

## – POTÁSSIO –

### ABSORÇÃO, TRANSPORTE E REDISTRIBUIÇÃO NA PLANTA<sup>1</sup>

*Eurípedes Malavolta<sup>2</sup>*

*“Manifestly this subject [The chemical elements] constitutes a fundamental aspect of plant nutrition, but not less fundamental are problems of the entry into the roots of these essential chemical elements and their upward movement and distribution in the plant”.*

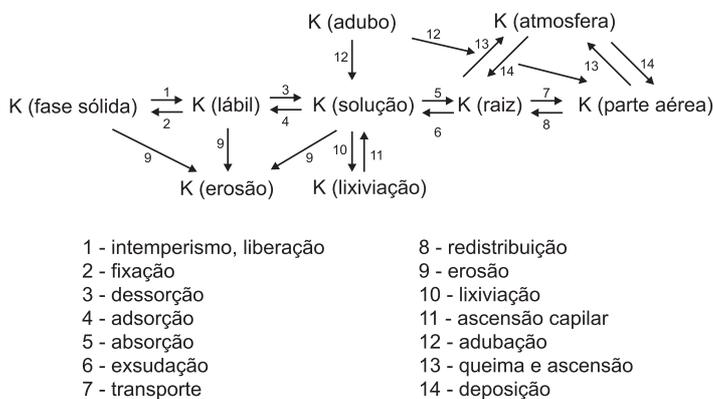
(HOAGLAND, 1944)

#### 1. INTRODUÇÃO

**A**s três palavras do título são assim definidas por Malavolta et al. (1997):

- absorção – processo pelo qual o elemento, no caso o potássio (K), passa do substrato (solo, solução nutritiva) para uma parte qualquer da célula (parede, citoplasma, vacúolo);
- transporte – movimento do K do local de absorção para outro qualquer (dentro ou fora dele);
- redistribuição – movimento do K de um órgão de residência para qualquer outro.

Na Figura 1, que resume o sistema solo-planta-atmosfera, os três processos estão indicados.



**Figura 1.** O potássio no sistema solo-planta-atmosfera.

O K pode ser considerado o mais móvel dos nutrientes no sistema solo-planta-atmosfera e, particularmente, na planta. A movimentação na planta – dentro da raiz, desta para a parte aérea, dentro desta, desta para a raiz – é permitida ou facilitada pelo fato de que, diferentemente dos outros elementos, o K se encontra nos tecidos em maior proporção na forma iônica, como mostra a Tabela 1. De fato, a proporção dos elementos solúveis em água, como porcentagem do extraído por HCl a 1%, é: Ca – entre 1,8% e 59%; Mg – entre 30% e 81%; K – entre 81% e 97%.

Pode-se admitir que essa solubilidade maior do K permite a sua redistribuição, o que usualmente não acontece com o cálcio

(Ca) e, muitas vezes, com o magnésio (Mg). Isto porque o K solúvel atravessaria mais facilmente as membranas (plasmalema e tonoplasto) com movimento nos dois sentidos, entrada ou influxo, isto é, absorção propriamente dita, e saída ou efluxo. A saída do K pode ser consequência do desarranjo funcional das membranas. Por exemplo, os grãos de café de má qualidade, avaliada pela prova da xícara ou por outro processo, como a atividade da polifenoloxidase, perdem solutos, principalmente K, quando, verdes e moídos, são colocados em contato com um volume determinado de água (PRETTE, 1992; ROMERO et al., 2003).

#### 2. ABSORÇÃO

##### 2.1. Absorção radicular

###### 2.1.1. Contato do potássio com a raiz

A condição obrigatória para a absorção de K é o estabelecimento de seu contato com a raiz, o que pode se dar por três processos diferentes:

a. Intercepção radicular – ao se desenvolver, a raiz encontra o K da solução do solo, quer seja natural ou adicionado como adubo;

b. Fluxo de massa – o K caminha no solo em uma fase aquosa móvel, a solução do solo, a favor do gradiente de umidade, isto é, de uma região mais úmida e distante da raiz para outra mais seca e próxima da raiz;

c. Difusão – o K<sup>+</sup> se movimenta no solo dentro de uma fase aquosa estacionária, a mesma solução do solo, a favor do gradiente de concentração, ou seja, de uma região de maior concentração para outra de menor concentração na superfície da raiz, obedecendo à primeira lei de Fick:

$$\psi = -q D dc/dx$$

sendo:

$\psi$  = fluxo;

q = espaço de poro/volume de solo (o sinal negativo indica que o movimento se dá na direção oposta à do gradiente de concentração);  
D = coeficiente de difusão (cm<sup>2</sup> seg<sup>-1</sup>);

c = concentração;

x = distância.

<sup>1</sup> Palestra apresentada no Simpósio sobre Potássio na Agricultura Brasileira, promovido pela POTAFOS, em São Pedro-SP, setembro de 2004.

<sup>2</sup> Pesquisador do Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba-SP. Fone: (19) 3429-4695, e-mail: mala@cena.usp.br

**Tabela 1.** Solubilidade das bases em materiais vegetais.

Planta	Ca			Mg			K		
	Total	% recuperação		Total	% recuperação		Total	% recuperação	
	% M.S.	H <sub>2</sub> O	HCl 1%	% M.S.	H <sub>2</sub> O	HCl 1%	% M.S.	H <sub>2</sub> O	HCl 1%
Alfafa	1,29	40	97	0,31	81	100	1,42	83	100
Trigo sarraceno									
Folhas	1,68	1,8	43	0,77	30	91	2,14	81	98
Caudex	0,81	2,5	84	0,28	39	93	6,51	82	92
Milho - parte aérea	0,67	65	100	0,41	81	100	5,33	89	100
Cebola - parte aérea	1,18	28	100	0,35	63	100	4,83	83	99
Ervilha - parte aérea	1,79	59	100	0,47	72	100	3,07	95	100
Batata - parte aérea	1,30	4,6	69	0,39	64	100	5,92	88	96
Abobrinha - parte aérea	3,51	23	88	0,65	31	100	2,34	97	100
Tomateiro - parte aérea	2,35	7,7	56	0,56	55	89	5,44	94	100
Nabo - parte aérea	2,46	58	100	0,51	67	90	3,28	90	100

Fonte: DIVISION OF PLANT NUTRITION, University of California (dados não publicados).

Conforme se vê na Tabela 2, o processo dominante no contato do K com a raiz é o de difusão, característica que partilha com o fósforo (P). Na adubação, entretanto, é mais comum o K acompanhar o nitrogênio (N).

**Tabela 2.** Contribuição relativa dos processos de contato em solos norte-americanos e do Rio Grande do Sul.

Íon	% do total		
	Intercepção	Fluxo de massa	Difusão
<b>SOLO BARRO-LIMOSO DOS ESTADOS UNIDOS<sup>1</sup></b>			
N-NO <sub>3</sub>	1	99	0
P-H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	2	4	94
K-K <sup>+</sup>	2	26	72
<b>12 SOLOS DO RIO GRANDE DO SUL<sup>2</sup></b>			
P-H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	3,5	2,6	94
K-K <sup>+</sup>	0,9	10,1	89

Fonte: 1. BARBER (1966); 2. VARGAS et al. (1983).

A solução do solo, fonte imediata dos nutrientes para as plantas, tem sua composição resumida na Tabela 3. Vê-se que os macronutrientes, inclusive o K, acham-se na faixa de concentração de 10<sup>-3</sup>-10<sup>-4</sup> moles L<sup>-1</sup> (3,9-39 mg L<sup>-1</sup>). A absorção do K é governada largamente por sua concentração na solução do solo que, quando baixa, deve ser suplementada pelo adubo, como indicado na Figura 1. O K tem que caminhar por fluxo de massa e por difusão, visto que, devido à desproporção entre a superfície da raiz e a superfície das partículas do solo, muito pouco é acessível, como se vê na Tabela 4.

**Tabela 3.** Composição da solução do solo.

Elemento	Faixa geral	Solos ácidos	Solos calcários
		(mol L <sup>-1</sup> x 10 <sup>3</sup> )	
N	0,16-55	12,1	13
P	0,001-1	0,007	0,03
K	0,2-10	0,7	1
Ca	0,5-38	3,4	14
Mg	0,7-100	1,9	7
S	0,1-150	0,5	24
Na	0,4-150	1,0	29
Cl	0,2-230	1,1	20

Fonte: FRIED e BROESHART (1967).

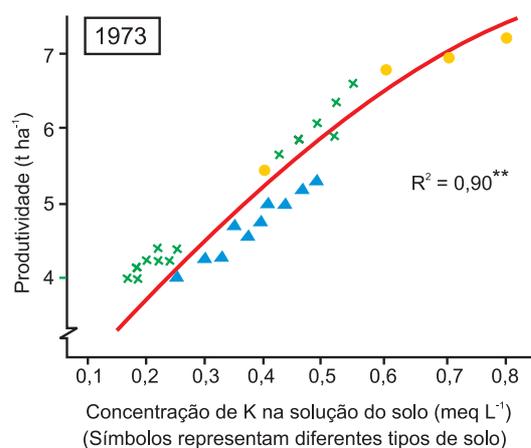
**Tabela 4.** Comparação entre área das partículas do solo e superfície da raiz até 100 cm de profundidade.

Variável	Valor
Superfície do solo	5 x 10 <sup>6</sup> - 5 x 10 <sup>7</sup> ha ha <sup>-1</sup>
Superfície da raiz	1 x 10 <sup>2</sup> - 1,5 x 10 <sup>2</sup> ha ha <sup>-1</sup>
Relação entre superfície do solo e da raiz	1 : 10 <sup>4</sup> - 10 <sup>5</sup>
Capacidade de troca do solo em contato com a raiz	10 <sup>4</sup> - 10 <sup>5</sup> meq ha <sup>-1</sup>

Fonte: Adaptada de GRIMME (1985).

Barber (1982) assinala que as plantas normalmente ocupam menos de 1%-2% do volume do solo e que, portanto, não podem entrar em contato com mais de 1% a 2% de K disponível no solo.

A Figura 2 mostra a estreita correlação entre a concentração de K na solução do solo e a produção de trigo em vários solos. Além da concentração do K considerada isoladamente, sua absorção é influenciada também pela razão da atividade  $K/\sqrt{Ca + Mg}$  na solução do solo, medida do fator "intensidade" do suprimento do elemento (TINKER, 1973).

**Figura 2.** Correlação entre concentração de potássio na solução do solo e produção de trigo.

Fonte: Adaptada de GRIMME (1979).

A mesma relação de atividade foi usada por Woodruff (1955 citado por BARBER, 1968) para determinar a capacidade do solo em fornecer K para a raiz através da solução do solo. A variação na

energia livre que acompanha a permuta do Ca pelo K nos sítios de troca do solo é determinada usando-se a equação:

$$\Delta F = RTL a_K / (a_{Ca})^{1/2}$$

sendo: R = constante dos gases; T = temperatura absoluta.

Bar-Akiva (1969) encontrou correlação entre teor foliar de K em citros, medida de absorção, e valores de  $\Delta F$ , como se vê na Tabela 5.

**Tabela 5.** Efeito da adubação potássica nos valores  $\Delta F^1$  do solo e teor foliar de potássio em folhas de laranja Shamouti.

Tratamento	Potássio nas folhas (%)	$\Delta F$
K <sub>0</sub> testemunha	0,57	-2.380
K <sub>1</sub> como KCl	0,69	-2.600
K <sub>3</sub> como KCl	0,79	-2.010
K <sub>1</sub> como K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	0,68	-2.520
K <sub>3</sub> como K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	1,06	-2.190

<sup>1</sup> $\Delta F$  = variação da energia livre em cal mol<sup>-1</sup> no processo de troca Ca/K do solo. Valor de  $\Delta F$  na faixa de -2.500 a -3.000 indica quantidade ótima de K trocável; igual ou menor do que -2.000 indica excesso; de -3.500 a -4.000 indica deficiência.

Fonte: BAR-AKIVA (1969).

Do mesmo modo que acontece com a intercepção radicular, a contribuição do fluxo de massa para o contato, e posteriormente para a absorção, é relativamente pequena. Ela pode ser relevante, entretanto, sob duas condições: quando a corrente transpiratória, proporcional à água movimentada no solo e absorvida pela raiz, é suficientemente grande; quando a concentração de K na solução do solo é alta.

De fato, como observaram Scott-Russell e Clarkson (1971), somente quando a concentração externa é elevada, a absorção é correlacionada com a velocidade ou com a taxa de transpiração. Um exemplo numérico dado por Barber (1968) é esclarecedor: a concentração de 4 mg L<sup>-1</sup> de K na solução do solo pode ser tida como média para solos de regiões não-áridas se as plantas só utilizarem 2-3 milhões L ha<sup>-1</sup> de água; o fornecimento de K por fluxo de massa seria da ordem de 10 kg ha<sup>-1</sup>, o que seria cerca de 10% da necessidade das culturas em geral. Medições diretas do fluxo de massa relatadas por Grimme (1985) chegam a valores mais altos, de cerca de 20%.

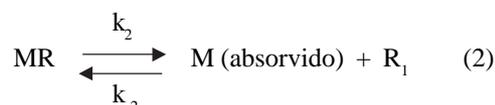
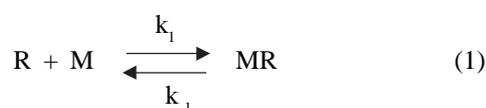
As medições feitas nos Estados Unidos e no Brasil, apresentadas na Tabela 2, mostram que a participação maior para o contato do K com a raiz é a difusão, pois este nutriente caminha distâncias curtas dentro da fase aquosa estacionária. A redução de sua concentração na superfície da raiz, conseqüência da absorção, é a força que causa a difusão. Tal redução dá origem a um forte gradiente de concentração, condição para que a difusão se estabeleça, conforme prevê a lei de Fick. A absorção de K pelas culturas desloca o equilíbrio entre K da fase sólida, K da fase lábil e K na solução (Figura 1): vê-se, assim, que as reações de transferência 1 e 3 podem ser mais limitantes, dentro do ciclo de vida da cultura, do que a reação 5, que define o processo de absorção como um todo (KAFKAFI et al., 2001). Aqui está o lugar da adubação potássica. Entretanto, mesmo quando o gradiente de concentração é alto, como nas proximidades de um grânulo de KCl, o movimento é pequeno, em geral não passando de alguns centímetros, exceto se a água da chuva ou da irrigação levar o K. O coeficiente de difusão (D) do K varia entre 1,2 x 10<sup>-7</sup> cm<sup>2</sup> seg<sup>-1</sup> e 5,5 x 10<sup>-12</sup> cm<sup>2</sup> seg<sup>-1</sup>, de acordo com a tabulação apresentada por Fried e Broeshart (1967). A velocidade de difusão é menor quando há falta de água e a temperatura é baixa, pois é reduzida

a absorção, o que diminui o gradiente de concentração (MUNSON, 1980). A velocidade de difusão, mais que a intercepção radicular e o fluxo de massa, é o passo limitante para o contato e, se outras condições permanecerem constantes, para a absorção propriamente dita. Nye e Tinker (1977) apresentam a matemática da difusão.

## 2.1.2. Cinética

Pfeffer (1900 citado por GAUCH, 1973) sugeriu, há mais de um século, uma explicação para o paradoxo do fato de que uma solução aquosa consegue atravessar a membrana lipídica: não é o elemento isolado que vence a barreira, mas o produto de sua ligação com um carregador, o conjunto dos dois sendo solúvel no plasmalema. O termo carregador tem passado por muitas variações, como se verá adiante, mas não foi descartado. Porém, a sinfonia do(s) mecanismo(s) de absorção iônica ainda está sendo escrita nas pautas de um sem-número de publicações.

A hipótese de Pfeffer (1900 citado por GAUCH, 1973) pode ser formulada como um modelo muito simples:



sendo: R = carregador; M = íon; MR = intermediário que se difunde através da membrana.

As duas reações para trás são muito lentas, o processo podendo ser considerado praticamente irreversível.

Epstein e Hagen (1952) introduziram o tratamento de cinética de absorção iônica em termos de enzimologia. As enzimas catalisam a transformação do substrato no produto, tendo como intermediário o complexo enzima-substrato, isto é:



sendo: E = enzima; S = substrato; P = produto.

Com concentrações crescentes do substrato (ou do íon) observa-se a cinética da saturação: em concentrações suficientemente altas, a velocidade da reação (leia-se velocidade de absorção) torna-se independente dela.

A velocidade de absorção é dada pela equação de Michaelis-Menten (MICHAELIS e MENTEN, 1913):

$$V = V_{\max} \frac{[M]}{[M] + K_m}$$

sendo:

V = velocidade de absorção = quantidade de K absorvida por peso, volume, comprimento ou superfície da raiz na unidade de tempo;

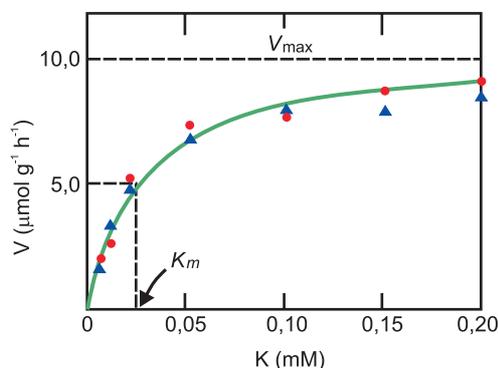
V<sub>max</sub> = velocidade máxima, valor assintótico quando todas as moléculas do carregador estariam funcionando, transportando;

[M] = concentração externa de K;

K<sub>m</sub> = constante de Michaelis-Menten = medida da afinidade do K pelo carregador R, que é a concentração que dá metade da V<sub>max</sub>.

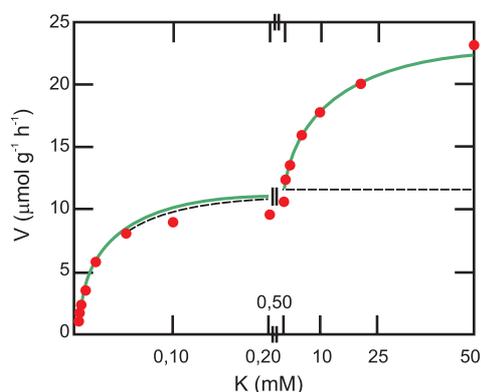
A Figura 3 mostra a relação entre concentração externa de K e sua absorção por raízes de cevada. Se a concentração externa de K variar em uma faixa suficientemente larga, atingindo níveis mais

altos do que os usados no experimento que gerou a Figura 3, tem-se a situação vista na Figura 4, na qual há duas isotermas, ou mecanismo duplo de absorção, ou padrão duplo de absorção. Quando a concentração é mais baixa, opera o mecanismo ou o processo de maior afinidade, em que  $K_m$  é menor. Nas concentrações mais altas, funciona um mecanismo ou um processo de menor afinidade, com  $K_m$  mais alta.



**Figura 3.** Velocidade (V) de absorção de potássio por raízes de cevada como função da concentração de KCl (o) ou  $K_2SO_4$  ( $\Delta$ ) na solução. Concentração de  $CaCl_2$  ou  $CaSO_4$  igual a 0,5 mM. A curva é uma representação gráfica da equação de Michaelis-Menten, com  $K_m = 0,023$  mM;  $V_{max} = 10,0$   $\mu\text{mol g}^{-1} \text{h}^{-1}$  de matéria fresca de raiz.

Fonte: EPSTEIN (1972).



**Figura 4.** Velocidade (V) de absorção de potássio por raízes de cevada como função da concentração de KCl na solução. Concentração de  $CaCl_2$  igual a 0,5 mM. A escala horizontal (concentração) está quebrada entre 0,20 e 0,50 mM. A linha sólida a baixas concentrações, que continua pela linha quebrada, é uma representação gráfica da equação de Michaelis-Menten, com  $K_m = 0,021$  mM;  $V_{max} = 11,9$   $\mu\text{mol g}^{-1} \text{h}^{-1}$  de matéria fresca de raiz.

Fonte: EPSTEIN (1972).

A Tabela 6 mostra os valores de  $K_m$  para várias espécies. Note-se que em algumas determinações foi usado rubídio (Rb) em lugar de K, pois, devido à semelhança entre os dois elementos (valência, raio iônico, grau de hidratação) e à natureza do experimento, tal prática é geralmente aceita. Foi sugerido que na região de baixa concentração de K funcionaria um mecanismo “ativo” de absorção (o qual será discutido mais adiante), enquanto na faixa de concentrações mais altas operaria um passivo. A diferença entre um mecanismo e outro está no fato de que o primeiro está acoplado ao metabolismo e o segundo não. Na prática agrícola, apenas o primeiro é relevante, o qual corresponde à concentração encontrada na solução do solo (Figura 2).

**Tabela 6.** Constantes de Michaelis-Menten para o complexo K-carregador.

Íon	Planta	$K_m$		
		Concentrações altas	Concentrações baixas	
Rb <sup>+</sup>	Cevada	4 x 10 <sup>-3</sup> M	10 x 10 <sup>-5</sup> M	
		4 x 10 <sup>-3</sup> M	-	
		2 x 10 <sup>-3</sup> M	4 x 10 <sup>-6</sup> M	
		-	12 x 10 <sup>-6</sup> M	
		-	4 x 10 <sup>-5</sup> M	
		16 x 10 <sup>-3</sup> M	16-18 x 10 <sup>-6</sup> M	
K	Cevada	1 x 10 <sup>-3</sup> M	3 x 10 <sup>-6</sup> M	
		4 x 10 <sup>-3</sup> M	3 x 10 <sup>-5</sup> M	
	Milho	0,3 x 10 <sup>-3</sup> M	-	
		0,2 x 10 <sup>-3</sup> M	2 x 10 <sup>-6</sup> M	
	Cevada	11 x 10 <sup>-3</sup> M	21 x 10 <sup>-6</sup> M	
		5 x 10 <sup>-3</sup> M	-	
			-	9 x 10 <sup>-6</sup> M
	Soja	0,5 x 10 <sup>-3</sup> M	-	
	Trigo	-	-	35 x 10 <sup>-6</sup> M

Fonte: Resumida de FRIED e BROESHART (1967).

Barber (1995) propôs terminologia e expressão um pouco diferentes para a cinética da absorção. O termo  $V_{max}$  foi substituído por  $I_{max}$ , correspondendo ao influxo máximo do K ou de outros elementos. A concentração em que o influxo  $I_n$ , em lugar de V, é zero, na parte mais baixa da curva de absorção, foi chamada  $C_{min}$ .  $I_n$  ( $\mu\text{mol cm}^{-2} \text{s}^{-1}$  na raiz), por exemplo, é dado pela equação:

$$I_n = \frac{I_{min} (C_1 - C_{min})}{K_m + C_1 - C_{min}}$$

sendo:

$C_1$  = concentração do elemento na solução.

### 2.1.3. Mecanismos

Em um solo ácido, conforme se vê na Tabela 3, pode-se ter concentração de 0,7 meq de K, enquanto uma planta ali cultivada pode apresentar concentração de 100 meq de K no suco celular. Há, pois, um fator de concentração de  $100/0,7 = 143$ . Quer dizer, portanto, que o K foi absorvido contra um gradiente de concentração, em um processo denominado “morro acima”. A variação na energia livre pode ser calculada usando-se a equação de Nernst:

$$\Delta G = RTL C_i / C_e$$

sendo:

$\Delta G$  = variação na energia livre;

R = constante de gases;

T = temperatura absoluta;

L = logaritmo neperiano;

$C_i$  = concentração interna;

$C_e$  = concentração externa.

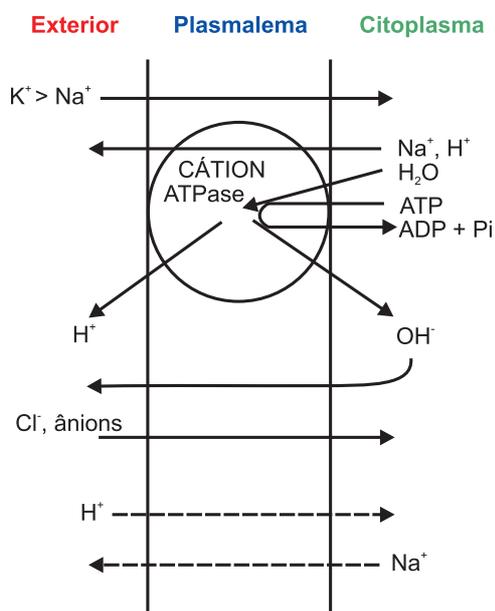
Supondo-se que a temperatura ambiente seja de 20°C e usando-se logaritmo na base 10, tem-se:

$$\Delta G = 1,98 \times 293 \times 2,3 \log 100/0,7 = + 4.020 \text{ cal mol}^{-1}$$

O sinal positivo indica que o processo não é espontâneo, é endergônico, só podendo ocorrer se houver introdução de energia no sistema. Seria passivo, exergônico, se a concentração externa fosse mais alta do que a interna. Os mecanismos, cuja evolução será resumida a seguir, procuram explicar dois pontos principais:

como é usada a energia e como se dá a travessia das membranas (plasmalema e tonoplasto), os dois pontos estando interligados. Por escolha, apenas serão utilizados materiais publicados por International Potash Institute, Potash and Phosphate Institute e Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato a partir de reuniões, colóquios e congressos.

Läuchli e Pflüger (1978) apresentaram o modelo hipotético para a absorção do K, assim como para o transporte de um ânion através do plasmalema das células das raízes (Figura 5). O papel central nesse processo é desempenhado pela ATPase, que é ativada por cátions monovalentes. A ATPase move o K<sup>+</sup> seletivamente em troca de Na<sup>+</sup> ou H<sup>+</sup>, que se dirigem de dentro para fora. A enzima é, assim, diretamente responsável pela absorção ou pelo influxo ativo do K e pelo efluxo do Na<sup>+</sup>. A ATPase causa também uma divisão de carga a um gradiente de pH ( $\Delta pH$ ), o que é coerente com a extrusão ativa do H<sup>+</sup> (MITCHELL, 1961; MITCHELL, 1966).

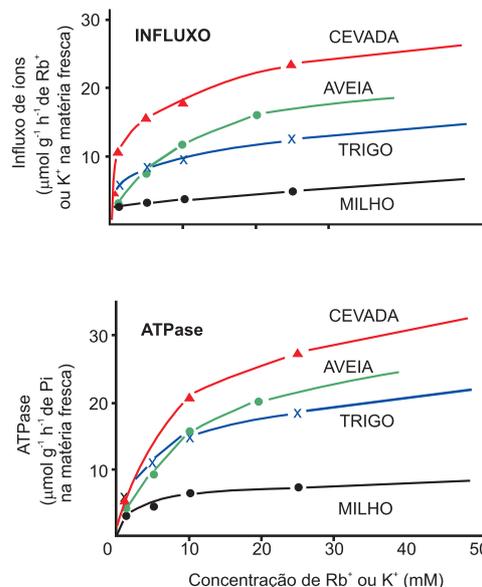


**Figura 5.** Modelo hipotético de transporte de cátion e ânion através do plasmalema de células de raiz.  
**Fonte:** LÄUCHLI e PFLÜGER (1978), modificada de HODGES (1973).

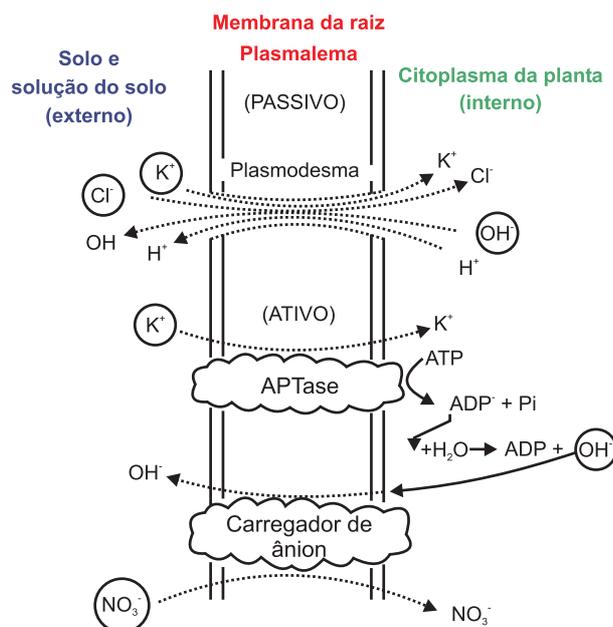
A Figura 6 sugere uma relação de causa e efeito entre a concentração de K na solução, sua absorção e a atividade da ATPase. O ATP gerado nas mitocôndrias durante a fosforilação oxidativa, ou nos cloroplastos das folhas, transportado até o plasmalema, seria a fonte de energia disponível na hidrólise catalisada pela ATPase para a absorção do K<sup>+</sup> em um processo termodinamicamente “morro acima”. O ATP funciona, pois, como o metabólito intermediário rico em energia.

Munson (1980) foi beber na mesma fonte que Läuchli e Pflüger (1978), isto é, Hodges (1973), para fazer o esquema da Figura 7, a qual inclui a absorção de ânions como o Cl<sup>-</sup> e o NO<sub>3</sub><sup>-</sup>.

A Figura 8 apresenta mais alguns passos para explicar a absorção de K, juntando para isso vários dados e evidências em um conjunto com começo, meio e fim. A energia do ATP é usada para bombear H<sup>+</sup>, ou seja, uma carga positiva líquida para fora da célula. Com isso, é produzido um gradiente de pH elétrico entre o citoplasma e o espaço da parede celular. O H<sup>+</sup> está com energia livre maior na parede do que no citoplasma. Essa força próton motiva ( $F_{pm}$ ) representa energia conservada para a absorção do K, cujo movimento através da membrana é facilitado pelo carrega-



**Figura 6.** Correlação entre concentração de K<sup>+</sup> ou Rb<sup>+</sup> na solução do solo e absorção de K<sup>+</sup> ou Rb<sup>+</sup> estimulada pela atividade da ATPase em raízes destacadas de milho, trigo, aveia e cevada ( $R^2 = 0,94^{**}$ ).  
**Fonte:** FISHER et al. (1970).



**Figura 7.** Modelo de absorção passiva e ativa de K<sup>+</sup> pelas raízes.  
**Fonte:** MUNSON (1980).

dor. A  $F_{pm}$  é dada pela equação seguinte, de acordo com Mengel e Kirkby (2001):

$$F_{pm} = \Delta pH = \Delta \psi$$

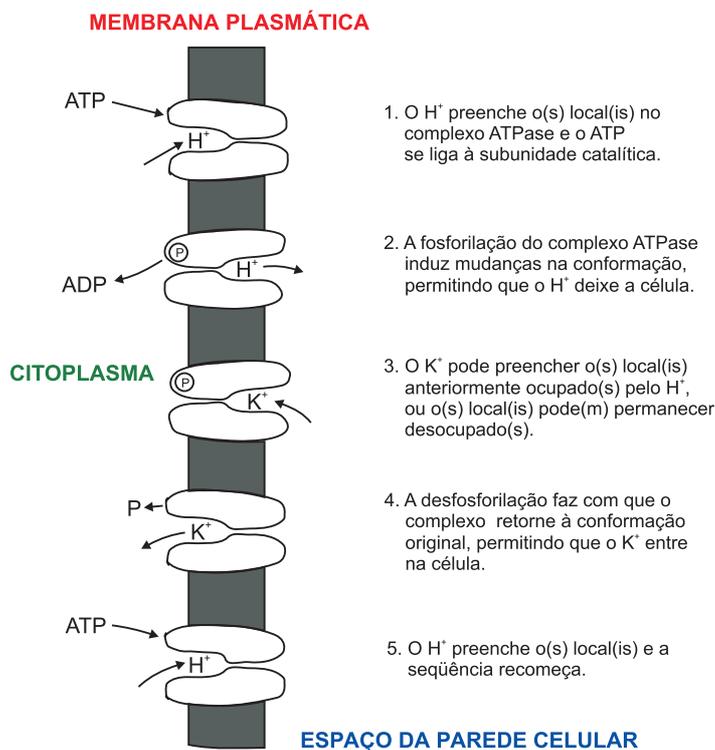
sendo:

$F_{pm}$  = força próton motiva ou gradiente eletroquímico de H<sup>+</sup> através da membrana;

$\Delta pH$  = diferença na concentração de H<sup>+</sup> através da membrana;

$\Delta \psi$  = diferença de potencial elétrico através da membrana.

A Figura 8 é um ponto de vista alternativo em que o ATP é usado diretamente pelo carregador do K para fornecer a energia necessária para a absorção. Como há uma correlação estreita entre a extrusão de H<sup>+</sup> e a absorção de K<sup>+</sup>, o próprio carregador pode ser



**Figura 8.** Possível mecanismo para a associação membrana plasmática-ATPase que utiliza a energia do ATP para bombear H<sup>+</sup> para fora das células da raiz.

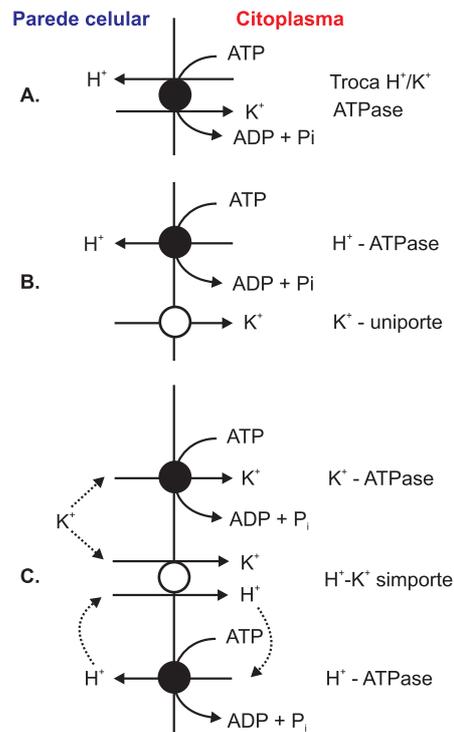
Fonte: LEONARD (1985).

a bomba de H<sup>+</sup> eletrogênica. Isto ocorrendo, o K<sup>+</sup> seria absorvido em troca de H<sup>+</sup>. Em resumo: a bomba eletrogênica pode ser o carregador diretamente responsável pela absorção de K<sup>+</sup>. Não há certeza, entretanto, de que a ATPase seja o carregador de K que diretamente utiliza o ATP para dar a energia necessária para a travessia. É possível, entretanto, como sugere Leonard (1985), que o transportador de K seja uma proteína específica: um grande complexo protéico transmembrana que constitui um canal aquoso com portão que se abre e se fecha, o que contorna a dificuldade para a absorção representada pela camada dupla lipídica do plasmalema. Isto lembra o postulado de Pfeffer (1900 citado por GAUCH, 1973) mais uma vez. A passagem pelo canal seria feita por difusão, sem consumo direto de energia.

A técnica do *patch clamp*, literalmente “retalho em presilha”, tem sido usada para explicar as propriedades da molécula de um único canal (BOER et al., 1989): uma micropipeta é pressionada contra a membrana e um selo se forma entre ambas quando leve sucção é aplicada na pipeta. Quando o K se encontra na solução em altas concentrações, como acontece nas condições para que opere o mecanismo duplo, a passagem através da membrana se daria pelos canais.

Não se tem dúvida que, no processo de absorção, como foi visto nos diversos modelos, há uma troca entre H<sup>+</sup> e K<sup>+</sup>. Entretanto, não há estequiometria nela e, de acordo com Kochian e Lucas (1988), o influxo de K, em geral, excede significativamente o efluxo de H<sup>+</sup>.

Läuchli (1989) sugere três possíveis modelos para explicar a absorção do K através do plasmalema, os quais são mostrados na Figura 9. Todos os três têm em comum o fato de que o bombeamento ativo do H<sup>+</sup> no plasmalema, como é aceito geralmente, pode ser usado para dirigir transporte ativo secundário de íons inorgânicos, inclusive de K<sup>+</sup>. Os três modelos apresentam, entretanto, diferenças, a saber:



**Figura 9.** Possíveis mecanismos pelos quais o influxo de K<sup>+</sup> na membrana plasmática das células da raiz é acoplado à membrana-ATPase (aplicável às concentrações externas de potássio abaixo de 1mM).

Fonte: A. e B. Modificadas de LUTTGE e CLARKSON (1989); C. Modificada de KOCHIAN e LUCAS (1988).

A – acoplamento direto do influxo de K<sup>+</sup> com efluxo de H<sup>+</sup> (troca H<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>) na ATPase;

B – influxo de K<sup>+</sup> intermediado por um uniporte de K eletricamente acoplado à H<sup>+</sup>-ATPase;

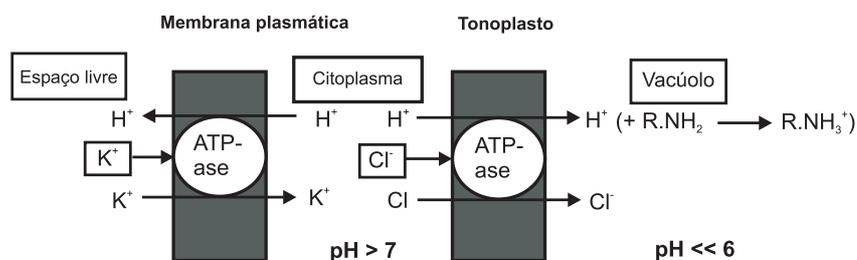
C – absorção do K<sup>+</sup> em condições de baixa concentração, com alta afinidade, pode ser governada por um sistema H<sup>+</sup>-K<sup>+</sup> de cotransporte (H<sup>+</sup>-K<sup>+</sup> simporte) ou por uma K<sup>+</sup>-ATPase separada, ou pelos dois sistemas, dispensando, assim, a estequiometria da troca H<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>.

Convém deixar claro que, nos três casos, a absorção deve se dar em baixas concentrações externas de K (< 1 mM). Em concentrações altas, o influxo de K<sup>+</sup> se daria pelos canais já mencionados (LUTTGE e CLARKSON, 1989).

Em células vacuoladas, o destino de parte do K absorvido é o vacúolo, além do citosol. A membrana vacuolar, o tonoplasto, contém duas ATPases bombeadoras de H<sup>+</sup> que transportam prótons para o vacúolo e dirigem um antiporte H<sup>+</sup>/cátion secundário. O antiporte serve como intermediário no transporte de K e sódio (Na) para o vacúolo sem seletividade. A energia para as duas bombas de H<sup>+</sup> vem do ATP ou do pirofosfato (LÄUCHLI, 1989).

A ATPase do tonoplasto é diretamente estimulada por Cl<sup>-</sup> e aumenta até um valor assintótico, quando cresce sua concentração de Cl<sup>-</sup> até um máximo de 50 mM (CHURCHILL e SZE, 1984). O KCl teria, assim, um efeito estimulante duplo: um sobre a ATPase do plasmalema (K<sup>+</sup>) e outro sobre aquele do tonoplasto (Cl<sup>-</sup>).

A Figura 10 mostra o efeito de dois íons no estímulo da ATPase em células de raízes de milho. Foi observado que a presença de KCl em soluções contendo ZnSO<sub>4</sub> aumenta a absorção de zinco (Zn) por folhas de café (GARCIA e SALGADO, 1981). É interessante especular uma explicação: a ativação da ATPase pelo Cl<sup>-</sup> levaria a uma maior absorção de Zn?



**Figura 10.** Esquema das funções estimulantes do potássio e do cloro sobre a atividade da ATPase em células de raízes de milho.

Fonte: MARSCHNER (1995).

Os papéis das ATPases e o dos canais foram revistos recentemente por Kafkafi et al. (2001):

a. Além de determinar o fornecimento de energia, como já discutido, a ATPase desempenharia também a função de transportadora de K, o que já foi sugerido antes;

b. Há três categorias de proteínas transmembranas que movem os solutos com velocidades diferentes:  $10^6$ - $10^8$  íons  $s^{-1}$  por canal protéico, contra 10.000 na operação das bombas protônicas e 500 no das carregadoras.

O modelo epsteiniano do mecanismo duplo vem sendo elucidado e confirmado com a ajuda de técnicas eletrofisiológicas e moleculares (XU, 2003):

a. Famílias de transportadores (leia-se carregadores) operam na absorção de K em paralelo;

b. Carregadores de baixa afinidade são representados por canais cujos abertura e fechamento são determinados pela variação na voltagem (possivelmente devido às diferenças de potencial causadas pela extrusão de prótons);

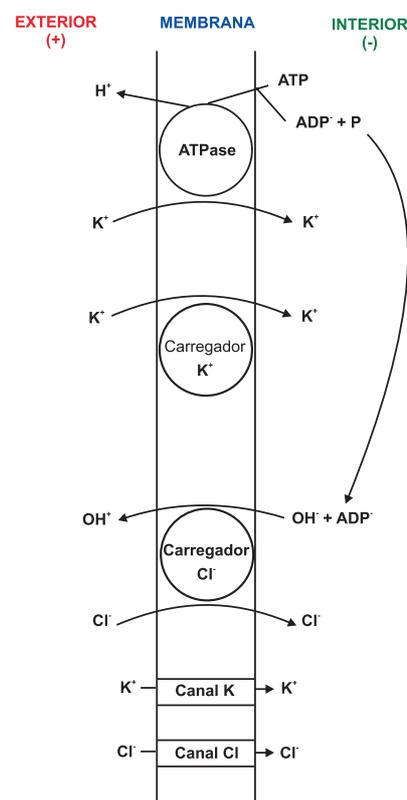
c. Carregadores de alta afinidade transportariam K nas condições de isoterma que descreve o processo em condições de baixa concentração deste nutriente;

d. É possível que mudanças na conformação da proteína transportadora sejam responsáveis pela operação de dois mecanismos, o de alta e o de baixa afinidade.

A Figura 11 é uma proposta para ilustrar a entrada de KCl no citoplasma: a ATPase funciona como promotora do fornecimento de energia para a operação da bomba protônica e como carregadora do K; não há estequiometria entre efluxo de  $H^+$  e influxo de  $K^+$ ; a absorção de  $Cl^-$  excede a de  $K^+$ , o que não está representado;  $K^+$  e  $Cl^-$  podem ser transportadores através de canais protéicos.

### 2.1.4. Biologia molecular da absorção de potássio

Os mecanismos de absorção de K, com certa ênfase no padrão duplo de absorção, têm sido estudados e começam a ser



**Figura 11.** Proposta de modelo para ilustrar a absorção do KCl.

mais esclarecedores graças ao uso de técnicas eletrofisiológicas e moleculares. Revisões recentes são devidas a Kafkafi et al. (2001) e Xu (2003). No Quadro 1 é apresentado um resumo de alguns conhecimentos atuais e maiores detalhes podem ser encontrados em Fox e Guerinot (1998) e em Schachtman (2000).

### 2.1.5. Fatores

Meio e genótipo influenciam a absorção do K, isto é, fatores externos e internos podem fazer com que as raízes (e as folhas também) absorvam mais ou menos K. O Quadro 2 apresenta os principais desses fatores.

#### 2.1.5.1. Fatores externos

##### a. Concentração de $K^+$ na solução

Como foi visto no item 2.1.2, a cinética de saturação se aplica à absorção, o mesmo acontecendo nas condições de funcionamento do mecanismo duplo.

##### b. Cálcio

Dentro de limites, o Ca mostra efeito sinérgico na absorção de K, o “efeito Viets”. Porém, se aumentar ainda mais o nível de

**Quadro 1.** Aspectos da biologia molecular da absorção de potássio.

Aspecto	Fonte
Identificação de dois canais para K, AKTI e KAT, em <i>Arabidopsis</i> (complementação funcional em levedura deficiente na absorção de potássio)	SENTENAC et al. (1992); ANDERSON et al. (1992)
Expressão do gene HKTI na raiz e na folha	SCHACHTMAN e SCHROEDER (1994)
Identificação do carregador HKTI de alta afinidade (complementação de levedura deficiente na absorção de K com o DNA da raiz de trigo)	SCHACHTMAN e SCHROEDER (1994)
Variação na conformação da proteína carregadora: mudança no mecanismo de alta para baixa afinidade	FU e LUAN (1998)
Família de carregadores HAK/KT/KUP – catalisando mecanismo de alta afinidade	SCHACHTMAN (2000)

**Quadro 2.** Fatores externos e internos que influenciam a absorção de potássio.

Meio	Fator	Fonte
Externo	Concentração	HOAGLAND e BROYER (1936)
	Cálcio	VIETS JUNIOR (1942)
	Sódio	EPSTEIN et al. (1963)
	Tensão de O <sub>2</sub>	HOAGLAND e BROYER (1936); LABANAUSKAS et al. (1965) LAWTON (1945)
	Temperatura	HOAGLAND e BROYER (1936); WEBER e CALDWELL (1964)
	Umidade do solo	PLACE e BARBER (1964)
Interno	Concentração na raiz	HOAGLAND e BROYER (1936); LEONARD (1985); LÄUCHLI (1989)
	Carboidrato na raiz	HOAGLAND e BROYER (1936)
	Raio, comprimento, crescimento e morfologia da raiz	BALIGAR e BARBER (1979b)
	Velocidade de absorção de água	
	Variabilidade	BALIGAR e BARBER (1979a); MALAVOLTA e AMARAL (1978)

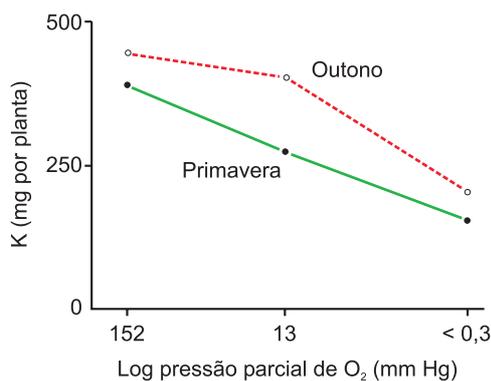
Ca na solução, diminui a absorção, possivelmente por inibição competitiva. O fato de o Ca ser essencial para a integridade funcional das membranas, entretanto, não explica especificamente o efeito Viets.

### c. Sódio

Ao que parece, o Na<sup>+</sup> diminui a absorção de K<sup>+</sup> somente quando este é fornecido em alta concentração, isto é, nas condições de funcionamento do mecanismo duplo, não o fazendo quando opera o carregador de alta afinidade.

### d. Tensão de O<sub>2</sub>

A necessidade de ar (O<sub>2</sub>) para a absorção de K<sup>+</sup> e de outros íons, já apontada por Hoagland e Broyer (1936) em sua clássica contribuição, é entendida facilmente, visto que sem O<sub>2</sub> não há respiração e sem respiração não há produção de ATP. A Figura 12 mostra como o O<sub>2</sub> afeta a absorção de K pelos citros. A compactação do solo ou o excesso de umidade, ambos reduzindo o volume de poros ocupados pelo ar, diminui a absorção de K e o crescimento (LAWTON, 1945).



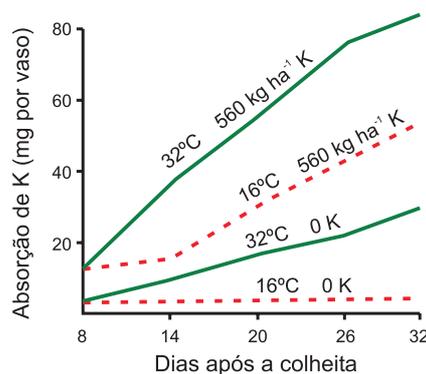
**Figura 12.** Efeito da tensão de O<sub>2</sub> sobre a absorção de potássio pelos citros. Fonte: LAWTON (1945).

### e. Temperatura

A elevação da temperatura estimula a atividade respiratória e aumenta a velocidade de difusão, aumentando, assim, a absorção, como se vê na Figura 13. Observa-se que a absorção de K por sorgo é muito maior a 32°C do que a 16°C, com ou sem adição de K ao solo.

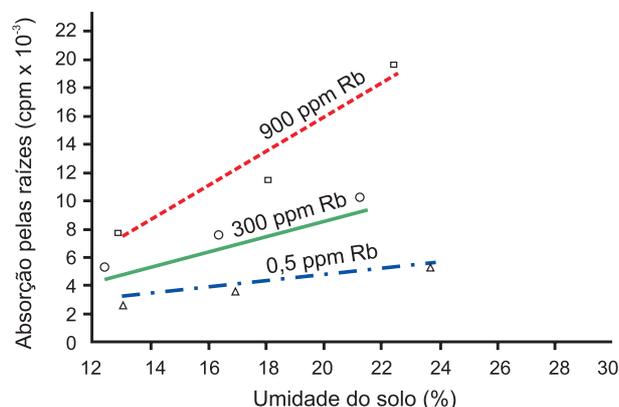
### f. Umidade

Baixa umidade do solo diminui a absorção, o que, entretanto, pode ser compensado aumentando-se a concentração de K no meio (PLACE e BARBER, 1964), conforme pode ser visto na Figura 14.



**Figura 13.** Influência da temperatura na absorção de potássio por sorgo com ou sem adição do elemento ao solo.

Fonte: WEBER & CALDWELL (1964).



**Figura 14.** Influência da umidade do solo na absorção de rubídio, um elemento semelhante ao potássio, pelas raízes em três doses do elemento.

Fonte: PLACE e BARBER (1964).

## 2.1.5.2. Fatores internos

### a. Concentração na raiz

Como as plantas têm capacidade limitada para absorção, definida por  $V_{max}$  e  $I_{max}$ , deixarão de fazê-lo se esses valores já tiverem sido atingidos previamente. Hoagland e Broyer (1936) usaram raízes de plantas, principalmente de cevada, cultivadas em baixos níveis salinos e em baixas tensões de O<sub>2</sub> (*low salt, high carbohydrate*). Em coerência com esse tipo de regulação, verifica-se que quando aumenta a concentração de K no tecido, diminui sua absorção e o efluxo de H<sup>+</sup> (LEONARD, 1985; LÄUCHLI, 1989).

### b. Carboidratos da raiz

Os carboidratos da raiz são a fonte de energia através da fosforilação oxidativa que se dá no transporte eletrônico terminal da respiração.

### c. Raiz, comprimento, crescimento, morfologia de raiz, velocidade de absorção de água

Esses fatores foram propostos por Baligar e Barber (1979b) e serão vistos em um item separado (2.1.5.3.).

### d. Variedade, cultivar, híbrido

Conforme pode ser visto na Tabela 7, há variações muito grandes na eficiência de utilização de N, P e K em variedades de feijão para a formação da colheita de grãos, o que reflete, em parte, maior ou menor absorção. A eficiência de utilização é definida pela expressão:

$$E = \text{colheita}^{-1} \text{ nutriente absorvido}^{-1} \text{ ciclo}^{-1}$$

**Tabela 7.** Variações nos valores de eficiência de utilização (E) de nitrogênio, fósforo e potássio.

Elemento	Eficiência de utilização	
	Mínima	Máxima
N	0,008	0,280
P	0,051	1,827
K	0,007	0,789

Fonte: MALAVOLTA e AMARAL (1978).

A Tabela 8 mostra variações em parâmetros de absorção de K em genótipos de milho. Não se pode, porém, esperar que a cultivar que apresenta maior  $V_{\max}$  e menor  $K_m$  seja a mais eficiente no campo para absorver K. Como se verá, a morfologia da raiz pode afetar a absorção e, além disso, a eficiência de utilização para formar a colheita pode também ser maior ou menor.

**Tabela 8.** Variação nos parâmetros de absorção de potássio em diferentes genótipos de milho.

Genótipo	Absorção (picomol $\text{cm}^{-1} \text{seg}^{-1}$ )	$K_m$ ( $\mu\text{mol}$ )
<b>FLÓRIDA</b>		
7B 339-1	1,20	3,3
41 244-2	1,80	2,7
6B 399-1	1,79	1,0
51 478-1	2,50	1,5
7B 339-1 x 41-244-2	1,34	7,2
51 478-1 x 6B 339-1	1,45	9,7
<b>INDIANA</b>		
H60	2,20	2,9
W64A	1,95	11,5
H84	2,00	2,8
H99	2,56	2,9
H60 x W64A	1,56	17,0
H84 x H99	1,55	9,3

Fonte: BALIGAR e BARBER (1979a).

### 2.1.5.3. Um modelo mecanístico

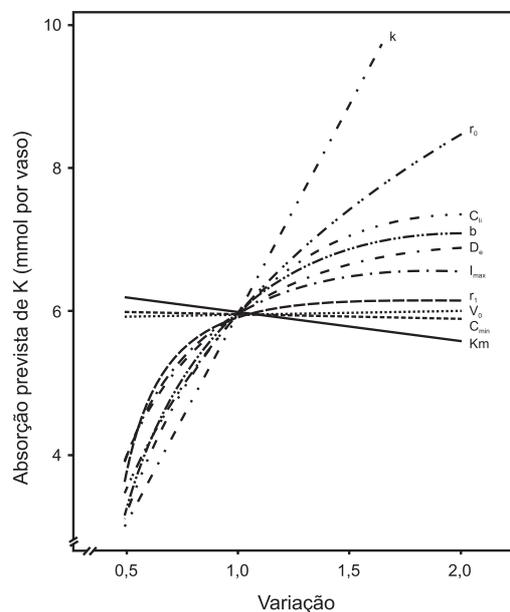
De acordo com Barber (1995), quando um modelo matemático descreve acuradamente a absorção de um nutriente, pode ser conduzida uma análise de sensibilidade para determinar os efeitos relativos da variação dos parâmetros, um de cada vez, na primeira. Tal análise foi feita usando um ensaio com soja em vasos com solo barro-limoso. Os valores iniciais de cada parâmetro estão no Qua-

dro 3. A análise de sensibilidade foi feita mudando-se os valores iniciais de 0,5 a 2,0 vezes. Os resultados aparecem na Figura 15. Vê-se que a absorção prevista de K foi mais sensível ou influenciada por k, taxa de crescimento radicular. O parâmetro mais sensível em seguida foi o  $r_o$ , raio da raiz. Os parâmetros que correspondem ao suprimento do solo – a concentração inicial de K na solução ( $C_{ii}$ ), o poder tampão (b) e o coeficiente de difusão efetiva ( $D_e$ ) – aparecem em seguida, sugerindo que, com os outros fatores permanecendo constantes, o fornecimento de K pelo solo é mais limitante do que os parâmetros de cinética de absorção,  $I_{\max}$ ,  $C_{\min}$  e  $K_m$ , cuja variação mostrou pouco efeito. Em condições de campo, mais de um parâmetro pode variar ao mesmo tempo, o que faria mudar a ordem dada quando somente um muda de cada vez.

**Quadro 3.** Parâmetros do solo e da planta do modelo matemático dos fatores que influenciam a absorção de potássio pela soja.

Símbolo	Parâmetro	Valor inicial
De	Coeficiente efetivo de difusão	$3,47 \times 10^{-8} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$
b	Poder tampão do solo	24,0
$C_{ii}$	Concentração inicial na solução do solo	$250 \mu\text{mol L}^{-1}$
$v_o$	Influxo de água para a raiz	$5,0 \times 10^{-7} \text{ cm s}^{-1}$
$r_o$	Raio da raiz	0,015 cm
$r_1$	Distância média entre raízes	0,2 cm
$I_{\max}$	Influxo máximo	$70,5 \text{ nmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$C_{\min}$	Concentração mínima, onde $I_n = 0$	$1,4 \mu\text{mol L}^{-1}$
$K_m$	Concentração – $C_{\min}$ quando $I_n = \frac{1}{2} I_{\max}$	$10,3 \mu\text{mol L}^{-1}$
$L_o$	Comprimento inicial da raiz	250 cm
k	Taxa de crescimento radicular	$0,03 \text{ cm s}^{-1}$

Fonte: SILBERBUSH e BARBER (1983 citados por BARBER, 1995).



**Figura 15.** Análise de sensibilidade da absorção prevista de potássio usando o modelo de Barber-Cushman, mostrando o efeito da variação de cada parâmetro, enquanto os outros permanecem constantes, sobre a absorção prevista de potássio.

Fonte: SILBERBUSH e BARBER (1983 citados por BARBER, 1995).

## 2.2. Absorção foliar

Há poucos trabalhos básicos e aplicados sobre a absorção foliar de K, talvez porque, na prática, o que se faz quase exclusivamente seja o fornecimento dos adubos potássicos via solo, de onde as raízes absorvem a “potassa” de que a cultura necessita.

Entretanto, já no século XIX, Bohm (1877 citado por WITTWER et al., 1963) relata a absorção de K pelas folhas e seu efeito no crescimento e na produção das culturas.

### 2.2.1. Vias e mecanismos

As superfícies superior e inferior da folha estão cobertas por uma camada predominantemente gordurosa e lipídica, que reveste inclusive a cavidade estomática (tubo capilar revestido de cera, como já foi chamado). A cutícula é geralmente mais espessa na página superior do que na inferior, onde o número de estômatos costuma ser maior.

Quimicamente, a cutícula consiste de dois componentes maiores: cutina e cera. A cutina é um polímero de ácidos graxos hidroxilados. A presença dos grupos hidroxila confere propriedade hemihidrofílica. As ceras são misturas de moléculas hidrofóbicas, como ácidos graxos de cadeia longa, hidrocarbonetos, ésteres e álcoois parcialmente embebidos na cutina (MENGEL e KIRKBY, 2001).

Obviamente, a primeira barreira à penetração de K (ou de outro soluto aquoso) na folha é representada pela cutícula cerosa. A entrada se dá entre as escamas imbricadas de cera e os poros hidrofílicos que a atravessam. Tais poros têm diâmetro menor do que 1 mm e densidade de  $10^{10}$  poros  $\text{cm}^{-2}$ . Apresentam cargas negativas, possivelmente devido à dissociação dos grupos carboxílicos do ácido poligalacturônico, com o que a entrada de cátions como o  $\text{K}^+$  é facilitada, ficando dificultada a de ânions (MARSCHNER, 1995).

A Tabela 9 mostra que o aumento na abertura a Rb não foi acompanhado de maior absorção deste metal, usado no lugar do K. A absorção pela face inferior é maior, possivelmente porque, nesta, a cutícula é mais delgada.

**Tabela 9.** Efeitos de tratamentos químicos sobre a largura da abertura estomática e a absorção de  $^{86}\text{Rb}$ .

Tratamento	Folhas		
	Fumo	Feijão	Tomate
<b>Testemunha</b>			
Abertura estomática (mícron)	6,7	8,2	2,4
Absorção de Rb ( $\mu\text{moles cm}^{-1}$ em 6-9 horas)	22,0	32,0	8,5
<b>Acetato de fenilmercúrio</b>			
Abertura estomática (mícron)	0,5	-	-
Absorção de Rb ( $\mu\text{moles cm}^{-1}$ em 6-9 horas)	21,0	-	-
<b>Ácido dimetilaminosuccínico</b>			
Abertura estomática (mícron)	-	0,9	-
Absorção de Rb ( $\mu\text{moles cm}^{-1}$ em 6-9 horas)	-	65,0	-
<b>Hidrazida maléica</b>			
Abertura estomática (mícron)	-	-	0,4
Absorção de Rb ( $\mu\text{moles cm}^{-1}$ em 6-9 horas)	-	-	9,8

Fonte: Adaptada de WITTWER et al. (1965).

Como se vê na Tabela 10, a penetração cuticular de Rb e de  $\text{Cl}^-$  é maior da superfície externa da cutícula para a interna. A polaridade pode ocorrer devido à presença de sítios ou de cargas para a fixação. Desse modo, ficaria explicada a facilidade de absorção, no campo, do KCl aplicado nas folhas.

Quando aplicado nas folhas de plantas inteiras, a velocidade de absorção de K é menor do que a de N da uréia, porém maior do que a de P. Segundo Wittwer et al. (1963), o tempo necessário para a absorção de 50% do elemento aplicado é: N – de 1 a 36 horas, dependendo da planta; P – de 7 a 15 dias; K – de 1 a 4 dias.

Do mesmo modo que ocorre na absorção pela raiz, o primeiro passo para a entrada do  $\text{K}^+$  na folha, ou de qualquer outro ele-

**Tabela 10.** Penetração de rubídio e de cloro em cutículas isoladas e membranas de diálise.

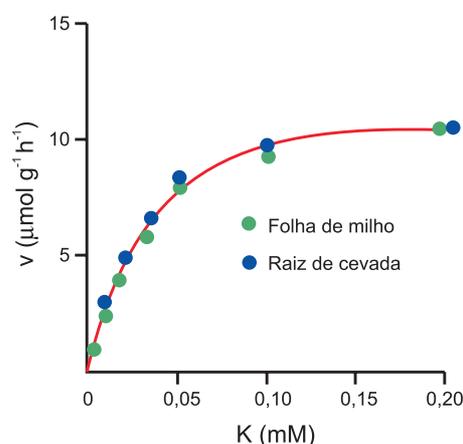
Íon		Tomate	Cebolinha	Membrana
		----- ( $\mu\text{mol 30 h}^{-1}$ ) -----		
Rb	Ext $\rightarrow$ Int	3,5	4,5	-
	Int $\rightarrow$ Ext	0,4	3,5	-
Cl	Ext $\rightarrow$ Int	3,0	3,0	200
	Int $\rightarrow$ Ext	1,6	2,3	200

Fonte: Simplificada de WITTWER et al. (1965).

mento, é o contato com a epiderme, o que se faz mediante o molhamento, e é tanto maior quanto menor for a tensão superficial da solução.

Daí por diante, o caminho percorrido é semelhante: apoplasto [parede celular e espaços intercelulares, espaço livre aparente (ELA) acessível por difusão, sem gasto de energia]; em seguida, absorção propriamente dita, com travessia do plasmalema, entrada no citoplasma, passagem pelo tonoplasto e entrada no vacúolo. Plasmodesmos fazem a comunicação entre uma célula e outra no conjunto do simplasto.

É aceito, de modo geral, que os mecanismos de absorção foliar sejam essencialmente os mesmos que operam nas raízes (RAINS, 1968; LEONARD, 1985; MARSCHNER, 1995; MENGEL e KIRKBY, 2001). Como mostra a Figura 16, a cinética de absorção de K pela folha de milho é a mesma verificada na raiz de cevada. No caso das folhas, o ATP é gerado na respiração, na fotofosforilação cíclica e na não-cíclica. O 2,4-DNP (dinitrofenol) inibe a fosforilação oxidativa, diminuindo a absorção de K, não o fazendo, porém, no caso da fotossintética, que pode suprir cerca de 50% do ATP necessário.



**Figura 16.** Velocidade de absorção de potássio por folha de milho e raiz de cevada.

Fonte: RAINS (1968).

### 2.2.2. Fatores

O Quadro 4 resume os principais fatores que influenciam a absorção foliar em geral. Marschner (1995) assinala que a absorção de K pela folha é comparativamente mais baixa devido à sua alta concentração no apoplasto (18 mM).

### 2.2.3. Aplicações

No Quadro 5 aparecem algumas aplicações da absorção foliar de K usadas na prática agrícola.

**Quadro 4.** Fatores que influenciam a absorção foliar de nutrientes.

Fator	Efeito
<b>EXTERNOS</b>	
Umidade do solo	Hidratação da cutícula – maior absorção
Umidade atmosférica	Hidratação da cutícula Excesso – escorrimento Pouca evaporação da solução → concentração → fitotoxicidade
Temperatura	$Q_{10} = 2^{(1)}$ Excesso – evaporação da solução
Luz	Fotossíntese – ATP Mais cera na cutícula – menor absorção
Solução	
pH	< 6 → < absorção de cátions > 6 → < absorção de ânions
Concentração	Absorção aumenta
Íon acompanhante	$K > Mg > Ca$ $Cl > NO_3 > SO_4 > H_2PO_4$
Outro íon	Inibição Sinergismo
Molhantes	Hidratação da cutícula Diminuição da tensão superficial – maior contato gota/superfície, maior absorção
<b>INTERNOS</b>	
Superfície foliar	
Pêlos	Aumento
Epiderme superior	Menor absorção
Epiderme inferior	Maior absorção
Hidratação da cutícula	Aumento na absorção
Idade da folha	Absorção diminui com a idade
Espécie e variedades	Maior ou menor absorção

<sup>(1)</sup>  $Q_{10}$  = velocidade de absorção a 30°C/velocidade a 20°C.

Fonte: MALAVOLTA et al. (1997).

#### a. Algodão

Sintomas tardios de deficiência de K podem aparecer na parte superior da planta, o que é confirmado pela análise dos pecíolos e dos limbos (BEDNARZ e OOSTERHUIS, 1996). Várias causas podem ser apontadas: dificuldade na absorção do K do solo devido a um veranico, por exemplo, o que às vezes ocorre no Cerrado, na Região Centro-Oeste; desequilíbrio entre parte aérea e raízes, o que dificulta o enchimento das maçãs superiores, particularmente se a carga for muito pesada, com muito dreno e pouca fonte (WRIGHT, 1999). Oosterhuis (2001) relata que em 40% dos casos em que se aplicou nitrato de potássio ( $KNO_3$ ) nas folhas houve aumento significativo na produção. O  $KNO_3$  marcado com o isótopo radioativo  $^{42}K$  caminha para a folha e para as maçãs dentro de 20 horas.

**Quadro 5.** Aplicações de potássio na folha.

Cultura	Finalidade	Fonte
Algodão	Fornecimento em condições de baixo aproveitamento por via radicular Senescência precoce Qualidade da fibra	BEDNARZ e OOSTERHUIS (1996) WRIGHT (1999) OOSTERHUIS (2001)
Café	Aumento na % de cereja	MALAVOLTA et al. (não publicado)
Cana-de-açúcar	Fornecimento depois que a cana “fecha”, por meio de avião agrícola	MALAVOLTA (1992)
Citros	Correção da deficiência, melhora da qualidade da fruta para mesa	PAGE et al. (1963); CUTULI (1966); EMBLETON e JONES (1968); CALVERT (1969); BAR-AKIVA e GOTFRIED (1971); COHEN (1976)

Trabalhos feitos com Rb, substituto do K nesse tipo de estudo, indicaram que em seis horas o elemento entra na folha e que quantidades maiores são encontradas entre seis e 48 horas após a aplicação, sendo o elemento translocado para as maçãs em crescimento. São recomendadas três a quatro aplicações de K durante as primeiras cinco semanas de desenvolvimento das maçãs, com intervalos de sete a dez dias, começando no início do florescimento. Cada aplicação deve fornecer cerca de 4,5 kg ha<sup>-1</sup> de K. A fonte mais recomendada é  $KNO_3$ , embora  $K_2SO_4$  e  $K_2S_2O_4$  também funcionem quase tão bem.

#### b. Café

As aplicações (duas a quatro) de  $KNO_3$  a 1%, com intervalo de cerca de dez dias, começando com os frutos apresentando um terço do diâmetro final, aumentaram significativamente a porcentagem de frutos cereja em relação aos secos e aos verdes. Dessa maneira, há melhoramento da qualidade quando se faz o chamado “cereja descascada”. Em lugar de  $KNO_3$ , pode-se usar KCl a 0,25% +  $NH_4NO_3$  a 0,25%.

#### c. Cana-de-açúcar

Podem ser aplicados N como uréia e KCl, ou ambos conjuntamente, por meio de avião agrícola depois que a cana “fecha”. Cerca de 95% cai nas folhas e colmos e somente 5% chega ao solo. Não ocorre queima das folhas se as bainhas tiverem cerca de 80% de umidade no momento da aplicação. Pode-se usar formulação contendo uréia e KCl dos tipos 20-0-33 e 25-0-25. Em solos mal drenados do Havai verificou-se que 19 kg de  $K_2O$  aplicados nas folhas deram melhores resultados do que 200 kg aplicados no solo (MALAVOLTA, 1982).

#### d. Citros

Page et al. (1963) mostraram que uma única pulverização de  $KNO_3$  a 5% (mais Triton B-1956 e 0,25% com adjuvante) foi capaz de corrigir deficiência de K. Em solos com altos teores de Ca, calcários ou não, é difícil haver absorção de K via solo, sendo eficiente a aplicação foliar (CALVERT, 1969). Embleton e Jones (1968) relataram melhoramento na qualidade graças à aplicação de 30 g de  $KNO_3$  em 400 L de água. Bar-Akiva e Gotfried (1971) usaram, para o mesmo fim, 15-20 L por planta de uma solução a 4%. Cutuli (1966), com base em experimentos conduzidos na Itália, chegou às seguintes conclusões:

- O K aplicado nas folhas é absorvido principalmente na presença de um agente de atividade superficial, como o Triton B-1956;
- A concentração de  $KNO_3$  pode variar entre 3% e 5%, dependendo do grau de queima;
- As aplicações devem ser feitas com intervalos de 10-15 dias, não coincidindo com o crescimento vegetativo pleno e nem com o repouso de inverno;

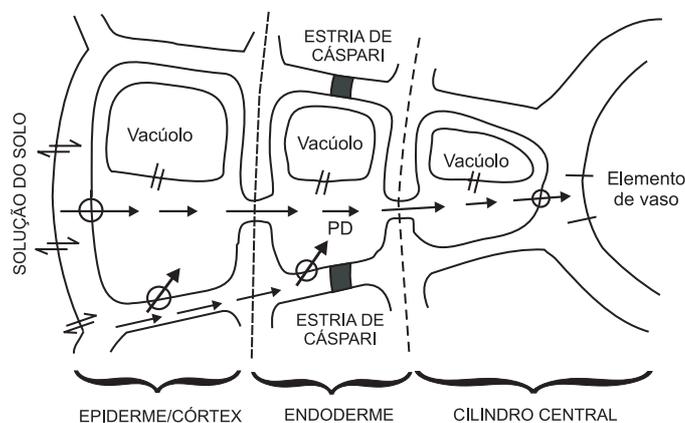
- Um nível ótimo de K na folha não é obstáculo para a absorção;
- O limoeiro parece mais sensível à aplicação foliar do que a laranja;
- As folhas novas absorvem mais K, sendo porém mais sensíveis à queimadura.

De um modo geral, nas condições do Brasil, aplica-se  $KNO_3$  a 2% quando os frutos começam a passar de verdes a amarelos na casca, fazendo-se três a quatro pulverizações, com intervalos de sete a dez dias.

### 3. TRANSPORTE

#### 3.1. Transporte radial na raiz

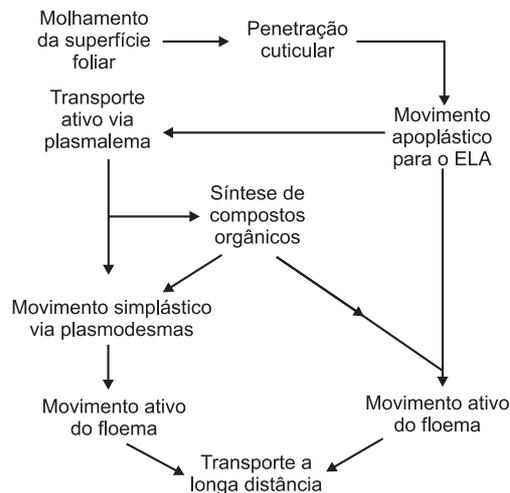
O  $K^+$  absorvido pela raiz pode chegar aos vasos do xilema somente por um caminho. A via apoplástica se resume à parede celular e aos espaços intercelulares e é interrompida na endoderme, devido ao bloqueio efetuado pelas estrias de Cáspari, as quais deixam passar muito pouca água e íons. Por esse motivo, o cilindro central somente é alcançado pelo caminho simplástico. Este é formado pelas comunicações citoplasmáticas, os plasmodesmos, que formam um *continuum* desde as células superficiais das raízes, atravessam a endoderme e chegam ao xilema (LÄUCHLI e PFLÜGER, 1978), como pode ser visto na Figura 17.



**Figura 17.** Caminho radial do movimento do íon através da raiz. As setas indicam caminhos alternativos que os íons nutrientes podem tomar conforme se movem da solução do solo para dentro dos elementos vasculares no estelo. As setas com círculos indicam transporte ativo dos íons através das membranas plasmáticas.  
**Fonte:** HOPKINS (1995).

#### 3.2. Transporte dentro e além da folha

O movimento de K dentro da folha pode se dar via apoplasto ou via simplasto. Entretanto, além da folha, o floema é responsável pelo transporte, como se vê na Figura 18. O  $^{42}K$  ou o  $^{86}Rb$  aplicado às folhas chega às raízes dentro de 24 horas: o K entra no floema e é transportado diretamente aos meristemas da raiz (SCOTT-RUSSELL e CLARKSON, 1971). A Tabela 11 mostra o transporte de K das folhas para os frutos do cafeeiro.



**Figura 18.** Possíveis vias para o transporte a longa distância.

**Tabela 11.** Absorção e transporte de potássio para os frutos, aplicado como KCl às folhas de cafeeiro.

$K_2O$ (g L <sup>-1</sup> )	Folhas		Frutos	
	1ª amostragem	2ª amostragem	1ª amostragem	2ª amostragem
	----- (% K) -----			
0	2,94	3,02	3,05	3,08
2,25	3,20	3,42	3,42	3,60
4,50	3,40	3,52	3,50	3,75
9,00	3,55	3,65	3,65	3,80

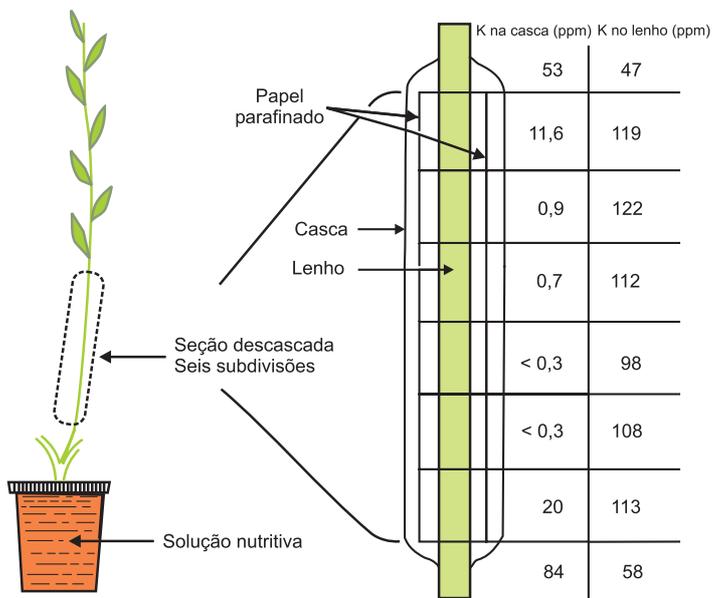
<sup>1</sup> Aplicação: 1 L por planta de 4 anos de idade, em três aplicações, com intervalo de sete dias. Amostragens a 15 e 60 dias após a última pulverização.

**Fonte:** MENARD et al. (1961).

#### 3.3. Transporte a longa distância

Epstein (1972, p. 166) escreveu:

Depois de passar além dos confins do simplasto, os íons se movem através do espaço da parede celular do cilindro central até o xilema e depois para cima até a parte aérea seguindo principalmente o caminho da água na corrente transpiratória. STOUT e HOAGLAND (1939) demonstraram isso num experimento clássico com radioisótopos – entre os primeiros ensaios [o primeiro] nos quais radioisótopos de elementos fisiologicamente importantes foram usados. Em um dos experimentos, um pequeno salgueiro foi cultivado em solução nutritiva. A casca de um ramo foi cortada longitudinalmente e um papel parafinado [não havia plástico na época] foi inserido entre o lenho e a casca, de modo a formar uma luva impermeável separando o xilema do floema. O ramo foi envolvido em papel parafinado para evitar perda de umidade. Potássio radioativo foi então adicionado à solução nutritiva e depois de cinco horas o caule foi seccionado, como mostra a Figura 7-9 [Figura 19] e as secções do lenho e da casca foram analisadas para radiopotássio. Os resultados estão indicados na figura. Eles mostram concentrações aproximadamente iguais no lenho e na casca abaixo da faixa e acima. Entretanto, onde a luva parafinada separou a casca (floema) do lenho (xilema), quase todo o potássio estava no xilema. O xilema mostrou-se, pois, o caminho principal para o movimento do potássio caule acima, mas movimento lateral rápido para o floema também ocorre, como mostram os dados obtidos nas secções em que a casca não foi separada do lenho pela luva impermeável. Resultados semelhantes foram obtidos com sódio e fósforo.



**Figura 19.** Representação esquemática do movimento ascendente de potássio radioativo em caule de salgueiro.

Fonte: STOUT e HOAGLAND (1939 citados por EPSTEIN, 1972).

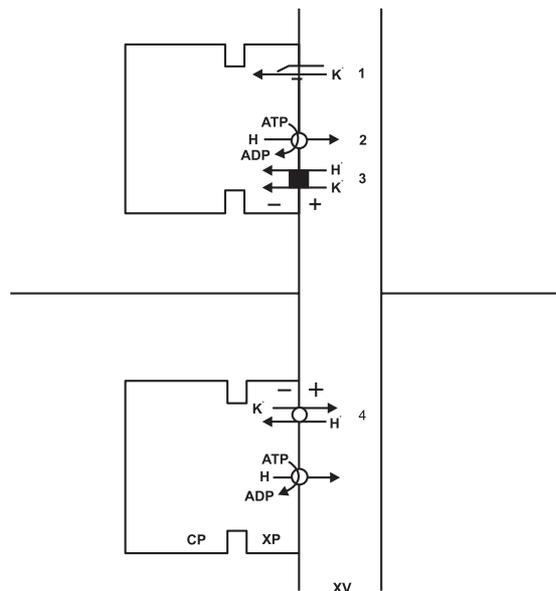
Julgava-se que a entrada de K no xilema se desse passivamente. Entretanto, o gradiente eletroquímico entre os vasos do xilema e as células do parênquima ao seu redor, em adição ao fato de que tais células contêm ATPase estimulada pelo K, indicam transporte ativo deste nutriente para o cilindro central (LÄUCHLI e PFLÜGER, 1978). Para dirigir o movimento de K “morro acima”, ou seja, para sua entrada no xilema, um sistema  $K^+/H^+$  antiporte pode operar, a energia sendo fornecida pelo ATP. Conduzido na corrente transpiratória, o  $K^+$  chega na parte aérea, para a qual o nutriente tem que passar. Canais seletivos podem operar usando a diferença do potencial elétrico como força promotora ou graças a um simporte  $K^+/H^+$  que usa a força motriz protônica se a concentração do  $K^+$  no xilema for muito baixa (BOER et al., 1989), conforme é mostrado na Figura 20.

O K é o cátion mais abundante no floema (VIRO e HAEDER, 1971). A passagem lateral de K do xilema para o floema (ver acima) é facilitada por um processo de carregamento que tem lugar no plasmalema dos vasos de seiva. Como se vê na Figura 21, a entrada de K no floema está relacionada com o efluxo de próton e com a energia gerada pela ATPase, havendo uma estequiometria  $K^+:H^+$  de 1:1. Açúcares são transportados para os vasos de seiva em co-transporte com  $H^+$ . O K move-se no floema da folha para outros órgãos com alta demanda de assimilados, como nas regiões de crescimento ou de armazenamento (colmos de cana-de-açúcar, tubérculos, raízes de mandioca), fazendo-o junto com produtos da fotossíntese (MARTIN, 1989).

#### 4. REDISTRIBUIÇÃO

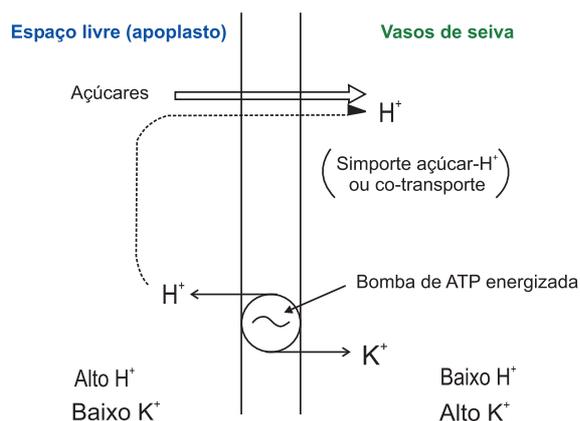
O fato de que uma alta proporção de K da planta é insolúvel em água (Tabela 1) e o de que este nutriente está presente como cátion dominante no floema ajudam a entender sua redistribuição entre órgãos em um processo fonte-dreno marcante, o qual está representado na Figura 1 pela relação 8.

A redistribuição ou a translocação da folha para outros órgãos, quer seja da folha mais velha para a mais nova, da folha para o fruto, entre outros, é evidenciada facilmente pela ocorrência dos sintomas de deficiência. O denominador comum é muito



**Figura 20.** Sistemas de transporte de  $K^+$  para os vasos do xilema: 1. Canal seletivo de  $K^+$ ; 2.  $H^+$ -ATPase, 3. Simporte  $K^+/H^+$ . XV = vaso do xilema; XP = célula do parênquima do xilema; CP = célula do parênquima cortical.

Fonte: BOER et al. (1989).



**Figura 21.** Esquema hipotético para a bomba de  $H^+$ , possivelmente energizada pela ATPase, no plasmalema de vasos de seiva ligado ao influxo de potássio. Açúcares são transportados dentro dos vasos de seiva por um co-transporte com  $H^+$  como resultado da bomba de  $H^+$ .

Fonte: MALEK e BAKER (1977 citados por LÄUCHLI e PFLÜGER, 1978).

conhecido: inicialmente as folhas mais velhas mostram clorose das margens e das pontas, que é acompanhada de necrose com aspecto de ferrugem, daí o nome *cotton rust* (ferrugem do algodoeiro), como é conhecida nessa cultura. A drenagem para o fruto se reflete, além do sintoma, na diminuição do teor de K na folha, como se vê na Tabela 12, que se refere ao cafeeiro. Esse fato tem implicações na interpretação dos dados de diagnose foliar para avaliar o estado nutricional das culturas, como acontece em laranjeira e é mostrado na Tabela 13.

O movimento de K, entretanto, não se dá apenas para o fruto, que pode não estar presente. A direção, de modo geral, é para tecidos meristemáticos das folhas mais novas e do caule e até das raízes. As folhas novas em expansão recebem K das mais velhas, além daquele trazido no transporte a longa distância desde as raízes (SCOTT-RUSSELL e CLARKSON, 1971). Desse modo, o K circula dentro da planta, o floema se encarregando de redistribuí-lo.

**Tabela 12.** Comparação entre os níveis de elementos encontrados nas folhas (4º par) de ramos frutíferos e não frutíferos de cafeeiro.

Tratamento	N (%)		P (%)		K (%)	
	Não frutífero	Frutífero	Não frutífero	Frutífero	Não frutífero	Frutífero
Testemunha	2,52	2,24	0,146	0,138	0,96	0,79
N	2,66	2,52	154	117	1,33	0,57
P	2,38	2,10	151	131	1,08	0,54
K	2,52	2,24	140	148	1,21	1,15
NP	2,38	2,15	142	122	1,02	0,72
NK	2,66	2,38	124	100	1,89	1,03
PK	2,38	1,96	132	119	1,90	1,04
NPK	2,52	1,96	118	119	1,66	0,88

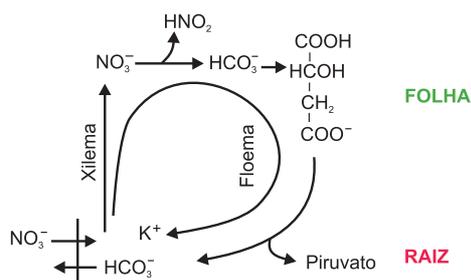
Fonte: MALAVOLTA (1986).

**Tabela 13.** Comparação entre os teores foliares de nutrientes em folhas de ramos frutíferos (F) e não frutíferos (NF) de laranja.

Elemento	Tipo de folha	Teor foliar				
		Deficiente	Baixo	Ótimo	Alto	Excessivo
----- (%) -----						
N	F	0,60-1,90	1,90-2,1	2,2-2,7	2,8-3,5	> 3,6?
	NF	< 2,2	2,2-2,3	2,4-2,6	2,7-2,8	> 2,8?
P	F	< 0,07	0,07-0,11	0,12-0,18	0,19-0,29	> 0,3?
	NF	< 0,09	0,09-0,11	0,12-0,16	0,17-0,29	> 0,3
K	F	0,15-0,30	0,40-0,90	1,0-1,7	1,8-1,9	> 2,0?
	NF	< 0,7	0,7-1,1	1,2-1,7	1,8-2,3	> 2,3?
Ca	F	< 2,0	2,0-2,9	3,0-6,0	6,1-6,9	> 7,0?
	NF	< 1,6	1,6-2,9	3,0-5,5	5,6-6,9	> 7,0?
Mg	F	0,05-0,15	0,16-0,20	0,30-0,60	0,60-1,0	> 1,0?
	NF	< 0,16	0,16-0,25	0,26-0,60	0,7-1,1	> 1,2
----- (ppm) -----						
Cu	F	< 4,0	4,1-5,0	5,1-15	15-20	> 20?
	NF	< 3,6	3,6-4,9	5-16	17-22	> 22
Fe	F	< 40	40-60	60-150	150	?
	NF	< 36	36-59	60-120	130-200	> 250
Mn	F	5-20	21-24	25-100	100-200	300-1.000
	NF	< 16	16-24	25-200	300-500	> 1.000?
Zn	F	4-15	15-24	25-100	110-200	> 200?
	NF	< 16	16-24	25-100	110-200	> 300?

Fonte: RIVERO (1968).

A circulação de K pode ser parte de um processo de controle do pH das células (BEN ZIONI et al., 1971; KIRKBY et al., 1981). Quando  $\text{NO}_3^-$  é reduzido na folha, forma-se malato em resposta ao aumento do pH interno do tecido. Parte do malato é transferida ao floema e acompanhada pelo K transportado para a raiz, local onde sofre descarboxilação: o  $\text{HCO}_3^-$  produzido é liberado no meio em troca do  $\text{NO}_3^-$  absorvido, assim controlando a absorção do último. O K recirculado serve como contra-íon para o transporte do  $\text{NO}_3^-$  no xilema até a parte aérea, como indicado na Figura 22.



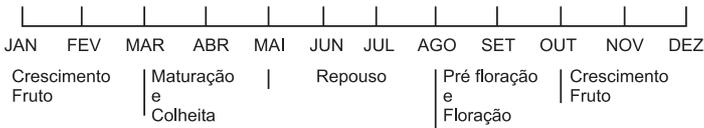
**Figura 22.** Potássio como contra-íon para translocação de nitrato e malato. Fonte: MENGEL (1985).

Durante o seu desenvolvimento, o fruto pode competir com as raízes pelos produtos de fotossíntese, de modo que estas passem a absorver menos K devido à falta de substrato respirável. Entretanto, pelo menos para algumas espécies, como acontece com o cafeeiro, a fase de crescimento do fruto é o período de maior absorção de K (leia-se exigência), como observado por Carvajal (1984), o que é indicado na Figura 23. Durante o crescimento do fruto, o K é o elemento cujo conteúdo aumenta mais vezes no fruto, como se vê na Tabela 14.

Mesmo em condições normais, parte das exigências de K (e também de N e P) é satisfeita graças à mobilização de reservas (folhas, ramos, caule). A Tabela 15 mostra a extensão da contribuição das reservas para atender as necessidades de crescimento e produção de citros.

Fato semelhante foi verificado por Lima Filho e Malavolta (2003) em um estudo de mobilização e reutilização das reservas do cafeeiro marcadas com  $^{15}\text{N}$  e  $^{86}\text{Rb}$  para o crescimento novo e a formação do fruto, em condição de casa de vegetação, usando plantas normais e deficientes de 3 anos de idade. Os pesquisadores verificaram que as reservas de K são usadas em maior proporção do que as de N. A exportação de N pelos órgãos de residência em plantas

N	20%	20%	34%	26%
P	14	12	42	32
K	25	19	25	31



**Figura 23.** Absorção de nitrogênio, fósforo e potássio por plantas de 3 a 4 anos de idade no ano agrícola (os números são porcentagem do total).

Fonte: CARVAJAL (1984).

**Tabela 14.** Variação (aumento) no conteúdo de macro e micronutrientes em frutos de cafeeiro durante o crescimento.

Elemento	Fonte	
	MORAES e CATANI (1964) CATANI et al. (1967) <sup>1</sup>	CHAVES e SARRUGE (1984) <sup>2</sup>
----- (Número de vezes) -----		
N	10	4
P	10	3
K	15	5
Ca	7	2
Mg	9	4
S	7	4
B	16	-
Cu	12	-
Fe	8	-
Mn	5	-
Mo	7	-
Zn	6	-

<sup>1</sup> Bourbon Vermelho.

<sup>2</sup> Catuaí Amarelo, a partir de 42 dias.

Fonte: MALAVOLTA (1993).

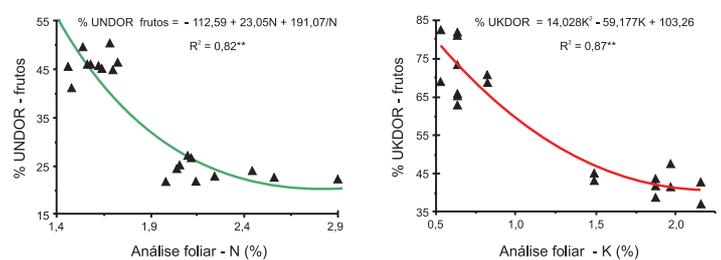
normais obedece às seguintes proporções do total: folhas 47%-58%; ramos e gemas floríferas 21%-27%; raízes 21%-32%. No caso de plantas deficientes em N, os números foram: folhas 49%-65%; ramos e gemas 21%-27%; raízes 14%-25%. Por sua vez, a reutilização de K em plantas não deficientes foi: folhas 54%-64%; ramos e gemas floríferas 20%-21%; raízes 30%-40%. No caso de plantas deficientes em K, os números foram: folhas 62%-79%; ramos e gemas 1,2%-4,4%; raízes 20%-33%. Nos tecidos formados depois da iniciação das gemas florais, a demanda de N é satisfeita pelas reservas nas plantas normais, sendo os números: frutos 20,6%-24,8%; folhas 15,6%-19,4%; brotos 19%-20%. Nas plantas deficientes em N: frutos 43,5-48,5%; folhas 48,1-51,9%; brotos 46-53%. As necessidades de K para os tecidos novos são atendidas da seguinte forma nas plantas normais: frutos 40%-45,8%; folhas 27%-37,6%; ramos 26%-33,1%. Para as plantas deficientes, os resultados são: frutos 65,7%-81,5%; folhas 52,6%-68,4%; ramos 62%-86,1%. A Figura 24

**Tabela 15.** Necessidades nutritivas dos citros.

Idade (anos)	MS planta (kg)	Produção MF (kg)	Consumo anual crescimento (g)			Coberta pelas reservas (%)			Necessidade anual (g)		
			N	P	K	N	P	K	N	P	K
2	1,2	-	6,8	0,8	3,6	25	12	22	5,1	0,7	2,8
6	32	28	210	18	121	32	16	28	142	15	87
12	102	120	667	53	347	32	17	29	453	44	246

Fonte: LEGAZ-PAREDES e PRIMO-MILLO (1988).

contém o modelo matemático que representa a relação entre utilização das reservas de N e de K e seus níveis foliares, podendo-se observar que ela diminui quando as plantas não padecem de deficiência, situação em que a exigência do fruto é largamente satisfeita pelas reservas do meio e não da própria planta.



**Figura 24.** Utilização do nitrogênio (% UNDOR) e do potássio (% UKDOR) em órgãos de reserva para a frutificação em função do estado nutricional.

## 5. REFERÊNCIAS

- ANDERSON, J.A.; HUPRIKAR, S.S.; KOCHIAN, L.V.; LUCAS, W.J.; GABER, R.F. Functional expression of a probable *Arabidopsis thaliana* potassium channel in *Sacharomyces cerevisiae*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 89, p. 3736-3740, 1992.
- BALIGAR, V.C.; BARBER, S.A. Genotypic differences of corn for ion uptake. **Agronomy Journal**, Madison, v. 71, p. 870-873, 1979a.
- BALIGAR, V.C.; BARBER, S.A. Potassium uptake by onion roots characterized by potassium/rubidium ratio. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v. 42, p. 618-622, 1979b.
- BAR-AKIVA, A. Methods of diagnosing nutrient deficiencies in citrus. In: INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE. **Transition from extensive and intensive agriculture with fertilizers**. Proceedings of the 7<sup>th</sup> Colloquium, Israel, 1969. Bern, 1969. p. 160-167.
- BAR-AKIVA, A.; GOTTFRIED, A. Effect of nitrogen and potassium nutrition on fruit yield and quality and leaf mineral composition of Valencia orange trees. **Agrochimica**, Pisa, v. 15, n. 6, 1971.
- BARBER, S.A. Mecanismos de absorção de potássio pelas plantas. In: YAMADA, T.; IGUE, K.; MUZILLI, O.; OSTERWOOD, N.R. (Ed.). **Potássio na agricultura brasileira**. Piracicaba: Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1982. p. 213-226.
- BARBER, S.A. Mechanism of potassium absorption by plants. In: KILMER, V.J.; YOUNTS, S.E.; BRADY, N.C. (Ed.). **The role of potassium in agriculture**. Madison: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, 1968. p. 293-310.
- BARBER, S.A. **Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach**. New York: John Wiley and Sons, 1995. 414 p.
- BARBER, S.A. The role of root interception, mass-flow and diffusion in regulating the uptake of ions from soils. In: INTERNATIONAL ATOMIC ENERGY AGENCY. **Limiting steps in ion uptake by plants from soil**. Viena: FAO/IAEA, 1966. p. 39-45. (Technical Report Series, 65).
- BEDNARZ, C.W.; OOSTERHUIS, D.M. Partitioning of potassium in the cotton plant during the development of a potassium deficiency. **Journal of Plant Nutrition**, Athens, v. 19, n. 12, p. 1629-1638, 1996.
- BEN ZIONI, A.; VAADIA, Y.; LIPS, S.H. Nitrate uptake by roots as regulated by nitrate reduction products in the shoot. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 24, p. 288-290, 1971.
- BOER, A.H.; PRINS, H.B.A.; VOGELZANG, S.A. The use of K<sup>+</sup>-sensitive electrodes for the study of K<sup>+</sup>-transport mechanisms in plants. In: INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE. **Methods of K<sup>+</sup> research**. Proceedings of the 21<sup>st</sup> Colloquium. Louvain-la-Neuve, 1989. Bern, 1989. p. 101-115.
- CALVERT, D.V. **Spray applications of potassium nitrate for citrus on calcareous soils**. Proceedings of the 1<sup>st</sup> International Citrus Symposium, Riverside. Riverside: University of California, 1969. v. 3. p. 1587-1597.
- CARVAJAL, J.F. **Cafeto: cultivo y fertilizacion**. 2. ed. Bern: Instituto Internacional de la Potasa, 1984. 254 p.
- CHURCHILL, K.A.; SZE, H. Anion sensitive H<sup>+</sup> pumping ATPase of oat roots. **Plant Physiology**, Rockville, v. 76, p. 490-497, 1984.
- COHEN, A. **Fertilising for high yield citrus**. Bern: International Potash Institute, 1976. 45 p.

- CUTULI, G. Prove sperimentale di campo e di laboratorio nell'assorbimento del potasio per via fogliare su piante di agrumi. **Tecnico Agricole**, v. 18, n. 4, 1966. (Potash Review Subject 8/19).
- EMBLETON, T.W.; JONES, W.N. Potassium builds up fruit quality. **Better Crops With Plant Food**, Norcross, v. 52, n. 1, p. 18-19, 1968.
- EPSTEIN, E. **Mineral nutrition of plants: principles and perspectives**. New York: John Wiley and Sons, 1972. 412 p.
- EPSTEIN, E.; HAGEN, C.E. A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. **Plant Physiology**, Rockville, v. 27, p. 452-474, 1952.
- EPSTEIN, E.; RAINS, D.W.; ELZAM, O.E. Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 49, p. 684-692, 1963.
- FISHER, J.D.; HANSEN, D.; HODGES, T.K. Correlation between ion fluxes and ion stimulated adenosine triphosphatase activity in plant roots. **Plant Physiology**, Rockville, v. 46, p. 812-814, 1970.
- FOX, T.C.; GUERINOT, M.L. Molecular biology of cation transport in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 49, p. 669-696, 1998.
- FRIED, M.; BROESHART, H. **The soil-plant system in reaction to inorganic nutrition**. London: Academic Press, 1967. 358 p.
- FÜ, H.H.; LUAN, S. AtKUP1: a dual affinity K transporter from *Arabidopsis*. **Plant Cell**, Rockville, v. 10, p. 63-73, 1998.
- GARCIA, A.W.R.; SALGADO, A.R. Absorção de zinco pelo caféiro através de sais e misturas quelatizadas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS CAFEEIRAS, 9., São Lourenço, 1981. **Anais...** Rio de Janeiro: Induscom, IBC-GERCA, 1981.
- GAUCH, H.G. **Inorganic plant nutrition**. Stroudsburg: Dondon, Hutchinson and Ross, 1973. 488 p.
- GRIMME, H. Factors controlling potassium availability to plants. In: SAMAT, A.; EL-FOULY, M.M. (Ed.). **Role of potassium in crop production**. Proceedings of the International Workshop of the National Research Centre and International Potash Institute, Cairo. Bern: International Potash Institute, 1979. 187 p.
- GRIMME, H. The dynamics of potassium in the soil-plant system. In: INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE. **Potassium in the agriculture systems of the humid tropics**. Proceedings of the 19<sup>th</sup> Colloquium, Bangkok, 1985. Bern, 1985. p. 127-154.
- HOAGLAND, D.R. **Lectures on the inorganic nutrition of plants**. Waltham: The Cronica Botanica Company, 1944. 226 p.
- HOAGLAND, D.R.; BROYER, T.C. General nature of the process of salt accumulation by roots with description of experimental methods. **Plant Physiology**, Rockville, v. 11, p. 471-507, 1936.
- HOPKINS, W.G. **Introduction to plant physiology**. New York: John Wiley and Sons, 1995. 464 p.
- KAFKAFI, U.; XU, G.; IMAS, P.; MAGEN, H.; TARCHITZKY, J. **Potassium and chloride in crops and soils: the role of potassium chloride fertilizer in crop nutrition**. Basel: International Potash Institute, 2001. 220 p. (IPI Research Topics, 22).
- KIRKBY, E.A.; ARMSTRONG, M.J.; LEGGETT, J.E. Potassium recirculation in tomato plants in relation to potassium supply. **Journal of Plant Nutrition**, Athens, v. 3, p. 955-966, 1981.
- KOCHIAN, L.V.; LUCAS, W.J. Potassium transport in roots. **Advances in Botanical Research**, London, v. 15, p. 93-178, 1988.
- LABANAUSKAS, C.K.; STALZY, L.H.; KLOTZ, L.J.; DEWOLFE, T.A. Effects of soil temperature and oxygen on the amounts of macronutrients and micronutrients in citrus seedlings (*Citrus sinensis*). **Soil Science Society of America Proceedings**, Madison, v. 29, p. 60-64, 1965.
- LAWTON, K. The influence of soil aeration on the growth and absorption of nutrients by corn plants. **Soil Science Society of America Proceedings**, Madison, v. 10, p. 263-268, 1945.
- LÄUCHLI, A. Selectivity and energy coupling of cation uptake. In: INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE. **Methods of K-research in plants**. Proceedings of the 21<sup>st</sup> Colloquium, Louvain-la-Neuve, 1989. Bern, 1989. p.13-36.
- LÄUCHLI, A.; PFLÜGER, R. Potassium transport through plant cell membranes and metabolic role of potassium in plants. In: INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE. **Potassium research: review and trends**. Bern, 1978. p. 111-163.
- LEGAZ-PAREDES, F.; PRIMO-MILLO, E. **Normas para la fertilizacion de los agrios**. Generalitat Valenciana. València: Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias, 1988. 29 p. (Fullets Divulgacion n. 5-88).
- LEONARD, R.T. Absorption of potassium into root cells. In: MUNSON, R.D. (Ed.). **Potassium in agriculture**. Madison: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, 1985. p. 327-335.
- LIMA FILHO, O.F.; MALAVOLTA, E. Studies on the mineral nutrition of the coffee plant (*Coffea arabica* L. cv. Catuaí Vermelho). LXIV. Remobilization and reutilization of nitrogen and potassium by normal and deficient plants. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 63, n. 3, p. 81-490, 2003.
- LUTTGE, U.; CLARKSON, D.T. Mineral nutrition: potassium. **Progress in Botany**, Berlin, v. 50, p. 51-73, 1989.
- MALAVOLTA, E. Nutrição, adubação e calagem para o caféiro. In: MALAVOLTA, E.; ROCHA, M.; YAMADA, T. (Ed.). **Cultura do caféiro: fatores que afetam a produtividade**. Piracicaba: Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1986. p. 165-274.
- MALAVOLTA, E. **Nutrição mineral e adubação da cana-de-açúcar**. São Paulo: ULTRAFERTIL, 1982. 80 p.
- MALAVOLTA, E. **Nutrição mineral e adubação do caféiro: colheitas econômicas máximas**. São Paulo: Editora Agronômica Ceres, 1993. 210 p.
- MALAVOLTA, E.; AMARAL, F.A.L. Nutritional efficiency of 104 bean varieties (*Phaseolus vulgaris* L.). In: INTERNATIONAL COLLOQUIUM OF PLANT ANALYSIS AND FERTILIZER PROBLEMS, 8., Auckland, 1978. **Proceedings...** Auckland: Department of Science and Industrial Research, 1978. v. 2, p. 313-317. (Information Series, 134).
- MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. 2. ed. Piracicaba: Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1997. 319 p.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2. ed. New York: Academic Press, 1995. 889 p.
- MARTIN, P. Long-distance transport and distribution of potassium in crop plants. In: INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE. **Methods of K-research in plants**. Proceedings of the 21<sup>st</sup> Colloquium, Louvain-la-Neuve, 1989. Bern, 1989. p. 83-100.
- MENARD, L.N.; CROCOMO, O.J.; GOMES, F.P.; CAMPOS, H. de. Pulverização foliar em caféiro. II. Aplicação de adubos potássicos. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"**, Piracicaba, v. 18, p. 277-286, 1961.
- MENGEL, K. Potassium movement within plants and its importance in assimilate transport. In: MUNSON, R.D. (Ed.). **Potassium in agriculture**. Madison: American Society of Agronomy, 1985. p. 397-411.
- MENGEL, K.; KIRKBY, E.A. **Principles of plant nutrition**. 5. ed. Dordrecht: Kluwer Academic, 2001. 849 p.
- MICHAELIS, L.; MENTEN, M.L. Die Kinetik der Invertinwirkung. **Biochemische Zeitschrift**, Berlin, v. 49, p. 333-369, 1913.
- MITCHELL, P. Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 41, p. 445-502, 1966.
- MITCHELL, P. Coupling phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism. **Nature**, London, v. 191, p. 144-148, 1961.
- MUNSON, R.D. Potassium availability and uptake. In: POTASH AND PHOSPHATE INSTITUTE. **Potassium for agriculture: a situation analysis**. Atlanta, 1980. p. 28-66.
- NYE, P.H.; TINKER, P.B. **Solute movement in the soil-root system**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1977. 342 p.
- OOSTERHUIS, D. Physiology and nutrition of high yielding cotton in the USA. **Informações Agronômicas**, Piracicaba, n. 95, p. 18-24, 2001.
- PAGE, A.L.; MARTIN, J.P.; GANGE, T.G. Foliar absorption and translocation of potassium by citrus. **Proceedings of the American Society of Horticultural Science**, Geneva, v. 82, p. 165-171, 1963.
- PLACE, G.A.; BARBER, S.A. The effect of soil moisture and rubidium concentration on diffusion and uptake of rubidium 86. **Soil Science Society of America Proceedings**, Madison, v. 28, p. 239-243, 1964.
- PRETE, C.E.C. **A condutividade elétrica do exsudato de grãos de café (*Coffea arabica* L.) e sua relação com a qualidade da bebida**. 1992. 99 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia)-Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1992.
- RAINS, D.W. Kinetics and energetics of light enhanced potassium absorption by corn leaf tissue. **Plant Physiology**, Rockville, v. 43, p. 394-400, 1968.
- RIVERO, J.M. **Los estudios de carencia en los agrios**. 2. ed. Madrid: Ediciones Mundi-Prensa, 1968. 192 p.
- ROMERO, J.C.P.; ROMERO, J.P.; GOMES, F.P. Condutividade elétrica (CE) do exsudato de grãos de *Coffea arabica* em 18 cultivares analisadas no período de 1993 a 2002. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v. 78, n. 3, p. 293-303, 2003.
- SCHACHTMAN, D.P. Molecular insights into the structure and function of plant K transport mechanisms. **Biochemica et Biophysica Acta**, Amsterdam, v. 1456, p. 127-139, 2000.
- SCHACHTMAN, D.P.; SCHROEDER, J.I. Structure and transport mechanism of high affinity potassium uptake transporter from higher plants. **Nature**, London, v. 370, p. 655-658, 1994.
- SCOTT-RUSSELL, R.; CLARKSON, D.T. The uptake and distribution of potassium in crop plants. In: INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE. **Potassium in biochemistry and physiology**. Bern, 1971. p. 79-92.
- SENTENAC, H.; VONNEAUD, N.; MINET, M.; LACROUTE, F.; SALMON, J.M.; GAYMARD, F.; GRIGNON, C. Cloning and expression in yeast of a plant potassium transport system. **Science**, Washington, v. 250, p. 663-665, 1992.
- TINKER, P.B. Potassium uptake rates in tropical crops. In: INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE. **Potassium in tropical crops and soils**. Proceedings of the 10<sup>th</sup> Colloquium, Abidjan, 1973. Bern, 1973. p. 169-176.
- VARGAS, R.M.B.; MEURER, B.J.; ANGHINONI, I. Mecanismos de suprimento de fósforo, potássio, cálcio e magnésio às raízes de milho em solos do Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 7, n. 2, p. 143-148, 1983.
- VIETS JUNIOR, F.G. Effects of Ca and other divalent ions on the accumulation of monovalent ions by barley root cells. **Science**, Washington, v. 95, p. 486-487, 1942.
- VIRO, M.; HAEDER, H.E. The effect of the potassium status of tomato plants on the transport of organic compounds to the fruits. In: INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE. **Potassium in biochemistry and physiology**. Bern, 1971. p. 118-124.
- XU, G. Potassium nutrition and crop yield and quality. In: INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE. **Feed the soil to feed the people: the role of potash in sustainable agriculture**. Proceedings of the International Potash Institute Golden Jubilee Congress 1952-2002. Bern, 2003. v. 1. p. 311-324.
- WEBER, J.B.; CALDWELL, A.C. Soil and plant potassium as affected by soil temperature under controlled conditions. **Soil Science Society of America Proceedings**, Madison, v. 28, p. 661-667, 1964.
- WITTWER, S.H.; BUKOVAC, M.J.; TUKEY, H.B. Advances in foliar feeding of plant nutrients. In: McVICKAR, M.H.; BRIDGER, G.L.; NELSON, L.B. (Ed.). **Fertilizer technology and usage**. Madison: Soil Science Society of America, 1963. p. 429-455.
- WITTWER, S.H.; JYUNG, W.H.; YAMADA, T.; BUKOVAC, M.J.; DE, K.; KANNAN, S.; MUSSEN, H.P.; MARIAM, S.N.H. Pathways and mechanisms for foliar absorption of mineral nutrients as revealed by radioisotopes. In: INTERNATIONAL ATOMIC ENERGY AGENCY. **Isotopes and radiation in soil: plant nutrition studies**. Proceedings of the Symposium on the use of isotopes and radiation in soil-plant nutrition studies. Viena: IAEA/FAO, 1965. p. 385-400.
- WRIGHT, P.R. Premature senescence of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) – predominantly a potassium disorder caused by an imbalance of source and sink. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 211, p. 231-239, 1999.