baixa concentração ou baixa intensidade é chamado de hormese (SONMEZ et al., 2023). Portanto, teoricamente, a hormese pode induzir o *eustress* e aumentar a produtividade da cultura. Porém, quando o estresse é de alta intensidade, a planta entra mais ou menos rapidamente em um estádio de exaustão (sobrecarga à capacidade de adaptação), dependendo da duração do estresse, podendo ser seguido de danos agudos e morte (Figura 2). Esse estresse negativo é chamado de *distress* (GALVIZ et al., 2022; SONMEZ et al., 2023). Assim, há que se fazer esta distinção entre *eustress* e *distress*, visto que o estresse pode estimular tanto a desconstrução de metabólitos (catabolismo) quanto a sua construção (anabolismo).

É importante ressaltar que a hormese ocorre devido a um conjunto de respostas favoráveis ao estresse (*eustress*), e em muitas situações esse fenômeno tem se tornado uma meta para alcançar maiores produtividades. A aplicação de baixas doses de herbicidas contendo ingredientes ativos, como o glifosato ou 2,4-D, por exemplo, pode efetivamente aumentar a produtividade das culturas (JALAL et al., 2021), representando um exemplo clássico de hormese. Incrementos de até 60% na produtividade das culturas submetidas aos mais variados tipos de estresse têm sido relatados na literatura (Figura 3) (SONMEZ et al., 2023). Todavia, é preciso considerar o impacto ambiental provocado pelo agente estressor para qualquer tomada de decisão. Assim, nem todo fator de estresse pode ou deveria ser aplicado para atingir

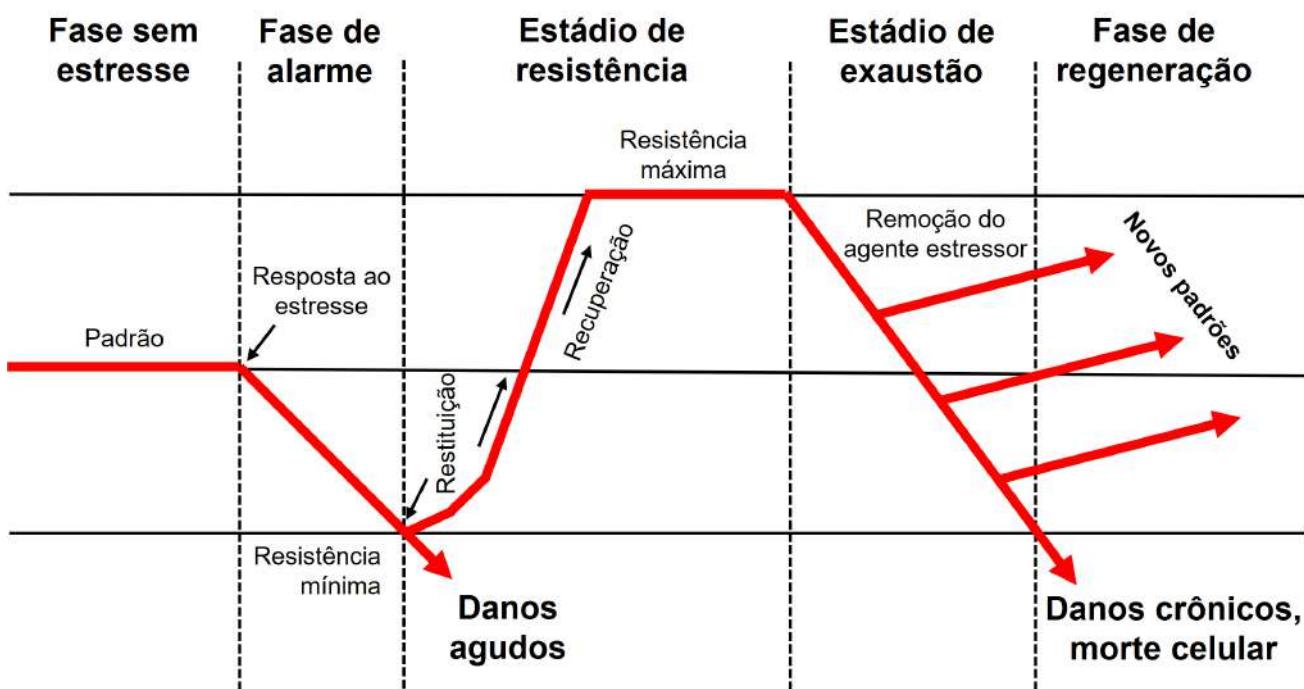


Figura 2. Fases de respostas das plantas aos estresses. As plantas que crescem em condições fisiológicas padrões conseguem responder e lidar com o estresse. Após a remoção do(s) agente(s) estressor(es), novos padrões fisiológicos podem ser alcançados, dependendo da duração e intensidade do estresse.

Fonte: Adaptada de Lichtenhaller (1996).

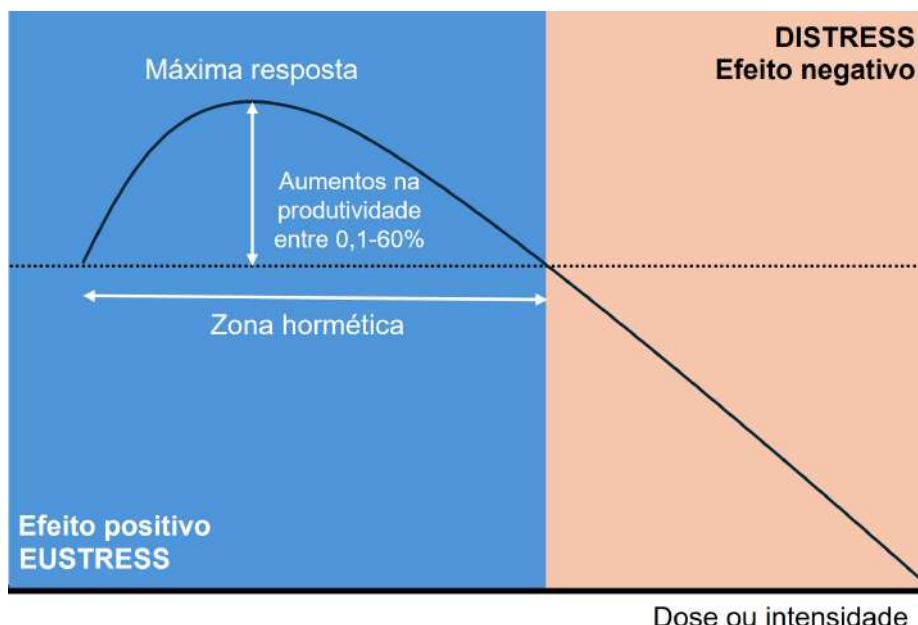


Figura 3. Curva de resposta à hormese vegetal. As proporções de resposta e dose refletem os padrões mais comumente observados, podendo ser maiores ou menores.

Fonte: Adaptada de Sonmez et al. (2023).

maiores produtividades, mesmo em baixas concentrações (baixa intensidade), uma vez que tal fator poderia causar danos ambientais e inabilitar a busca pela sustentabilidade dos sistemas de produção.

Os ganhos de produtividade decorrentes do efeito hormético dependem não somente da dose ou intensidade do estresse, mas também da capacidade do genótipo em lidar com determinado tipo de estresse. Existem genótipos

ção do estresse e da capacidade do genótipo de lidar com o estresse em questão. O estresse altera o metabolismo das plantas, podendo ocasionar efeitos positivos e negativos no crescimento, desenvolvimento e produtividade das plantas (Figura 3). Se o estresse se tornar severo e/ou continuar por um período de tempo mais longo, pode levar a uma carga metabólica insuportável nas células e, em casos extremos, à morte da planta. As principais alterações negativas induzi-

3. PRINCIPAIS ALTERAÇÕES INDUZIDAS PELOS ESTRESSES NAS PLANTAS

A magnitude dos danos causados às plantas pelos diferentes tipos de estresse abiótico e biótico depende fundamentalmente da intensidade e dura-

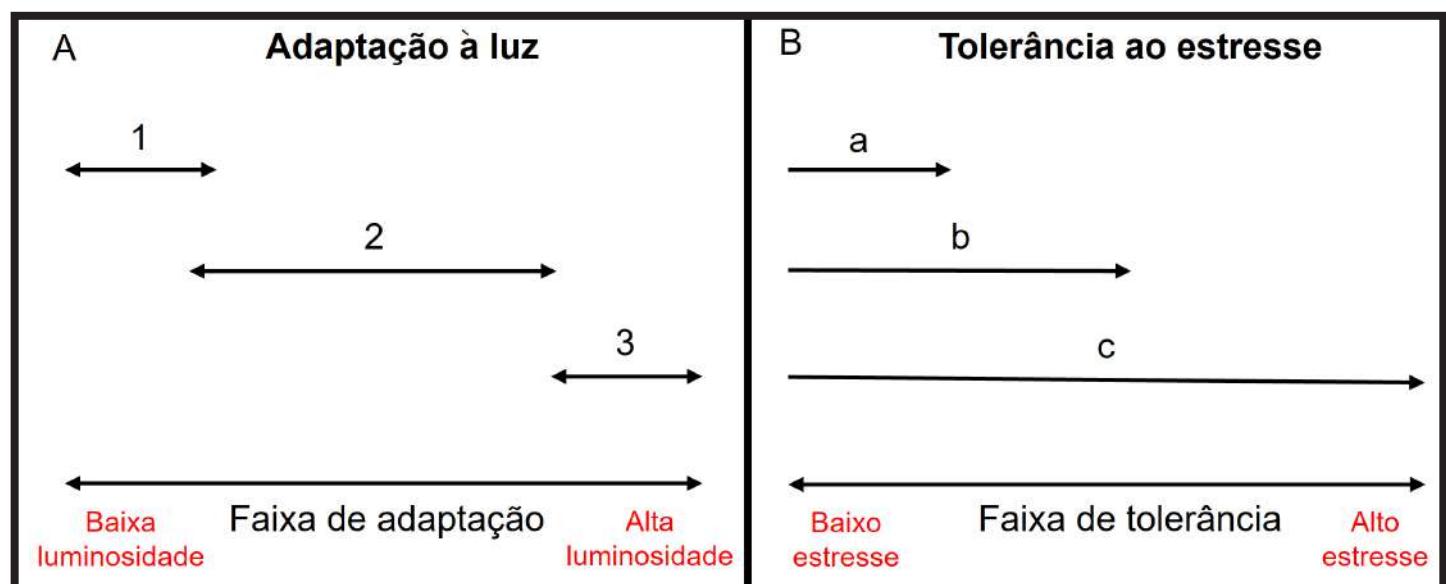


Figura 4. (A) Adaptação à luz e **(B)** faixa de tolerância ao estresse das plantas. **A:** a capacidade de adaptação dos cloroplastos das folhas à baixa ou alta luminosidade é baixa para os grupos de plantas 1 e 3, e alto para o grupo de plantas 2. **B:** as plantas podem ter baixa (a), média (b) e alta (c) tolerância ao estresse luminoso, o que também se aplica a qualquer outro tipo de estresse.

Fonte: Adaptada de Lichtenthaler (1996).

das nas plantas por fatores de estresse de ordem abiótica são resumidas na Figura 5.

Uma das principais causas para as alterações elencadas na Figura 5 está no acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs) nas células vegetais, em decorrência da exposição das plantas a fatores de estresse individuais ou simultâneos (multifatoriais) (SACHDEV et al., 2021). As EROs, como o radical superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), radical hidroxila (OH^-) e oxigênio singuleto (1O_2), desempenham funções extremamente importantes nas plantas e normalmente se encontram em balanço com os antioxidantes enzimáticos e não-enzimáticos. No entanto, quando as plantas estão sob condições de estresse, o metabolismo é alterado, de forma que ocorre o acúmulo indesejável das EROs e o desbalanço entre os antioxidantes e as EROs, resultando no que é conhecido como estresse oxidativo. O combate ao estresse oxidativo deve ser, portanto, um dos alvos de práticas de manejo que visam diminuir os impactos negativos causados pelos diferentes tipos de estresse na produtividade e retorno econômico das culturas (SACHDEV et al., 2021).

Embora seja possível sumarizar as principais alterações induzidas por fatores de estresse de ordem abiótica nas plantas (Figura 5), tal resumo é mais difícil para os fatores de estresse de ordem biótica devido às especificidades das interações entre as plantas e outros seres vivos. Por exemplo, a competição com plantas daninhas pode diminuir a absorção de água e nutrientes pela cultura principal, resultando em alterações, como menor taxa de transpiração e menor assimilação de nitrogênio (N). Já a herbivoria pode cessar completamente, mesmo que de forma momentânea, o processo fotossintético devido à eliminação do tecido foliar fotossinteticamente ativo, como ocorre, por exemplo, no processo de alimentação de animais ruminantes em pastagens. Por sua vez, a infestação da planta por determinados fungos e bactérias pode induzir o espessamento da parede celular radicular, afetando processos relacionados à expansão radicular. Entretanto, é fato comum no estresse abiótico e biótico o gasto de energia pela planta para sinalização do estresse (importante etapa do processo de adaptação ao estresse – fase de alarme; Figura 2), o que pode resultar em menor produção de biomassa (Figura 6). Porém, tal fato depende da capacidade de adaptação e memória celular da planta. Plantas com maior capacidade de “memorizar” os eventos decorrentes do estresse lidam melhor com estresses reincidentes e gastam menos energia neste processo

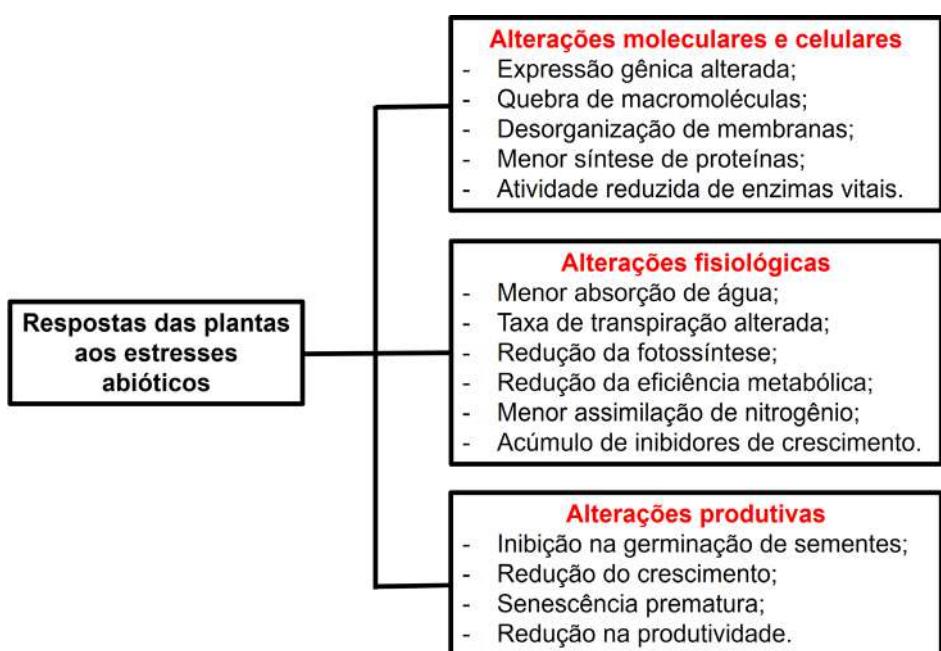


Figura 5. Respostas frequentes das plantas submetidas a fatores de estresse de ordem abiótica.

Fonte: Adaptada de Rao et al. (2006).

(GALVIZ et al., 2022), de forma que podem aportar a energia não utilizada para sinalização para a produção de biomassa.

4. MECANISMOS ENVOLVIDOS NA ADAPTAÇÃO DAS PLANTAS AOS ESTRESSES

A capacidade de uma planta de crescer e sobreviver sob estresse depende de sua habilidade em adaptar o seu crescimento e processos metabólicos, os quais são regidos por redes complexas de sinalizadores e reguladores moleculares. A primeira etapa para a adaptação ao estresse consiste na sua identificação pela planta (Figura 7). Essa identificação ou percepção do estresse ocorre de maneira específica para cada tipo de estresse que incide sobre a planta. Por exemplo, a percepção de altas temperaturas é mediada por receptores de luz, enquanto a percepção de seca ocorre por meio de um canal de Ca^{2+} controlado por hiperosmolalidade localizado na membrana plasmática (LAMERS et al., 2020). O objetivo aqui não é descrever como a planta identifica cada tipo de estresse, até mesmo pelo fato de que os processos envolvidos na percepção de muitos estresses ainda são obscuros, mas sim mostrar como esta etapa fundamental para a adaptação aos estresses é extremamente complexa e importante.

Após a percepção do estresse pela planta inicia-se a transdução ou transmissão dos sinais (fase de alarme; Figura 2) em resposta a um determinado estímulo biótico ou abiótico (Figura 6, Figura 7 e Figura 8). A transdução do sinal é o processo que confere às células a capacidade de receber e processar estímulos recebidos do meio ambiente ou originados

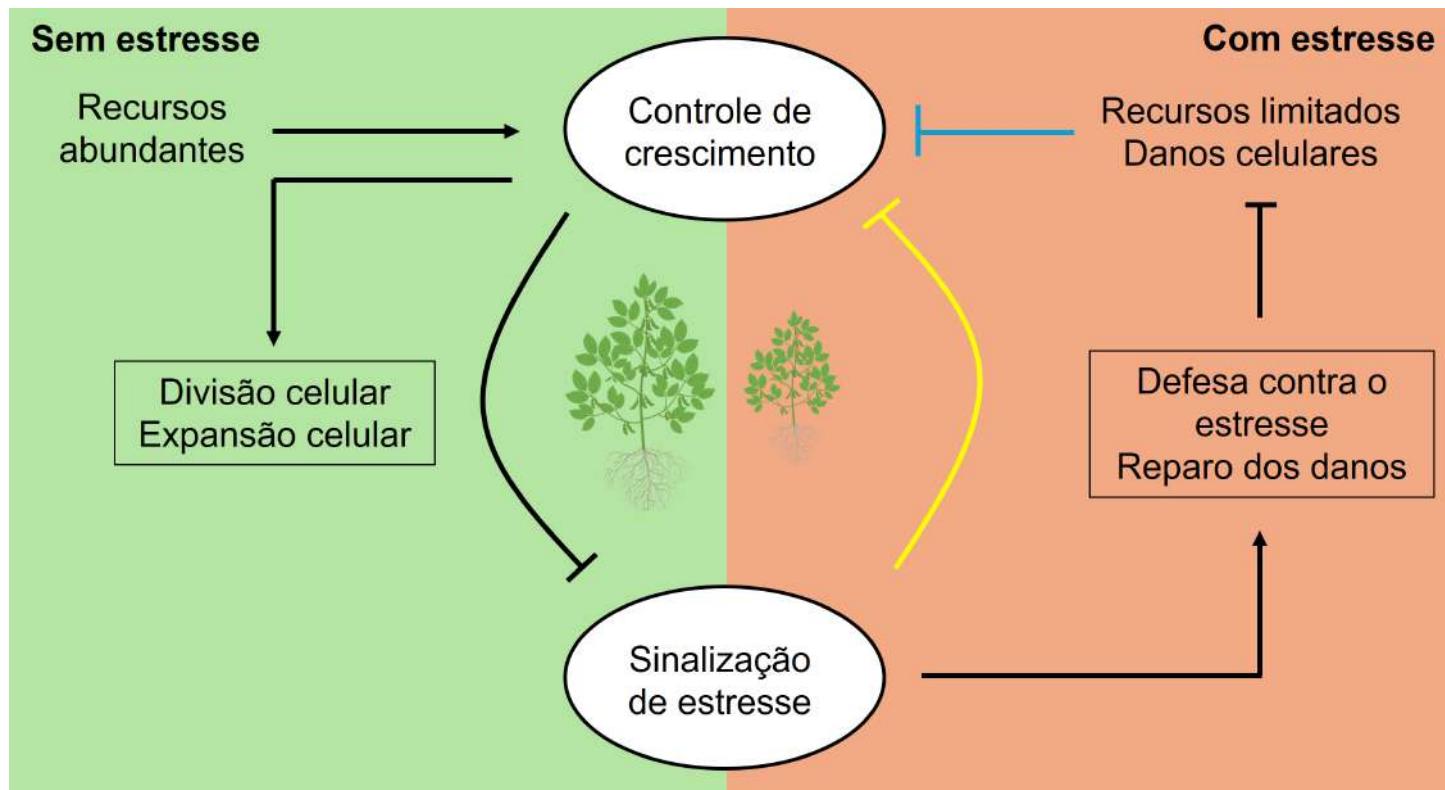


Figura 6. Relação entre sinalização de estresse e crescimento das plantas. O estresse inibe passivamente o crescimento das plantas por causar danos celulares e/ou limitar recursos, como CO_2 , nutrientes e energia (linha azul). Já o processo de percepção e sinalização do estresse inibe ativamente o crescimento da planta (linha amarela).

Fonte: Adaptada de Zhang et al. (2020).



Figura 7. Etapas envolvidas na aquisição de tolerância pelas plantas aos mais variados tipos de estresses.

Fonte: Adaptada de Rao et al. (2006).

do próprio organismo. Tal como a percepção do estresse, a transdução de sinais é uma etapa extremamente complexa e envolve hormônios vegetais, microRNAs, fatores de transcrição, proteínas reguladoras e EROs, entre outras moléculas e compostos, que, inclusive, podem interagir entre si (PECK; MITTLER, 2020). Como mencionado anteriormente, embora as EROs desempenhem papel fundamental em inúmeros processos fisiológicos, como na transdução dos sinais, o seu acúmulo desordenado é, certamente, uma das principais causas de danos celulares e contribui para o declínio da vitalidade da planta. Portanto, é fundamental manter as EROs em níveis adequados, e a adequada nutrição das plantas pode contribuir para esta finalidade, como veremos adiante.

Uma vez ocorrida a transdução do sinal, ajustes no metabolismo primário (por exemplo: proteínas, lipídios e carboidratos) e secundário (por exemplo, compostos nitrogenados e fenólicos), decorrentes de alterações na expressão dos genes (estádio de resistência; Figura 2), permitem a regulação da homeostase celular e a proteção e reparo de proteínas e membranas, entre outros benefícios, conferindo tolerância à planta a determinado tipo de estresse (Figura 7 e Figura 8).

De maneira geral, as plantas desenvolveram vários mecanismos fisiológicos e bioquímicos para aquisição de tolerância aos estresses, que incluem: i) homeostase iônica

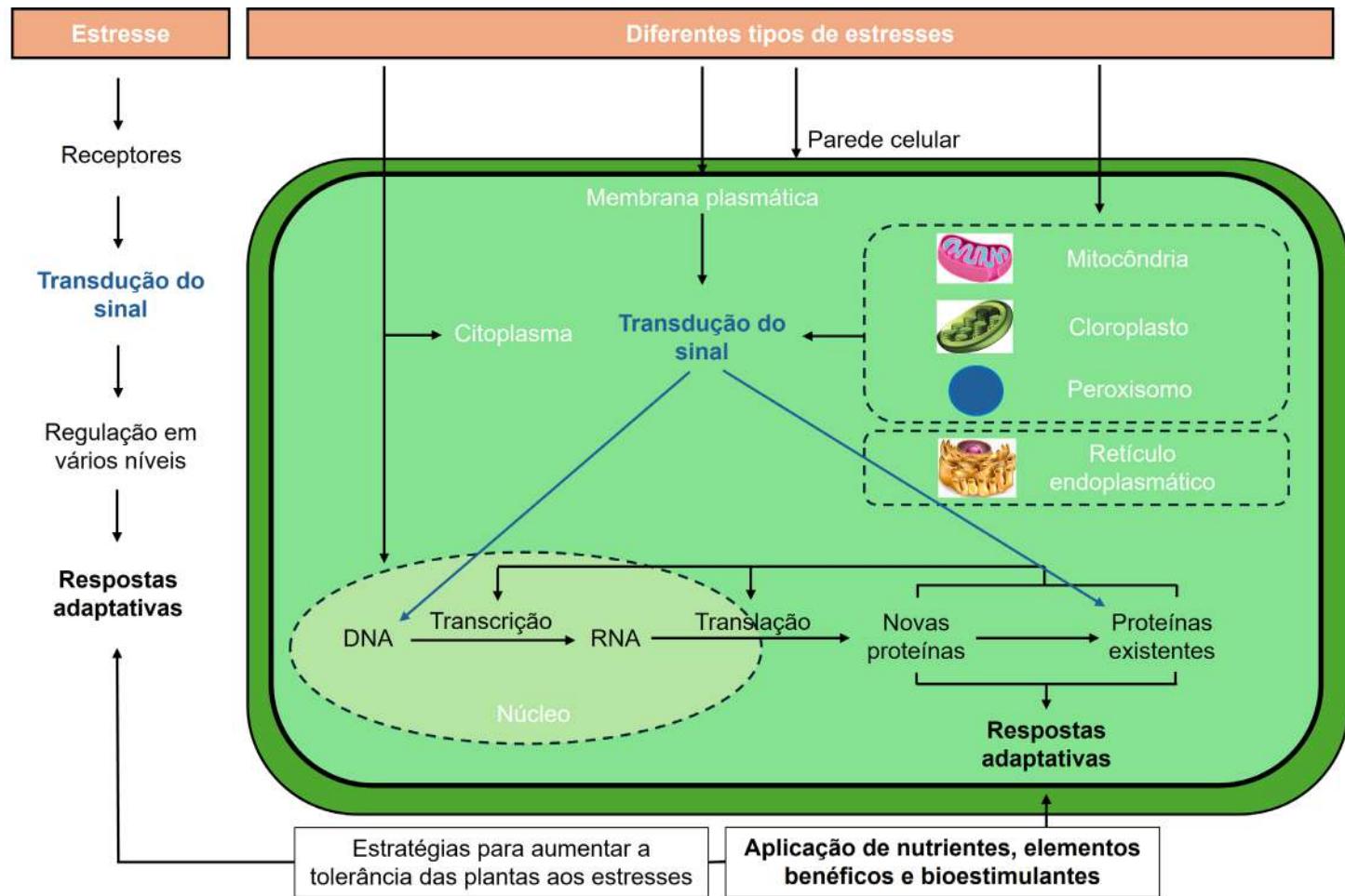


Figura 8. Aquisição de tolerância pelas plantas a estresses abióticos no nível molecular. O estresse abiótico pode ser percebido em diferentes compartimentos celulares, incluindo a parede celular, membrana plasmática, citoplasma, mitocôndrias, cloroplastos, peroxissomos, retículo endoplasmático e núcleo, levando ao início de respostas moleculares. Esses sensores de estresse então transmitem os sinais adiante através de mensageiros secundários e proteínas reguladoras, como Ca^{2+} , EROs e proteínas quinases.

Fonte: Adaptada de Zhang et al. (2023).

e compartmentalização de íons; ii) transporte e absorção de íons; iii) síntese de osmoprotetores e solutos compatíveis (pequenas moléculas que atuam como osmólitos e ajudam as plantas a sobreviver ao estresse osmótico extremo); iv) ativação de enzimas antioxidantes e síntese de antioxidantes não-enzimáticos; v) síntese de poliaminas (putrescina, espermidina e espermina); vi) síntese de óxido nítrico; vii) modulação hormonal e viii) expressão de genes reguladores do estresse (GUPTA; SHRESTHA, 2023). Os itens i e ii estão diretamente relacionados aos processos de absorção, transporte e acúmulo de íons orgânicos e inorgânicos, incluindo os nutrientes e elementos benéficos. Para a síntese de osmoprotetores, como o aminoácido prolina (iii), e de enzimas antioxidativas (iv), as plantas requerem N, mas outros nutrientes também estão envolvidos nas respectivas vias de síntese. A partir daqui já é possível perceber a importância do estado nutricional da planta para a sua adaptação aos mais variados tipos de estresses, fato que ficará mais claro nas próximas seções deste artigo.

Esses oito itens elencados são igualmente fundamentais para a adaptação das plantas aos estresses, mas a menor atuação ou efetividade de qualquer um deles pode resultar no acúmulo indesejado das EROs, causando as alterações descritas na Figura 5 (SACHDEV et al., 2021). Tanto o estresse abiótico quanto o estresse biótico podem ocasionar o acúmulo das EROs (SOARES et al., 2019). Assim, as enzimas antioxidativas e os antioxidantes não-enzimáticos (Figura 9) são fundamentais para manter a homeostase redox celular, seja atuando na detecção, detoxificação, eliminação e/ou neutralização das EROs. Não à toa, muitos estudos conduzidos para avaliar o papel da nutrição vegetal na mitigação do estresse em plantas têm por objetivo identificar como os nutrientes, elementos benéficos e bioestimulantes podem contribuir para minimizar o acúmulo das EROs. No entanto, a determinação da atividade de enzimas antioxidativas não contribui por si só para afirmar categoricamente que uma planta apresenta maior tolerância ou não a determinado tipo de estresse em função, por exemplo, da aplicação de bioestimulantes.

Sistema antioxidativo



Figura 9. Antioxidantes enzimáticos e não-enzimáticos das plantas. SOD: superóxido dismutase, CAT: catalase, APX: ascorbato peroxidase, GR: glutatona redutase, MDHAR: monodeidroascorbato redutase, DHAR: desidroascorbato redutase, GST: glutatona S-transferases, GPX: glutatona peroxidase e GPOX: guaiacol peroxidase.

Fonte: Adaptada de Soares et al. (2019).

A resposta antioxidativa é inespecífica, ou seja, qualquer fator, o que inclui os próprios processos metabólicos da planta, pode induzir maior ou menor atividade enzimática e consequente redução ou acúmulo de EROS. Além disso, as atividades das enzimas antioxidativas variam no tempo (Figura 10) e com o tecido vegetal, de forma que não é correto afirmar que uma planta apresenta maior ou menor tolerância a determinado estresse considerando apenas as atividades de enzimas antioxidativas determinadas pontualmente em certos tecidos foliares ou radiculares. Isto fica claro ao se verificar que a atividade da superóxido dismutase (SOD), que atua na eliminação do radical O_2^- , foi maior em determinados horários em plantas de trigo não submetidas ao estresse salino do que em plantas submetidas ao estresse salino (Figura 10). Uma interpretação plausível para este resultado, considerando apenas a atividade da SOD, seria: as plantas não submetidas ao estresse salino estavam sob maior estresse do que as plantas submetidas ao estresse salino. Assim, fica claro que a determinação pontual da atividade de enzimas antioxidativas não é um bom parâmetro para inferir por si só se uma planta apresenta maior ou menor tolerância a determinado estresse. Por outro lado, ela pode contribuir para tal se outras análises forem realizadas de forma conjunta.

Os mecanismos fisiológicos e bioquímicos para aquisição de tolerância aos estresses são inúmeros (vide os oito itens elencados anteriormente) e interagem de forma extremamente complexa entre si. Portanto, para afirmar que uma planta/cultivar/genótipo apresenta tolerância a

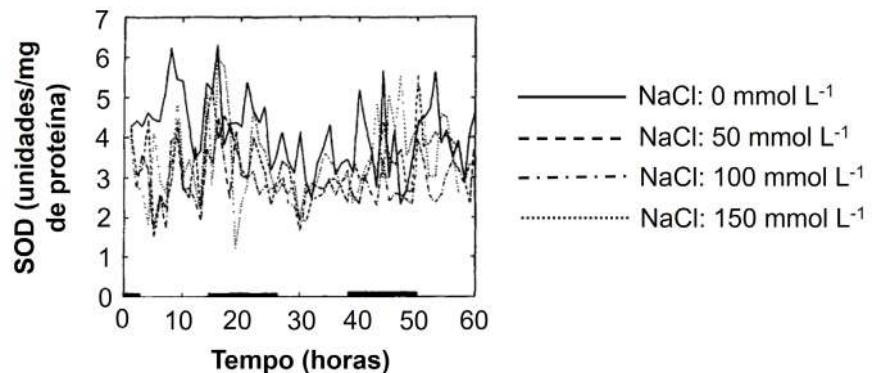


Figura 10. Atividade da enzima superóxido dismutase (SOD) nas folhas de plantas de trigo não tratadas (controle) e tratadas com cloreto de sódio (NaCl). As amostras foram coletadas de hora em hora durante 60 horas.

Fonte: Adaptada de Erdei et al. (1998).

determinado tipo de estresse é necessário fazer inúmeras avaliações, considerando todo o contexto da situação, e não apenas medir a atividade de enzimas antioxidativas, a qual poderá não corresponder à realidade.

Até este ponto do artigo foram apresentadas as bases científicas e as ressalvas que se fazem necessárias para melhor compreender o que é estresse e os acontecimentos decorrentes do estresse, para saber, então, como utilizar a nutrição de plantas como ferramenta para mitigação de estresses. Para compreender de maneira mais profunda o que aqui foi apresentado de maneira breve e simplificada o leitor deverá recorrer aos artigos descritos na seção de Referências. A partir deste ponto será abordado de forma mais enfática o uso da nutrição como ferramenta mitigadora de estresse, com ênfase na aplicação de nutrientes, elementos benéficos e bioestimulantes.

5. FUNÇÕES DOS MACRONUTRIENTES EM PLANTAS SOB CONDIÇÕES DE ESTRESSE

Os macronutrientes N, fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e enxofre (S) estão envolvidos em diferentes etapas do processo de aquisição de tolerância pelas plantas (KUMARI et al., 2022). Após a percepção do estresse pelas plantas, é necessário que ocorra a transdução ou transmissão de sinais para que os eventos seguintes aconteçam (Figura 7). Diferentemente do que se imagina, não é só o Ca que está envolvido na transmissão de sinais. O N, nas formas de amônio (NH_4^+), nitrato (NO_3^-) e óxido nítrico, o P e o K também participam de processos de sinalização em situações de estresse (HOUmani; CORPAS, 2024). Além disso, todos os macronutrientes estão envolvidos de alguma maneira em processos metabólicos relacionados à homeostase celular, síntese de proteínas e fotossíntese (CAKMAK, 2008). A homeostase celular é necessária para que a planta desempenhe seus processos metabólicos normalmente (Figura 2), caso

contrário, ajustes metabólicos, que incluem a síntese de novas proteínas (Figura 8), são requeridos, o que pode resultar em menor disponibilidade de energia (Figura 6) para o processo fotossintético, por exemplo. Portanto, os macronutrientes desempenham importantes funções no ajuste metabólico das plantas ao estresse. Algumas destas funções são descritas na Tabela 2.

Para entender melhor como os macronutrientes podem contribuir para mitigar o estresse da planta é preciso conhecer minimamente os eventos que acometem quando determinado tipo de estresse está presente. Tal fato é importante inclusive para definir o momento (estádio de crescimento) e a forma de aplicação dos nutrientes (via solo ou foliar), apesar de muito pouco se saber até o momento sobre estes aspectos práticos. Para exemplificar, vejamos a seguir como a seca, que está presente em uma parcela significativa do planeta (Tabela 1), afeta o crescimento das plantas e como os nutrientes podem auxiliá-la nesta situação.

Tabela 2. Principais funções desempenhadas pelos macronutrientes em plantas sob condições de estresse.

Nutrientes	Funções
N	Constituinte de peptídeos, ácidos nucleicos, aminoácidos, proteínas, coenzimas, enzimas, metabólitos secundários, membranas e proteínas de reserva (albuminas, globulinas, prolaminas e glutelinas); envolvido no aumento da plasticidade radicular para absorção de água e nutrientes e na construção de carboidratos; envolvido no processo de sinalização (por exemplo, óxido nítrico); envolvido em processos de osmorregulação e ativação de componentes do sistema antioxidativo; aumento da atividade fotossintética.
P	Constituinte de ácidos nucleicos, DNA e RNA; estruturação das membranas celulares (bicamada fosfolipídica); envolvido na manutenção da turgidez celular e estabilidade da membrana; envolvido em reações de transferência (por exemplo, ATP, ADP e GDP) e armazenamento de energia (fitatos); envolvido no ajuste da arquitetura radicular; envolvido na atuação do sistema antioxidativo e sistema fotossintético (transferência de energia, como ATP e P inorgânico – Pi); envolvido na partição de carboidratos.
K	Ativação de mais de 50 enzimas; envolvido na partição de carboidratos e síntese de proteínas; facilita a difusão do CO_2 no mesófilo foliar e ativa enzimas como a ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase (RUBISCO), aumentando a fotossíntese; regulação da homeostase celular e do potencial de membrana (necessário para transporte de íons e solutos); envolvido em processos de osmorregulação e expansão celular; envolvido na abertura e fechamento dos estômatos e na movimentação das estruturas vegetais por meio dos movimentos fotonásticos e seismonásticos; envolvido na transferência de energia e balanço cátion-aniônico; envolvido na sinalização ao estresse e prevenção do acúmulo de EROS.
Ca	Atua como molécula sinalizadora; indução de genes responsivos ao estresse; atua na formação, extensão e coesão da parede celular (ligação das pectinas na lamela média); regulação da membrana plasmática e potencial de membrana (transporte de íons e solutos); envolvido no balanço cátion-aniônico e osmorregulação.
Mg	Constituinte da clorofila; envolvido na agregação das subunidades ribossômicas (síntese de proteínas); envolvido na síntese e estabilização do RNA; envolvido na ativação de mais de 350 enzimas (por exemplo, glutatona sintase e fosfoenolpiruvato carboxilase); envolvido na fosforilação (adição de um grupo fosfato a uma proteína ou outra molécula) e regulação de proteínas; envolvido na síntese de ATP; atua na redistribuição de fotoassimilados; previne o acúmulo de EROS e aumenta a atividade fotossintética.
S	Constituinte de aminoácidos (cisteína e metionina), antioxidantes (por exemplo, glutatona reduzida – GSH), polipeptídios (por exemplo, fitoquelatinas e metalotioneínas), coenzimas, proteínas e metabólitos secundários (por exemplo, glucosinolatos e aliínas); constituinte de sulfolipídeos presentes nas membranas dos tilacoides; constituinte da ferredoxina e tiorredoxina; detoxificação de EROS e aumento da atividade fotossintética.

Fontes: Kumari et al. (2022), Rengel et al. (2023).

Os efeitos da seca variam desde níveis moleculares até morfológicos e são evidentes em todos os estádios fenológicos do crescimento das plantas. A seca diminui o conteúdo relativo de água, o potencial hídrico foliar, a condutância estomática e a taxa de transpiração das plantas, o que resulta em temperaturas foliares maiores e alterações nos processos de fotossíntese e respiração (FAROOQ et al., 2009). O aumento da temperatura foliar ocorre porque parte da energia luminosa absorvida não é eliminada na forma de calor. Esse processo contribui indesejavelmente para o aparecimento do estresse oxidativo, visto que o O_2 reage com a energia não dissipada, formando o 1O_2 (SOARES et al., 2019).

O estresse oxidativo é um dos primeiros eventos que acometem as plantas que se desenvolvem sob restrição hídrica. Para minimizar os problemas decorrentes do estresse oxidativo as plantas precisam empregar os antioxidantes enzimáticos e não-enzimáticos (Figura 9), e o adequado fornecimento de N, P, K, Mg e S frequentemente contribui para a maior atuação do sistema antioxidativo (Tabela 2). Porém, a falta de água limita a absorção de nutrientes pelas raízes e o seu transporte à parte aérea. O fato de a seca restringir o transporte de nutrientes à parte aérea causa alterações anatômicas foliares que normalmente reduzem a absorção de nutrientes pelas folhas. Nesse caso, é importante que a modulação do estado nutricional da cultura ocorra antes do aparecimento do estresse pela seca, visto que a absorção dos nutrientes pelas raízes ou folhas é reduzida pela falta de água. Além disso, é importante frisar que outras práticas de manejo, como o preparo adequado do perfil do solo para promover o crescimento radicular em profundidade, devem ser empregadas de forma conjunta com a nutrição de plantas. Embora a nutrição de plantas seja uma ferramenta poderosa para a mitigação de estresse, não devemos esperar milagres com a sua utilização de forma isolada!

Como mencionado acima, a seca também altera os processos de fotossíntese e respiração das plantas. O fechamento dos estômatos diminui a entrada de CO_2 e, consequentemente, a taxa fotossintética e a produção de carboidratos. A menor produção e redistribuição de carboidratos às raízes, por exemplo, diminui a respiração radicular e restringe a absorção de nutrientes e o crescimento radicular (FAROOQ et al., 2009). O adequado fornecimento de N pode atenuar este cenário por aumentar o acúmulo de açúcares solúveis e amido e a partição de C, resultando em maior crescimento radicular e também expansão foliar (WARAICH et al., 2011). Embora haja maior acúmulo de amido

quando a planta está bem nutrida em N, o uso do amido pode ser limitado pela deficiência de P. Além disso, a deficiência de P limita o armazenamento e o transporte de moléculas energéticas (por exemplo, ATP), o que restringe fortemente o processo de sinalização do estresse (Figura 6) (WARAICH et al., 2011). A redistribuição de fotoassimilados para órgãos-dreno também é afetada pelas deficiências de K e Mg, que desempenham papel fundamental no carregamento destes fotoassimilados no floema. O acúmulo de carboidratos nas folhas aumenta drasticamente em plantas deficientes em K e Mg (CAKMAK et al., 1994). Quando isso ocorre, há restrição na fixação de CO_2 e alterações no metabolismo do C, o que resulta no acúmulo de EROS pelo fato de elétrons não serem utilizados na cadeia de transporte de elétrons entre os fotossistemas I e II e pela energia luminosa absorvida não ser utilizada. Na Figura 11 pode-se ver como o crescimento de plantas de milho e feijão deficientes em Mg é limitado, respectivamente, por altas temperaturas e alta luminosidade, em um cenário comum em períodos de seca.

Os macronutrientes também desempenham importantes funções no ajuste metabólico das plantas expostas



Fontes: Mengutay et al. (2013), Cakmak e Kirkbay (2008).

a estresses bióticos, sendo o N, o K e o Ca os macronutrientes mais estudados. É preciso mencionar que há duas relações entre o estado nutricional das plantas e a incidência de doenças/pragas: i) no caso de patógenos biotróficos facultativos, como a *Alternaria* spp. (doença da mancha foliar), o fornecimento de nutrientes estimula o crescimento da planta e diminui a incidência da praga/doença; mas ii) no caso de patógenos biotróficos obrigatórios, como a *Puccinia* spp. (doenças de ferrugem), o suprimento de nutrientes estimula tanto o crescimento da planta quanto a incidência da doença/praga (RENGEL et al., 2023). Portanto, é preciso conhecer o patógeno para utilizar corretamente a nutrição de plantas como ferramenta mitigadora de estresse biótico.

A aplicação de N pode diminuir (por exemplo, *Alternaria* spp.) ou aumentar (por exemplo, *Puccinia* spp.) a severidade das doenças/pragas, fato que depende, inclusive, da forma como o N é fornecido (NO_3^- ou NH_4^+), devido ao efeito iônico no pH da rizosfera. Quando há deficiência de N e/ou K há maior acúmulo de aminoácidos nas folhas. Parte destes aminoácidos pode ser acumulada no apoplasto celular (espaço vazio) quando também há deficiência de Ca. Esse fato facilita o crescimento e a infestação de patógenos foliares. Por outro lado, o suprimento adequado de K normalmente diminui a severidade de patógenos obrigatórios e facultativos nas plantas. Já o adequado suprimento de Ca diminui a atividade de enzimas secretadas pelos patógenos para destruir a lamela média (estrutura que une a parede celular das células vegetais), diminuindo a infestação (RENGEL et al., 2023).

Embora fique claro que o adequado suprimento de macronutrientes seja fundamental para a mitigação de estresses abióticos e bióticos nas plantas, haja vista as funções que desempenham (Tabela 2), muito pouco se sabe sobre a época de aplicação (estádio fenológico das culturas), dose e modo de aplicação adequados (via solo, via foliar ou ambos) de cada nutriente (KUMARI et al., 2022). O que se sabe até o momento é que a aplicação preventiva dos nutrientes ajuda a planta na modulação necessária dos processos metabólicos para tolerância aos estresses (CAKMAK, 2008; WARAIKH et al., 2011; KUMARI et al., 2022; RENGEL et al., 2023) (Figura 7 e Figura 8). Nesse sentido, a mitigação de estresses tende a ser muito mais eficiente quando o estado nutricional da planta é adequadamente construído ao longo do seu crescimento, comparado a aplicações pontuais de nutrientes, em cenários onde os sintomas decorrentes dos estresses já se manifestaram. Portanto, para evitar perdas de produtividade, é melhor prevenir do que remediar!

6. MITIGAÇÃO DE ESTRESSES DECORRENTES DA APLICAÇÃO DE MICRONUTRIENTES

Assim como os macronutrientes, os micronutrientes boro (B), cloro (Cl), cobre (Cu), ferro (Fe), manganês (Mn), molibdênio (Mo), níquel (Ni) e zinco (Zn) desempenham importantes funções relacionadas ao metabolismo primário

(síntese de proteínas, carboidratos e lipídios) e secundário (síntese de compostos nitrogenados, compostos fenólicos e terpenos) em plantas crescidas sob condições de estresse (Tabela 3).

Os micronutrientes atuam em processos que vão desde a sinalização até a aquisição de tolerância pelas plantas (Figura 7 e Figura 8). Variações nas concentrações foliares de Fe, por exemplo, indicam à planta a necessidade de ajustar o processo fotossintético e antioxidante durante a exposição ao estresse (HOUmani; CORPAS, 2024). Não só o Fe, mas também o Cu, Mn e Zn estão fortemente envolvidos na eliminação das EROS, por meio da atuação da SOD, que catalisa a redução do O_2^- em H_2O_2 . Posteriormente, CAT, APX e GPOX atuam na eliminação do H_2O_2 (SOARES et al., 2019). Embora o B também estimule a atuação do sistema antioxidativo, este micronutriente desempenha papel importante na formação da parede celular, aumentando a resistência da planta a infestações de patógenos e à exposição ao alumínio (Al) (Figura 12A), o qual está presente em extensas áreas do planeta.

Sob condições de estresse, o processo fotossintético das plantas frequentemente é prejudicado e o crescimento reduzido. Plantas deficientes em Zn, por exemplo, apresentam redução do teor de clorofila quando crescidas em condições de alta intensidade luminosa, o que resulta em folhas cloróticas (Figura 12B). Quando o crescimento da planta é mais fortemente limitado do que o processo fotossintético, o C é preferencialmente alocado para a síntese de metabólitos secundários. Os metabólitos secundários são indispensáveis para a aquisição de tolerância aos estresses, uma vez que estes metabólitos atuam desde a sinalização do estresse até a proteção das plantas. Para exemplificar, os terpenos podem ser utilizados para a síntese de hormônios; os aminoácidos não-proteicos, como a histidina, podem atuar na complexação de metais; e os compostos fenólicos, como a lignina, podem aumentar a resistência das plantas à infestação de patógenos (ISAH, 2019). Aliás, os compostos fenólicos, como os flavonoides, podem atuar como sinalizadores ou como moléculas tóxicas, diminuindo a infestação da planta por patógenos. A síntese de compostos fenólicos é fortemente influenciada pela disponibilidade de B, Cu e Mn, mas Fe e Zn também estão envolvidos na síntese destes compostos (RENGEL et al., 2023).

Diante dos benefícios descritos, fica claro que o adequado suprimento de micronutrientes é imprescindível para aumentar a tolerância das plantas aos estresses, principalmente pelo fato de que os solos brasileiros apresentam baixos teores de micronutrientes (FERREIRA; CRUZ, 1991). Todavia, é preciso cuidado quanto à correta utilização destes elementos. É preciso considerar que a faixa entre deficiência e toxicidade, como no caso do Cu ($5\text{--}20 \text{ mg kg}^{-1}$), é estreita. Além disso, os micronutrientes frequentemente são aplicados via foliar, misturados a produtos fitossanitários, como herbicidas e/ou fungicidas, o que pode causar a indisponibilidade do

Tabela 3. Principais funções desempenhadas pelos micronutrientes em plantas sob condições de estresse.

Nutrientes	Funções
B	Constituinte da parede celular; papel na síntese da parede celular e extensão celular, integridade das membranas e transporte de açúcar; melhora a eficiência do metabolismo de compostos fenólicos, ácido indol-acético (AIA), carboidratos, proteínas e RNA; detoxificação de EROs.
Cl	Papel no complexo de divisão de água (evolução de oxigênio) no fotossistema II; papel na osmose e nas relações hídricas; regulação das bombas de prótons tonoplásticas; papel nos órgãos das plantas e movimentos dos estômatos.
Cu	Papel em sistemas redox biológicos; constituinte de oxidases, como a isoforma Cu/Zn-SOD; papel na dessaturação de lipídios, síntese de lignina, quinonas e carotenoides; detoxificação de EROs.
Fe	Papel em sistemas redox biológicos; constituinte do grupo protético das proteínas heme, como CAT, APX e nitrogenase (microrganismos); constituinte de grupos não-heme, como a ferredoxina e a isoforma Fe-SOD; papel na síntese de clorofila, no desenvolvimento do cloroplasto, fotossíntese e síntese de lignina; detoxificação de EROs.
Mn	Papel em sistemas redox biológicos; constituinte de enzimas, como a isoforma Mn-SOD; papel na atividade da AIA oxidase e RNA polimerase; papel no desenvolvimento das membranas dos tilacoides, síntese de lipídios e carotenoides; detoxificação de EROs.
Mo	Papel em sistemas redox biológicos; constituinte da nitrogenase (microrganismos), nitrato redutase e sulfato oxidase; papel no metabolismo de compostos nitrogenados (ureídeos e proteínas).
Ni	Constituinte da urease e hidrogenase (microrganismos); papel no metabolismo do N.
Zn	Papel catalítico, co-catalítico e estrutural em mais de 300 enzimas; constituinte da anidrase carbônica, Cu/Zn-SOD e RNA polimerase; papel na integridade dos ribossomos; papel no metabolismo de proteínas, RNA, DNA e carboidratos; papel na integridade da membrana, no metabolismo e detoxificação de EROs.

Fontes: Hajiboland (2012), Kumari et al. (2022), Rengel et al. (2023).

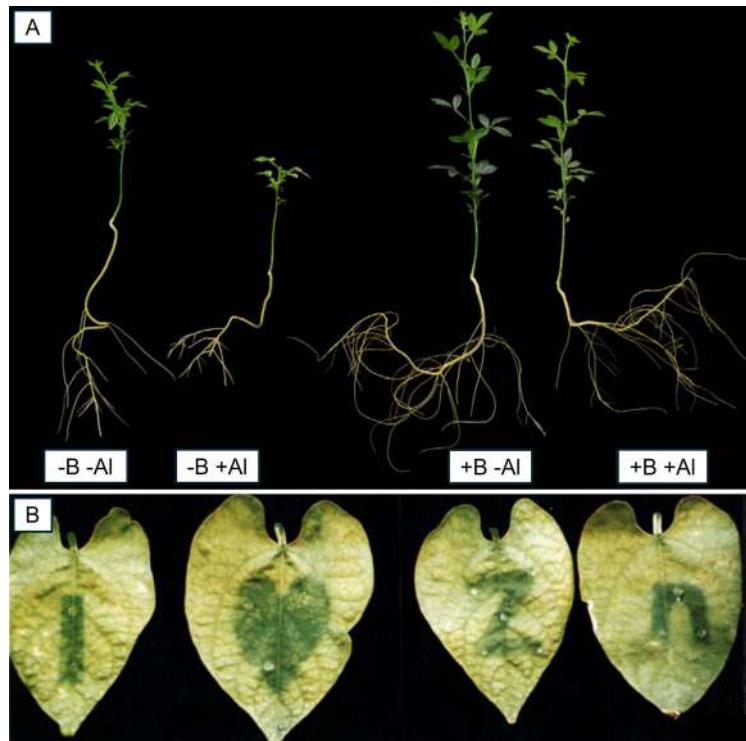


Figura 12. (A) Crescimento de mudas de laranjeira trifoliada sob diferentes concentrações de boro: - B (0 ou $10 \mu\text{mol L}^{-1}$) e alumínio - Al (0 ou $300 \mu\text{mol L}^{-1}$). (B) Efeito da luminosidade ($80-600 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em plantas de feijão deficientes em zinco: - Zn ($0,02 \mu\text{mol L}^{-1}$) – as partes mais verdes das folhas foram mantidas sob sombreamento, enquanto as partes amarelas e cloróticas foram expostas à alta luminosidade.

Fontes: Riaz et al. (2018), Marschner e Cakmak (1989).

micronutriente. Tomados os devidos cuidados, é preciso destacar que, assim como no caso dos macronutrientes, há pouca informação com relação à dose, época e modo de aplicação dos micronutrientes visando a mitigação de estresses em diferentes culturas.

7. ELEMENTOS BENÉFICOS E A MITIGAÇÃO DE ESTRESSES EM PLANTAS

Alumínio, cobalto (Co), sódio (Na), selênio (Se) e silício (Si) são considerados elementos benéficos às plantas (RENGEL et al., 2023). Os elementos benéficos estimulam o crescimento de apenas certas espécies de plantas, ou sob condições específicas, mas não atendem aos critérios de essencialidade. Nesta seção não serão abordados os papéis do Al (baixa utilidade agrícola no Brasil) e do Na. Embora o Na contribua para o aumento da atividade fotossintética em plantas C₄, entre outros benefícios, culturas de interesse econômico como o milho e a soja pertencem ao grupo de plantas natrofóbicas (a resposta ao Na é baixa, nula ou negativa) e, portanto, praticamente não há benefícios decorrentes da aplicação do Na neste grupo de plantas. Por outro lado, as aplicações de Co, Se e Si têm se mostrado importantes para aumentar a tolerância das plantas aos mais variados tipos de estresses, devido às suas funções (Tabela 4).

A aplicação de Co em plantas que fazem simbiose com microrganismos fixadores de N é importante para o metabolismo do N e, consequentemente, para a tolerância aos estresses. No entanto, os benefícios decorrentes da aplicação de Co vão além da melhoria do metabolismo do N. A aplicação de Co tem resultado em maiores conteúdos de água e acúmulo de açúcares e pigmentos fotossintéticos (clorofila e carotenoides), conferindo às plantas tolerância a estresses, como a seca (TOURKY et al., 2023). Embora o Co desempenhe funções importantes na mitigação de estresses em plantas (Tabela 4), o número de estudos com este elemento benéfico é relativamente baixo se comparado ao de Se e Si.

Inúmeros estudos têm mostrado que o Se aumenta a atividade de enzimas componentes do sistema antioxidativo, como a superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX) e glutathiona peroxidase (GPX) e a síntese de antioxidantes não-enzimáticos, como ácido ascórbico, flavonoides e tocoferóis (LANZA; REIS, 2021). Além disso, o Se atua na restauração ou reconstrução das membranas celulares e das estruturas dos cloroplastos, e estimula a síntese de pigmentos fotossintéticos, o que resulta em maior atividade fotossintética (LANZA; REIS, 2021). Como os teores de Se nos solos brasileiros normalmente são baixos, a aplicação de Se tem aumentado a tolerância de inúmeras culturas (exemplos: café, cana-de-açúcar, feijão, amendoim e soja) a estresses como seca, altas e baixas temperaturas (Figura 13A), salinidade e exposição a EPTs. Devido à alta capacidade de adsorção de Se pelos solos brasileiros, este elemento tem sido aplicado via foliar, na forma de selenato de sódio, em concentrações que giram ao redor de 50 g ha⁻¹ (LANZA; REIS, 2021). É preciso cuidado ao definir a dose de Se a ser aplicada, uma vez que este elemento pode diminuir a absorção de S e facilmente causar toxidez em plantas não acumuladoras de Se, como as gramíneas.

Os benefícios decorrentes da aplicação de Si dependem fundamentalmente da quantidade de Si absorvida pela planta. De maneira geral, plantas monocotiledôneas apresentam maiores acúmulos de Si quando comparadas às plantas dicotiledôneas. Após ser absorvido pela planta, o Si segue o fluxo transpiratório e se deposita nas folhas, na forma de sílica amorfa. Essa deposição aumenta a espessura da parede celular ou a torna mais resistente, dificultando a entrada de patógenos (Figura 13B). Portanto, a barreira física formada pela deposição de Si aumenta a resistência da planta a ataque de patógenos e insetos (ISLAM et al., 2020). Esse fato contribui inclusive para alterar a angularização das folhas das plantas, o que aumenta a interceptação luminosa e diminui a condutância estomática, resultando em maior eficiência fotossintética. Todavia, os efeitos benéficos

Tabela 4. Principais funções desempenhadas pelos elementos benéficos em plantas sob condições de estresse.

Elementos	Funções
Co	Participa do processo de fixação biológica do nitrogênio (FBN) em leguminosas, por meio da cobalamina; aumenta o metabolismo do N; aumenta a exsudação de fitosideróforos e a absorção de Fe por reduzir a síntese de etileno nas raízes.
Se	Envolvido em processos de economia de água e retardo da senescência (relação com a síntese de etileno); aumento da atuação do sistema antioxidativo enzimático e não-enzimático; envolvido na restauração de danos às membranas celulares.
Si	Estimula o sistema antioxidativo enzimático e não-enzimático; estimula a síntese de prolina (osmoprotetor) e compostos fenólicos (por exemplo, lignina e fitoalexinas); melhora o desbalanço nutricional; atua no fortalecimento da parede celular (camada dupla de cutícula-Si); aumenta a eficiência de uso da água; aumenta a atividade fotossintética.

Fontes: Kumari et al. (2022), Rengel et al. (2023).

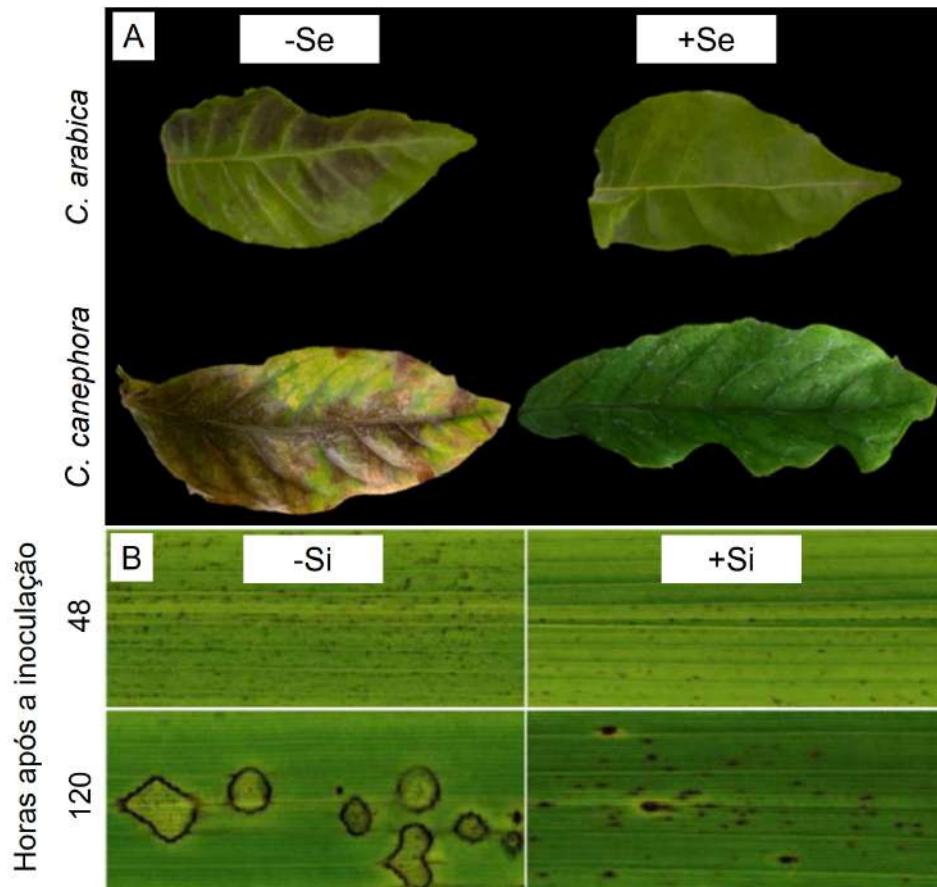


Figura 13. (A) Efeito visual da aplicação de selênio (Se) em plantas de café arábica (*Coffea arabica*) e café canéfora (*Coffea canephora*) submetidas à baixa temperatura (10 °C dia/4 °C noite) por 2 dias. (B) Efeito do silício (Si) no desenvolvimento de lesões blásticas nas lâminas foliares adaxiais de plantas de arroz inoculadas com o fungo da brusone (*Magnaporthe grisea*).

Fontes: Sousa et al. (2022), Rodrigues et al. (2003).

não ficam restritos somente à barreira física formada. O Si também induz alterações moleculares e bioquímicas que resultam no aumento da atividade do sistema antioxidativo (RENGEL et al., 2023). Dessa maneira, a aplicação de Si tem aumentado a tolerância das plantas, especialmente de plantas monocotiledôneas, aos estresses biótico e abiótico.

8. USO DE BIOESTIMULANTES PARA MITIGAÇÃO DE ESTRESSE EM PLANTAS

O Programa Nacional de Bioinsumos (PNB) conceitua bioestimulantes como: produto que contém substância natural com diferentes composições, concentrações e proporções, que pode ser aplicado diretamente nas plantas, nas sementes e no solo, com a finalidade de incrementar a produção, melhorar a qualidade de sementes, estimular o desenvolvimento radicular, favorecer o equilíbrio hormonal da planta e a germinação mais rápida e uniforme, interferir no desenvolvimento vegetal, estimular a divisão, a diferenciação e o alongamento celular, incluídos os processos e as tecnologias derivados do bioestimulante (BRASIL, 2024). Pela definição, fica claro que os bioestimulantes podem ter origem orgânica, inorgânica e até mesmo sintética. De acordo

com a origem, os bioestimulantes podem ser classificados em: ácidos húmicos e fúlvicos; hidrolisados de proteínas e outros compostos nitrogenados (por exemplo, aminoácidos); extratos de algas marinhas (por exemplo, *Ascophyllum* spp. e *Ecklonia* spp.) e vegetais; quitosana e outros biopolímeros; compostos inorgânicos (por exemplo, fosfitos); fungos benéficos e bactérias benéficas (DU JARDIN, 2015). Embora o termo bioestimulante e as classes de bioestimulantes estejam bem definidas no Brasil, os bioestimulantes são comercializados como biofertilizantes (BRASIL, 2020). O Ministério da Agricultura e Pecuária (MAPA) classifica os biofertilizantes em: biofertilizantes de aminoácidos, biofertilizantes de substâncias húmicas (ácidos húmicos, fúlvicos e huminas), biofertilizantes de extratos de algas, biofertilizantes de extratos vegetais, biofertilizantes compostos e outros biofertilizantes que venham a ser aprovados pela pesquisa brasileira oficial ou credenciada (BRASIL, 2020). Independentemente do termo correto (bioestimulante ou biofertilizante), o uso destes produtos tem aumentado devido aos benefícios da sua aplicação em plantas sob estresse (Figura 14).

Os bioestimulantes podem ser aplicados nas culturas via solo, tratamento de sementes, fertirrigação ou via

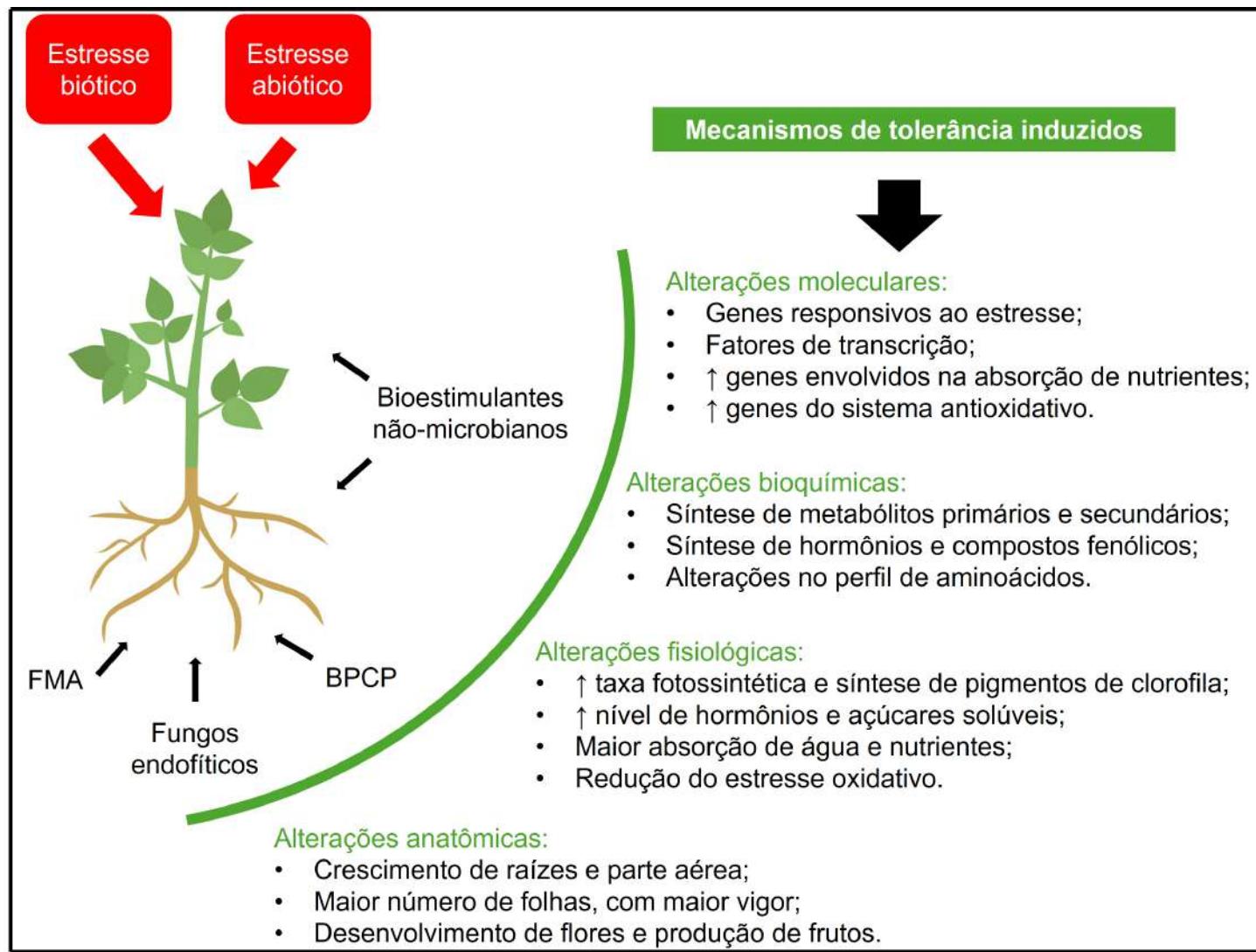


Figura 14. Papel dos bioestimulantes na mitigação de estresses abióticos e bióticos em plantas por meio de alterações moleculares, bioquímicas, fisiológicas e anatômicas. FMA: fungos micorrízicos arbusculares; BPCP: bactérias promotoras de crescimento de plantas; bioestimulantes não-microbianos: ácidos húmicos e fúlvicos, hidrolisados de proteínas e outros compostos nitrogenados, extratos de algas marinhas e vegetais, quitosana e outros biopolímeros, e compostos inorgânicos.

Fonte: Adaptada de Bhupenchandra et al. (2022).

foliar, de forma isolada ou combinada a micronutrientes e/ou produtos fitossanitários. Como os bioestimulantes são substâncias complexas, é necessário cautela na sua utilização de forma combinada a outros insumos agrícolas, a fim de não comprometer a eficiência dos produtos devido às interações que podem ocorrer entre eles. De maneira geral, o uso de bioestimulantes não-microbianos tem aumentado a produtividade das culturas em 17,9% (LI et al., 2022). Surpreendentemente, a aplicação de bioestimulantes não-microbianos via solo tem gerado os maiores aumentos de produtividade (28,8%) quando comparada à aplicação via tratamento de sementes (17,6%) e via foliar (17,0%) (LI et al., 2022). Múltiplas aplicações de bioestimulantes via foliar não tem resultado em aumentos de produtividade significativos (+ 4%) quando comparadas a uma única aplicação. No

entanto, para definir o número de aplicações é preciso considerar o ciclo da cultura (anual, semi-perene ou perene), o retorno econômico e as condições edafoclimáticas locais. Aumentos de produtividade mais expressivos decorrentes da aplicação de bioestimulantes têm sido reportados em solos de baixa fertilidade e em áreas com restrição hídrica. Para exemplificar, a aplicação de bioestimulantes não-microbianos tem propiciado aumentos de produtividade de 25% em plantas crescidas sob restrição hídrica, de 32,6% em plantas crescidas em solos extremamente salinos, e de 23,2% e 25,8% em plantas crescidas em solos com baixos teores de P e K, respectivamente (LI et al., 2022).

Além dos benefícios descritos na Figura 14 e do aumento de produtividade decorrentes da aplicação de bioestimulantes, o uso dos bioestimulantes microbianos e

não-microbianos aumenta a disponibilidade dos nutrientes no solo e o crescimento radicular, o que resulta em maior absorção de nutrientes pelas plantas e menor uso de fertilizantes sintéticos. Por exemplo, a aplicação de aminoácidos propicia maior absorção de NO_3^- , Cu, Mn, Fe e Zn, enquanto a aplicação de extratos de alga propicia maior absorção de N, P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe, Mn e Zn (HALPERN et al., 2015). Como visto anteriormente, a absorção destes nutrientes é fundamental para a mitigação de estresses nas plantas (Tabela 2 e Tabela 3). O uso de bioestimulantes microbianos (frequentemente referenciados como inoculantes) também permite redução no uso de fertilizantes sintéticos, como o fertilizante nitrogenado. Por meio da fixação biológica do nitrogênio (FBN), as bactérias dos gêneros *Bradyrhizobium* spp. e *Azospirillum* spp. são capazes de suprir todo o N requerido pela cultura da soja (TELLES et al., 2023) e 25% do N requerido em cobertura pela cultura do milho (HUNGRIA et al., 2022). Os bioestimulantes microbianos também desempenham importante papel na supressão de doenças radiculares.

Diante do contexto apresentado, fica nítido que o uso de bioestimulantes na agricultura é importante para a mitigação de estresses nas plantas e para a busca de sistemas de produção mais sustentáveis. Todavia, como ocorre com os macronutrientes, micronutrientes e elementos benéficos, há falta de informação com relação às melhores doses e épocas de aplicação.

9. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Como vimos neste artigo, a nutrição de plantas é uma ferramenta poderosa para mitigar estresses, mas certamente não fará milagres se utilizada equivocadamente ou de forma isolada! Há uma carência enorme de informações com relação a melhor dose, época, frequência e modo de aplicação de nutrientes, elementos benéficos e bioestimulantes em culturas anuais, semi-perenes e perenes. Também há pouca informação com relação ao nutriente, elemento benéfico ou bioestimulante que deve ser aplicado para mitigar cada tipo de estresse incidente sobre a planta, e se eles devem ser aplicados de forma isolada ou associados a outros produtos. Para avançarmos com estas questões, é preciso a união de produtores, empresas e instituições de ensino, pesquisa e extensão para a condução de estudos com a finalidade de avaliar as respostas das culturas considerando a interação entre planta x solo x ambiente. O trabalho em conjunto certamente será muito necessário para aumentar a produtividade e a qualidade dos alimentos produzidos!

REFERÊNCIAS

BHUPENCHANDRA, I.; CHONGTHAM, S. K.; DEVI, E. L.; RAMESH, R.; CHOUDHARY, A. K.; SALAM, M. D.; SAHOO, M. R.; BHUTIA, T. L.; DEVI, S. H.; THOUNAOJAM, A. S.; BEHERA, C.; HARISH, M. N.; KUMAR, A.; DASGUPTA, M.; DEVI, Y. P.; SINGH, D.; BHAGOWATI,

S.; DEVI, C. P.; SINGH, H. R.; KHABA, C. I. Role of biostimulants in mitigating the effects of climate change on crop performance. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 967665, 2022.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Bioinsumos**. Brasília, 2004. Disponível em: <<https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/inovacao/bioinsumos>>. Acesso em: 12 jun. 2024.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Instrução Normativa nº 61, de 8 de julho de 2020**. Estabelece as regras sobre definições, exigências, especificações, garantias, tolerâncias, registro, embalagem e rotulagem dos fertilizantes orgânicos e dos biofertilizantes, destinados à agricultura. Brasília, DF, 2020.

BRAY, E. A.; BAILEY-SERRES, J.; WERETILNYK, E. Responses to abiotic stresses. In: BUCHANAN, B.; GRUISEM, W.; JONES, R. (Ed.). **Biochemistry and molecular biology of plants**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 2000. p. 1158–1203.

CAKMAK, I. Role of mineral nutrients in tolerance of crop plants to environmental stress factors. In: IMAS, P.; PRICE, R. (Ed.). **Fertigation: Optimizing the utilization of water and nutrients**. Horgen: International Potash Institute, 2008. p. 35–48.

CAKMAK, I.; KIRKBY, E. A. Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. *Physiologia Plantarum*, v. 133, n. 4, p. 692–704, 2008.

CAKMAK, I.; HENGELER, C.; MARSCHNER, H. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. *Journal of Experimental Botany*, v. 45, n. 9, p. 1251–1257, 1994.

CESB. Comitê Estratégico Soja Brasil. **Desafio de soja: Cases campeões**. 2023. Disponível em: <<https://www.cesbrasil.org.br/category/cases-campeoes/>>. Acesso em: 22 mar. 2024.

CONAB. Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento da safra brasileira de grãos. 6º Levantamento – Safra 2023/24**. Brasília: CONAB, 2024. 125 p. Disponível em: <<https://www.conab.gov.br/info-agro/safras/graos/boletim-da-safra-de-graos>>. Acesso em: 22 mar. 2024.

DU JARDIN, P. Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation. *Scientia Horticulturae*, v. 196, p. 3–14, 2015.

ERDEI, L.; SZEGLETES, Z.; BARABÁS, K. N.; PESTENÁCZ, A.; FÜLÖP, K.; KALMÁR, L.; KOVÁCS, A.; TÓTH, B.; DÉR, A. Environmental stress and the biological clock in plants: changes of rhythmic behavior of carbohydrates, antioxidant enzymes and stomatal resistance by salinity. *Journal of Plant Physiology*, v. 152, n. 2–3, p. 265–271, 1998.

FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations. **Land resource potential and constraints at regio-**

- nal and country levels. Roma: FAO, 2000. 122 p. Disponível em: <<https://www.fao.org/3/a-x7126e.pdf>>. Acesso em: 22 mar. 2024.
- FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations. **Mapping biophysical factors that influence agricultural production and rural vulnerability**. Roma: FAO-IIASA, 2007. 93 p. Disponível em: <<https://www.fao.org/docrep/pdf/010/a1075e/a1075e00.pdf>>. Acesso em: 22 mar. 2024.
- FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations. **Soils, land and water for climate change adaptation and mitigation**. Roma: FAO, 2016. 16 p. Disponível em: <<https://www.fao.org/documents/card/en?details=68b10350-9839-4759-94ba-0cb866cfde80>>. Acesso em: 22 mar. 2024.
- FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 29, p. 185–212, 2009.
- FERREIRA, M. E.; CRUZ, M. C. P. (Ed.). **Micronutrientes na Agricultura**. Piracicaba: POTAPOS/CNPq, 1991. 734 p.
- GALVIZ, Y.; SOUZA, G. M.; LÜTTGE, U. The biological concept of stress revisited: relations of stress and memory of plants as a matter of space-time. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 34, p. 239–264, 2022.
- GUPTA, B.; SHRESTHA, J. Editorial: Abiotic stress adaptation and tolerance mechanisms in crop plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, 1278895, 2023.
- HAJIBOLAND, R. Effect of micronutrient deficiencies on plants stress responses. In: AHMAD, P.; PRASAD, M. (Ed.). **Abiotic stress responses in plants**. Nova York: Springer, 2012. p. 283–329.
- HALPERN, M.; BAR-TALY, A.; OFEKY, M.; MINZY, D.; MULLERX, T.; YERMIYAHU, U. The use of biostimulants for enhancing nutrient uptake. **Advances in Agronomy**, v. 130, p. 141–174, 2015.
- HANSEL, F. D.; RODRIGUES, M.; ZABINI, A. V.; ZAVASCHI, E.; LAZZARINI, P.; MURATE, R.; SYLVESTRE, T. B.; ATAÍDE, A. B. S.; BONINI, F. G. Nutrição mineral como aliada das plantas na tolerância a estresses ambientais. **Informações Agronômicas**, n. 9, p. 10–24, 2021.
- HOUMANI, H.; CORPAS, F. J. Can nutrients act as signals under abiotic stress? **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 206, 108313, 2024.
- HUNGRIA, M.; BARBOSA, J. Z.; RONDINA, A. B. L.; NOGUEIRA, M. A. Improving maize sustainability with partial replacement of N fertilizers by inoculation with *Azospirillum brasilense*. **Agronomy Journal**, v. 114, p. 2969–2980, 2022.
- ISAH, T. Stress and defense responses in plant secondary metabolites production. **Biological Research**, v. 52, p. 39, 2019.
- ISLAM, W.; TAYYAB, M.; KHALIL, F.; HUA, Z.; HUANG, Z.; CHEN, H. Y. H. Silicon-mediated plant defense against pathogens and insect pests. **Pesticide Biochemistry and Physiology**, v. 168, 104641, 2020.
- JALAL, A.; OLIVEIRA JUNIOR, J. C.; RIBEIRO, J. S.; FERNANDES, G. C.; MARIANO, G. G.; TRINDADE, V. D. R.; REIS, A. R. Hormesis in plants: Physiological and biochemical responses. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 207, 111225, 2021.
- KUMARI, V.V.; BANERJEE, P.; VERMA, V.C.; SUKUMARAN, S.; CHANDRAN, M.A.S.; GOPINATH, K.A.; VENKATESH, G.; YADAV, S.K.; SINGH, V.K.; AWASTHI, N.K. Plant nutrition: An effective way to alleviate abiotic stress in agricultural crops. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, 8519, 2022.
- LAMERS, J.; VAN DER MEER, T.; TESTERINK, C. How plants sense and respond to stressful environments. **Plant Physiology**, v. 182, n. 4, p. 1624–1635, 2020.
- LANZA, M. G. D. B.; REIS, A. R. Roles of selenium in mineral plant nutrition: ROS scavenging responses against abiotic stresses. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 164, p. 27–43, 2021.
- LI, J.; VAN GERREWY, T.; GEELEN, D. A. Meta-Analysis of biostimulant yield effectiveness in field trials. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, 836702, 2022.
- LICHTENTHALER, H. K. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 148. n. 1–2, p. 4–14, 1996.
- MARSCHNER, H.; CAKMAK, I. High light intensity enhances chlorosis and necrosis in leaves of zinc, potassium, and magnesium deficient bean (*Phaseolus vulgaris*) plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 134, n. 3, p. 308–315, 1989.
- MENGUTAY, M.; CEYLAN, Y.; KUTMAN, U. B.; CAKMAK, I. Adequate magnesium nutrition mitigates adverse effects of heat stress on maize and wheat. **Plant and Soil**, v. 368, p. 57–72, 2013.
- PECK, S.; MITTLER, R. Plant signaling in biotic and abiotic stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 71, n. 5, p. 1649–1651, 2020.
- RAO, K. V. M. Introduction. In: RAO, K. V. M.; RAGHAVENDRA, A. S.; REDDY, K. J. (Ed.). **Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants**. Dordrecht: Springer, 2006. p. 1–14.
- RENGEL, Z.; CAKMAK, I.; WHITE, P. J. (Ed.). **Marschner's mineral nutrition of plants**. 4th ed. London: Academic Press, 2023. 817 p.
- RIAZ, M.; YAN, L.; WU, X.; HUSSAIN, S.; AZIZ, O.; IMRAN, M.; RANA, M. S.; JIANG, C. Boron reduces aluminum-induced growth inhibition, oxidative damage and alterations in the cell wall components in the roots of trifoliate orange. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 153, p. 107–111, 2018.

RODRIGUES, F. A.; BENHAMOU, N.; DATNOFF, L. E.; JONES, J. B.; BÉLANGER, R. R. Ultrastructural and cytochemical aspects of silicon-mediated rice blast resistance Abiotic stress and reactive oxygen species: generation, signaling, and defense mechanisms. *Phytopathology*, v. 93, n. 5, p. 535–546, 2003.

SACHDEV, S.; ANSARI, S. A.; ANSARI, M. I.; FUJITA, M.; HASANUZZAMAN, M. Abiotic stress and reactive oxygen species: Generation, signaling, and defense mechanisms. *Antioxidants*, v. 10, n. 2, 277, 2021.

SOARES, C.; CARVALHO, M. E. A.; AZEVEDO, R. A.; FIDALGO, F. Plants facing oxidative challenges – A little help from the antioxidant networks. *Environmental and Experimental Botany*, v. 161, p. 4–25, 2019.

SONMEZ, M. C.; OZGUR, R.; UZILDAY, B. Reactive oxygen species: Connecting eustress, hormesis, and allostasis in plants. *Plant Stress*, v. 8, 100164, 2023.

SOUSA, G. F.; SILVA, M. A.; MORAIS, E. G.; VAN OPBERGEN, G. A. Z.; VAN OPBERGEN, G. G. A. Z.; OLIVEIRA, R. R.; AMARAL, D.; BROWN, P.; CHALFUN-JUNIOR, A.; GUILHERME, L. R. G. Selenium enhances chilling stress tolerance in coffee species by modulating nutrient, carbohydrates, and amino acids content. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 1000430, 2022.

TELLES, T. S.; NOGUEIRA, M. A.; HUNGRIA, M. Economic value of biological nitrogen fixation in soybean crops in Brazil. *Environmental Technology & Innovation*, v. 31, 103158, 2023.

TOURKY, M. N.; SHUKRY, W. M.; HOSSAIN, M. A.; SIDDIQUI, M. H.; PESSARAKLI, M.; ELGHAREEB, E. M. Cobalt enhanced the drought-stress tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) by mitigating the oxidative damage and enhancing yield attributes. *South African Journal of Botany*, v. 159, p. 191–207, 2023.

WARAICH, E. A.; AHMAD, R.; SAIFULLAH; ASHRAF, M. Y.; EHSANULLAH. Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. *Australian Journal of Crop Science*, v. 5, n. 6, p. 764–777, 2011.

ZHANG, H.; ZHAO, Y.; ZHU, J-K. Thriving under stress: how plants balance growth and the stress response. *Developmental Cell*, v. 55, n. 5, p. 529–543, 2020.

ZHANG, Y.; XU, J.; LI, R.; GE, Y.; LI, Y.; LI, R. Plants' response to abiotic stress: mechanisms and strategies. *International Journal of Molecular Sciences*, v. 24, n. 13, 10915, 2023.

BALANÇO DE NUTRIENTES

(Cortesia temporária da NPCT)

O balanço de nutrientes nas culturas (BNC) é uma das ferramentas para avaliação do uso de fertilizantes na agricultura e representa a diferença entre a saída de nutrientes pela colheita (exportação) e sua entrada no sistema (adubação). Saldos negativos, nos quais a exportação excede a adubação, levam à diminuição da fertilidade do solo e, eventualmente, à redução da produtividade, uma vez que a disponibilidade de nutrientes cai abaixo dos níveis críticos. Saldos positivos geralmente estão associados ao aumento da fertilidade do solo e podem, eventualmente, representar um elevado risco de perda de nutrientes para o ambiente.

A NPCT, acreditando que a principal função do manejo nutricional é facilitar o equilíbrio entre exportações e adições de nutrientes em níveis que suportem o crescimento ideal das culturas e a mínima perda de nutrientes, desenvolveu esta ferramenta visando facilitar o acesso de agrônomos, consultores, produtores e técnicos às informações de exportação e balanço de nutrientes em 18 culturas cultivadas no Brasil.

