

Absorção e Translocação de Herbicidas

Rubem Silvério de Oliveira Jr. e Marcos Antonio Bacarin

1. Absorção de Herbicidas Aplicados ao Solo

1.1 Absorção pelas partes aéreas entre a germinação e a emergência

A absorção através de estruturas vegetais jovens entre a germinação e a emergência é um sítio de entrada importante para muitos herbicidas aplicados ao solo que são ativos em sementes em germinação ou em pequenas plântulas. A parte aérea, antes da emergência, tem uma cutícula muito pouco desenvolvida, praticamente desprovida de camadas de cera, tornando-a mais permeável aos herbicidas, sendo uma rota de entrada particularmente importante em muitas espécies de gramíneas. Além disto, a Estria de Caspary não está presente nestes tecidos.

Alta pressão de vapor dos herbicidas tende a favorecer a absorção através destas estruturas. Em geral, as gramíneas têm mostrado maior absorção de herbicidas por esta via do que as dicotiledôneas. Exemplos de grupos de herbicidas com toxicidade para gramíneas que são absorvidos pela parte aérea em emergência são apresentados na Tabela 1. Em geral, os herbicidas que penetram em plântulas através do hipocótilo e da radícula também causam injúrias nestas regiões.

Tabela 1. Grupos de herbicidas e exemplos de ingredientes ativos que podem ser absorvidos no solo pelas partes aéreas entre a germinação e a emergência. Fonte: compilado de Dawson & Appleby (1994) e Rodrigues & Almeida (2005).

Famílias químicas	Herbicidas
Cloroacetamidas	Acetochlor, alachlor, butachlor, metolachlor
Difeniléteres	Oxyfluorfen
Dinitroanilinas	Trifluralin, pendimet halin
Tiocarbamatos	EPTC, butylate, molinate

1.2 Movimento radial de herbicidas

As raízes são órgãos responsáveis pela sustentação das plantas e pela absorção de água e de herbicidas a partir do solo. Caracterizam-se por apresentar epiderme desprovida de cutícula, embora em algumas espécies possa

ocorrer a cutinização da parede celular do lado mais externo das células da epiderme.

Embora não exista nenhuma barreira cuticular na região dos pelos radiculares, existe uma barreira lipídica localizada na endoderme da raiz. Nestes tecidos, todas as paredes radiais contêm uma banda fortemente impregnada com suberina (Estria de Caspary). Esta barreira é conhecida por ser altamente impermeável à água. Na endoderme, a água que se move em direção ao xilema deve penetrar no simplasto. O que acontece aos herbicidas neste ponto não está completamente claro. Sabe-se, no entanto, que a Estria de Caspary não está presente nos ápices radiculares de células endodérmicas jovens e na região basal de raízes laterais em desenvolvimento (Luxová & Champorová, 1992), o que pode representar uma importante rota de passagem dos herbicidas do apoplasto para o simplasto.

A entrada dos herbicidas pelas raízes não é tão limitada quanto pelas folhas, uma vez que nenhuma camada significativa de cera ou cutícula está presente nos locais onde a maior parte da absorção ocorre. A rota mais importante de entrada é a passagem do herbicida juntamente com a água através dos pelos radiculares nas extremidades das raízes. Isto implica na passagem através da membrana plasmática e consequente entrada no simplasto (Figura 1). A partir daí, o movimento ocorre célula a célula, via conexões citoplasmáticas (plasmodesmos), até o tecido vascular. No entanto, existe ainda a possibilidade de que a absorção ocorra via apoplasto, isto é, sem a passagem pela membrana plasmática. Neste caso, a translocação ocorre via espaços intercelulares e parede celular, até a Estria de Caspary (Figura 1). Uma vez que a movimentação pelo apoplasto é restrita pela Estria de Caspary, especula-se que, neste ponto, as substâncias translocadas via apoplasto poderiam acumular-se e causar a perda de seletividade da membrana plasmática. A perda da seletividade possibilitaria a passagem para o simplasto. Neste caso, a denominação mais correta para este tipo de transporte seria movimento aposimplástico.

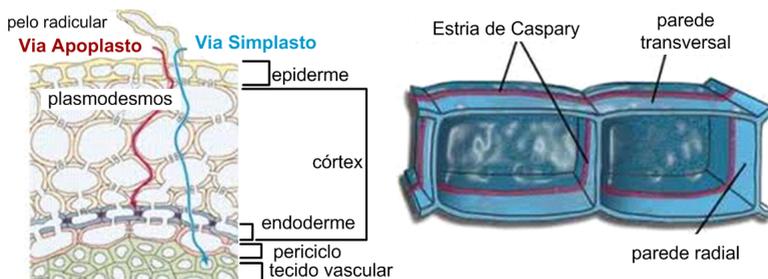


Figura 1. Corte longitudinal da extremidade da raiz, indicando o movimento pelo simplasto e pelo apoplasto. À direita, detalhe da endoderme, mostrando a Estria de Caspary. Fontes: Rocha (2011) e Frans & Cocks (2011).

1.3 Penetração no simplasto

Para que um soluto entre ou saia do protoplasto da célula ou penetre em uma organela celular, ele deve atravessar uma membrana celular pelo menos uma vez. Dependendo da natureza do soluto, duas rotas para o movimento através da membrana podem ser possíveis. A primeira de forma passiva, que se relaciona somente à diferença de concentração do soluto entre dois pontos diferentes, ou seja, ocorre a favor do gradiente de potencial eletroquímico. A segunda ocorre de forma ativa, isto é, com gasto de energia metabólica, pois o movimento de partículas ocorre contra o gradiente de potencial eletroquímico. Tais conceitos são utilizados tanto para as substâncias aplicadas ao solo ou às plantas, uma vez que, em ambos os casos, há necessidade de atravessar a membrana plasmática para chegar ao simplasto.

1.3.1 Transporte passivo

Considera-se que o movimento da maioria dos herbicidas através de membranas celulares é passivo, por difusão simples através da bicamada lipídica, embora alguns ocupem carreadores bastante específicos.

A membrana plasmática é uma estrutura lipoprotéica, extremamente fina (8 a 10 nm), que separa o protoplasto do meio exterior. Constitui uma barreira à livre movimentação de solutos, controlando o fluxo destes para dentro e para fora das células. Consiste de uma dupla camada lipídica com o exterior hidrofílico e o interior lipofílico, na qual se encontram associadas as proteínas, as quais podem ser integrais ou periféricas.

Salisbury & Ross (1990) postularam quatro conceitos básicos com respeito à difusão passiva através da membrana plasmática, os quais podem ser considerados fundamentais para o entendimento do processo de difusão:

- As células devem estar em funcionamento normal. Quando em funcionamento anormal, a permeabilidade aumenta para todos os solutos.
- Moléculas de água e gases dissolvidos (O_2 , CO_2 , N_2) penetram livremente nas células.
- Moléculas hidrofílicas penetram através das membranas numa taxa inversamente proporcional ao seu tamanho molecular.
- Moléculas lipofílicas penetram as membranas numa taxa diretamente proporcional a sua solubilidade lipofílica, e esta taxa é independente de seu tamanho molecular.

1.3.1.1 Movimento de solutos através da membrana por difusão

Se um soluto é suficientemente solúvel em lipídeos, o movimento direto através da bicamada lipídica da membrana pode ser possível. Para que este tipo de movimento ocorra, um soluto presente na solução aquosa deve primeiro dissolver-se no interior hidrofóbico da membrana, mover-se pela

bicamada, e então reentrar a solução aquosa no outro lado da membrana. Quando isto acontece por difusão, o movimento de soluto através da membrana ocorre a partir de uma maior concentração para uma menor concentração numa taxa descrita por [Briskin \(1994\)](#) como:

$$\phi = D_j K_j (C^o - C^i) / \Delta x \quad (1)$$

onde: ϕ é o fluxo de soluto através da membrana; C^o e C^i são, respectivamente, as concentrações externa e interna do soluto em relação à membrana; D_j é o coeficiente de difusão do soluto na membrana; K_j é o coeficiente de partição e x representa a espessura da bicamada lipídica. O gradiente de concentração do herbicida entre os lados da membrana representa, portanto, o “tamanho” da força motriz que move o herbicida através da mesma.

Além do gradiente de concentração, outro fator muito importante para a difusão é o coeficiente de partição do herbicida dentro da membrana, que indica maior ou menor facilidade de passagem do soluto. Herbicidas lipofílicos são capazes de difundir-se mais livremente do que os hidrofílicos. As propriedades lipofílicas/hidrofílicas dos herbicidas podem ser estimadas por meio do seu coeficiente de partição octanol-água (K_{ow}). Herbicidas com maiores valores de K_{ow} apresentam maior lipofílicidade.

Critérios experimentais que suportam a hipótese da difusão passiva de herbicidas incluem a saturação da absorção após o equilíbrio das concentrações externa/interna, a absorção é proporcional às concentrações externas, o efluxo do herbicida é rápido, o coeficiente de absorção em função da temperatura (Q_{10}) é menor do que 2 e o processo é insensível a inibidores metabólicos ([Sterling, 1994](#)).

Moléculas de herbicida em contato com a raiz parecem se mover para dentro por simples difusão. [Price & Balke \(1982\)](#) demonstraram, por exemplo, que a concentração de atrazine dentro de raízes destacadas de *Abutilon theophrasti* torna-se igual à concentração externa em 30 minutos e que não são observadas no interior das células concentrações acima da externa. Além disto, os valores de Q_{10} para a absorção de atrazine neste tecido foram entre 1,3 e 1,4, sugerindo um movimento por difusão passiva.

1.3.2 Transporte ativo

Segundo [Sterling \(1994\)](#), as duas principais características que indicam o envolvimento de carreadores na absorção de herbicidas são o acúmulo contra um gradiente de concentração ou potencial eletroquímico e a redução da absorção na presença de inibidores metabólicos. Para os íons e as substâncias que contém grupamentos polares, o ambiente hidrofílico do interior da bicamada lipídica representa uma barreira significativa ao movimento através da membrana. O movimento transmembrana destes solutos

envolve necessariamente a atividade de proteínas que funcionam como sistemas de transporte. Estes sistemas associados às membranas podem ser classificados como “bombas”, “carreadores” ou “canais”.

1.3.2.1 Bombas iônicas

Pelo termo bomba iônica, entende-se uma proteína complexa ligada à membrana, imersa na sua camada lipídica e capaz de transportar (“bombear”) íons do ambiente exterior para dentro da célula ou de suas organelas. Uma propriedade destas bombas é a sua capacidade de transportar íons contra um gradiente eletroquímico, com gasto de energia metabólica (Kolek & Holobradá, 1992).

Embora algumas proteínas componentes da membrana tenham funções relacionadas aos processos metabólicos que ocorrem dentro das plantas, outras estão envolvidas no transporte de substâncias através da membrana. A mais importante destas proteínas é a H^+ -ATPase, envolvida no estabelecimento e na manutenção de um gradiente de íons H^+ entre o citossol e o meio externo. As bombas são normalmente chamadas “sistemas de transporte primário” (uniporte) (Figura 2) por serem sistemas de transporte que unem reações químicas de liberação de energia (por exemplo, a hidrólise de ATP) ao movimento transmembrana de uma substância. Considera-se que as bombas iônicas possam transportar qualquer íon em uma direção e que são capazes de formar um potencial elétrico negativo na membrana. A extrusão de H^+ por meio destas bombas, com gasto de ATP, gera um gradiente de pH e de cargas elétricas, o qual é considerado como a força motriz para o transporte de cátions, ânions e de substâncias orgânicas como aminoácidos e sacarídeos (Kolek & Holobradá, 1992). Com o funcionamento da ATPase, um gradiente de pH de 1,7 unidades (ou mais) é estabelecido entre os lados da membrana na maioria das células (o lado externo à membrana tem um pH entre 5,0–5,5, ao passo que o citoplasma tem pH 7,2–8,0). Segundo Dan Hess (1994a), os gradientes eletroquímicos são importantes para muitos processos nas células vegetais, incluindo o movimento de alguns herbicidas através das membranas.

1.3.2.2 Carreadores

Outras proteínas de transporte em membranas são os “carreadores” e os “canais”. Estes sistemas de transporte não estão conectados diretamente a reações químicas, e gastam indiretamente a energia de gradientes eletroquímicos produzidos pelo transporte ativo primário, sendo denominados “sistemas de transporte secundários”.

No caso dos carreadores, o movimento transmembrana ocorre em face de uma série de mudanças conformacionais na proteína, associadas à ligação, translocação através da membrana e liberação da substância. Os carreadores podem transportar substâncias iônicas e não iônicas através da membrana. Se apenas uma substância move-se através da membrana,

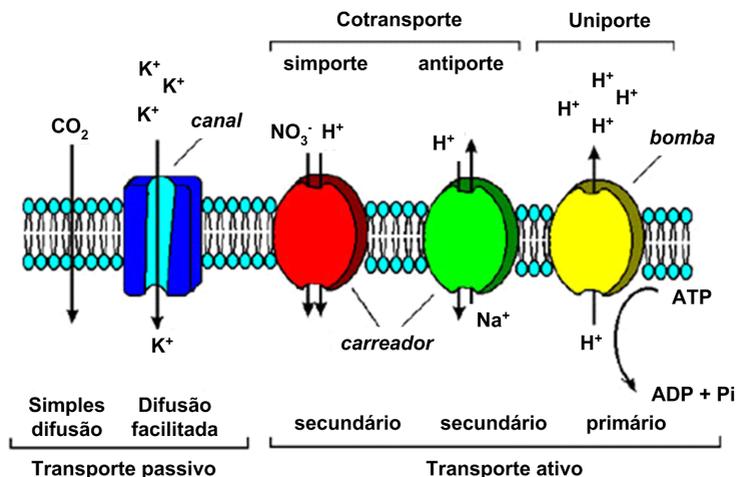


Figura 2. Tipos de transporte e da atividade dos carreadores, canais e bombas. Substâncias apolares (CO_2) permeiam a membrana livremente.

Como a célula vegetal possui um potencial transmembrana negativo, cátions (como K^+) podem ser transportados por canais, mas os ânions (como o NO_3^-) precisam ser transportados por carreadores. O transporte com carreadores utiliza a energia que foi gerada pela bomba para criar um gradiente de prótons. Do mesmo modo, a saída de cátions (como o Na^+)

da célula também precisa ser realizada com gasto de energia pelos carreadores. Fonte: modificado de Taiz & Zeiger (2004) apud Santos & Souza (2011).

é denominado de carreador uniporte (Figura 2). Quando o movimento de uma substância ocorre juntamente com o movimento de outra substância (usualmente íons H^+), é denominado de cotransporte. Em relação à direção do transporte, se o movimento das substâncias ocorre na mesma direção o cotransporte é denominado simporte ou, se ocorre em direções opostas, de antiporte (Figura 2).

Até o momento, sabe-se que apenas três herbicidas movem-se através da membrana plasmática por intermédio de processos mediados por carreadores. São eles o paraquat, o 2,4-D e o glyphosate.

Absorção de 2,4-D: Donaldson et al. (1973) foram os primeiros a demonstrar que a absorção de 2,4-D, em raízes de cevada, era dependente do suprimento de energia metabólica. Posteriormente, Rubery (1977) concluiu que havia um componente saturável mediado por carreadores na absorção do 2,4-D, além da difusão passiva do ácido não dissociado. Estas evidências suportam, de forma consistente,

a hipótese de que exista um carreador envolvido no mecanismo de movimentação do 2,4-D através das membranas.

Absorção de paraquat: Em solução aquosa, o paraquat existe na forma de cátion divalente, o que dificulta e torna improvável que o mesmo difunda-se passivamente através da bicamada lipídica das membranas celulares. Até recentemente, no entanto, poucas evidências tinham sido mostradas para um mecanismo de transporte do paraquat em membranas de células vegetais. Evidências sugerem que o paraquat é absorvido por células da epiderme e do córtex radicular de raízes de milho via um sistema mediado por proteínas, que funciona normalmente no transporte de diaminas através da membrana (Hart et al., 1992). Neste trabalho, os autores propõem que a putrescina (substância biológica presente em células vegetais) e o paraquat compartilham um sistema de transporte comum na plasmalema. A especificidade de ligação ao substrato parece estar relacionada à distribuição de cargas positivas dos grupamentos amina. As distâncias de cargas dos grupamentos poliaminas na putrescina e na cadaverina são similares à do paraquat e ambas inibem competitivamente a absorção deste herbicida. Outros experimentos mostram que o paraquat pode inibir o componente saturável da absorção da putrescina e da cadaverina. A força motriz para este carreador parece ser a diferença de potencial elétrico através da membrana plasmática (Di-Tomaso et al., 1992), que está entre -120 e -200 mV. Estes mesmos estudos mostram que o sistema de transporte de poliaminas não é o mesmo sistema carreador usado para cátions divalentes inorgânicos (como o cálcio e o magnésio). A absorção de paraquat por um sistema que normalmente funciona no transporte da putrescina poderia explicar a natureza praticamente não seletiva deste herbicida.

Absorção do glyphosate: O glyphosate inibe a absorção de fosfato em *Vicia faba*. Variando-se a concentração, observa-se que a absorção de glyphosate exhibe uma fase saturável em baixas concentrações do herbicida (0,5 a 3 μM), e outra fase de absorção linear em concentrações mais altas (maiores que 100 μM). A absorção de glyphosate é inibida por inibidores metabólicos, como o ácido *p*-cloromercuribenzeno sulfônico, a azida sódica e a carbonil-cianeto-*m*-clorofenilhidrazona, sendo que a inibição é muito maior em baixas concentrações do que em altas concentrações do produto. A cinética de absorção indica que o componente saturável do transporte de glyphosate é competitivamente inibido por fosfato. Conclui-se que o carreador de fosfato é capaz de ligar-se ao glyphosate e transportá-lo pela membrana (Deis & Delrot, 1993).

1.3.2.3 Canais iônicos

Os canais são similares aos carreadores uniporte no que diz respeito à medição do transporte de um único soluto através da membrana, mas diferem deste em relação ao mecanismo através do qual o movimento transmembrana ocorre. Neste caso, o movimento ocorre através de um poro proteínico cuja abertura e fechamento são intimamente relacionados a sinais químicos ou ambientais (Hedrich & Schroeder, 1989) e permitem um movimento de difusão de íons a favor de seus gradientes eletroquímicos. Esta diferença no transporte entre carreadores e canais iônicos explica porque o transporte de solutos pelos canais é mais rápido do que o observado por carreadores. Enquanto os carreadores podem estar envolvidos no transporte de íons ou de moléculas orgânicas, os canais são tipicamente envolvidos apenas no transporte de íons.

2. Absorção Foliar

A maioria dos eventos que acontecem após a aplicação de um herbicida à parte aérea das plantas está relacionada às propriedades físicas e químicas da camada que recobre a maior parte das plantas. Por isto, são discutidas brevemente a seguir algumas das principais características de duas estruturas fundamentais no entendimento da absorção foliar: a cutícula e os estômatos.

2.1 Cutícula

A cutícula é uma camada muito fina (espessura varia de 0,1 a 10 μm) que recobre as partes aéreas não suberizadas dos vegetais (Figura 3). A estrutura da cutícula consiste de cutina, cera epicuticular, cera embebida e pectina. A cutina, por sua vez, é composta primariamente de ácidos graxos polimerizados hidroxilados. Na cutina encontram-se grupos carboxil e hidroxil livres, existindo, portanto, um balanço lipo/hidrofílico global. O comprimento da cadeia carbônica dos ácidos graxos na cutina varia de 16 a 18 átomos de carbono. As ceras embebidas e epicuticular são principalmente alcanos de cadeia longa (C_{12} a C_{35}), com uma pequena porcentagem (10-20%) de álcoois graxos, aldeídos graxos e cetonas graxas. Para as ceras, que podem estar presente na forma cristalina ou amorfa, o comprimento da cadeia carbônica varia de 17 a 35 carbonos. A cutícula, como um todo, tem carga líquida negativa em pH fisiológico. O pH isoeletrico (pH onde a carga líquida é zero) é por volta de 3 (Dan Hess, 1994a).

2.2 Estômatos

O estômato é constituído por duas células com paredes delgadas, lúmen amplo e formato reniforme, providas de clorofila (células-guarda) (Figura 4.

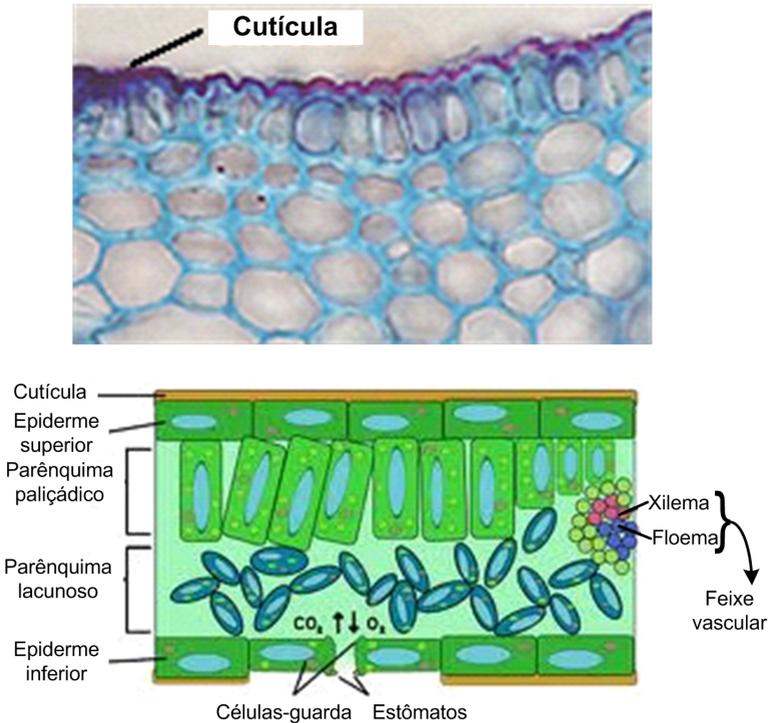


Figura 3. Acima: detalhe da epiderme foliar de *Curatella americana*, evidenciando a cutícula. Foto: Castro, N.M. e Oliveira, L.A., Fonte: [Castro \(2011a\)](#). Abaixo: resumo esquemático das partes de um corte transversal de folha, destacando a cutícula em ambas as faces da folha.

Fonte: [McKenna \(2011\)](#).

As células-guarda são acompanhadas por duas ou mais células adjacentes, desprovidas de clorofila, que são conhecidas como células subsidiárias. O orifício formado pelo curvamento das células-guarda é conhecido por poro estomático ou ostíolo. O espaço interno do estômato é conhecido por câmara sub-estomática (Figura 4). As células-guarda conectam-se às células subsidiárias por meio dos plasmodesmos. São com as células subsidiárias que as células-guarda realizam as trocas iônicas responsáveis pela variação no seu potencial osmótico, as quais determinam a entrada ou saída de água e consequente abertura/fechamento do ostíolo. A abertura dos estômatos depende de diversos fatores, principalmente luminosidade, concentração de CO_2 e disponibilidade de água nas raízes, bem como de reguladores de crescimento como ácido abscísico.

Com relação à penetração de herbicidas, os estômatos podem, potencialmente, estar envolvidos de duas formas. Primeiro, a cutícula sobre as

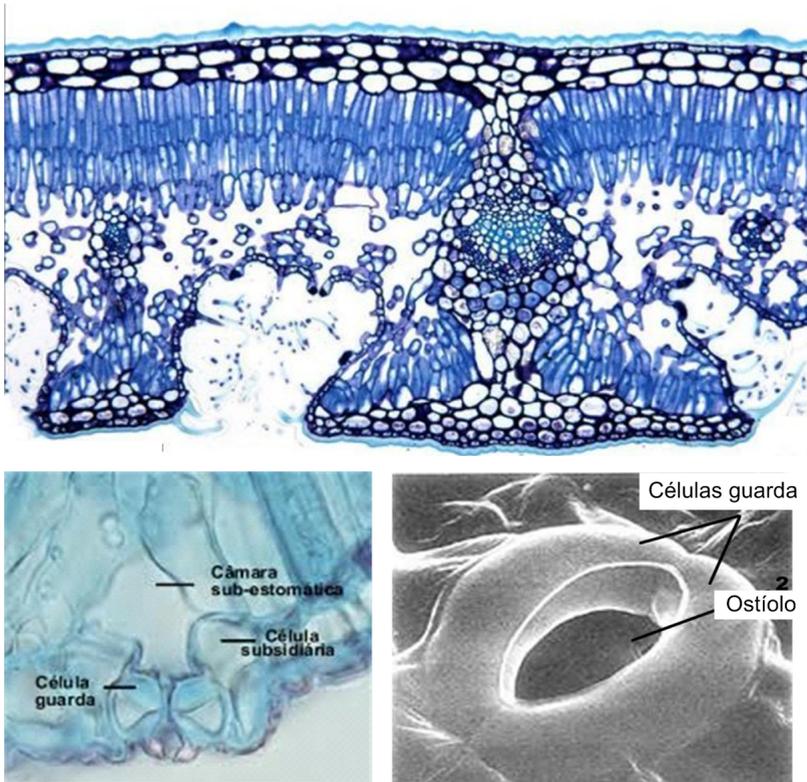


Figura 4. Acima: Seção transversal da folha de *Nerium oleander* (limbo) mostrando a epiderme adaxial (ventral) e abaxial (dorsal), parênquima paliádico (ventral e dorsal), parênquima esponjoso, drusas, feixes vasculares, bainha do feixe vascular, extensões de bainha, floema, xilema, criptas estomáticas, estômatos, tricomas tectores e cutícula espessa. Fonte: [Bittencourt Júnior \(2011\)](#). Abaixo à esquerda: detalhe de um estômato da folha de *Curatella americana* visto em corte transversal. Foto de Castro, N.M. e Oliveira, L.A., Fonte: [Castro \(2011a\)](#). Abaixo à direita: ilustração da abertura estomática. Fonte: [Castro \(2011b\)](#).

células-guarda parece mais fina e mais permeável a substâncias do que a cutícula sobre as outras células epidérmicas. Em segundo lugar, a solução pulverizada poderia, em tese, mover-se através do poro de um estômato aberto para dentro da câmara estomática, e daí para o citoplasma das células do parênquima foliar.

Embora sejam encontrados trabalhos que tenham demonstrado uma correlação direta entre frequência estomática e sensibilidade, é possível que a menor espessura da cutícula das células-guarda seja o fator de maior

importância neste caso, e não propriamente o aumento da absorção pela penetração direta pelos estômatos.

A penetração estomática é mais um processo de fluxo em massa do que um processo de difusão. Pontos importantes que devem ser considerados em relação à absorção são: a tensão de superfície do líquido, o ângulo de contato produzido pelo líquido na superfície da planta e a morfologia e composição química da parede do poro estomático. A penetração pelos poros estomáticos pode ocorrer se a tensão superficial da solução pulverizada é tal que o molhamento completo ocorre. Neste caso a tensão de superfície do líquido é menor do que a tensão crítica da superfície da folha. Quando isto não ocorre, a penetração pelo poro estomático só pode ocorrer se o ângulo de contato entre a gota pulverizada e a superfície da cutícula é menor do que o ângulo da parede do poro estomático.

Como concluíram diversos autores, a penetração estomática de gotas pulverizadas a partir de uma solução aquosa, mesmo com a adição de surfactantes, é provavelmente um processo de menor importância em aplicações de herbicidas em nível de campo.

A infiltração pelos estômatos, portanto, não é possível a menos que a tensão superficial da solução pulverizada seja significativamente reduzida pelo uso de surfactantes na formulação ou no tanque do pulverizador. A maioria dos surfactantes atualmente em uso atua aumentando a penetração cuticular, e não consegue reduzir a tensão superficial adequadamente para permitir a infiltração estomática. Recentemente, no entanto, o desenvolvimento de surfactantes à base de organossilicones proporcionou um avanço neste ponto, sendo os mesmos capazes de reduzir a tensão superficial ao ponto da infiltração pelo estômato ocorrer.

Dois tipos diferentes de mecanismos de aumento na absorção de ingredientes ativos foram mostrados para os surfactantes à base de organossilicones. Em primeiro lugar, eles podem induzir um fluxo em massa da solução pulverizada através do poro estomatal. Além disto, podem, direta ou indiretamente, aumentar a penetração cuticular. Alguns trabalhos têm demonstrado que este tipo de surfactante pode aumentar inclusive a translocação relativa do produto aplicado (Knoche, 1994).

Mesmo após a infiltração estomática, o herbicida ainda tem que penetrar uma camada fina de cutícula que existe na superfície das células da cavidade subestomática.

2.3 Absorção de formulações de herbicidas com características lipofílicas

De modo geral, as formulações de herbicidas solúveis em óleo ou emulsificadas em água são capazes de penetrar na barreira cuticular por simples difusão através dos componentes lipofílicos predominantes. A velocidade do processo depende de propriedades ligadas ao transporte (solubilidade

ou permeabilidade dentro da cutícula) e da força motriz (gradiente de concentração). A difusão de herbicidas através da camada epicuticular ocorre primariamente através daquelas ceras que estão no estado amorfo. Sabe-se, também, que a cutícula é mais fina em alguns locais da superfície foliar (por exemplo, na base dos pelos epidérmicos e também sobre as células-guarda), caracterizando estas áreas como sítios de penetração preferenciais para formulações de herbicidas lipossolúveis (Dan Hess, 1994a).

2.4 Absorção de formulações de herbicidas com características hidrofílicas

As formulações com caráter mais hidrofílico também são capazes de penetrar nas plantas através da superfície cuticular. No entanto, devido a sua baixa permeabilidade dentro da cutícula, sua taxa de movimento é significativamente menor do que os herbicidas lipofílicos. Esta penetração reduzida geralmente resulta em uma menor absorção total. As ceras epicuticulares constituem, com certeza, a barreira mais significativa para a absorção via foliar de formulações de herbicidas com caráter hidrofílico. Uma vez que a difusão ocorreu através da cera epicuticular, existem componentes polares (hidrofílicos) na cutícula para facilitar o processo de absorção. Os componentes cuticulares hidrofílicos encontram-se principalmente na cutina com seus grupamentos livres hidroxil/carboxil e nas faixas de pectina. A cutícula de forma global é hidratada, e esta água estrutural tem grande importância para o componente hidrofílico da difusão de herbicidas solúveis em água. Somado à penetração natural por difusão, interrupções na camada cuticular causadas por chuvas, insetos, ventos ou outros agentes que podem aumentar a absorção dos herbicidas solúveis em água.

2.5 Fatores que afetam a absorção foliar

Além da tensão superficial da solução pulverizada e da lipofilicidade da solução, já discutidas, alguns pontos importantes que influenciam a absorção foliar de herbicidas são listados a seguir.

2.5.1 Retenção

A molhabilidade inerente da superfície foliar, determinada principalmente pela cerosidade, pela estrutura física característica da cutícula, e pela pilosidade (número de tricomas) da superfície foliar afeta a retenção do produto sobre a superfície foliar. Dever ser considerado também o intervalo de tempo entre a aplicação dos herbicidas e a ocorrência de chuvas após a pulverização.

2.5.2 Concentração da gota pulverizada

Em geral gotas menores e baixos volumes de aplicação (gotas concentradas) tendem a ser mais absorvidas que as gotas maiores em maior volume de aplicação (gotas diluídas). Considera-se que o motivo seria a maior

concentração por unidade de área foliar coberta pelo herbicida produzindo uma maior força motriz para difusão através da cutícula.

2.5.3 Fatores ambientais

A maioria dos estresses ambientais induz a uma mudança na composição e estrutura da cutícula, e estas mudanças podem influenciar a penetração dos herbicidas. Considera-se que podem afetar a absorção foliar os fatores ambientais que ocorrem imediatamente antes ou depois da aplicação. Aumento da intensidade luminosa e baixa umidade do solo tendem a induzir a síntese de cutícula, com um conseqüente aumento do caráter lipofílico da superfície foliar. A umidade relativa do ar tem também um papel importante na hidratação da cutícula e na redissolução de sais de herbicidas na superfície foliar. Por fim, o balanço entre a disponibilidade de água no solo e a umidade relativa do ar determina a intensidade de abertura dos estômatos, o que reconhecidamente pode afetar a absorção foliar.

3. Absorção Pelo Caule

O grau de penetração através do caule varia consideravelmente dependendo das características de crescimento e do estágio de desenvolvimento da planta.

Os herbicidas são prontamente absorvidos pelos tecidos jovens não diferenciados do caule, de modo semelhante ao que ocorre nas folhas. No entanto, comparado às folhas, o caule apresenta uma área disponível para absorção bastante limitada.

O movimento através da casca de plantas lenhosas é muito diferente. A periderme, tecido protetor que toma o lugar da epiderme depois que ela morre, é composta de felôgênio, súber e feloderme (Figura 5). O súber é composto por células altamente compactadas destituídas de espaços intercelulares e, quando maduras, desprovidas de protoplasma. Estas células contêm tanino e têm paredes altamente suberificadas. Outros constituintes que podem ser encontrados na periderme são ácidos graxos, lignina, celulose e terpenos. Em função de sua estrutura e composição, a periderme exibe uma baixa permeabilidade à água e às substâncias químicas aplicadas, especialmente aquelas de natureza polar.

Qualquer característica que facilite a penetração através da casca pode ser uma rota potencial de absorção. As lenticelas (Figura 5), por exemplo, são canais radiais que podem atravessar parcial ou totalmente a camada de súber, e são encontradas nos caules velhos e suberificados. São pequenos pontos de ruptura do tecido suberoso, que surgem após o crescimento secundário, que aparecem como orifícios na superfície do caule e fazem contato entre o ambiente e as células dos parênquimas interiores. As lenticelas apresentam função semelhante aos estômatos da epiderme, podendo atuar na troca gasosa ou na absorção via caule.

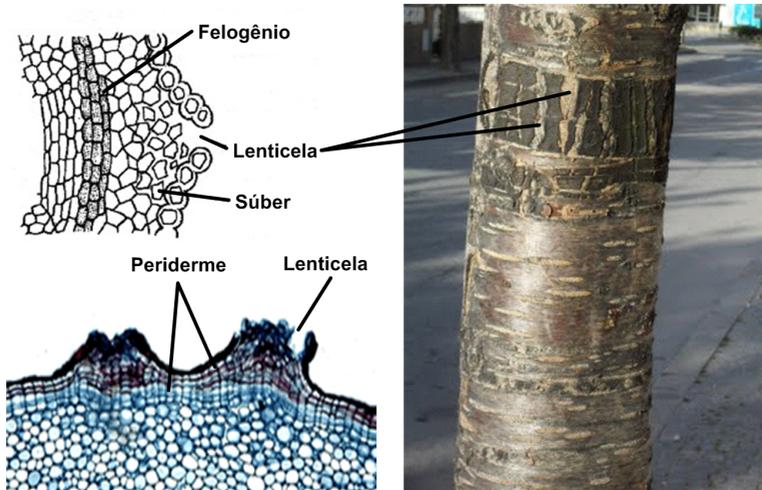


Figura 5. Acima à esquerda: resumo esquemático de uma lenticela. Fonte: Santos (2011). À direita: tronco de Cerejeira-do-Japão com lenticelas. Fonte: Reis (2011). Abaixo à esquerda: detalhe de lenticela do caule de *Sterculia* sp. Foto: Castro, N.M., Fonte: Castro (2011c).

Alguns dos conceitos mais importantes relacionados à absorção de herbicidas em caules de plantas lenhosas são amplamente utilizados no controle de plantas daninhas arbustivas ou arbóreas em pastagens ou ainda na eliminação de árvores adultas isoladas. Nestes casos, as aplicações foliares são muitas vezes inacessíveis ou de grande dificuldade, em função do porte da planta. Mesmo quando o porte não é limitante, nem sempre a adequada cobertura do dossel implica na translocação eficiente do herbicida para o sistema radicular, o que acaba por resultar em controle ineficiente ou em rebrota das plantas. As principais formas de aplicar herbicidas via caule são discutidas a seguir.

3.1 Aplicação basal sobre a casca

Este método envolve a mistura de um herbicida solúvel em óleo e posterior aplicação na circunferência do tronco ou caule da planta. A aplicação basal é adequada para espécies arbóreas com casca fina e árvores isoladas indejsadas. Toda a circunferência do tronco deve ser pulverizada ou pincelada do solo até uma altura de 30 cm. É importante saturar toda a circunferência e tratar todos os ramos ou caules que emergem do solo. É um método efetivo e uma boa maneira de abordar áreas de difícil acesso, tais como áreas íngremes. Este método normalmente controla plantas daninhas de difícil controle em qualquer época do ano, desde que a casca não esteja molhada ou muito grossa para o óleo penetrar (Figura 6).



Figura 6. Aplicação basal sobre a casca com mistura de óleo e herbicida.
Foto: BASF. Fonte: [Ferrel et al. \(2010\)](#).

3.2 Injeção no caule

A injeção no caule envolve a perfuração ou o corte através da casca até o albúrnio dos troncos das plantas invasoras lenhosas ou árvores. O albúrnio localiza-se na região externa do cilindro central, tratando-se da região mais jovem do caule onde existe xilema funcional, e se diferencia do cerne (região mais interna do cilindro central, com xilema inativo, e menos penetrável por líquidos).

É essencial a aplicação do herbicida imediatamente após a abertura do furo ou corte, uma vez que este tipo de aplicação depende da absorção ativa e do crescimento da planta para que o herbicida se transloque para as demais partes da planta.

Atualmente, existem métodos e ferramentas disponíveis para este tipo de controle. A injeção no tronco de árvores ou de plantas daninhas lenhosas com circunferência maior do que 5 cm pode ser feita, por exemplo, com a utilização de uma furadeira acoplada a um aplicador (Figura 7). A furadeira é utilizada para fazer perfurações anguladas para baixo no caule separadas entre si de aproximadamente 5 cm. A aplicação do herbicida é feita dentro do orifício é normalmente feita usando um reservatório costal e uma seringa que podem aplicar quantidades conhecidas da solução herbicida.

Outra possibilidade é usar um machado e cortar através da casca até o albúrnio e imediatamente colocar herbicida no corte. Os cortes podem

ser feitos em toda a circunferência do caule, mais ou menos na altura da cintura (0,9 – 1,0 m de altura do solo). Ainda no corte, o machado ou a ferramenta utilizada para o corte é inclinado para fora para proporcionar um um local para a aplicação e acúmulo do herbicida. Os cortes devem ser feitos deixando-se pelo menos 3 cm de distância entre eles. É importante não anelar inteiramente o tronco, porque isto diminui a absorção do herbicida na planta.

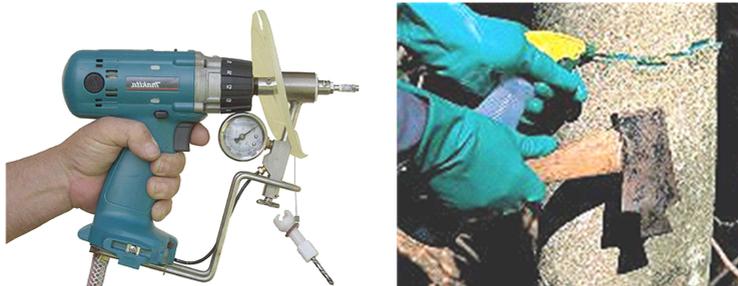


Figura 7. Dispositivo para perfuração e aplicação de herbicidas no caule de plantas lenhosas (à esquerda) e técnica de “corte e esguicho” no caule (à direita). Fotos: Sidewinder (Austrália) e Miller, J., U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service (EUA). Fontes: Sidewinder Pty Ltd (2011) e Ferrel et al. (2010).

3.3 Aplicação no toco

Neste método de aplicação, a planta é cortada completamente na sua base (no máximo a 15 cm de altura), utilizando um machado, motosserra, ou facão (dependendo da espessura do caule), rachando o toco sempre que possível. Deve-se encostar o bico do pulverizador rente ao toco e, com pressão mínima, aplicar a calda até o escorrimento. O herbicida deve ser misturado apenas em água, sem a adição de óleo ou espalhante adesivo. O corte dos tocos em plantas que já sofreram roçadas anteriores deverá ser feito abaixo da nova brotação. É fundamental que as soluções herbicidas sejam aplicadas logo que o tronco ou caule é cortado. A eficiência da translocação da solução para as raízes é inversamente proporcional ao tempo entre o corte e a aplicação. Portanto, quando as aplicações ou o pincelamento não é realizado imediatamente após o corte há maiores chances de rebrotas e, portanto, de falhas de controle. Normalmente esta operação requer pelo menos dois trabalhadores, e a aplicação do herbicida no toco pode ser realizada com um pulverizador costal ou pincel. Normalmente as formulações de herbicidas que destinam-se a este tipo de aplicação possuem corantes que facilitam a identificação dos tocos que já foram tratados. Para árvores de grande circunferência, é necessário aplicar a solução apenas em torno da borda do toco, uma vez que o objetivo é atingir a camada de câmbio

dentro da casca (Figura 8). Este método tem a vantagem de remover a planta daninha de imediato, sendo usado principalmente para as árvores e plantas daninhas lenhosas.



Figura 8. Aplicação de herbicidas em tocos de menor circunferência pode ser feita cobrindo toda a superfície exposta (esquerda), ao passo que em tocos de circunferência muito grande (direita) pode ser feita apenas no anel exterior do caule (direita). Fotos: Miller, J. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, EUA. Fonte: [Ferrel et al. \(2010\)](#). Como alternativa, o toco pode ser perfurado ou partido, recebendo posteriormente a aplicação do herbicida (abaixo). Foto: Oliveira Jr., R.S.

4. Translocação de Herbicidas

4.1 Translocação a curta distância (da epiderme ao estelo) de herbicidas aplicados ao solo

Compostos como os inibidores de crescimento aplicados em pré-emergência precisam mover-se apenas poucas camadas de células para chegar ao seu sítio de ação. Este movimento pode acontecer pelo apoplasto ou pelo simplasto. O movimento de herbicidas nas paredes celulares pode ser por difusão com o fluxo de água. Uma vez dentro da célula, o movimento via simplasto dos herbicidas pode ser alcançado através de conexões citoplasmáticas (plasmodesmos). Embora o movimento através dos plasmodesmos não tenha sido provado especificamente para o caso dos herbicidas, já foi mostrado que vários outros solutos se movimentam desta forma ([Salisbury & Ross, 1990](#)).

É possível também que em alguns casos os herbicidas possam ser translocados diretamente para o interior do xilema e floema, quando penetram pelas extremidades de raízes, através de pelos radiculares, onde ainda não houve a diferenciação da endoderme.

4.2 Translocação a longa distância, das raízes para a parte aérea (xilema)

Assumindo que o herbicida não é imobilizado na folha ou raiz, ele estará disponível para movimento a longa distância na planta utilizando os sistemas vasculares (xilema e floema). Em ambos os casos, os herbicidas dissolvidos movem-se com o fluxo em massa da água, sendo importante, portanto, entender como este processo ocorre.

A força motriz do fluxo longitudinal de água no xilema é a diferença na pressão hidrostática, gerada a partir da “sucção” de água pelo parênquima foliar na direção do menor potencial de água no xilema conectado às partes aéreas, causado pela transpiração. A transpiração é influenciada por determinadas condições ambientais, dentre as quais a umidade relativa, que deve ser menor do que a umidade de saturação para que se inicie o processo. Alternativamente, em plantas de pequeno porte, sob alta umidade de solo e umidade relativa próxima à saturação, a água pode se mover como resultado da pressão radicular (Dan Hess, 1994b), o que poderá causar o fluxo dos herbicidas via xilema.

4.3 Translocação a longa distância, da parte aérea para o sistema radicular (floema)

A translocação via floema é um aspecto importante na atividade de muitos herbicidas. Aqueles aplicados às folhas podem alcançar as raízes, rizomas ou tubérculos de plantas perenes apenas se forem translocados pelo floema. Se a pulverização dos herbicidas não resultar na cobertura completa do dossel, a redistribuição a partir das folhas tratadas para outras partes da parte aérea (como meristemas apicais ou axilares) também pode ser importante (Devine & Hall, 1990).

A teoria aceita para o transporte pelo floema é a proposta por Münch, chamada de teoria do fluxo de pressão osmótica (Figura 9). Consiste basicamente na formação de um gradiente de concentração (potencial hídrico), decorrente do aumento da concentração de solutos na fonte (por síntese ou absorção) e da redução da concentração de solutos no dreno (por efluxo seguido por metabolismo ou compartimentalização). A alta concentração de solutos (dos quais mais de 90% constitui-se de sacarose) na fonte causa um influxo de água para dentro do floema, resultando num aumento da pressão de turgor (redução no potencial hídrico). A água, com os solutos nela dissolvidos, é “empurrada” através do floema por este aumento de pressão. Portanto, o fluxo depende da concentração de solutos no iní-

cio da rota (considerado geralmente como sendo no complexo de células companheiras/elementos crivados no dreno – Figura 10).

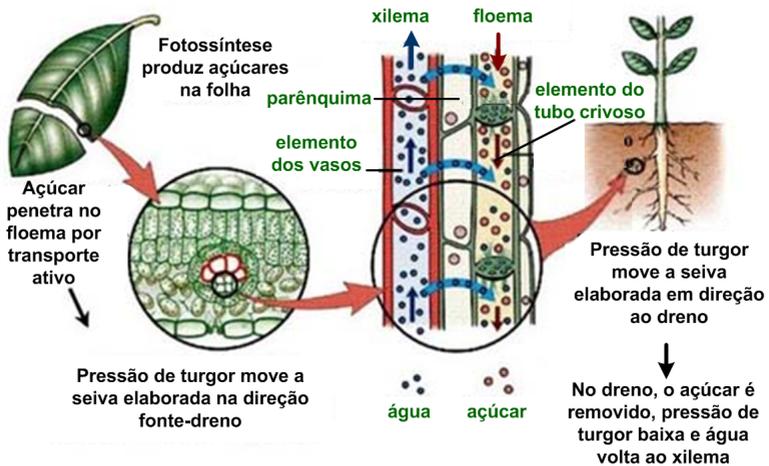


Figura 9. Resumo esquemático da teoria do fluxo em massa como explicação da translocação via floema. Fonte: modificado de Rocha (2011).

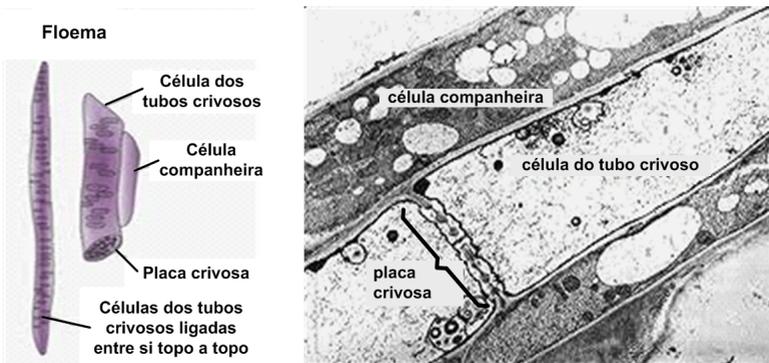


Figura 10. À esquerda: elementos que constituem o floema e corte longitudinal de uma angiosperma. Fonte: modificado de Encyclopædia Britannica (2011). À direita: foto de microscopia eletrônica mostrando os elementos dos tubos crivosos e as células companheiras. Fonte: modificado de Rocha (2011).

4.4 Características químicas das moléculas herbicidas que influenciam a translocação pelo floema

4.4.1 Lipofilicidade (K_{ow})

Lipofilicidade representa a afinidade de uma molécula ou de um grupo dentro de uma molécula por um ambiente lipofílico ou por solventes não polares. Uma vez que no xilema predomina substâncias hidrofílicas, ou seja, água e íons minerais dissolvidos, e que no floema predominam substâncias de maior caráter lipofílico, o transporte dos herbicidas depende da sua afinidade química por um dos sistemas de transporte.

A afinidade com a água é normalmente expressa pela solubilidade em água, ao passo que a afinidade por substâncias lipofílicas é normalmente estimada com base no comportamento de sua distribuição num sistema bifásico líquido-líquido, denominado coeficiente de partição octanol-água (K_{ow}). Em alguns casos, quando o valor numérico de K_{ow} é muito alto, é possível encontrá-lo descrito como $\log K_{ow}$.

Herbicidas mais lipofílicos são absorvidos mais rapidamente, em função da maior afinidade com os constituintes estruturais de folhas, caule e raízes

Para os herbicidas polares, translocados via xilema, a corrente transpiratória correlaciona-se com o transporte destes para a parte aérea da planta, estabelecendo um gradiente de concentração entre a parte externa da raiz (solução do solo) e a interna da planta (corrente de assimilados). Alta temperatura e irradiância, baixa umidade relativa do ar, alta temperatura do solo e alto potencial de água no solo são condições que favorecem a transpiração e, conseqüentemente, a absorção e translocação destes herbicidas

4.4.2 Presença de grupos ionizáveis/potencial de ionização (pKa)

Alguns herbicidas podem mover-se através da membrana plasmática contra um gradiente de concentração, sendo que a maioria destes herbicidas tem um grupo ionizável (como, por exemplo, um grupo ácido carboxílico COOH) como parte integrante da molécula. Embora existam herbicidas que se dissociam como bases fracas (atrazine, por exemplo), a maior parte dos herbicidas se dissocia como ácidos fracos. Neste caso, abaixo de determinado pH, estes herbicidas apresentam predominantemente carga líquida zero, ao passo que acima deste pH predomina a forma aniônica. O pH no qual a dissociação é máxima (isto é, 50% da molécula está numa forma e 50% na outra forma) é denominado de pKa. O pKa depende do grupo químico que se dissocia na molécula do herbicida. Um exemplo típico de herbicida que se dissocia como ácido fraco é o 2,4-D.

O lado externo aquoso das células tem um pH mais baixo do que o lado interno. Esta diferença de pH é criada pela ação da bomba de íons de H^+ /ATPase. Dependendo do pKa do grupo ionizável do herbicida, um

equilíbrio será estabelecido entre a forma ionizada (mais solúvel em água) e a forma protonada (mais lipossolúvel) em cada lado da membrana.

Por causa da diferença de pH entre o lado interno e externo da célula, a forma protonada será mais abundante no lado interno. A forma protonada prontamente se difunde para o interior da célula, onde a forma ionizada (solúvel em água) tem dificuldade para se difundir para fora da célula.

Os herbicidas que possuem uma função ácida são transportados pelo floema, e foi sugerido que estes compostos poderiam penetrar no floema por intermédio de um carreador específico que reconhece um grupamento ácido carboxílico (Bromilow et al., 1990). Aparentemente, outras classes de compostos também podem penetrar rapidamente no simplasto (Peterson & Edgington, 1976), mas, apesar disto, poucos deles são efetivamente transportados no floema.

Tyree et al. (1979) desenvolveram o importante conceito de que muitos compostos são capazes de entrar no simplasto, mas apenas aqueles que possuem taxas de penetração limitadas poderiam ser retidos durante tempo suficiente para que o transporte à longa distância via floema pudesse ocorrer. Aqueles compostos que se movem livremente através das membranas rapidamente alcançariam um equilíbrio entre xilema e floema, e desta forma mover-se-iam predominantemente na direção do fluxo transpiratório, em função do fluxo de água muito maior (Figura 11).

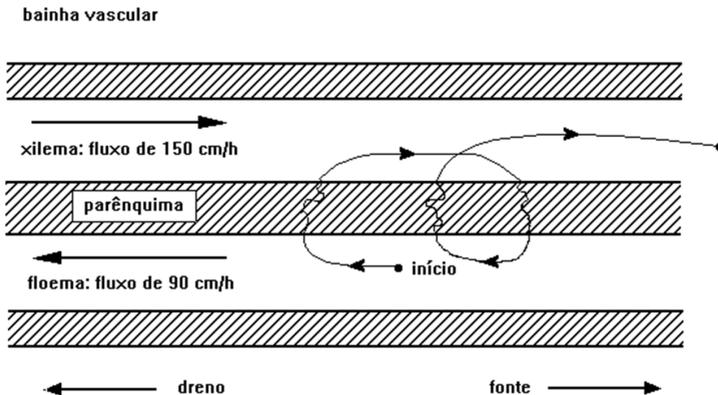


Figura 11. Diagrama mostrando porque herbicidas lipofílicos, não ionizáveis, não são capazes de se translocar efetivamente para longe da folha-fonte. Assumir que a bainha vascular está localizada no pecíolo foliar e que o herbicida permanece no xilema, floema e parênquima associado por dois minutos em cada um. Fonte: Dan Hess (1985).

4.4.3 Balanço entre ionização e lipofilicidade

Os herbicidas que apresentam maior facilidade de penetração na membrana celular são os compostos não ionizáveis que apresentam $\log K_{ow}$ de 0 a 3 (triazinas e uréias substituídas, por exemplo), os quais se movem principalmente pelo xilema. Compostos de maior lipofilicidade, como trifluralin, não são translocados devido à forte partição que sofrem no tecido vegetal.

Os herbicidas que apresentam capacidade de movimentar-se pelo floema são normalmente ácidos fracos, os quais também se movimentam via xilema, sendo que o balanço entre os dois sistemas vasculares é o que determina a sua distribuição. Os herbicidas paraquat e diquat, por exemplo, movimentam-se pelo floema, mas em função do rápido dano que causam ao tecido vegetal, seu transporte é muito limitado (Kogan & Pérez, 2003).

A maioria dos herbicidas que se movem pelo floema e que correspondem a ácidos fracos, apresentam valores de $\log K_{ow}$ entre 1 e 3, e valores de pK_a entre 2 e 4 para suas moléculas não dissociadas. No entanto, existem outros ácidos, como os ariloxifenoxipropionatos, que apresentam valores de $\log K_{ow}$ entre 3 e 4,5, os quais são mais lipofílicos e, portanto, apresentam mobilidade limitada no floema. Em geral, os compostos que apresentam alta polaridade ($\log K_{ow} < 0$) e forte ionização ($pK_a < 2$), como o glyphosate ($\log K_{ow} = -2,77$ a $-3,22$), são móveis pelo floema, embora quantidades importantes se movam pelo apoplasto (xilema). Na Figura 12 observa-se o tipo de mobilidade que um herbicida poderia apresentar levando-se em conta sua ionização (pK_a) e polaridade ($\log K_{ow}$).

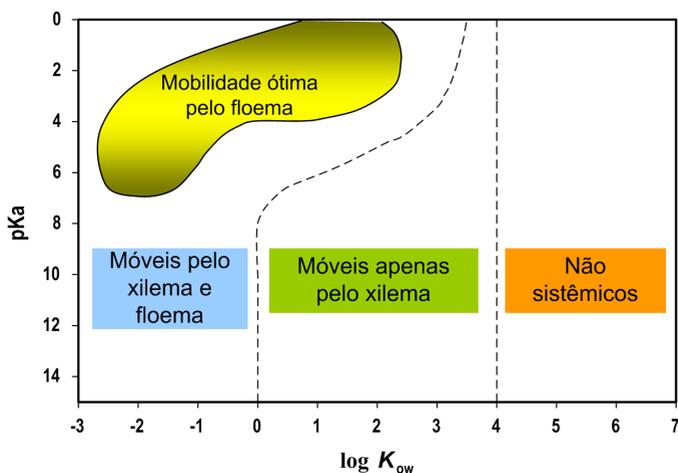


Figura 12. Relações entre dissociação e lipofilicidade requeridas para agrupar herbicidas quanto a sua capacidade de translocação nas plantas. Adaptado de Bromilow et al. (1990).

4.5 Padrões gerais de translocação de herbicidas

O balanço entre translocação pelo floema e pelo xilema determina o padrão de distribuição dos herbicidas.

Compostos de amônia quaternária podem ser translocados pelo floema, mas os herbicidas desta classe, tais como o paraquat, causam um dano tão rápido às folhas tratadas na presença de luz que o transporte é desprezível.

Em resumo poder-se concluir:

1. Os herbicidas diferem em relação aos seus padrões de translocação (Tabela 2). Estas diferenças podem ser atribuídas a diferenças físico-químicas entre herbicidas ou aos fatores fisiológicos diferenciais dos herbicidas nos tecidos.
2. Mesmo os herbicidas considerados como altamente móveis pelo floema exibem algum movimento no apoplasto (Figura 13).
3. A translocação de um herbicida específico pode variar entre espécies de plantas. Em alguns casos isto pode ser atribuído a diferenças no metabolismo do herbicida, resultando em espécies moleculares com diferentes propriedades físico-químicas. É possível que tais diferenças sejam devido a diferenças anatômicas ou fisiológicas entre espécies, particularmente em relação ao transporte pelo floema.

Tabela 2. Padrões de translocação de alguns herbicidas. Fonte: compilado de Dan Hess (1994c).

A) Quando aplicados nas folhas		
Móveis no xilema e floema	Móveis apenas no xilema	Pouco móveis ou imóveis
2,4 D	atrazine	diclofop-methyl
amitrole	diuron	diquat
glyphosate	metribuzin	lactofen
imazaquin	norflurazon	paraquat
picloram	propanil	
sulfometuron		

B) Quando aplicados no solo	
Móveis rapidamente no xilema	Pouco móveis ou imóveis no xilema
atrazine	DCPA
clomazone	orizalin
diuron	oxyflurofen
imazaquin	pendimethalin
metribuzin	trifluralin
picloram	
simazine	
terbacil	

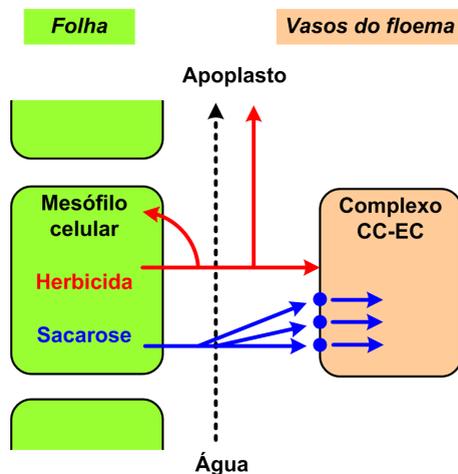


Figura 13. Diagrama mostrando a possível transferência de herbicidas e sacarose do simplasto através do apoplasto até o complexo de células companheiras/elementos crivados (CC-EC). Mostra-se que a sacarose se difunde a partir do mesófilo para o apoplasto de uma maneira similar ao herbicida, mas a presença de carreadores de sacarose nas membranas do complexo CC-EC favoreceria a rápida entrada de sacarose no floema. Consequentemente existe pouco movimento apoplástico de sacarose, mas maior translocação apoplástica de herbicidas. Fonte: adaptado de [Devine & Hall \(1990\)](#).

Referências

- Bittencourt Júnior, N., Morfologia vegetal. Morfologia e anatomia foliar em gimnospermas e angiospermas. Universidade Estadual de São Paulo. 2011. Disponível em <http://www.anatomiavegetal.ibilce.unesp.br/cursos/morfologiavegetal/aulas/folha1.php>. Consultada em 16/04/2011.
- Briskin, D.P., Membranes and transport systems in plants: an overview. *Weed Sci*, 42:255–262, 1994.
- Bromilow, R.B.; Chamberlain, K. & Evans, A.A., Physicochemical aspects of phloem translocation of herbicides. *Weed Sci*, 38:305–314, 1990.
- Castro, N., Sistema de revestimento – Epiderme. Universidade Federal de Uberlândia. 2011a. Disponível em <http://www.anatomiavegetal.ib.ufu.br/exercicios.html/Epiderme.htm>. Consultada em 16/04/2011.
- Castro, N., Sistema de revestimento – Epiderme. Universidade Federal de Uberlândia. 2011b. Disponível em

- <http://www.anatomiavegetal.ib.ufu.br/atlas/Epiderm.fig6.htm>.
Consultada em 16/04/2011.
- Castro, N., Sistema de revestimento - Periderme. Universidade Federal de Uberlândia. 2011c. Disponível em <http://www.anatomiavegetal.ib.ufu.br/atlas/Perid.ilust.htm>. Consultada em 16/04/2011.
- Dan Hess, F., Herbicide absorption and translocation and their relationship to plant tolerance and susceptibility. In: Duke, S.O., (Ed.). *Herbicide physiology*. Boca Raton, EUA: CRC Press, v. II, 1985. p. 191-214.
- Dan Hess, F., Absorption. In: *Herbicide Action Course*. West Lafayette, EUA: Purdue University, 1994a. p. 10-23.
- Dan Hess, F., Mechanism of action of inhibitors of amino acid biosynthesis. In: *Herbicide Action Course*. West Lafayette, EUA: Purdue University, 1994b. p. 344-365.
- Dan Hess, F., Translocation. In: *Herbicide Action Course*. West Lafayette, EUA: Purdue University, 1994c. p. 41-52.
- Dawson, J.H. & Appleby, A.P., Uptake of herbicides from soils by shoots. In: *Herbicide Action Course*. West Lafayette, EUA: Purdue University, 1994. p. 249-259.
- Deis, M.H. & Delrot, S., Carrier-mediated uptake of glyphosate in broad bean (*Vicia faba*) via a phosphate transporter. *Physiol Plantarum*, 87:569-575, 1993.
- Devine, M.D. & Hall, L.M., Implications of sucrose transport in membranes for the translocation of herbicides. *Weed Sci*, 38:299-304, 1990.
- DiTomaso, J.M.; Hart, J.J.; Linscott, D.L. & Kochian, L.V., Effect of inorganic cations and metabolic inhibitors on putrescine transport in roots of intact maize seedlings. *Plant Physiol*, 99:508-514, 1992.
- Donaldson, T.W.; Bayer, D.E. & Leonard, O.A., Absorption of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid and 3-(*p*-chlorophenyl)-1-1-dimethylurea (monuron) by barley roots. *Plant Physiol*, 52:638-645, 1973.
- Encyclopædia Britannica, , Angiosperm: xylem and phloem. 2011. Disponível em <http://www.britannica.com/EBchecked/media/379/Cells-of-the-xylem-and-phloem>. Consultada em 16/04/2011.
- Ferrel, J.A.; Langeland, K. & Sellers, B., Herbicide application techniques for woody plant control. IFAS extension SS-AGR-260, University of Florida, 2010. Disponível em: <http://edis.ifas.ufl.edu/pdffiles/AG/AG24500.pdf>. Consultada em 21/04/2011.
- Frans, R. & Cocks, M., The ecotree. 2011. Disponível em <http://www.botany.uwc.ac.za/ecotree/root/roota.htm>. Consultada em 05/08/2011.

- Hart, J.J.; DiTomaso, J.M.; Linscott, D.L. & Kochian, L.V., Transport interactions between paraquat and polyamines in roots of intact maize seedlings. *Plant Physiol*, 99:1400–1405, 1992.
- Hedrich, R. & Schroeder, J.I., The physiology of ion channels and electrogenic pumps in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol*, 40:539–569, 1989.
- Knoche, M., Organosilicone surfactant performance in agricultural spray application: a review. *Weed Res*, 34:221–239, 1994.
- Kogan, M. & Pérez, A., *Herbicidas. Fundamentos fisiológicos y bioquímicos del modo de acción*. Santiago: Ediciones Universidad Católica de Chile, 2003. 333 p.
- Kolek, J. & Holobradá, M., Ion uptake and transport. In: Kolek, K. & Kozinka, V., (Eds.). *Physiology of the Plant Root System*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic, 1992. p. 204–285.
- Luxová, M. & Champorová, M., Root structure. In: Kolek, K. & Kozinka, V., (Eds.). *Physiology of the Plant Root System*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic, 1992. p. 31–81.
- McKenna, H., Anatomia da folha. 2011. Disponível em http://pt.wikipedia.org/wiki/Ficheiro:Anatomia_da_folha.svg. Consultada em 05/08/2011.
- Peterson, C.A. & Edgington, L.V., Entry of pesticides into the plant symplast as measured by their loss from ambient solution. *Pestic Sci*, 7:483–491, 1976.
- Price, T.P. & Balke, N.E., Characterization of rapid atrazine absorption by excised velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) roots. *Weed Sci*, 30:633–639, 1982.
- Reis, F., Plantas de chaves. Cerejeira-do-Japão (*Prunus serrulata* “kwanzan” LINDL). 2011. Disponível em <http://plantasdechaves.blogspot.com/2011/04/cerejeira-do-japao-prunus-x-serrulata.html>. Consultada em 16/04/2011.
- Rocha, S., Transporte em angiospérmicas. Rede Simbiótica de Biologia e Conservação da Natureza. 2011. Disponível em <http://curlygirl.no.sapo.pt/transpl.htm>. Consultada em 19/04/2011.
- Rodrigues, B.N. & Almeida, F.S., *Guia de Herbicidas*. 5a edição. Londrina, PR: Edição dos autores, 2005. 591 p.
- Rubery, P.H., The specificity of carrier-mediated auxin transport by suspension-cultured grown gall cells. *Planta*, 135:275, 1977.
- Salisbury, F.B. & Ross, C.W., *Plant Physiology*. Belmont, EUA: Wadsworth Publishing, 1990.

- Santos, A.R. & Souza, G.S., Nutrição mineral de plantas. Universidade Federal do Recôncavo da Bahia. 2011. Disponível em http://www.ufrb.edu.br/nutricaoomineral//index.php?option=com_content&task=view&id=27&Itemid=33. Consultada em 19/04/2011.
- Santos, D., Órgãos de arejamento vegetal. 2011. Disponível em <http://djalmasantos.wordpress.com/2010/09/11/orgaos-de-arejamento-vegetal-4/>. Consultada em 12/03/2011.
- Sidewinder Pty Ltd, , Sidewinder patented drill/injector. 2011. Disponível em <http://www.treeinjectors.com/html/drillinjector.html>. Consultada em 21/04/2011.
- Sterling, T.M., Mechanisms of herbicide absorption across plant membranes and accumulation in plant cells. *Weed Sci*, 42:263–276, 1994.
- Taiz, L. & Zeiger, E., *Fisiologia vegetal*. 3a edição. Porto Alegre, RS: Artmed, 2004.
- Tyree, M.T.; Peterson, C.A. & Edgington, L.V., A simple theory regarding ambomobility of xenobiotics with special reference to the nematicide oxamy. *Plant Physiol*, 63:367–374, 1979.

