

<http://dx.doi.org/10.15361/1984-5529.2016v44n1p83-90>

Expressão da capacidade de troca de cátions radicular e nutrição de aveia-preta (*Avena strigosa* Schreb.) sob deficiência de nutrientes

Expression of the root cation exchange capacity and nutrition of oat (*Avena strigosa* Schreb.) under nutritional stress

Raul Matias CEZAR¹; Julierme Zimmer BARBOSA¹; Volnei PAULETTI²

¹Doutorandos; Universidade Federal do Paraná; Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo; Rua dos Funcionários, 1540 - Juvevê, Curitiba, PR – Brasil raulmatiasczar@yahoo.com.br; barbosajz@yahoo.com.br

²Professor Doutor; Universidade Federal do Paraná; Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo; Rua dos Funcionários, 1540 - Juvevê, Curitiba - PR – Brasil; vpauletti@ufpr.br

Recebido em: 02-12-2014; Aceito em: 10-08-2015

Resumo

A capacidade de troca catiônica radicular (CTCr) ocorre predominantemente nas paredes celulares, sendo que variações nesse atributo podem afetar a aquisição de nutrientes. Contudo, são poucos os estudos avaliando a expressão da CTCr em plantas com deficiência nutricional. Dessa forma, os objetivos deste trabalho foram: (I) avaliar a influência da deficiência de nutrientes na CTCr e (II) estudar a relação entre o estado nutricional da forrageira aveia-preta e a CTCr. Para isso, plantas de aveia-preta foram cultivadas por 50 dias em soluções nutritivas com deficiência de Ca, Mg, P e Mn, e em solução-controle contendo todos os nutrientes. Após o período de cultivo, foram determinados a CTCr, a produção de matéria seca, a concentração e o conteúdo de nutrientes na parte aérea. As deficiências de Ca, Mg, P e Mn reduziram a matéria seca, aumentaram a CTCr e afetaram o estado nutricional da aveia-preta cultivada em solução nutritiva. A CTCr correlacionou-se significativamente com as concentrações de K e Cu na parte aérea da aveia-preta.

Palavras-chave adicionais: apoplasto; aquisição de nutrientes; concentração de nutrientes; forrageira.

Abstract

The cation exchange capacity of root (CECr) occur, mainly on the cell wall, and affect the nutrients uptake by plants. However, there is few researches evaluating the CECr in plants with nutritional deficiency. Thereby, the aim this work was (I) asses the influence of nutritional deficiency on the CECr, and (II) to research the between the nutritional status of oat and CECr. For this, the plants were cultivated during 50 days with nutrient solutions with deficiency of Ca, Mg, P and Mn, control solution containing all nutrients. After the period of growing was determined the CECr, the dry matter, the nutrients content and the accumulation in shoot. The deficiency of Ca, Mg, P and Mn reduced dry matter, increased the CECr and affected the nutritional status of oat cultivated in nutritional solution. The CECr was correlate with the concentration of K and Cu in the shoot of oat.

Additional keywords: apoplast; forage; nutrients acquisition; nutrients contents.

Introdução

Desde 1916, quando o químico francês Devaux demonstrou que existe capacidade de troca catiônica radicular (CTCr), muita discussão tem sido levantada sobre a importância desse atributo para a nutrição das plantas. O apoplasto é o sistema de paredes celulares, espaços intercelulares e vasos do xilema no qual ocorrem as propriedades de troca de cátions, sobretudo junto aos grupamentos químicos nas superfícies das paredes celulares (Haynes, 1980).

As paredes celulares consistem em fibras de celulose unidas por feixes de glicanas e glicoproteínas, todos envolvidos por uma matriz péctica, sendo que além do B, o Ca também é um componente intrínseco, com adicional impregnação silícica (White, 2012). Meychik & Yermakov (1999) separaram os principais grupos de troca catiônica da parede celular de raízes em: carboxil de ácidos galacturônicos, car-

boxil de segunda espécie e fenóis. Os autores também destacam a baixa capacidade de troca de ânions das paredes celulares.

A intensidade de atração de nutrientes pelas paredes celulares depende da superfície de troca em si e das características do nutriente. Considerando plantas da mesma idade e tamanho, aquelas com baixa CTCr são mais eficientes na aquisição de nutrientes monovalentes, enquanto aquelas com alta CTCr são mais eficientes na aquisição de nutrientes polivalentes (Fageria & Moreira, 2011). Apesar do baixo potencial para troca de ânions nas paredes celulares, esses são influenciados pela dinâmica da CTC, por alterações de pH e composição química em microescala (Meychik & Yermakov, 1999). Por outro lado, além de nutrientes, a CTC radicular também impacta a atração de outros elementos, inclusive aqueles tóxicos. Especificamente em relação ao Al³⁺, o principal elemento tóxico em solos ácidos devido a

sua carga tripla, este é ligado fortemente nas paredes celulares (Horst et al., 2010).

O aparato trocador de cátions das raízes tem sido tema de diversos estudos. Relacionados com métodos de determinação, têm-se análises por extração e por adsorção de cátions (Keltjens, 1995), microanálises por raios X (Fritz, 2007) e por corantes catiônicos (Wehr et al., 2010), enquanto as avaliações das espécies vegetais, a principal distinção entre as famílias *Poaceae* e *Fabaceae*, apresentam reduzidos e elevados valores de CTC radicular, respectivamente. *Brassicaceae*, como a canola, também apresentam maiores valores de CTC nas raízes quando comparadas com plantas da família *Poaceae* (Asher & Ozanne, 1961). Por outro lado, a fertilidade do solo e o estado nutricional das plantas também podem afetar a CTC das raízes; contudo, esses fatores são relativamente menos estudados com relação aos efeitos na CTCr. Tem sido constatado que o aumento na CTCr em raízes de *poaceas* está relacionado com a elevação do pH do solo (Ray & George, 2011). Esse efeito é devido à redução do teor de Al^{3+} no solo, tendo em vista que esse elemento tem forte retenção nas paredes celulares. Avaliando o efeito do nitrogênio (N) na CTC radicular de 20 espécies (graníferas, pastagens e ervas), Asher & Ozanne (1961) constataram que a resposta depende do nível do nutriente e do tipo de planta. Assim, milho e trigo apresentaram maior CTCr quando cultivados em alto nível de N, enquanto em canola e tomateiro esse efeito foi inverso.

São necessários mais estudos considerando o efeito do estado nutricional na CTCr, buscando melhor entendimento sobre a eficiência de aquisição e uso de nutrientes pelas plantas. Nesse sentido, destacam-se plantas de amplo uso, como a aveia-preta (*Avena strigosa* Schreb.). A aveia-preta é uma espécie de inverno utilizada na rotação de culturas, em solos manejados sob sistema de plantio direto e para alimentação animal na forma de silagem ou diretamente no campo (sistemas de integração lavoura-pecuária). Com isso, os objetivos deste trabalho foram: (I) avaliar a influência da deficiência de nutrientes na CTCr e (II) estudar a relação entre o estado nutricional da forrageira aveia-preta e a CTCr.

Material e métodos

Sementes de aveia-preta foram semeadas em areia lavada, umedecida com água deionizada. Após 10 dias da germinação, as plantas mais vigorosas e homogêneas foram transferidas para o cultivo hidropônico em condições de casa de vegetação. O cultivo foi realizado em vaso plástico de 1,5 L, e as plantas foram fixadas em placa de poliestireno expandido de 1 cm de espessura, servindo como tampa para os vasos. Nos primeiros 10 dias após a transferência para a hidroponia, as plantas desenvolveram-se em solução de Hoagland & Arnon (1950) diluída a 40% e com pH ajustado para 5,5, durante todo o experimento, sendo constantemente aerada, e

trocada a cada três dias.

Transcorridos 20 dias da germinação, as plantas foram submetidas aos tratamentos: solução completa de Hoagland & Arnon (1950) diluída a 40% como testemunha; solução com deficiência de Ca (-Ca), deficiência de Mg (-Mg), deficiência de P (-P) e deficiência de Mn (-Mn). Nos tratamentos com deficiência nutricional, não se utilizou a omissão total dos nutrientes, sendo que eles foram aplicados de forma equivalente à décima parte do tratamento completo. Essas quantidades mínimas de nutrientes adicionadas tiveram por objetivo simular a deficiência de um ambiente natural. Dessa forma, o experimento consistiu de cinco tratamentos, com quatro repetições, utilizando delineamento inteiramente casualizado.

As plantas foram cultivadas por 50 dias (folha-bandeira recém-exposta), sendo, em seguida, separadas em raízes e parte aérea. Para a análise da CTCr, as raízes foram lavadas três vezes em água deionizada e, posteriormente, os 10 cm iniciais, a partir do ápice radicular, foram seccionados com tamanho de aproximadamente 2 mm. Em frascos de plástico (80 mL) com tampa, adicionaram-se 1 g de raiz fresca e 25 mL de solução de ácido clorídrico (HCl), $0,05 \text{ mol L}^{-1}$, posteriormente os frascos foram mantidos em agitador horizontal, durante 15 minutos. Essa primeira extração teve como objetivo retirar os nutrientes adsorvidos aos sítios de troca e saturar esses sítios com H^+ . As amostras de raízes foram filtradas em papel-filtro de filtragem rápida, em seguida foram adicionados 50 mL de água deionizada para a retirada do excesso de HCl junto das raízes. Na próxima etapa, as mesmas amostras de raízes foram transferidas para frascos plásticos (80 mL) com tampa contendo 25 mL de solução de hidróxido de sódio (NaOH) a pH 10 e colocadas novamente em agitador horizontal, durante 15 minutos. Depois disso, foram filtradas em papel-filtro de filtragem rápida, sendo o filtrado coletado. Nesse extrato, foram mensurados o pH e a condutividade elétrica, ambos utilizados para calcular a CTC radicular pela seguinte fórmula (Wu & Hendershot, 2009):

$$CTC = 10^6 \cdot ([H^+]^f - H^+]^i + [OH^-]^i) \cdot V/w$$

Em que, CTC é expressa em $\mu\text{mol g}^{-1}$; $[H^+]$ e $[OH^-]$ são respectivamente, a concentração do íon H^+ e a concentração do íon OH^- em mol L^{-1} , i para solução pH 10 inicial; f para solução final, V é o volume da solução utilizada em litros, e w é o peso seco da amostra de raiz utilizada em g. As concentrações foram obtidas utilizando a equação de Davies.

A parte aérea e as raízes foram secas em estufa com circulação forçada de ar, por 72 horas, a 60°C , sendo posteriormente pesadas para a determinação da matéria seca. Posteriormente, a parte aérea foi moída e analisada quanto à composição de nutrientes, conforme a metodologia proposta por Martins & Reissman (2007), que consiste em incinerar o material em forno mufla a 500°C e solubilizar as cinzas remanescentes com HCl 3 mol L^{-1} . Nos extra-

tos obtidos após filtragem em papel-filtro, foram determinadas as concentrações de P, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu e B. Os nutrientes Ca, Mg, Fe, Mn, Zn e Cu foram determinados em espectrofotômetro de absorção atômica (Varian, AA240FS); enquanto o K, em espectrofotômetro de emissão por chama (Digimed, MD-62), e P (amarelo-vanadato) e B (azometina-H), em espectrofotômetro de luz visível (Bel Photonics, SP2000). Para obter o conteúdo de nutrientes na parte aérea, multiplicou-se a concentração do nutriente (g kg^{-1} ou mg kg^{-1}) pela matéria seca total da parte aérea (kg).

Para a análise estatística, foi realizada análise de variância, e em caso de significância a 5%, aplicou-se o teste de Scheffé para avaliação dos contrastes entre os tratamentos com deficiência de nutricional e o tratamento sem deficiência. As análises foram realizadas no programa Sisvar.

Resultados e discussão

A matéria seca da parte aérea (MSPA) da aveia-preta foi afetada apenas pela carência dos macronutrientes Ca, Mg e P, enquanto o acúmulo de matéria seca de raízes foi menor em todos os tratamentos com omissão de nutrientes (Figura 1). A redu-

ção da MSPA, em decorrência da deficiência dos nutrientes, foi de 34; 29 e 24%, respectivamente, para -Mg, -Ca e -P. Tanto a baixa eficiência fotossintética durante a deficiência de Mg, quanto a redução no tamanho das células em deficiência de P podem explicar a redução de MSPA da aveia-preta. Na carência do Ca, a imediata redução no crescimento radicular (Broadley et al., 2012) leva à menor MSPA. Isso é condizente com sintomas visualizados ao final da condução do experimento, em que a carência de Mg proporcionou fortes sintomas de deficiência nutricional (clorose internerval em folhas velhas e, posteriormente, em folhas jovens), em comparação com as plantas dos tratamentos -Ca (sem sintomas foliares bem definidos) e -P (folhas velhas com senescência precoce).

Ao se tratar da matéria seca de raiz, houve redução de 39; 38; 38 e 30%, para -Ca, -Mn, -Mg e -P, respectivamente. Yang et al. (2014) encontraram redução na produção de matéria seca de raiz de arroz desenvolvido com deficiência de Mn.

A CTC radicular apresentou incremento significativo em decorrência da deficiência de Ca, Mg, P e Mn, na ordem de 11; 14; 10 e 9%, respectivamente (Figura 2).

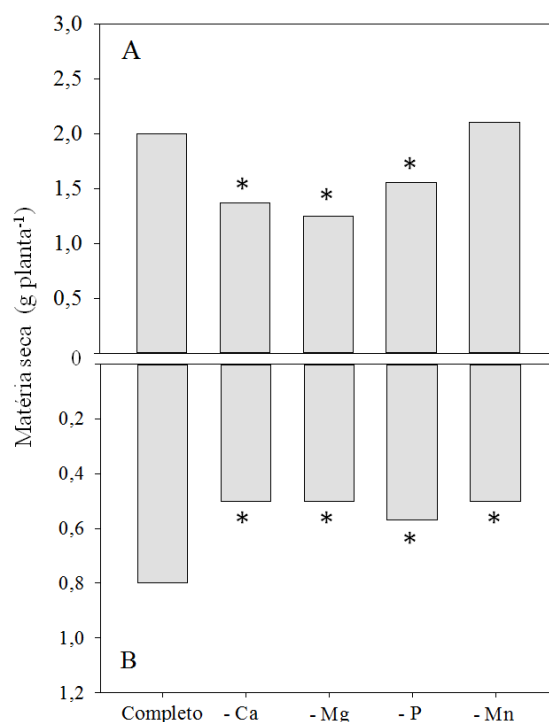


Figura 1 - Matéria seca da parte aérea (A) e da raiz (B) de aveia-preta cultivada com e sem omissão de nutrientes. * = diferença significativa, pelo teste de Scheffé ($p < 0,05$), entre controle e tratamento com omissão. *Dry matter of aerial part (A) and root (B) of oat cultivated with and without omission of nutrients. (*) Significant difference with Scheffé test ($p < 0,05$) between control treatment and treatment with omission.*

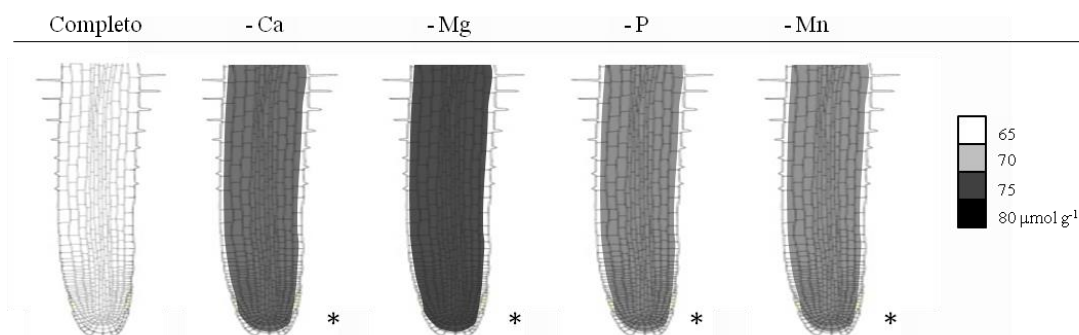


Figura 2 - Capacidade de troca de cátions radicular de aveia-preta cultivada com e sem omissão de nutrientes. (*) diferença significativa, pelo teste de Scheffé ($p < 0,05$), entre tratamento-controle e tratamento com omissão. *Cation exchange capacity of oat root cultivated with and without omission of nutrients. (*) Significant difference by the Scheffé test ($p < 0,05$) between control treatment and treatment with omission.*

A deficiência de Mg, P e Mn favorece o estresse oxidativo nas células (Chou et al., 2011; Broadley et al., 2012; Fu et al., 2014), o que altera as propriedades das paredes (Mengutay et al., 2013). Portanto, a carência nutricional induzindo o estresse oxidativo pode prejudicar, indiretamente, a parede celular. Por outro lado, a escassez de Ca prejudica, diretamente, a parede celular, devido à função estrutural que esse nutriente desempenha (Hawkesford et al., 2012). Avaliando o efeito da carência de Mn sobre a composição de paredes celulares em raízes de fumo, Wang et al. (2003) observaram redução de ácido urânico, um componente das pectinas, e alterações em carboidratos. Ainda, conforme Wehr et al. (2004), elementos catiônicos contribuem para manter as moléculas de pectina da parede celular mais unidas, protegendo-as de ataques enzimáticos e oxidativos. Nesse sentido, o incremento da CTC das raízes devido à carência de Ca, Mg, P e Mn deve ter influência das interações entre alterações químicas e mecânicas das paredes celulares.

Os resultados obtidos neste trabalho indicam que o aumento da CTCr, em aveia-preta com deficiência de nutrientes, pode permitir maior tolerância das plantas a solos com alto teor de Al^{3+} . Pois, tanto o excesso de Al^{3+} , quanto as deficiências de Ca, Mg e P ocorrem em solos ácidos (George et al., 2012), ou seja, podem ocorrer de forma simultânea. Contudo, em solos manejados, essas deficiências são mais comuns nas camadas subsuperficiais, onde o crescimento de raízes em profundidade é importante, por proporcionar maior tolerância das plantas ao estresse hídrico em períodos de estiagem (Ritchey et al., 1995). Dessa forma, é possível que as deficiências favoreçam a retenção do Al^{3+} nas paredes celulares, tendo em vista que, especificamente para aveia-preta, elevaram em mais de 10% a CTC radicular (Figura 2). Em adição, Horst et al. (2010) reportam que cultivares mais resistentes à toxidez por Al^{3+} têm CTC radicular menor que cultivares mais sensíveis, ou seja, atraem e retêm menos Al^{3+} para a superfície das paredes celulares. Todavia, são necessários estudos de interação

entre a deficiência desses nutrientes e a presença de Al para avaliar tal hipótese.

A concentração e o conteúdo de Ca, Mg, P e Mn reduziram drasticamente a parte aérea da aveia-preta, indicando o efeito dos baixos níveis adicionados na solução nutritiva. Além disso, houve alterações no conteúdo e na concentração de nutrientes em relação à testemunha (Figura 3; Figura 4). Entre os tratamentos com omissão de nutrientes, o - Mg foi o elemento que alterou o maior número de nutrientes ($n = 6$) (K, Ca, P, Fe, Mn e B). Por outro lado, o - Mn provocou alteração no menor número de nutrientes ($n = 1$) (Zn), enquanto na omissão de P e Ca ocorreu comportamento intermediário em relação ao número de nutrientes alterados; contudo, predominou o efeito negativo sobre a aquisição de nutrientes.

O mecanismo de absorção ativa, provavelmente, tenha sido prejudicado pela omissão de Ca e P. Esses nutrientes têm relação direta com a absorção. O Ca reduz a atividade das bombas de Ca e o P pela exigência energética na forma de adenosina trifosfato (ATP) para o funcionamento das bombas presentes nas membranas (Taiz & Zeiger, 2006). Em relação à deficiência de P, Zhong et al. (1993) demonstraram que a formação de fosfatos de magnésio aumentou a absorção de Mg em *Ricinus* sp. cultivada em solução nutritiva, demonstrando que o P possui efeito sinérgico na absorção de Ca, Mg (Moreira et al., 2008) e Mn (Büll et al., 2008).

Por outro lado, quando sob omissão de Mg, a aveia-preta elevou a aquisição de vários nutrientes. Em primeiro lugar, a absorção ativa não depende diretamente do Mg, ao contrário do Ca e do P; portanto, a maior absorção de nutrientes devido à omissão de Mg deve ter sido mais influenciada pelo aumento na atividade dos demais nutrientes na solução nutritiva. Além disso, a baixa concentração de Mg na solução pode ter reduzido a competição pelos sítios de absorção na membrana ou, ainda, estimulado a expressão de genes que regulam transportadores específicos (White, 2012), uma vez que apenas K, Mn, Cu e Zn aumentaram efetivamente.

Drzewiecka et al. (2014) relataram que a carência de Mg aumenta a absorção de Cu e Zn. Além disso, soluções com relação Ca/Mg de 4:1 provocam aumento na exsudação de ácido acético e ácido oxálico pela raiz, e esses ácidos estão envolvidos nos processos de absorção desses elementos (Nigam et al., 2001). Portanto, a relação Ca/Mg de

8,86/1 da solução no tratamento -Mg pode ter influenciado a maior absorção de Cu e Zn, enquanto a relação de antagonismo entre Mg e K (Monteiro & Consolmagno, 2008) também tem relação com os sítios de absorção, dado que ambos os nutrientes têm raio iônico similar (Fonseca & Meurer, 1997).

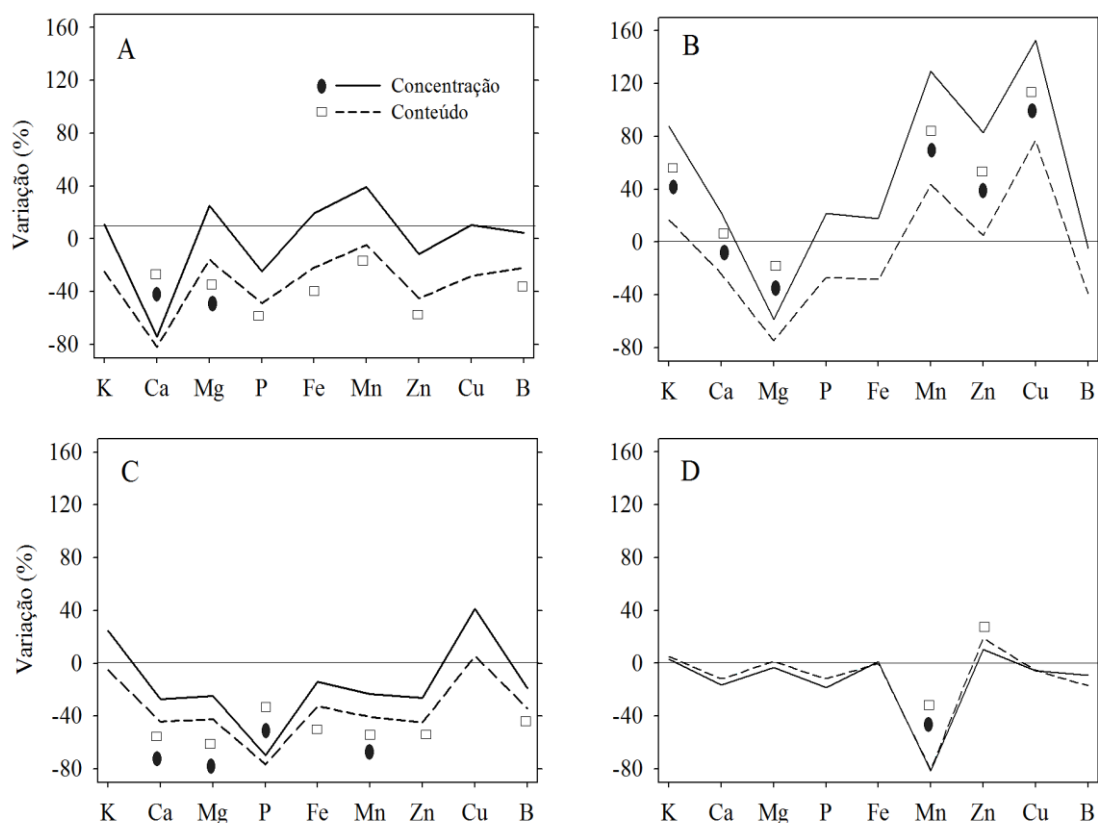


Figura 3 - Variação na concentração e no conteúdo de nutrientes na parte aérea de aveia-preta cultivada com omissão de Ca (A), Mg (B), P (C) e Mn (D) em relação ao controle. Círculo e retângulo indicam diferença significativa, pelo teste de Scheffé ($p < 0,05$), entre tratamento-controle e tratamento com omissão. *Variation in the concentration and nutrient content in the shoot of black oat cultivated with Ca omission (A), Mg (B) P (C) and Mn (D) compared to the control treatment. Circle and rectangle indicate significant difference by Scheffé test ($p < 0.05$) between control and treatment with omission.*

As concentrações de Cu, Mn e Zn foram 153; 129 e 83% superiores nas plantas deficientes em Mg, se comparadas ao tratamento sem deficiência (Figura 3; Figura 4). Altas concentrações de micronutrientes catiônicos provocam estresse nas plantas, sobretudo pela formação de espécies reativas de oxigênio. Em paralelo, o Mg é funcional no metabolismo antioxidativo das plantas, além, é claro, na formação da clorofila e da ativação enzimática (Taiz & Zeiger, 2006; Keunen et al., 2011). Assim, o estresse oxidativo, associado aos efeitos deletérios da deficiência de Mg podem explicar os menores valores de matéria seca da parte aérea (Figura 1). Em tempo, o incremento na aquisição de um micronutriente catiônico, quando outro está em condição de deficiência, a exemplo do tratamento -

Mn (maior aquisição de Zn), corrobora Kanai et al. (2009) e Zare et al. (2009).

A CTCr apresentou correlação de Pearson positiva à concentração de K ($r = 0,74^*$) e Cu ($r = 0,69^*$) na parte aérea da aveia-preta, indicando que a CTCr afetou a absorção de nutrientes. Gray et al. (1953), estudando a absorção de cátions em função de doses de K, verificaram correlação linear entre K na planta e CTCr de diferentes espécies. Asher & Ozanne (1961), estudando um amplo número de espécies, observaram relação entre os valores de CTCr e a concentração de P nos tecidos vegetais. Já Keltjens (1995) demonstrou que a quantidade de Mg absorvida tem relação direta com a quantidade de Mg retido na CTCr.

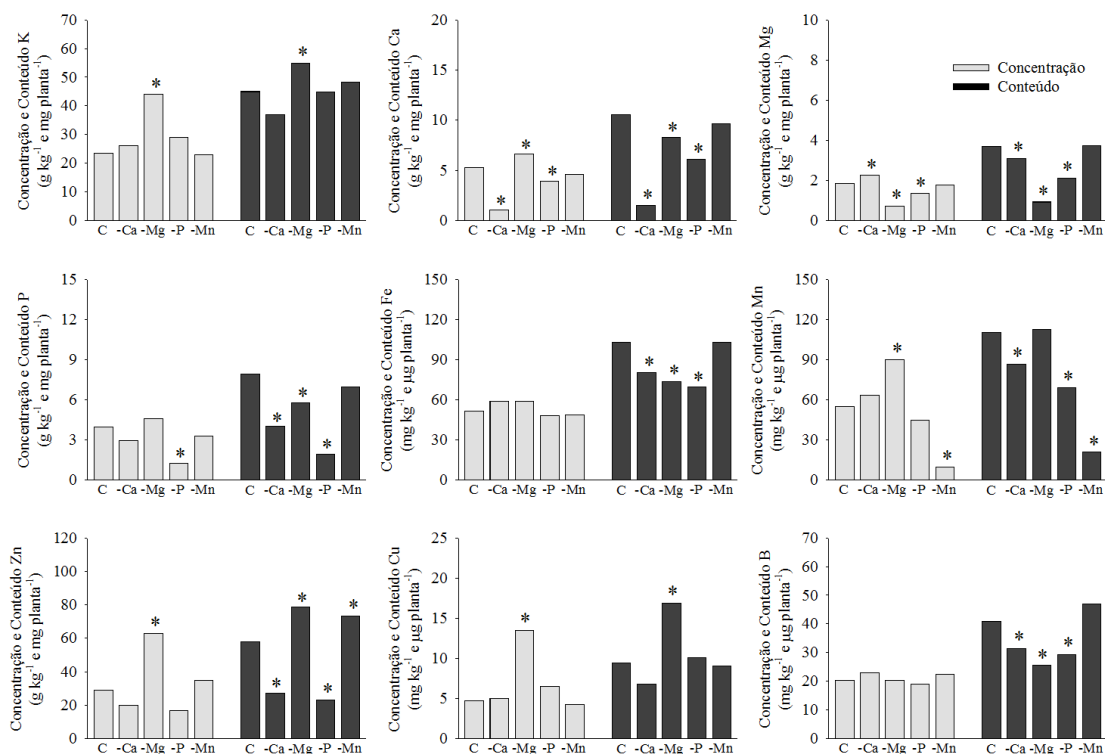


Figura 4 - Concentração e conteúdo de nutrientes na parte aérea de aveia-preta cultivada com e sem omissão de nutrientes. (*) diferença significativa, pelo teste de Scheffé ($p < 0,05$), entre controle e tratamento com omissão. *Content and accumulation of nutrients in shoot of oat cultivated with and without omission of nutrients. (*) Significant difference by the Scheffé test ($p < 0,05$) between control treatment and treatment with omission.*

Tabela 1 - Correlação de Pearson entre concentração e conteúdo de nutrientes na parte aérea de aveia-preta e a capacidade de troca de cátions radicular (CTCr). *Pearson correlation between concentration and content of nutrients in aerial part of oat and cation exchange capacity of root (CECr).*

Fatores	K	Ca	Mg	P	Fe	Mn	Cu	Zn	B
Concentração	0,74*	-0,09	-0,52	-0,15	0,35	0,50	0,69*	0,28	0,04
Conteúdo	-0,29	0,30	0,10	0,08	-0,26	-0,07	-0,23	-0,20	0,02

(*) significativo a 5 % de probabilidade.

Apesar desse efeito da CTCr na concentração de nutrientes, é importante frisar que a CTCr não é um pré-requisito para a absorção, sobretudo em condições em que a concentração de nutrientes na solução do solo é pouco diluída (White, 2012). Portanto, em condição de cultivo em solo, a CTCr pode ser mais importante, pois a solução de solo é geralmente mais diluída que soluções nutritivas. Ram (1980) constatou que cultivares de arroz e trigo cultivadas no solo que apresentavam maiores valores de CTCr tinham maiores concentrações de K, P, Fe e Mn na parte aérea. Contudo, Vale et al. (1996) não verificaram efeito da CTCr de 15 espécies florestais na aquisição de amônio (NH_4^+) do solo. A dificuldade de se estabelecer, em certas condições, a relação da CTCr com a aquisição de nutrientes pode ocorrer devido a variações na rizosfera das plantas. Uma das principais vias de deposição de carbono na rizosfera

é através da liberação de mucilagens nos ápices radiculares, compostos que também apresentam CTC (Raab & Lipson, 2010).

Conclusões

As deficiências de Mg, Ca, P e Mn aumentam a CTCr e afetam o estado nutricional da aveia-preta cultivada em solução nutritiva. A CTCr correlaciona-se com as concentrações de K e Cu na parte aérea da aveia-preta.

Referências

Asher CJ, Ozanne PG (1961) The cation exchange capacity of plant roots, and its relationship to the uptake of insoluble nutrients. *Crop and Pasture Science* 12(5):755-766.

- Broadley M, Brown P, Cakmak I, Rengel Z, Zhao F (2012) Functional of nutrients: micronutrients. In: Marschner P. Marschner's mineral nutrition of higher plants. 3. ed. London: Elsevier, cap. 7,191-248.
- Büll LT, Novello A, Corrêa JC, Boas RLV (2008) Doses de fósforo e zinco na cultura do alho em condições de casa de vegetação. *Bragantia* 67(4):941-949.
- Chou TS, Chao YY, Huang WD, Hong CY, Kao CH (2011) Effect of magnesium deficiency on antioxidant status and cadmium toxicity in rice seedlings. *Journal of Plant Physiology* 168(10):1021-1030.
- Drzewiecka K, Mleczek M, Gąsecka M, Magdziak Z, Goliński P, Chadzinikolau T (2014) Copper phytoextraction with *Salix purpurea* x *viminalis* under various Ca/Mg ratios. Part 2. Effect on organic acid, phenolics and salicylic acid contents. *Acta Physiologiae Plantarum* 36(4):903-913.
- Fageria NK, Moreira A (2011) The Role of Mineral Nutrition on Root Growth of Crop Plants. In: Sparks, DL. *Advances in Agronomy*. Burlington: Academic Press, p.251-331.
- Fonseca JA, Meurer EJ (1997) Inibição da absorção de magnésio pelo potássio em plântulas de milho em solução nutritiva. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 21(1):47-50.
- Fritz E (2007) Measurement of cation exchange capacity (CEC) of plant cell walls by X-ray microanalysis (EDX) in the transmission electron microscope. *Microscopy and Microanalysis* 13(4):233-244.
- Fu YQ, Yang XJ, SHEN H (2014) The physiological mechanism of enhanced oxidizing capacity of rice (*Oryza sativa* L.) roots induced by phosphorus deficiency. *Acta Physiologiae Plantarum* 36(1):179-190.
- George E, Horst, WJ. Neumann E (2012) Adaptation of plants to adverse chemical soil conditions. In: Marschner P. (3.ed) *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*, Elsevier, p. 409-472.
- Gray B, Drake M, Colby WG (1953) Potassium competition in grass-legume associations as a function of root cation exchange capacity. *Soil Science Society of America Journal* 17(3):235-239.
- Haynes RJ (1980) Ion exchange properties of roots and ionic interactions within the root apoplasm: their role in ion accumulation by plants. *The Botanical Review* 46(1):75-99.
- Hawkesford M, Horst W, Kichey T, Lambers H, Schjoerring J, Møller SI, White P (2012) Functions of Macronutrients. In: Marschner P. (3.ed) *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*, Elsevier p.135-189.
- Hoagland DR, Arnon DI (1950) The water culture method for growing without soil. California agricultural experiment station. Circular.
- Horst WJ, Wang Y, Eticha D (2010) The role of the root apoplast in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: a review. *Annals of Botany* 106:185-197.
- Kanai M, Hirai M, Yoshiba, M, Tadano T, Higuchi K (2009) Iron deficiency causes zinc excess in *Zea mays*. *Soil Science and Plant Nutrition* 55(2):271-276.
- Keltjens WG (1995) Magnesium uptake by Al-stressed maize plants with special emphasis on cation interactions at root exchange sites. In: Date RA, Grundon NJ, Rayment GE, Probert ME *Plant-Soil interactions at low pH: Principles and management*. Netherlands: Springer, p.307-312.
- Keunen E, Remans T, Bohler S, Vangronveld J, Cuypers A (2011) Metal-induced oxidative stress and plant mitochondria. *International Journal of Molecular Sciences* 12(10):6894-6918.
- Martins APL, Reissmann CB (2007) Material vegetal e as rotinas laboratoriais nos procedimentos químico-analíticos. *Scientia Agraria* 8(1):1-17.
- Meng Y, Zhang Y, Zhang L, Hu J, Zhang X, Lu K, Dong H, Wang D, Zhao FJ, Huang CF, Lian X. OsNRAMP5 contributes to manganese translocation and distribution in rice shoots. *Journal of Experimental Botany* 65(17):4849-4861.
- Mengutay M, Ceylan Y, Kutman UB, Cakmak I (2013) Adequate magnesium nutrition mitigates adverse effects of heat stress on maize and wheat. *Plant and Soil* 368(1-2):57-72.
- Meychik NR, Yermakov IP (1999) A new to the investigation on the tonogenic groups of root cell walls. *Plant and Soil* 217:257-264, 1999.
- Monteiro FA, Consolmagno ND (2008) Sistema radicular do capim-tanzânia adubado com potássio e magnésio. *Revista Brasileira de Zootecnia* 37(5):810-818.
- Moreira A, Heinrichs R, Freitas AR (2008) Relação fósforo e magnésio na fertilidade do solo, no estado nutricional na produção da alfafa. *Revista Brasileira de Zootecnia* 37(6):984-989.
- Nigam R, Srivastava S, Prakash S, Srivastava MM (2001) Cadmium mobilisation and plant availability—the impact of organic acids commonly exuded from roots. *Plant and Soil* 230(1):107-113.
- Raab TK, Lipson DA (2010) The rhizosphere: A synchrotron-based view of nutrient flow in the root zone. In: Singh B, Gräfe M *Synchrotron-based techniques in soils sediments*. Elsevier, 2010. p.171-198.
- Ram LC (1980) Cation exchange capacity of plant roots in relation to nutrients uptake by shoot and grain as influenced by age. *Plant and Soil* 55:215-224.

Ritchey KD, Feldhake CM, Clark RB, Sousa DMG (1995) Improved water and nutrient uptake from sub-surface layers of gypsum-amended soils. In: Karlen, DL, Wringht RJ, Kemper WO. Agricultural Utilization of Urban and Industrial By-products. America Society of Agronomy, p.157-181.

Taiz L, Zeiger, E (2006) Plant Physiology. (4. ed.) Sunderland: Sinauer Associates 722p.

Zare M, Khoshgoftarmanesh AH, Norouzi M. Schulin R (2009) Critical soil zinc deficiency concentration and tissue iron: Zinc ratio as a diagnostic tool for prediction of zinc deficiency in corn. Journal of Plant Nutrition 32(12):1983-1993.

Zhong W, Schobert C, Komor E (1993) Transport of magnesium ions in the phloem of *Ricinus communis* L. seedlings. Planta 190(1):114-119.

Wang JJ, Evangelou BP, Ashraf MM (2003) Changes in root cell wall chemistry induced by manganese exposure with two tobacco genotypes. Journal of Plant Nutrition 26(8):1527-1540.

Wehr JB, Menzies NW, Blamey FPC (2004) Inhibition of cell-wall autolysis and pectin degradation by cations. Plant Physiology and Biochemistry 42(6):485-492.

Wehr JB, Blamey FPC, Menzies NW (2010) Comparison between methods using cooper, lanthanum, and colorimetry for the determination of the cation exchange capacity of plant cell walls. Journal of Agricultural and Food Chemistry 58:4554-4559.

White PJ (2012) Ion uptake mechanisms of individual cells and roots: short-distance transport. In: Marschner P Marschner's mineral nutrition of higher plants, Elsevier, Cap. 2, p.7-47.

Wu Y, Hendershot WH (2009) Cation Exchange Capacity and Proton Binding Properties of Pea (*Pisum sativum* L.) roots. Water, Air and Soil Pollution 200(1-4):353-369.