

PLASMODESMOS: TRANSPORTE SIMPLÁSTICO DE HERBICIDAS NA PLANTA¹

Plasmodesmata: Symplastic Transport of Herbicides within the Plant

CONCENÇO, G.², FERREIRA, E.A.², FERREIRA, F.A.³ e SANTOS, J.B.⁴

RESUMO - Plasmodesmos são canais responsáveis pela conexão citoplasmática entre células vizinhas, possibilitando a troca de moléculas de informação, funcionais, estruturais ou ainda de xenobióticos entre as células pertencentes a um mesmo grupo. Células pertencentes ao mesmo conjunto (domínio) constituem-se numa unidade funcional, e substâncias podem se mover entre estas células com velocidade muito superior à observada no transporte através de membranas. Os plasmodesmos podem atuar ainda no transporte a longa distância, tanto pela associação com o floema como pelo intercâmbio entre domínios simplásticos. Quando a planta se encontra sob estresse e as taxas de transporte via xilema e floema são mais reduzidas, os plasmodesmos podem ser mais efetivos no transporte a longa distância, das moléculas de herbicidas sistêmicos. Falta ainda esclarecer se existe afinidade entre moléculas de determinados herbicidas com as proteínas da superfície interna dos plasmodesmos, o que poderia facilitar o transporte desses herbicidas pela manipulação do Tamanho Limite de Exclusão do plasmodesmo, independentemente do tamanho da molécula, bem como determinar se a semelhança com algum composto natural da planta promove maior taxa de transporte simplástico. Pouca importância tem sido dada à participação dos plasmodesmos no transporte de herbicidas sistêmicos. No entanto, o avanço dos trabalhos com produtos marcados e a intensificação das pesquisas em fisiologia vegetal – para melhor entendimento dos processos referentes à absorção, translocação, conjugação e/ou degradação de herbicidas – podem esclarecer muitos aspectos ainda não definidos do transporte de herbicidas via xilema e floema e sua associação com o apoplasto e domínios simplásticos.

Palavras-chave: simplasto, translocação, fisiologia vegetal.

ABSTRACT - Plasmodesmata are plasma channels connecting neighboring cells and allowing the exchange of informational, functional and structural molecules and xenobiotics among cells of the same "group". Cells of the same domain behave as functional units, and substances are able to move between them at rates above the observed for trans-membrane movement. Plasmodesmata participate in long distance movement, both by association with phloem and interchange among neighboring domains. When the plant is under stress and xylem and phloem flux is slower, plasmodesmata could be more participative in long distance transport of systemic herbicide molecules. It remains to be fully understood whether there is a relationship among molecules of some herbicide groups and proteins embedded in the inner surface of plasmodesmata, to determine if some groups are able to manipulate the size of exclusion limit, independent of molecule size, as well as to verify if similarities between native compounds and herbicidal molecules result in higher rates of symplastic uptake. The deserving importance is not given to the role plasmodesmata plays in systemic herbicidal transport within the plant. However, the progress achieved with works related to marked products and plant physiology research intensification will eventually elucidate some not so clear aspects involving herbicide uptake by xylem and phloem, and their association with apoplast and symplastic domains.

Keywords: symplast, translocation, plant physiology.

¹ Recebido para publicação em 15.10.2006 e na forma revisada em 17.4.2007.

² Eng^a-Agr^a, Doutorando em Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa – DFT/UFV, 36570-000 Viçosa-MG, bolsista CNPq <gconcenco@yahoo.com.br>; ³ D.S., Professor Titular do Dep. de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa – DFT/UFV; ⁴ D.S., bolsista, Pós-doutor em Fitotecnia, Universidade Federal de Viçosa, DFT/UFV.



A translocação de herbicidas, do local de absorção até o sítio de ação, pode ser realizada principalmente por duas vias: xilema e floema. Uma vez que o transporte pelo xilema é unidirecional (para as folhas), ele é de importância secundária para o transporte de herbicidas aplicados às folhas até órgãos de crescimento rápido com baixas taxas de respiração, como gemas, flores ou frutos (Neumann, 1988). Essa tarefa é cumprida pelo floema.

O floema é uma rede composta por células vivas, que vai da ponta da raiz à extremidade das folhas, através do qual ocorre o transporte de fotoassimilados e de muitos compostos, via placas crivadas em ambas as extremidades das células. O transporte pelo floema é fundamental na distribuição de compostos químicos naturais ou sintéticos a partir de folhas mais maduras até as regiões de crescimento de raízes e caule (Vidal, 2002). Existem modelos matemáticos que permitem calcular com eficiência as taxas de deslocamento de xenobióticos via floema, em função dos coeficientes de permeabilidade de membranas, da dimensão da região de carga do floema, da distância a ser percorrida e da velocidade do deslocamento (Tyree et al., 1979).

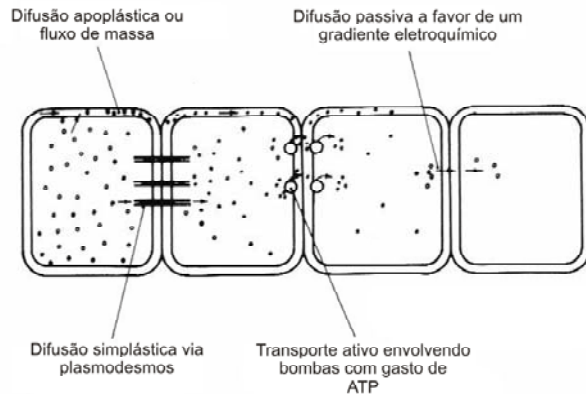
Após a molécula herbicida ter sido transportada via floema e ter penetrado em uma célula adjacente, ela precisa alcançar as demais células circunvizinhas, de forma que exerça a função herbicida. Esse deslocamento, normalmente a curta distância, pode ser feito de quatro formas principais: a) difusão apoplástica ou fluxo de massa; b) difusão passiva a favor de um gradiente eletroquímico; c) transporte ativo envolvendo proteínas transportadoras com gasto de ATP; e d) difusão simplástica via plasmodesmos (Figura 1).

A difusão apoplástica e a difusão passiva a favor de um gradiente eletroquímico permitem taxas de deslocamento relativamente lentas para moléculas de tamanho maior que simples íons, cujo tamanho normalmente alcança somente algumas dezenas de daltons (D), ou para moléculas pequenas com carga elétrica, pois envolvem a passagem pela membrana plasmática da célula de origem, parede celular (emaranhado de fibras celulósicas estabilizadas normalmente por hemicelulose e pectina), lamela média, parede celular e membrana plasmática da célula de destino

(Buchanan et al., 2005). As taxas máximas de transporte através de membrana ficam em torno de $1,0 \times 10^{-8} \text{ cm s}^{-1}$ para íons, como K^+ e Na^+ (Taiz & Zeiger, 2004). A taxa real de deslocamento observada para o glyphosate através de membranas é de $1,7 \times 10^{-8} \text{ cm s}^{-1}$ ou $0,0006 \text{ mm h}^{-1}$ (Gougler & Geiger, 1981), muito próxima à observada para K^+ e Na^+ . Vale ressaltar que cada membrana possui sua composição característica de proteínas e lipídios, tornando o transporte ainda dependente de tecido ou órgão (Alberts et al., 1999). O transporte ativo pode também contribuir para o deslocamento do glyphosate para o interior da célula. Este herbicida possui a rara capacidade, dentro dessa categoria de xenobióticos, de transpor a membrana plasmática por meio de um carreador protéico. Graças aos carreadores de fosfato, contidos na plasmalema, promove-se a ligação às moléculas do glyphosate, transportando-o para o citoplasma (Denis & Delrot, 1993).

Os plasmodesmos são, simplificada, canais de membrana plasmática que atravessam a parede celular, com função de comunicação simplástica entre células vegetais, facilitando o transporte intercelular direto de fotoassimilados, íons, reguladores de crescimento e macromoléculas de xenobióticos de características similares (Robards, 1976). Fornecem conexão citoplasmática direta entre células vizinhas através das paredes celulares adjacentes. As propriedades desses canais de comunicação influem no estabelecimento dos chamados “domínios simplásticos” – um grupo de células que se comunicam e funcionam como unidades de desenvolvimento fisiológico, possuindo a habilidade da movimentação de macroproteínas e RNA (Figura 2). Células de um mesmo domínio são capazes de trocar informações livremente com as demais, enquanto a comunicação é restrita entre domínios (Oparka & Roberts, 2001), ocorrendo pelo transporte através das paredes celulares.

Todo herbicida aplicado às folhas de plantas de metabolismo C_4 , para alcançar os elementos de condução (xilema ou floema), obrigatoriamente deverá penetrar as células da bainha do feixe vascular (Vidal, 2002). Uma vez que estas células são altamente lignificadas (podendo ocorrer também suberina em algumas monocotiledôneas), o deslocamento



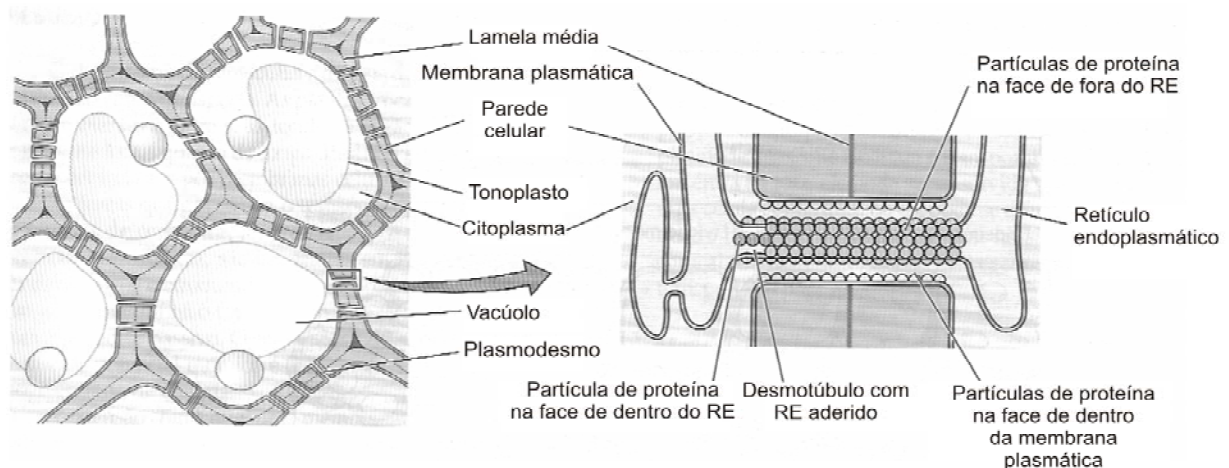
Fonte: adaptado de Neumann, 1988.

Figura 1 - Meios passíveis de ocorrer translocação de herbicidas entre células vegetais. Dos processos ilustrados, apenas o transporte ativo envolvendo bombas ocorre com gasto de energia.

das moléculas do herbicida das células do mesófilo para as células da bainha do feixe vascular ocorre exclusivamente pelos plasmodesmos presentes nessa interface (Osmond & Smith, 1976) (Figura 3). Só assim o herbicida alcançará os elementos de condução do floema, que estão localizados internamente às células da bainha (Taiz & Zeiger, 2004). O deslocamento de moléculas maiores, como de herbicidas,

provavelmente seria limitado através de membranas, e mesmo moléculas com apenas quatro carbonos, como o malato ou aspartato, responsáveis por transportar o CO_2 fixado para as células da bainha do feixe vascular nessas plantas, são dependentes do transporte via plasmodesmos (Figura 3). O transporte do malato na interface células do mesófilo para células da bainha do feixe vascular é entre 100 e 1.000 vezes maior que o transporte máximo admitido via membrana biológica (Buchanan et al., 2005).

Estudos recentes lançaram novas visões sobre o isolamento simplástico e o tráfego de moléculas grandes durante o crescimento e desenvolvimento da planta, confirmando o papel dos plasmodesmos no controle e na mediação da comunicação intercelular (Kragler et al., 1998; Tan et al., 2005). A grandeza do fluxo via plasmodesmos normalmente é mensurada por comparação entre fluxos independentes, estimados por gradientes de concentração, e coeficientes de difusão (Hatch & Slack, 1970), ou ainda pelo raio hidrodinâmico da molécula (Terry & Robards, 1987). O Tamanho Limite de Exclusão (TLE) de um plasmodesmo corresponde ao tamanho máximo das moléculas “não favorecidas” capazes de atravessar o plasmodesmo e está relacionado diretamente ao



Fonte: Taiz & Zeiger, 2004.

Figura 2 - Diagrama mostrando como os plasmodesmos conectam os citoplasmas de células vizinhas. Os plasmodesmos têm diâmetro de cerca de 40 nm e permitem a difusão de água e de pequenas moléculas de uma célula para a próxima. Além disso, o tamanho da abertura pode ser regulado por rearranjos das proteínas internas, a fim de permitir a passagem de moléculas maiores. A afinidade de certos compostos pelas proteínas no interior do canal também torna possível a passagem de moléculas maiores que o tamanho limite de exclusão.





Fonte: Osmond & Smith, 1976.

Figura 3 - Células da bainha do feixe vascular (BS) e do mesófilo (M) de cana-de-açúcar. É notável a camada suberizada (SL) na parede primária das células da bainha e campo de pontuação com plasmodesmos (P) atravessando-a.

diâmetro do canal e à afinidade das moléculas herbicidas com as proteínas que revestem o canal (Figura 2). O mais aceito entre os pesquisadores é que apenas moléculas menores que 1 kD se movam livremente entre as células (Oparka & Roberts, 2001). No entanto, moléculas de tamanho superior a 1 kD podem passar pelo plasmodesmo se tiverem afinidade com algumas das proteínas fixadas no interior do canal (Figura 2) (Taiz & Zeiger, 2004).

Além disso, o TLE diminui com a idade do órgão, ou seja, tecidos mais novos possuem a capacidade de transportar moléculas maiores (Crawford & Zambrysky, 2001). Isso pode explicar por que as plantas se tornam menos suscetíveis aos herbicidas enquanto avança seu estágio de desenvolvimento. A formação da parede secundária, entre outros fatores, também limita a translocação de herbicidas por plantas mais velhas, por ser menos permeável e mais espessa que a parede primária. Esses são fatores que contribuem para a necessidade de doses maiores de herbicidas para controlar plantas mais velhas, até certo momento do desenvolvimento (Chamel, 1988). Na maturidade, os plasmodesmos possuem condutância muito baixa e contribuem pouco na distribuição sistêmica de moléculas grandes. Além disso, a condutância não depende somente do diâmetro do canal, mas também da afinidade entre as moléculas conduzidas e as proteínas que revestem o canal.

Sterling et al. (1990), trabalhando com transporte apoplástico e simplástico de bentazon,

determinaram que o transporte da molécula do herbicida foi reduzido pela aplicação conjunta com CCCP, um inibidor exógeno do metabolismo (Wagatsuma, 1983; Zhang & Taylor, 1991; Rincon & Gonzales, 1992). Estes autores associaram a redução do transporte de bentazon com o aumento no gradiente de prótons entre células vizinhas. Atualmente, sabe-se que o CCCP atua no controle funcional da célula como um todo; com o aumento da concentração de CCCP, pode ocorrer redução da capacidade de condução dos plasmodesmos (Buchanan et al., 2005). Além disso, Sterling et al. (1990) discutem as possibilidades de difusão do bentazon através de membranas, considerando difusão simples, difusão facilitada, uso de carreadores e transporte competitivo por carreadores como possíveis meios de movimento. No entanto, esses tipos de transporte, normalmente, ocorrem quando as células de um mesmo domínio apresentam concentrações do herbicida similares entre si e maiores que o meio externo. Nessas condições, o herbicida é transportado através de membranas, atingindo células de um outro domínio e se difundindo às demais pelas conexões diretas do citoplasma. Seria incorreto admitir que uma molécula orgânica de tamanho relativamente grande, como a de um herbicida, preferencialmente atravessasse duas paredes celulares e duas membranas plasmáticas em vez de ser transportada por um tubo contínuo de citoplasma entre células de um mesmo domínio.

Um outro experimento descreve a aplicação de 10 gotículas de clorsulfuron na terceira folha definitiva de uma plântula de *Thlaspi arvense* com cinco folhas definitivas (Bestman et al., 1990). O clorsulfuron é um herbicida pertencente ao grupo das sulfoniluréias, inibidor da enzima acetolactato sintase (ALS), envolvida na síntese de aminoácidos de cadeia ramificada valina, leucina e isoleucina (Leite et al., 1998). A taxa de efluxo de fotoassimilados a partir das folhas que não receberam diretamente a aplicação do herbicida, em plantas tratadas, foi reduzida somente 24 horas após a aplicação do clorsulfuron. O deslocamento do clorsulfuron foi lento, indicando que xilema e floema provavelmente não foram as vias preferenciais de translocação, ou que o herbicida demorou muito para alcançar essas vias. O transporte provavelmente tenha ocorrido

entre células e, como as células de diferentes folhas estão muito distantes, dificilmente pertenceriam a um mesmo domínio simplástico. Nesse caso, o transporte através de membranas, associado ao floema, pode ter sido significativo.

O movimento através de plasmodesmos pode ser relevante na translocação de macromoléculas que carregam informação (RNA) até células vizinhas. Dessa forma, o comportamento de células de um domínio não é isolado, e o domínio passa a atuar como unidade funcional (Jorgensen & Lucas, 2006). Embora pesquisas, nesse sentido, com moléculas de herbicidas sejam limitadas, informações de deslocamento de outras macromoléculas de tamanho similar ao de herbicidas podem ser adaptadas. Em um experimento envolvendo enxertia de plantas de tomate (Kim et al., 2001), foi determinado que uma macromolécula carreadora da informação responsável por uma deformação da folha conhecida como “orelha-de-rato”, codificada nas raízes do porta-enxerto, alcançou o meristema do enxerto e provocou a deformação. Uma vez que esse composto não foi translocado pela corrente transpiratória, a via de transporte mais provável citada pelos autores foi a simplástica entre células de um mesmo domínio e entre interações de diferentes domínios (Figura 4). Os autores ressaltam a participação dos plasmodesmos no transporte, a longa distância, da molécula carreadora da informação.

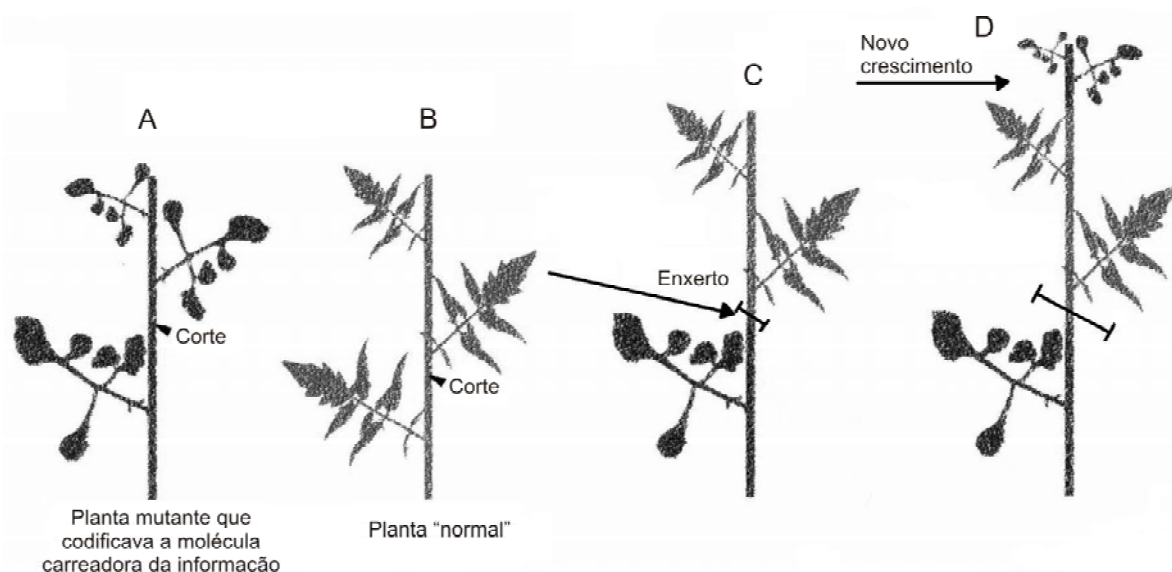
Sendo conhecida a capacidade das moléculas de se deslocar célula-a-célula, o transporte de moléculas de herbicidas a longa distância acropetamente pode ocorrer pelo apoplasto (xilema) ou via simplasto (plasmodesmos), desde que as características da molécula no que concerne a polaridade, carga elétrica e dimensões permitam. Se o herbicida foi aplicado à superfície da planta e absorvido e esta planta posteriormente sofrer estresse hídrico moderado que obrigue o fechamento dos estômatos e a redução da translocação pelo xilema, o herbicida ainda pode ser translocado via plasmodesmos (Alberts et al., 1999). A translocação do glyphosate é geralmente rápida na maioria das plantas, sendo essencial para a atividade herbicida. Após a penetração na folha, pode ser translocado tanto pelos tubos criados do floema (Franz et al., 1997), como

célula-a-célula via plasmodesmos (Jachetta et al., 1986), atingindo rapidamente todas as células do domínio. Na verdade, ambos os transportes são complementares e não-competitivos, pois os plasmodesmos atuam também nas operações de carga e descarga do floema (Sowinski et al., 2003). O glyphosate é um dos poucos exemplos estudados de translocação de herbicidas cuja importância dos plasmodesmos é considerada.

Existem ainda diferenças quanto à translocação em função do pH da solução em que se encontra o herbicida. Em dado estudo envolvendo absorção e translocação de sulfentrazone e glyphosate por raízes, Ferrell et al. (2003) determinaram que, com a redução no pH da solução, a absorção de sulfentrazone aumentou, juntamente com sua solubilidade. Por sua vez, o glyphosate não foi tão dependente do pH. O pKa do sulfentrazone é 6,5 (Grey et al., 2000), enquanto o glyphosate possui seqüência de pKa (0,8; 2,3; 6,0; e 11,0), adquirindo configurações diversas em função do pH (Sprinkle et al., 1975; Coutinho & Mazo, 2005). Acredita-se que em pH fisiológico o glyphosate é considerado um “zwitterion”, comportando-se como ânion divalente, podendo ser fortemente complexado com alguns cátions metálicos divalentes (Devine et al., 1993). Essa molécula possui a faculdade da mudança de pólo quando atinge o citoplasma, adquirindo carga líquida negativa, promovida pela desprotonação, em decorrência do pH fisiológico, contribuindo para sua retenção no simplasto (Wauchope, 1976). Mesmo assim, a absorção e translocação do glyphosate foi menos afetada em função do pH que para sulfentrazone. É conhecida a função dos plasmodesmos na translocação de glyphosate (Jachetta et al., 1986), indicando que eles atuam tanto em conjunto com os sistemas vasculares do xilema e floema, como de maneira semi-autônoma. Essas características são importantes para a translocação de herbicidas aplicados no solo, onde o xilema possui papel essencial, mas não exclusivo, no transporte dessas macromoléculas.

Plantas mais velhas possuem maior massa, maior área foliar e, conseqüentemente, maior taxa transpiratória. Considerando uma planta de capim-arroz (*Echinochloa* sp.) no estágio de três a quatro folhas, momento em que normalmente ocorre a aplicação do herbicida,





Fonte: adaptado de Kim et al., 2001.

Figura 4 - Experiência mostrando o deslocamento de substâncias de informação codificadas na raiz de porta-enxerto até o meristema do enxerto, onde a mutação conhecida como "orelha-de-rato" foi manifestada nas novas folhas que se desenvolveram.

e outra no estágio de dois a três perfilhos, pode-se considerar que ambas apresentam metabolismo elevado, pois estão em pleno crescimento, mas que o volume numérico do fluxo acrópeto de água é maior na planta em estágio de dois a três perfilhos (Taiz & Zeiger, 2004). Na aplicação de um herbicida de solo, após ser absorvido pelas raízes dessas plantas ainda em expansão, o herbicida seria eficientemente translocado via xilema, pois o fluxo da corrente transpiratória ainda é grande. No entanto, a planta de capim-arroz no estágio de dois a três perfilhos é menos suscetível ao herbicida que a planta no estágio de duas a quatro folhas. Em células já maduras, mesmo em uma planta em crescimento ativo, o TEL dos plasmodesmos é menor e o transporte do herbicida é mais dependente da corrente transpiratória. O transporte simplástico pelos plasmodesmos nestas células é seriamente reduzido, podendo o TLE ser 50 vezes menor quando a célula é madura, e não necessita de grande influxo de moléculas, em relação a quando está se desenvolvendo, e a capacidade de deslocamento de moléculas de informação, íons e reguladores é essencial (Oparka & Roberts, 2001).

Herbicidas inibidores da enzima ALS podem utilizar suas características de disso-

ciação para atuar mais eficientemente em células pertencentes a um mesmo domínio. Como o pH do exterior celular está ao redor de 5,5, as moléculas dos herbicidas inibidores da ALS estão na forma não-dissociada e são capazes de penetrar na célula mais facilmente. Ao entrarem no citoplasma, onde o meio é mais alcalino (pH próximo a 7,5), dissociam-se e adquirem a forma mais ativa de sua molécula e menos passível de transporte. As moléculas do herbicida ficam "presas" no citoplasma, pois a forma dissociada é menos capaz de se difundir para o exterior. A esse comportamento é dado o nome de "armadilha iônica" (Vidal, 2002). Nessa situação, o herbicida move-se livremente, pois, em essência, em um mesmo domínio, ocorre "um único citoplasma" (Crawford & Zambryski, 2001). Dessa forma, a penetração do herbicida numa única célula possibilita sua distribuição em todas as demais pertencentes ao mesmo domínio (Jachetta et al., 1986). Além disso, os plasmodesmos podem ter participação significativa no transporte no que diz respeito a moléculas com pKa (constante de dissociação) abaixo do pH do xilema, que é ao redor de 5,5, além de auxiliar no transporte

simplástico dessas moléculas, por outra rota que não seja o floema (Vidal, 2002).

A deficiência de movimentação do herbicida na planta, em razão da absorção e/ou translocação reduzidas, pode ser a causa da tolerância ou seletividade em inúmeras culturas e plantas daninhas (Hess, 1985; Ladlie, 1991). Ademais, deve-se considerar que diferentes taxas de translocação de herbicidas, acrópeta ou basipetamente, podem ter resultado de alterações em nível genético e conferirem resistência de uma planta daninha a um princípio ativo antes letal. A translocação reduzida de herbicidas, como mecanismo de resistência, é extensamente pesquisada e foi identificada em *Lolium multiflorum* (Ferreira et al., 2006) e *Lolium rigidum* (Lorraine-Colwill et al., 2002). Outras plantas, no entanto, não apresentam alterações quanto à absorção e translocação do herbicida entre biótipos resistentes e suscetíveis (Carey et al., 1995; Dias et al., 2003). Nos casos em que ocorre redução da translocação dos herbicidas, seria interessante investigar se há redução do TLE dos plasmodesmos ou redução da associação destes com a função de carga/descarga do floema. Além disso, seja para herbicidas que se deslocam via xilema ou floema, o papel dos plasmodesmos no transporte acrópeta é essencial, de forma similar à observada para outras moléculas orgânicas (Taiz & Zeiger, 2004). A dimensão das moléculas de herbicidas não é fator limitante no transporte via plasmodesmos, pois, de forma geral, o tamanho das moléculas situa-se entre 150 e 450 Da (Tabela 1), e moléculas de até 1 kDa têm passagem livre pelo canal em plantas novas (Taiz & Zeiger, 2004). As moléculas de herbicidas normalmente apresentam dimensões menores que muitas proteínas ou enzimas transportadas via plasmodesmos, ou que possuem papel no transporte de outras substâncias pelo canal, como a MP30 (Kragler et al., 2003) ligada ao v-RNA (RNA viral), cujo tráfego ela torna possível. No entanto, outras características das moléculas, além da sua dimensão, como cargas elétricas, podem ser importantes e permitir a passagem de determinadas moléculas em detrimento de outras (Devine & Hall, 1990).

Quando a planta é submetida a estresse, as reações metabólicas tendem a diminuir proporcionalmente. Muitos herbicidas têm a

ação fortemente reduzida se a planta se encontrar sob estresse antes, no momento ou horas após a aplicação, pois são menos transportados e, conseqüentemente, estão mais disponíveis para reações de metabolização, conjugação ou aprisionamento (Cataneo et al., 2003). Para herbicidas mimetizadores de auxinas, normalmente ocorre a retomada da atividade herbicida juntamente com o aumento do metabolismo, após um estresse hídrico. Substâncias auxínicas anteriormente aplicadas (sintéticas) ou produzidas (naturais) são capazes de alcançar o local de ação após o estresse ser removido e a planta sofrer desplasmólise (Drake & Carr, 1978). Embora os plasmodesmos não sejam a única rota de transporte dessas substâncias, eles podem ter participação importante no transporte de moléculas de herbicidas inibidores de auxina, sob estresse hídrico moderado.

Em resumo, os plasmodesmos são canais que fornecem conexão citoplasmática direta entre células vizinhas, possibilitando a troca de moléculas de informação, funcionais, estruturais ou ainda de xenobióticos entre as células pertencentes a um mesmo "grupo" (domínio), de forma mais eficiente que o deslocamento através de membranas. Células pertencentes ao mesmo domínio comportam-se como partes de uma unidade funcional, e substâncias tóxicas não muito agressivas, que não causem grandes alterações no pH, potencial hídrico ou destruam a estrutura do plasmodesmo, podem se mover entre estas células com velocidade muito superior à observada no transporte através de membranas celulares. Os plasmodesmos podem atuar ainda no transporte a longa distância, tanto pela associação com o floema como pelo intercâmbio entre domínios simplásticos. Quando a planta se encontra sob estresse e as taxas de deslocamento via xilema e floema são mais reduzidas, os plasmodesmos podem ser mais efetivos no transporte a longa distância das moléculas de herbicidas sistêmicos.

Contudo, mais estudos são necessários para o esclarecimento da existência de afinidade entre moléculas de determinados herbicidas com as proteínas da superfície interna dos plasmodesmos, visando determinar se algum grupo químico possui a capacidade de manipular o Tamanho Limite de Exclusão do



Tabela 1 - Dimensões de algumas moléculas herbicidas, compostos, proteínas e íons

Estrutura Química	Nome Comum e Fórmula	Tamanho (Da) ^{a/}	Estrutura Química	Nome Comum e Fórmula Molecular	Tamanho (Da) ^{a/}
	Atrazine C ₈ H ₁₄ ClN ₅	215,7		Bispyribac-sodium C ₁₉ H ₁₈ N ₄ O ₈	430,2
	Ametrine C ₉ H ₁₇ N ₅ S	227,3		Quinclorac C ₁₀ H ₅ Cl ₂ NO ₂	242,0
	Nicosulfuron C ₁₅ H ₁₈ N ₆ O ₆ S.H ₂ O	428,4		Sacarose C ₁₂ H ₂₂ O ₁₁	342,3
	Glyphosate (eq. ácido) C ₃ H ₈ NO ₅ P	169,1		Malato C ₄ H ₆ O ₅	134,1
	Trifloxysulfuron-sodium C ₁₄ H ₁₃ F ₃ N ₅ O ₆ SNa	459,3		Aspartato C ₄ H ₇ NO ₄	133,0
	Sulfentrazone C ₁₁ H ₁₀ Cl ₂ F ₂ N ₄ O ₃ S	387,1	---	PEP carboxilase ^{b/}	2,7 x 10 ⁵
	Bentazon C ₁₀ H ₁₂ N ₂ O ₃ S	240,3	---	v-RNA MP30 ^{c/}	3 x 10 ⁴
	2,4-D (eq. ácido) C ₈ H ₆ Cl ₂ O ₃	221,0	---	K	39,1
	Penoxsulam C ₁₆ H ₁₄ F ₃ N ₅ O ₅ S	483,2	---	Na	23,0

^{a/} Dados originais calculados a partir das fórmulas químicas; ^{b/} Fonte: Patel et al., 2004; e ^{c/} Fonte: Wolf et al., 1989; Kragler et al., 2003.

canal. Essa manipulação poderia “favorecer” o transporte da molécula independentemente do tamanho, bem como determinar se a semelhança com algum composto natural da planta (como para herbicidas mimetizadores de auxina) ocasiona maior taxa de transporte simplástico. Maior importância deve ser dada à participação dos plasmodesmos no transporte de herbicidas sistêmicos. Nesse sentido, o avanço dos trabalhos com produtos marcados e a intensificação das pesquisas com fisiologia de herbicidas podem esclarecer muitos aspectos ainda não definidos do transporte de herbicidas via xilema e floema, e sua associação com o apoplasto e domínios simplásticos.

LITERATURA CITADA

- ALBERTS, B. et al. **Fundamentos da biologia celular**. Porto Alegre: Artes Médicas Sul, 1999. 757 p.
- BESTMAN, H. D.; DEVINE, M. D.; BORN, W. H. V. Herbicide chlorsulfuron decreases assimilate transport out of treated leaves of field pennycress (*Thlaspi arvense* L.) seedlings. **Plant Physiol.**, v. 93, p. 1441-1448, 1990.
- BUCHANAN, B. B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. L. **Biochemistry & molecular biology of plants**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 2005. 1367 p.
- CAREY, V. F. et al. Resistance mechanism of propanil-resistant barnyardgrass. I. Absorption, translocation, and site of action studies. **Pestic. Biochem. Physiol.**, v. 52, p. 182-189, 1995.
- CATANEO, A. C. et al. Glutathione S-transferase activity on the degradation of the herbicide glyphosate in maize (*Zea mays*) plants. **Planta Daninha**, v. 21, p. 307-312, 2003.
- CHAMEL, A. Foliar uptake of chemicals studied with whole plants and isolated cuticles. In: NEUMANN, P. M. (Ed.). **Plant growth and leaf-applied chemicals**. Boca Raton: CRC Press, 1988. p. 27-50.
- COUTINHO, C. F. B.; MAZO, L. H. Metallic complexes with glyphosate: a review. **Química Nova**, v. 28, p. 1038-1045, 2005.
- CRAWFORD, K. M.; ZAMBRYSKI, P. C. Non-targeted and targeted protein movement through plasmodesmata in leaves in different developmental and physiological status. **Plant Physiol.**, v. 125, p. 1802-1812, 2001.
- DENIS, M. H.; DELROT, S. Carrier-mediated uptake of glyphosate in broad bean (*Vicia faba*) via a phosphate transporter. **Physiol. Plant.**, v. 87, p. 569-575, 1993.
- DEVINE, M. D.; HALL, L. M. Implications of sucrose transport mechanisms for the translocation of herbicides. **Weed Sci.**, v. 38, p. 299-304, 1990.
- DEVINE, M. D.; DUKE, S. O.; FEDTKE, C. **Physiology of herbicide action**. Englewood Cliffs: Prentice Hall, 1993. 441 p.
- DIAS, N. M. P. et al. Absorção e translocação do herbicida diuron por espécies suscetível e tolerante de capim-colchão (*Digitaria* spp.). **Planta Daninha**, v. 21, p. 293-300, 2003.
- DRAKE, G.; CARR, D. J. Plasmodesmata, tropism, and auxin transport. **J. Exp. Bot.**, v. 29, p. 1309-1318, 1978.
- FERREIRA, E. A. et al. Translocação do glyphosate em biótipos de azevém (*Lolium multiflorum*). **Planta Daninha**, v. 24, p. 365-370, 2006.
- FERRELL, J. A.; WITT, W. W.; VENCILL, W. K. Sulfentrazone absorption by plant roots increases as soil or solution pH decreases. **Weed Sci.**, v. 51, p. 826-830, 2003.
- FRANZ, J. E.; MAO, M. K.; SIKORSKI, J. A. Uptake, transport and metabolism of glyphosate in plants. In: **Glyphosate: a unique global herbicide**. Washington: American Chemical Society, 1997. p. 143-181.
- GOUGLER, J. A.; GEIGER, D. R. Uptake and distribution of N-phosphonomethylglycine in sugar beet plants. **Plant Physiol.**, v. 68, p. 668-672, 1981.
- GREY, T. L. et al. Behavior of sulfentrazone in ionic exchange resins, electrophoresis gels, and cation-saturated soils. **Weed Sci.**, v. 48, p. 239-247, 2000.
- HATCH, M. D.; SLACK, C. R. The C₄-carboxylic acid pathway of photosynthesis. In: REINHOLD, L.; LIWSCHITZ, Y. (Eds.). **Progress in phytochemistry**. London: Wiley-Interscience, 1970. p. 35-106.
- HESS, F. D. Herbicide absorption and translocation and their relationship to plant tolerance and susceptibility. In: DUKE, S. O. (Ed.). **Weed physiology**. Boca Raton: CRC Press, 1985. p. 192-214.
- JACHETTA, J. J.; APPLEBY, A. P.; BOERSMA, L. Apoplastic and symplastic pathways of atrazine and glyphosate transport in shoots of seedling sunflower. **Plant Physiol.**, v. 82, p. 1000-1007, 1986.
- JORGENSEN, R. A.; LUCAS, W. J. Movement of macromolecules in plant cells through plasmodesmata. **Sci. STKE**, 2006. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&list_uids/16493020&dopt=Abstract>
- KIM, M. et al. Developmental changes due to long-distance movement of a homeobox fusion transcript in tomato. **Science**, v. 293, p. 287-289, 2001.
- KRAGLER, F.; LUCAS, W. J.; MONZER, J. Plasmodesmata: dynamics, domains and patterning. **Ann. Bot.**, v. 81, p. 1-10, 1998.



- KRAGLER, F. et al. MPB2C, a microtubule-associated plant protein binds to and interferes with cell-to-cell transport of Tobacco Mosaic Virus movement protein1. **Plant Physiol.**, v. 132, p. 1870-1883, 2003.
- LADLIE, J.S. **Guide to herbicide injury symptoms in soybean with "look-alike" symptoms**. Hollamdale: Agri-Growth Research, 1991. 86 p.
- LEITE, C. R. F.; ALMEIDA, J. C. V.; PRETE, C. E. C. **Aspectos fisiológicos, bioquímicos e agrônômicos dos herbicidas inibidores da ALS (AHAS)**. Londrina: Grafmark, 1998. 68 p.
- LORRAINE-COLWILL, D. F. et al. Investigations into the mechanism of glyphosate resistance in *Lolium rigidum*. **Pestic. Biochem. Physiol.**, v. 74, p. 62-72, 2002.
- NEUMANN, P. M. Agrochemicals: plant physiological and agricultural perspectives. In: NEUMANN, P. M. (Ed.). **Plant growth and leaf-applied chemicals**. Boca Raton: CRC Press, 1988. p. 1-13.
- OPARKA, K. J.; ROBERTS, A. Plasmodesmata. A not so open-and-shut case. **Plant Physiol.**, v. 125, p. 123-126, 2001.
- OSMOND, C. B.; SMITH, F. A. Symplastic transport of metabolites during C4-photosynthesis. In: GUNNING, B. E. S.; ROBARDS, A. W. (Eds.). **Intercellular communication in plants: studies on plasmodesmata**. New York: Springer-Verlag, 1976. p. 229-241.
- PATEL, H. M.; KRASZEWSKI, J. L.; MUKHOPADHYAY, B. The phosphoenolpyruvate carboxylase from *Methanothermobacter thermoautotrophicus* has a novel structure. **J. Bacteriol.**, v. 186, p. 5129-5137, 2004.
- RINCON, M.; GONZALES, R.A. Aluminum partitioning in intact roots of aluminum-tolerant and aluminum-sensitive wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. **Plant Physiol.**, v. 99, p. 1021-1028, 1992.
- ROBARDS, A. W. Plasmodesmata in higher plants. In: GUNNING, B. E. S.; ROBARDS, A. W. (Eds.). **Intercellular communication in plants: studies on plasmodesmata**. New York: Springer-Verlag, 1976. p. 15-57.
- SOWINSKI, P.; RUDZISKA-LANGWALD, A.; KOBUS, P. Changes in plasmodesmata frequency in vascular bundles of maize seedling leaf induced by growth at sub-optimal temperatures in relation to photosynthesis and assimilate export. **Environ. Exp. Bot.**, v. 50, p. 183-196, 2003.
- SPRANKLE, P.; MEGGITT, W. F.; PENNER, D. Adsorption, mobility, and microbial degradation of glyphosate in the soil. **Weed Sci.**, v. 23, p. 229-234, 1975.
- STERLING, T.M.; BALKE, N. E.; SILVERMAN, D. S. Uptake and accumulation of the herbicide bentazon by cultured plant cells. **Plant Physiol.**, v. 92, p. 1121-1127, 1990.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: ARTMED, 2004. 750 p.
- TAN, B.L. et al. Localization and movement of mineral oil in plants by fluorescence and confocal microscopy. **J. Exp. Bot.**, v. 56, p. 2755-2763, 2005.
- TERRY, B. R.; ROBARDS, A. W. Hydrodynamic radius alone governs the mobility of molecules through plasmodesmata. **Planta**, v. 171, p. 145-157, 1987.
- TYREE, M. T.; PETERSON, C. A.; EDGINGTON, L. V. A simple theory regarding ambimobility of xenobiotics with special reference to nematicide oxamyl. **Plant Physiol.**, v. 63, p. 367-374, 1979.
- VIDAL, R. A. **Ação dos herbicidas**. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2002. 89 p.
- WAGATSUMA, T. Effect of non-metabolic conditions on the uptake of aluminum by plant roots. **Soil Sci. Plant Nutr.**, v. 29, p. 323-333, 1983.
- WAUCHOPE, D. Acid dissociation constants of arsenic acid, methylarsonic acid (MAA), dimethylarsinic acid (cacodylic acid), and *n*-(phosphonomethyl)glycine (glyphosate). **J. Agric. Food Chem.**, v. 24, p. 717-721, 1976.
- ZHANG, G. C.; TAYLOR, G. J. Effects of biological inhibitors on kinetics of aluminum uptake by excised roots and purified cell-wall material of aluminum-tolerant and aluminum-sensitive cultivars of *Triticum aestivum* L. **J. Plant Physiol.**, v. 138, p. 533-539, 1991.
- WOLF, S. et al. Movement protein of tobacco mosaic virus modifies plasmodesmatal size exclusion limit. **Science**, v. 246, p. 377-349, 1989.
- WOLF, S. et al. Movement protein of tobacco mosaic virus modifies plasmodesmatal size exclusion limit. **Science**, v. 246, p. 377-349, 1989.

