

DINÂMICA DO COBRE NA PLANTA: REVISÃO COPPER DYNAMICS IN THE PLANT: REVIEW

Maurilio Rosa Benicio Neto¹; Mariana Pina da Silva Berti²

RESUMO: O cobre (Cu) se refere a um micronutriente com relevante papel, componente das metaloproteínas responsáveis pela fotossíntese, respiração, transporte de elétrons, biossíntese da parede celular, metabolismo secundário e participa da desintoxicação de espécies reativas de oxigênio. O microelemento Cu possui grande influência no metabolismo da parede celular, sinalização do transporte de proteínas de transcrição, fosforilação oxidativa, além da biogênese de ferro e molibdênio, sendo essencial ao crescimento das plantas. O micronutriente demonstra-se fundamental ao desenvolvimento vegetal, pois sob condições de deficiência, a planta reduz o seu crescimento, principalmente os órgãos reprodutivos e folhas mais jovens. Sob restrição de Cu, os processos biológicos, como a fotossíntese, respiração, proteção contra estresse oxidativo e o funcionamento metabólico vegetal são interrompidos, o que corrobora com menores índices produtivos. Assim como a deficiência, o excesso de cobre provoca diversos danos aos parâmetros de crescimento vegetal. Dentre os processos metabólicos, a fotossíntese é severamente afetada pela toxicidade de Cu, além de danos no crescimento e funções radiculares, como a limitação na capacidade de absorção de água e nutrientes, menor assimilação de CO₂ pela folha, danos estruturais na membrana dos tilacoides e na cadeia de transporte de elétrons e alteração na relação sumidouro-fonte. Sendo assim, mediante as inúmeras funções desempenhadas pelo microelemento, o conhecimento a respeito do Cu possibilita otimizar o seu uso, a fim de estabelecer melhores condições ao desenvolvimento vegetal.

PALAVRAS-CHAVE: Micronutriente, Metabolismo vegetal, Funções, Deficiência, Excesso.

ABSTRACT: Copper (Cu) refers to a micronutrient with a relevant role, a component of metalloproteins responsible for photosynthesis, respiration, electron transport, cell wall biosynthesis, secondary metabolism and participates in the detoxification of reactive oxygen species. The microelement Cu has a great influence on cell wall metabolism, signaling the transport of transcription proteins, oxidative phosphorylation, in addition to the biogenesis of iron and molybdenum, being essential for plant growth. The micronutrient proves to be fundamental to plant development, because under conditions of deficiency, the plant reduces its growth, especially the reproductive organs and younger leaves. Under Cu restriction, biological processes such as photosynthesis, respiration, protection against oxidative stress and plant metabolic functioning are interrupted, which corroborates with lower production rates. As well as the deficiency, the excess of copper causes several damages to the plant growth parameters. Among the metabolic processes, photosynthesis is severely affected by Cu toxicity, in addition to damage to growth and root functions, such as limited water and nutrient absorption capacity, lower CO₂ assimilation by the leaf, structural damage to the thylakoid membrane and in the electron transport chain and alteration in the sink-source relationship. Thus, through the numerous functions performed by the microelement, knowledge about Cu makes it possible to optimize its use, to establish better conditions for plant development.

KEYWORDS: Micronutrient, Plant metabolism, Functions, Deficiency, Excess.

¹ Engenheiro Agrônomo e Mestrando do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal da Universidade Estadual de Goiás. Unidade Ipameri-GO.

² Docente Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal Área de Conservação Nutrição de Plantas. Universidade Estadual de Goiás. Unidade Ipameri-GO.

INTRODUÇÃO

A nutrição mineral é essencial à produção agrícola, assim como os micronutrientes, fatores determinantes ao crescimento e desenvolvimento vegetal (JATAV et al., 2020). O cobre (Cu) é um micronutriente com relevante papel, componente das metaloproteínas responsáveis pela fotossíntese, processo de respiração, transporte de elétrons, biossíntese da parede celular e metabolismo secundário (TAVANTI et al., 2021). O micronutriente cobre (Cu) é constituinte da plastocianina, proteína transportadora de elétrons durante o processo fotossintético, e da superóxido dismutase (SOD), enzima que atua na desintoxicação de espécies reativas de oxigênio (ROS) (SANTOS et al., 2017).

O micronutriente demonstra-se fundamental ao desenvolvimento da planta, pois sob condições de deficiência, a planta reduz o seu crescimento, principalmente os órgãos reprodutivos e folhas mais jovens (KUMAR et al., 2021). Tal restrição ao crescimento de plantas sob condições de déficit de Cu se denota como um entrave à produção vegetal, contudo, apesar da baixa mobilidade no solo, o nutriente apresenta abundância na maioria dos solos (MACÊDO; MORRIL, 2008). O Cu encontra-se principalmente na forma divalente (Cu^{2+}), constituinte de estruturas cristalinas dos minerais primários e secundários (DECHEN; NACHTIGALL, 2006).

A deficiência de Cu é comumente encontrada em solos orgânicos ácidos, solos derivados de rochas ígneas ácidas e em solos lixiviados de textura arenosa, fator que promove a redução na produtividade agrícola, de acordo com a

limitação da atividade enzimática responsável pelo transporte de elétrons na fotossíntese (HIPPLER et al., 2017). Contudo, conforme o sistema de cultivo, ocorre maior adição do micronutriente, via aplicação de fungicidas cúpricos (ABREU et al., 2007).

Assim como a escassez, o excesso de Cu nas plantas também corrobora com danos às plantas, dando origem a disfunções metabólicas, devido ao estresse oxidativo ao gerar espécies reativas de oxigênio (ROS) (HUANG et al., 2020). Nesse sentido, os sistemas de absorção, transporte e redistribuição do micronutriente cobre são dependentes da biodisponibilidade (SALEEM et al., 2020), em concentrações adequadas, a fim de evitar alterações nos processos metabólicos e fisiológicos das plantas, pois o benefício do nutriente é variável conforme a sua concentração (CAO et al., 2019).

ABSORÇÃO, TRANSPORTE E REDISTRIBUIÇÃO DO COBRE

Absorção do Cobre

No solo, o micronutriente cobre (Cu) pode ser encontrado em diferentes formas, como, iônico e complexos na solução do solo; locais regulares de troca catiônica de argilas e matéria orgânica; co-precipitado em óxido e em resíduos biológicos e organismos vivos (JATAV et al., 2020). O Cu é absorvido pelas plantas na forma ativa Cu^{2+} , por se tratar de um elemento com baixa mobilidade nas plantas, as folhas mais velhas podem acumular altas concentrações do nutriente e não o disponibilizar à órgãos mais jovens (MALAVOLTA, 1980). Após a absorção do

Cu pelo sistema radicular, o microelemento é transportado pelo xilema ou floema, circundado por compostos orgânicos nitrogenados, tais como aminoácidos (FU et al., 2015).

O processo de absorção e transformação do Cu é complexo e variável, conforme a espécie vegetal, concentrações do micronutriente e as condições ambientais (CUI et al., 2019). A absorção do Cu da solução do solo ocorre através da acidificação da rizosfera, através da formação de ATPases, as quais promovem a redução do Cu na superfície da raiz, via atividade de proteínas redutases, as quais são ativadas sob deficiência do micronutriente (MIGOCKA; MALAS, 2018).

As plantas absorvem íons de cobre da matriz do solo através das células da raiz epidérmica, esta absorção é oriunda da atividade de enzimas transportadoras. A aquisição de Cu pelas raízes envolve mecanismos redutivos de absorção de Cu, onde enzimas redutases regulam o processo de redução dos íons cúpricos a superfície da raiz (KUMAR et al., 2021). Além disso, existem fatores limitantes ao processo de absorção de cobre, como o pH do solo, pois o micronutriente é imobilizado sob solos alcalinos, de forma contrária, em condições de diminuição de pH, ocorre maior concentração de Cu (TORRE et al., 2018), assim como a presença de matéria orgânica no solo, o que permite o acréscimo ou redução de Cu, conforme a sua disponibilidade (FAGNANO et al., 2020).

Transporte do Cobre

O transporte do cobre (Cu) ocorre logo após a absorção do micronutriente pelo sistema radicular, esse sistema pode ser mediado pela atividade de proteínas COPT (transportadores de Cu seletivas), ou até mesmo por proteínas ZIP (não seletivas). A partir da entrada do

micronutriente, a fim de evitar a geração de ROS, o Cu^+ é geralmente quelado por MTs intracelulares ou proteínas chaperonas específicas (ATX1), sendo o processo de transporte para compartimentos guiado por proteínas HMA5, no floema e no xilema, o transporte ocorre via complexos de Cu (MIR et al., 2021; ISHKA; CHIA; VATAMANIUK, 2022).

A atividade coordenada por proteínas transportadoras e quelantes é fundamental para que ocorra a distribuição adequada do cobre em todos os tecidos em todos os estágios de desenvolvimento (PRINTZ et al., 2016). A transformação de Cu^+ em Cu^{2+} no sistema radicular se trata de uma estratégia para a desintoxicação ou armazenamento do cobre (SHABBIR et al., 2020). Após a entrada na planta, o movimento do Cu pode ser mediado por vias apoplásticas, quando ocorre alta concentração de Cu no apoplasto, pode ocorrer dano oxidativo às plantas, através da ligação do Cu aos ligantes da parede celular, e então ocorre a redução da plasticidade da parede (SHABBIR et al., 2020).

No sistema radicular, ocorre a redução do cobre para Cu^+ , dando início ao transporte do micronutriente através da membrana plasmática por proteína transportadora de Cu (COPT) (NISHITO; KAMBE, 2018). Ao adentrar no citoplasma, o Cu^+ é quelado por metalotioneínas (MTs) ou chaperonas específicas (CCS e ATX1), e entregue a organelas diferentes, enquanto, na mitocôndria, o Citocromo c oxidase (COX) fornece Cu^+ à chaperonas na membrana mitocondrial interna e no cloroplasto, as chaperonas medeiam o fornecimento (MIGOCKA; MALAS, 2018).

Além do mecanismo de desintoxicação, os vacúolos permitem o armazenamento provisório do Cu, para posterior redistribuição,

conforme o incremento pela demanda do nutriente (PUIG; PEÑARRUBIA, 2009). O movimento celular do Cu dentro das plantas ocorre por meio de proteínas metalochaperonas (CCH, CCS e COX17), as quais orientam o uso adequado do Cu dentro das plantas, assim como restringem o contato inadequado do micronutriente com outros constituintes da célula (PILON, 2011; SHABBIR et al., 2020).

Redistribuição do Cobre

O processo de redistribuição do cobre é dependente do nível de micronutriente no tecido vegetal (MALAVOLTA, 1980). Os íons de cobre absorvidos pelas raízes das plantas podem ser transferidos na forma de Cu (I) ou Cu (II), porém, comumente ocorre na forma de complexos de Cu. Os vasos xilemáticos são os principais responsáveis pela transferência de Cu da raiz para a parte aérea.

Nesse processo de redistribuição, existem vários transportadores envolvidos, como ATPase, ZIP, NRAMP e COPT que estão envolvidos no transporte de Cu (KUMAR et al., 2021). O mecanismo de redistribuição via xilema e floema é importante para o suprimento de cobre em distintos órgãos vegetais, além de evitar o acúmulo de níveis inadequados do Cu, capazes de danificar as células vegetais e limitar o desenvolvimento (PAGE; FELLER, 2015).

Em células senescentes, o processo de redistribuição ocorre por proteínas YSL, onde o Cu remobilizado é transferido para órgãos coletores (YRUELA, 2009; PRINTZ et al., 2016). Quando não há disponibilidade de cobre no sistema radicular, o micronutriente deve ser redistribuído a partir de fontes internas, pois o Cu apresenta alto nível de remobilização entre os órgãos vegetais (BENATTI et al., 2014).

DEFICIÊNCIA DE COBRE NA PLANTA

O elevado grau de intemperismo observado em solos brasileiros influi na baixa disponibilidade de Cu, constantemente descrito em cereais, leguminosas e diversas outras culturas agrícolas, com variações de sintomas visuais conforme aos genótipos utilizados e condições ambientais (MOREIRA et al., 2019). Sob restrição de Cu, os processos biológicos, como a fotossíntese, respiração, proteção contra estresse oxidativo e o funcionamento metabólico vegetal são interrompidos, o que corrobora com menores índices produtivos (MOREIRA; MORAES; SCHROTH, 2019).

Na cultura da soja, os níveis reduzidos de Cu interferem negativamente na concentração de outros micronutrientes, assim como a disponibilidade de Fe nos grãos, reduções na capacidade fotossintética, taxa de transpiração, condutância estomática e a concentração de clorofila (CASATI; BUSI; PAGANI, 2018). Os sintomas de deficiência de Cu são a clorose nas folhas mais novas, coloração verde-acinzentada ou verde-azulada, com redução no crescimento e os internódios tornam-se mais curtos (SFREDO; BORKERT, 2004), ainda são observadas limitações quanto a nodulação e fixação de nitrogênio, além do retardo à floração e maturidade (MALLARINO et al., 2017). Em plantas bem nutridas desse elemento possuem maior mobilidade das folhas para as sementes, enquanto em plantas carentes há menor mobilidade (MASCARENHAS et al., 2013).

Os sintomas de deficiência do Cu são oriundos da considerável redução na concentração de plastocianina e atividade do fotossistema I, o qual correlaciona-se com a interrupção no transporte de elétrons desempenhado pelo micronutriente, fator que limita a atividade fotossintética vegetal e

promove redução no crescimento (DROPPA; TERRY; HORVATH, 1984; SANTOS et al., 2020). A restrição do Cu ainda resulta em alterações nas concentrações de hormônios vegetais, como a auxina, deste modo, há limitações na ramificação do caule e crescimento do botão floral (ISHKA; VATAMANIUK, 2020).

Nos citros, a deficiência de Cu trata-se de um fator limitante à produção, onde os sintomas são verificados visualmente pela formação de gomas nos ramos mais jovens, os quais levam ao rompimento de tecido vegetal, seguido de vazamento de seiva do xilema e dos vasos do floema, em casos severos os ramos tornam-se atrofiados (ELAVARASAN; PREMALATHA, 2019). Outro sintoma característico da deficiência se refere ao crescimento de ramos curvados em forma de “S”, com a presença de “veias” salientes na parte abaxial fator limitante ao desenvolvimento das frutas cítricas (HIPPLER et al., 2017).

Assim como nas frutas cítricas, no pêsego (*Prunus persica*) os galhos tornam-se retorcidos, no formato de “S”, as folhas tornam-se escurecidas e ocorre a formação de ramos laterais. Posteriormente, conforme a evolução dos sintomas de deficiência de Cu, os brotos tornam-se cloróticos, com aspecto amarelado, tal acontecimento, evidencia a interrupção do transporte de solutos no floema, fator que impede que, os carboidratos sejam translocados das folhas para o caule e frutas (ELAVARASAN; PREMALATHA, 2019). Além disso, é comum que, as plantas desenvolvam mecanismos de resposta à deficiência de Cu, como o desenvolvimento de proteínas alternativas férricas, as quais desenvolvem funções das proteínas de cobre (YAMASAKI; PILON; SHIKANAI, 2008).

De forma contrária, na cultura do trigo, os principais sintomas de deficiência de Cu são designados pelo surgimento de amarelecimento nas folhas, seguido de áreas de murcha na ponta das folhas mais novas, as quais apresentam aspecto de distorção, além do desenvolvimento de necrose no meristema apical e deformação da orelha (FOUAD et al., 2020). À medida em que os sintomas avançam, ocorre uma redução drástica no desenvolvimento e rendimento dos grãos, fator associado à baixa taxa de polinização e interrupção ao enchimento de grãos, oriundos da restrição do micronutriente (BILLARD et al., 2014).

Outra cultura agrícola afetada pela deficiência de Cu, refere-se a cebola (*Allium cepa*), com sintomas iniciais nas folhas mais jovens, com a presença de pontas esbranquiçadas e com aspecto dobrado em ângulos retos, posteriormente, mediante ao desenvolvimento da restrição do micronutriente, as folhas se tornam cloróticas e necróticas, sendo os bulbos os órgãos mais afetados, os quais apresentam aspecto pálido, com películas finas, frágeis e com coloração bronze esverdeada. Tais condições são facilmente observadas em solos com baixo teor de matéria orgânica, baixo teor de argila e altos valores de pH (MOTTALEB et al., 2021).

De acordo com os consideráveis sintomas de deficiência e limitações na produção agrícola, o micronutriente cobre (Cu) se demonstra como fator-chave nos processos metabólicos vegetais, desde a participação de processos enzimáticos, até a formação da molécula de clorofila (ISHKA; VATAMANIUK, 2020). De forma geral, os sintomas de deficiência de Cu são variáveis, desde a existência de clorose, manchas necróticas nas margens foliares, morte

do meristema apical, até a limitação ao crescimento vegetal (REHMAN et al., 2019).

FUNÇÃO DO COBRE NAS PLANTAS

O cobre (Cu) compreende um micronutriente multifuncional, com atuação em diversos processos fisiológicos vegetais, sendo importante no processo de fotossíntese, via biossíntese de pigmentos fotossintéticos, além de se tratar de um cofator de enzimas fundamentais aos processos metabólicos, como a amino oxidase e plastocianina, as quais compõem proteínas envolvidas na respiração mitocondrial, mobilização de ferro (Fe) e sinalização hormonal (BHAGAT et al., 2021).

O Cu participa do transporte de elétrons no processo de respiração; metabolismo, lignificação da parede celular; metabolismo de carboidratos, lipídios e nitrogênio (N); absorção de nutrientes e vias de sinalização hormonal, assim como atividade antioxidante (YRUELA, 2005; LI et al., 2019). Mediante as diversas funções desempenhadas pelo micronutriente, o Cu é fundamental à execução das funções celulares, as quais garantem o crescimento e desenvolvimento vegetal adequado (ZANDI et al., 2019).

A concentração adequada de Cu nos tecidos secos vegetais varia entre 2 e 20 mg kg⁻¹, caracterizado por um dos micronutrientes menos requeridos pelas plantas, assim como o molibdênio (Mo), porém, apesar das baixas concentrações exigidas de Cu, tal elemento de transição é capaz de interagir em processos fisiológicos, como funções redox, modificação do DNA, além de participar da regulação de hormônios vegetais, como a auxina e proporcionar proteção ao estresse oxidativo (MOTTALEB et al., 2021; PARK et al., 2021). Sabe-se que, o Cu é cofator enzimático de elevado número de proteínas envolvidas em processos fundamentais ao bom funcionamento

vegetal, como fotossíntese, respiração, formação da parede celular e biossíntese de ATP, com ênfase a plastocianina, lacase, citocromo C oxidase, superóxido dismutase (SOD), receptores de etileno, amino oxidase, polifenol oxidases, ascorbato oxidase, diamina oxidases e fitocianina (HUANG et al., 2020). Com base nas funcionalidades do micronutriente, se ressalta o sinergismo com o macronutriente nitrogênio (N), pois a sob níveis suficientes de Cu, a absorção de N é otimizada, levando ao melhor funcionamento vegetal e consequente rendimento produtivo (SEREGINA et al., 2020).

As enzimas oxidase de Cu, como lacase, polifenol oxidases e amina oxidases são fundamentais tanto na diferenciação do tecido vegetal, como na defesa contra estresses bióticos (ANDRESEN; PEITER; KÜPPER, 2018). Além do fluxo fotossintético e respiratório de elétrons, as enzimas dependentes de Cu realizam a desintoxicação de espécies reativas de oxigênio (ROS), formadas pelo efeito colateral da fotossíntese e respiração (PRAKASH; NAIR; CHUNG, 2014).

EXCESSO DO COBRE NAS PLANTAS

Assim como a deficiência, o excesso de cobre (Cu) provoca diversos danos aos parâmetros de crescimento vegetal. Assim como constatado na alface (*Lactuca sativa* L.), onde as doses excessivas de Cu provocaram danos significativos, via redução da área foliar, tal condição é oriunda do acúmulo de lignina em células xilémicas foliares, resultado da toxidez de Cu, o qual restringe o crescimento celular, elasticidade e expansão das folhas e influi na redução da matéria seca vegetal (SHAMS et al., 2019).

Dentre os processos metabólicos, a fotossíntese é severamente afetada pela toxicidade de Cu. No espinafre (*Spinacia oleracea* L.), as elevadas concentrações de Cu provocam efeitos adversos a atividade fotossintética, através da difusão de dióxido de carbono, danos à eficiência do fotossistema 2 (PSII), interrupção no transporte de elétrons e formação de espécies reativas de oxigênio (ROS) (GONG et al., 2019). Além da redução nos teores de clorofila nas folhas, onde o Cu^{2+} substitui Fe^{2+} , Zn^{2+} ou Mg^{2+} em proteínas do cloroplasto e altera a composição iônica proteica, tornando-a inativa ou instável, a qual sofre degradação (YETIŞSIN; KURT, 2019).

Os efeitos advindos da toxicidade são a redução nos níveis de Mg, Fe e Zn, o que influi na redução da síntese de clorofila, peroxidação das membranas do cloroplasto e substituição do Mg na molécula de clorofila por Cu, o que corrobora com a diminuição da fotossíntese líquida, condutância estomática e eficiência do uso da água (ZAOUALI et al., 2020). Isso ocorre de acordo com as reações metabólicas entre os grupos tióis das enzimas da δ -amino levulínica desidrogenase e complexo protoclorofilida redutase, fatores limitantes ao desenvolvimento vegetal, assim como observado no tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), via menores teores de licopeno e β -caroteno (NAZIR et al., 2019).

A toxicidade de Cu também é observada através da danificação direta no crescimento e função radicular, limitação da capacidade de absorção de água e nutrientes e menor assimilação de CO_2 pela folha, de acordo com os danos estruturais na membrana dos tilacoides e na cadeia de transporte de elétrons, promovendo aumento na produção de ROS e alteração na relação sumidouro-fonte (FEIGL et al., 2013; LI et al., 2019).

As alterações quanto à disponibilização adequada de Cu, provoca efeitos inibitórios no crescimento vegetal, como descrito no arroz (*Oryza sativa* L.), onde altos níveis do micronutriente propiciam o fornecimento de NO_3^- ao invés de NH_4^+ , conforme os efeitos deletérios dos metais tóxicos no crescimento (HUO et al., 2020). É importante considerar que, os impactos negativos do excesso de Cu, também interfere no equilíbrio hídrico e nutricional das plantas, o que reduz o incremento em biomassa, pois o excesso de Cu influencia a divisão e expansão celular e altera a distribuição de hormônios essenciais ao desenvolvimento das plantas (GOMES et al., 2021).

O sistema radicular é severamente afetado pelo excesso de Cu, no milho (*Zea mays* L.), de acordo com o aumento plasmático permeabilidade da membrana e lignificação da parede celular causados pela toxicidade do micronutriente, ocorre distúrbios na atividade proteica e inibição ao alongamento celular, fatores os quais resultam em plantas com sintomas de nanismo (BRITO et al., 2021). Por se tratar de um metal pesado, o Cu é translocado para as raízes, sendo retido, a fim de proteger os demais órgãos contra danos oxidativos, entretanto, o acúmulo de elevados níveis de Cu inviabiliza o suprimento adequado de água e nutrientes, fator inviável ao desenvolvimento das plantas (CHRYSARGYRIS et al., 2019).

Os sintomas de toxicidade de Cu em plantas são amplos, porém, são comumente observadas, necrose nas pontas e bordas foliares, murcha, clorose e restrição ao crescimento (SHABBIR et al., 2020). O crescimento vegetal é limitado em função à indução de peroxidases lipídicas e espécies reativas de oxigênio (MIR; PICHTEL;

HAYAT, 2021). Além disso, a ligação do cobre pela parede celular pode alterar a elasticidade da parede celular, seja diretamente ou deslocando o cálcio (DUNAND et al., 2002).

PARTICIPAÇÃO DO COBRE NO METABOLISMO VEGETAL

O processo fotossintético é dependente da cadeia de transporte de elétrons, sendo esta mediada pelo cobre (Cu) cofator metálico, a regulação de elétrons é realizada através da fluidez adequada aos lipídios da membrana, bem como a fonte de precursores dos pigmentos fotossintéticos e biossíntese de terpenoides (DROPPA; HORVÁTH, 1990). A plastocianina (PC), proteína de Cu solúvel no lúmen do tilacoide é responsável pela transferência de elétrons para PSI (SCHMIDT; EISENHUT; SCHNEIDER, 2020), assim como a proteína superóxido dismutase, a qual apresenta grande influência no transporte de elétrons, desvio de radicais livres prejudiciais na membrana dos tilacoides e erradicação de superóxidos (GIANNAKOULA; THERIOS; CHATZISSAVVIDIS, 2021).

Com base no metabolismo celular, o Cu possui grande influência no metabolismo da parede celular, sinalização do transporte de proteínas de transcrição, fosforilação oxidativa, além da biogênese de ferro (Fe) e molibdênio (Mo) (KUMAR et al., 2021), sendo essencial ao crescimento das plantas, conforme os papéis desempenhados como cofator de metaloproteínas (SINGH et al., 2017). Por se tratar de um elemento de transição, assim como o Fe, o cobre é capaz de formar quelatos estáveis, fator que possibilita o transporte de elétrons ($\text{Cu}^{2+}/\text{Cu}^{+}$), essencial ao processo fisiológico de oxirredução, todavia, a função estrutural enzimática permite que a reação direta com o oxigênio molecular, assim como

estimula os processos terminais de oxidação (KERBAUY, 2004).

Apesar dos baixos níveis exigidos pelas plantas, o requerimento de Cu pelas plantas é variável, conforme às etapas de desenvolvimento vegetal, pois, o Cu participa do processo fotossintético, fundamental à formação dos órgãos e tecidos reprodutivos, além do mecanismo de resposta à estresses ambientais (PUIG, 2014). As baixas concentrações de Cu (1 mg kg^{-1}) são capazes de otimizar o potencial fotossintético vegetal e consequente incremento em biomassa, à nível celular, a atividade de enzimas antioxidantes é estimulada, bem como a maior capacidade de absorção e translocação de nutrientes minerais, fator fundamental à produtividade agrícola (WANG et al., 2021).

Cremonesi et al. (2019) relatam que, o conhecimento da marcha de absorção é importante para definir a demanda por micronutrientes, conforme cada estágio fenológico vegetal, assim como observado no tabaco (*Nicotiana tabacum* L.), no qual o Cu foi o micronutriente menos requerido pela cultura, com a absorção máxima de $28,16 \mu\text{g planta}^{-1}$. Na cultura da cebola (*Allium cepa* L.), o período de maior exigência por Cu foi observado entre os 92 aos 134 dias após o semeio, com posterior declínio (MARTINS et al., 2017), assim como observado na cultura do sorgo (*Sorghum bicolor* L.), onde o Cu foi o elemento menos absorvido, com 268 g ha^{-1} (CAVALCANTE et al., 2018).

Apesar do baixo requerimento do Cu, o micronutriente é comumente acumulado no cloroplasto, vacúolo, citoplasma e parede celular, sendo este um local de grande relevância, pois o Cu é importante na formação de proteínas da parede celular, assim como a pectina, o micronutriente também é capaz de

gerar radicais hidroxila suscetíveis à quebra não enzimática de polímeros da parede celular, o que permite o afrouxamento da parede celular (PRINTZ et al., 2016).

Outra função desempenhada pelo Cu se refere à montagem e atividade do citocromo C oxidase (COX) ou complexo IV da cadeia respiratória, tal atividade é coordenada por proteínas metalochaperonas, as quais modulam os níveis de Cu e evitam condições de excesso do micronutriente (GARCIA; WELCHEN; GONZALEZ, 2014), pois o excesso do micronutriente permite a ligação entre os sítios intracelulares, o que possibilita que, os íons de Cu substituam outros metais (PEÑARRUBIA et al., 2015; AGUIRRE; PILON, 2016).

CONCLUSÕES

O cobre (Cu) é um micronutriente multifuncional, ativador e catalisador de proteínas correlacionadas à diversos processos fisiológicos e reações bioquímicas, assim como as atividades fotossintéticas, respiratórias e celulares. Dentre as amplas funcionalidades do micronutriente, recebe destaque a capacidade de proteção e indução de resistência à estresses bióticos. Os níveis de íons de Cu contidas no solo e requeridas pelas plantas são baixos, deste modo, tanto o excesso como o déficit de Cu são fatores indesejáveis ao desenvolvimento e funcionamento metabólico vegetal, com danos à capacidade de absorção de nutrientes essenciais, restrição no desenvolvimento radicular, incremento em biomassa e funções celulares. Deste modo, o conhecimento a respeito do micronutriente possibilita otimizar o seu uso, a fim de estabelecer melhores condições ao desenvolvimento vegetal.

REFERÊNCIAS

ABREU, C. A.; LOPES, A. S.; SANTOS, G. C. G. **XI Micronutrientes**. In: NOVAIS, R. F.; ALVAREZ, V. V. H.; BARROS, N. F.; FONTES, R. L. F.; CANTARUTTI, R. B.; NEVES, J. C. L.; Fertilidade do solo, Sociedade Brasileira de Ciência do Solo: Viçosa, 2007.

AGUIRRE, G.; PILON, M. Copper delivery to chloroplast proteins and its regulation. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, n. 1, p. 1-10, 2016.

ANDRESEN, E.; PEITER, E.; KÜPPER, H. Trace metal metabolism in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 69, n. 5, p. 909-954, 2018.

BHAGAT, M. et al. Multifunctional Copper Nanoparticles: Synthesis and Applications. **ECS Journal of Solid State Science and Technology**, v. 10, n. 1, p. 1-11, 2021.

BENATTI, M. R. et al. Metallothionein deficiency impacts copper accumulation and redistribution in leaves and seeds of *Arabidopsis*. **New Phytologist**, v. 202, n. 3, p. 940-951, 2014.

BILLARD, V. et al. Copper-deficiency in *Brassica napus* induces copper remobilization, molybdenum accumulation and modification of the expression of chloroplastic proteins. **PLoS One**, v. 9, n. 10, p. 1-13, 2014.

BRITO, A. E. D. A. et al. Nitric oxide as a way to mitigate copper (Cu) toxicity in the emergence and initial growth of maize seedling (*Zea mays* L.). **Australian Journal of Crop Science**, v. 15, n. 1, p. 82-87, 2021.

CAO, Y. Y. et al. Melatonin alleviates copper toxicity via improving copper sequestration and

- ROS scavenging in cucumber. **Plant and Cell Physiology**, v. 60, n. 3, p. 562-574, 2019.
- CASATI, D. F. G.; BUSI, M. V.; PAGANI, M. A. Plant frataxin in metal metabolism. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, n. 1, p. 1-8, 2018.
- CAVALCANTE, T. J. et al. Macro and micronutrients uptake in biomass sorghum. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 48, n. 4, p. 364-373, 2018.
- CHRYSARGYRIS, A. et al. The combined and single effect of salinity and copper stress on growth and quality of *Mentha spicata* plants. **Journal of Hazardous Materials**, v. 368, n. 1, p. 584-593, 2019.
- CREMONESI, M. V. et al. Marcha de absorção, taxa de acúmulo e exportação de micronutrientes e alumínio pelo tabaco (*Nicotiana tabacum* L.). **Revista de Ciências Agroveterinárias**, v. 18, n. 1, p. 13-23, 2019.
- CUI, J. L. et al. Distribution and speciation of copper in rice (*Oryza sativa* L.) from mining-impacted paddy soil: Implications for copper uptake mechanisms. **Environment International**, v. 126, n. 1, p. 717-726, 2019.
- DECHEN, A. R.; NACHTIGALL, G. R. **Micronutrientes**. In: Fernandes, M. S. (ed.). *Nutrição mineral de plantas*. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. cap.13. p.327-354.
- DROPPA, M.; HORVÁTH, G. The role of copper in photosynthesis. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 9, n. 2, p. 111-123, 1990.
- DROPPA, M.; TERRY, N.; HORVATH, G. Effects of Cu deficiency on photosynthetic electron transport. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 81, n. 8, p. 2369-2373, 1984.
- DUNAND, F. V. et al. Effects of copper on growth and on photosynthesis of mature and expanding leaves in cucumber plants. **Plant Science**, v. 163, n. 1, p. 53-58, 2002.
- ELAVARASAN, M.; PREMALATHA, A. A review: nutrient deficiencies and physiological disorders of citrus. **Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry**, v. 8, n. 1, p. 1705-1708, 2019.
- FAGNANO, M. et al. Copper accumulation in agricultural soils: Risks for the food chain and soil microbial populations. **Science of the Total Environment**, v. 734, n. 1, p. 1-12, 2020.
- FEIGL, G. et al. Physiological and morphological responses of the root system of Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern.) and rapeseed (*Brassica napus* L.) to copper stress. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 94, n. 1, p. 179-189, 2013.
- FOUAD, A. et al. Efficacy of copper foliar spray in preventing copper deficiency of rainfed wheat (*Triticum aestivum* L.) grown in a calcareous soil. **Journal of Plant Nutrition**, v. 43, n. 11, p. 1617-1626, 2020.
- FU, L. et al. Differences in copper absorption and accumulation between copper-exclusion and copper-enrichment plants: a comparison of structure and physiological responses. **PLoS One**, v. 10, n. 7, p. 1-18, 2015.
- GARCIA, L.; WELCHEN, E.; GONZALEZ, D. H. Mitochondria and copper homeostasis in plants. **Mitochondrion**, v. 19, n. 1, p. 269-274, 2014.

- GIANNAKOULA, A.; THERIOS, I.; CHATZISSAVVIDIS, C. Effect of lead and copper on photosynthetic apparatus in citrus (*Citrus aurantium* L.) plants. The role of antioxidants in oxidative damage as a response to heavy metal stress. **Plants**, v. 10, n. 1, p. 155, 2021.
- GOMES, D. G. et al. Regression models to stratify the copper toxicity responses and tolerance mechanisms of *Glycine max* (L.) Merr. plants. **Planta**, v. 253, n. 2, p. 1-14, 2021.
- GONG, Q. et al. Effects of copper on the growth, antioxidant enzymes and photosynthesis of spinach seedlings. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 171, n. 1, p. 771-780, 2019.
- HIPPLER, F. W. R. et al. Copper in Citrus production: required but avoided. **Citrus Research & Technology**, v. 38, n. 1, p. 99-106, 2017.
- HUANG, W. L. et al. Excess copper-induced alterations of protein profiles and related physiological parameters in citrus leaves. **Plants**, v. 9, n. 3, p. 291-310, 2020.
- HUO, K. et al. Excess copper inhibits the growth of rice seedlings by decreasing uptake of nitrate. **Ecotoxicology and environmental safety**, v. 190, n. 1, p. 1-9, 2020.
- ISHKA, M. R.; VATAMANIUK, O. K. Copper deficiency alters shoot architecture and reduces fertility of both gynoecium and androecium in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Direct**, v. 4, n. 11, p. 1-10, 2020.
- ISHKA, M. R.; CHIA, J. C.; VATAMANIUK, O. K. **Advances in understanding of copper function and transport in plants**. In: Cation Transporters in Plants, p. 205-226, 2022.
- JATAV, H. S. et al. An overview of micronutrients: Prospects and implication in crop production. **Plant Micronutrients**, v. 1, n. 1, p. 1-30, 2020.
- KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 472 p.
- KUMAR, V. et al. Copper bioavailability, uptake, toxicity and tolerance in plants: A comprehensive review. **Chemosphere**, v. 262, n. 1, p. 1-25, 2021.
- LI, Q. et al. Excess copper effects on growth, uptake of water and nutrients, carbohydrates, and PSII photochemistry revealed by OJIP transients in Citrus seedlings. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 26, n. 29, p. 1-18, 2019.
- MACÊDO, L. S.; MORRIL, W. B. B. Origem e comportamento dos metais fitotóxicos: revisão da literatura. **Tecnologia & Ciência Agropecuária**, v. 2, n. 2, p. 29-38, 2008.
- MALAVOLTA, E. **Elementos de nutrição mineral de plantas**. São Paulo: Ceres, 1980. 251p.
- MALLARINO, A. P. et al. 2017. **Micronutrients for soybean production in the north central region**. Coop. Ext. Serv. CROP-3135. Iowa State Univ., Ames, IA.
- MARTINS, B. N. M. et al. Estudos da marcha de absorção de nutrientes para recomendação e adubação no cultivo da melancia. **Revista Mirante**, v. 9, n. 1, p. 46-58, 2016.
- MASCARENHAS, H. A. A. et al. Deficiência e toxicidade visuais de nutrientes em soja. **Nucleus**, v. 10, n. 2, p. 281-306, 2013.
- MIGOCKA, M.; MALAS, K. **Plant responses to copper: molecular and regulatory mechanisms of copper uptake, distribution**

- and accumulation in plants.** In: Plant micronutrient use efficiency. Academic Press, 2018. p. 71-86.
- MIR, A. R.; PICHTEL, J.; HAYAT, S. Copper: uptake, toxicity and tolerance in plants and management of Cu-contaminated soil. **BioMetals**, v. 34, n. 4, p. 737–759, 2021.
- MOREIRA, A. et al. Copper use efficiency in soybean cultivars. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 54, n. 1, p. 1-10, 2019.
- MOREIRA, A.; MORAES, L. A. C.; SCHROTH, G. Copper fertilization in soybean–wheat intercropping under no–till management. **Soil and Tillage Research**, v. 193, n. 1, p. 133-141, 2019.
- MOTTALEB, S. A. et al. Are copper nanoparticles toxic to all plants? A case study on onion (*Allium cepa* L.). **Agronomy**, v. 11, n. 5, p. 1-18, 2021.
- NAZIR, F. et al. Hydrogen peroxide modulate photosynthesis and antioxidant systems in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants under copper stress. **Chemosphere**, v. 230, n. 1, p. 544-558, 2019.
- NISHITO, Y.; KAMBE, T. Absorption mechanisms of iron, copper, and zinc: an overview. **Journal of Nutritional Science and Vitaminology**, v. 64, n. 1, p. 1-7, 2018.
- PARK, Y. J. et al. Impact of copper treatment on phenylpropanoid biosynthesis in adventitious root culture of *Althaea officinalis* L. **Preparative Biochemistry & Biotechnology**, v. 1, n. 1, p. 1-9, 2021.
- PEÑARRUBIA, L. et al. Temporal aspects of copper homeostasis and its crosstalk with hormones. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, n. 1, p. 1-10, 2015.
- PRAKASH, M.; NAIR, G.; CHUNG, I. Impact of copper oxide nanoparticles exposure on *Arabidopsis thaliana* growth, root system development, root lignification, and molecular level changes. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 21, n. 22, p. 12709-12722, 2014.
- PAGE, V.; FELLER, U. Heavy metals in crop plants: Transport and redistribution processes on the whole plant level. **Agronomy**, v. 5, n. 3, p. 447-463, 2015.
- PILON, M. Moving copper in plants. **The New Phytologist**, v. 192, n. 2, p. 305-307, 2011.
- PRINTZ, B. et al. Copper trafficking in plants and its implication on cell wall dynamics. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. 1, p. 1-16, 2016.
- PUIG, S.; PEÑARRUBIA, L. Placing metal micronutrients in context: transport and distribution in plants. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 12, n. 3, p. 299-306, 2009.
- PUIG, S. Function and regulation of the plant COPT family of high-affinity copper transport proteins. **Advances in Botany**, v. 1, n. 1, p. 1-10, 2014.
- REHMAN, M. et al. Copper environmental toxicology, recent advances, and future outlook: a review. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 26, n. 18, p. 18003-18016, 2019.
- SALEEM, M. H. et al. Copper-induced oxidative stress, initiation of antioxidants and phytoremediation potential of flax (*Linum usitatissimum* L.) seedlings grown under the mixing of two different soils of China. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 27, n. 5, p. 5211-5221, 2020.

- SANTOS, J. O. et al. Copper (Cu) stress affects carbon and antioxidant metabolism in '*Coffea arabica*' seedlings. **Australian Journal of Crop Science**, v. 11, n. 8, p. 960-967, 2017.
- SANTOS, L. O. et al. Yield, yield components, soil fertility, and nutritional status of soybean as influenced by limestone and copper interactions. **Journal of Plant Nutrition**, v. 43, n. 16, p. 2445-2454, 2020.
- SCHMIDT, S. B.; EISENHUT, M.; SCHNEIDER, A. Chloroplast transition metal regulation for efficient photosynthesis. **Trends in Plant Science**, v. 25, n. 8, p. 817-828, 2020.
- SEREGINA, T. et al. Features of the influence of copper nanoparticles and copper oxide on the formation of barley crop. **Agronomy Research**, v. 18, n. 1, p. 1010–1017, 2020.
- SFREDO, G. J.; BORKERT, C. M. **Deficiências e toxicidades de nutrientes em plantas de soja**. Londrina: Embrapa Soja, 2004. (Documentos, n.231).
- SHABBIR, Z. et al. Copper uptake, essentiality, toxicity, detoxification and risk assessment in soil-plant environment. **Chemosphere**, v. 259, n. 1, p. 1-28, 2020.
- SHAMS, M. et al. Growth, nutrient uptake and enzyme activity response of lettuce (*Lactuca sativa* L.) to excess copper. **Environmental Sustainability**, v. 2, n. 1, p. 67-73, 2019.
- SINGH, A. et al. Effect of biologically synthesized copper oxide nanoparticles on metabolism and antioxidant activity to the crop plants *Solanum lycopersicum* and *Brassica oleracea* var. botrytis. **Journal of Biotechnology**, v. 262, n. 1, p. 11-27, 2017.
- TAVANTI, T. R. et al. Micronutrient fertilization enhances ROS scavenging system for alleviation of abiotic stresses in plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 160, n. 1, p. 386-396, 2021.
- TORRE, A. et al. Copper in plant protection: current situation and prospects. **Phytopathologia Mediterranea**, v. 57, n. 2, p. 201-236, 2018.
- WANG, C. et al. Copper nanoclusters promote tomato (*Solanum lycopersicum* L.) yield and quality through improving photosynthesis and roots growth. **Environmental Pollution**, v. 289, n. 1, p. 1-8, 2021.
- YAMASAKI, H.; PILON, M.; SHIKANAI, T. How do plants respond to copper deficiency?. **Plant Signaling & Behavior**, v. 3, n. 4, p. 231-232, 2008.
- YETIŞSİN, F.; KURT, F. Gallic acid (GA) alleviating copper (Cu) toxicity in maize (*Zea mays* L.) seedlings. **International Journal of Phytoremediation**, v. 1, n. 1, p. 1-7. 2019.
- YRUELA, I. Copper in plants. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 17, n. 1, p. 145-156, 2005.
- YRUELA, I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions. **Functional Plant Biology**, v. 36, n. 5, p. 409-430, 2009.
- ZANDI, P. et al. (2019). **A review of copper speciation and transformation in plant and soil/wetland systems**. In: Advances in Agronomy. 45p.
- ZAOUALI, W. et al. Copper-induced changes in growth, photosynthesis, antioxidative system activities and lipid metabolism of cilantro (*Coriandrum sativum* L.). **Biologia**, v. 75, n. 3, p. 367-380, 2020.