

CINÉTICA DE ABSORÇÃO DE NH_4
EFLUXO DE PRÓTONS
E PARTIÇÃO DE N
EM ARROZ.

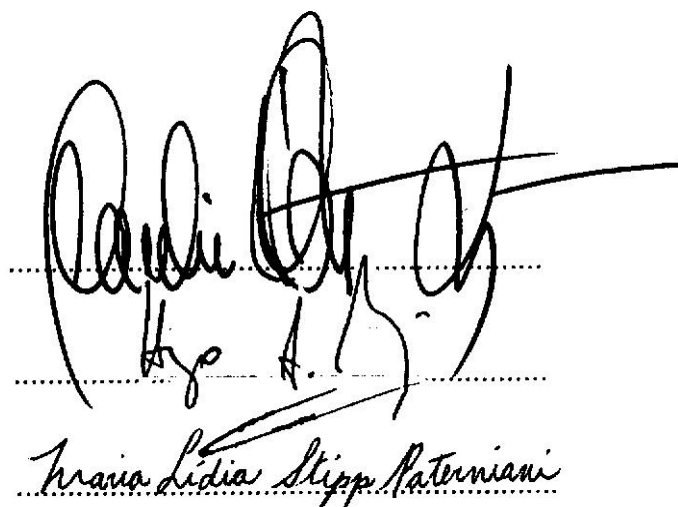
JANE DE ARAÚJO BAPTISTA

Aprovado em 20/04/1995.

Manlio Silvestre Fernandes
(UFRRJ)

Hugo Alberto Ruiz
(UFV)

Maria Lidia Stipp Paterniani
(UNESP)



Manlio Silvestre Fernandes
Hugo Alberto Ruiz
Maria Lidia Stipp Paterniani

*"Fraco é aquele que permite que seus
pensamentos controlem suas ações;
Forte é aquele que força suas ações
a controlar seus pensamentos .
O fracasso jamais surpreenderá
alguém cuja decisão de vencer for
suficientemente forte."*

(Og Mandino)

A Deus, por seu Amor, Misericórdia, Compreensão e por ser sempre o meu Pastor em todos os dias de minha existência;

Aos meus amados Pais e irmãos, pelo amor e amizade que me dedicam e por ter me ensinado a expressão máxima da palavra família;

E a todos aqueles que incentivaram a realização de um sonho;

Dedico.

AGRADECIMENTOS

À UFRRJ pela oportunidade de realização do curso;

Ao professor Manlio Silvestre Fernandes pela orientação do trabalho de Tese e pela iniciação ao caminho da Ciência;

Às amigas Sonia Regina de Souza e Mariam Lis Stark pelo estímulo dado e amizade em todos os momentos;

À Rosa Maria Barbosa Mattos pelo carinho e amizade eterna que consolidou-se entre nós;

Ao Professor Hugo Alberto Ruiz (UFV) pelo software "Cinética de absorção" e pela orientação, sem o qual este trabalho não teria sido realizado;

Ao amigo Juremi Carvalho/FIOCRUZ por ter fornecido os reagentes químicos necessários para as análises de extração alcoólica e pela amizade;

Ao estudante de agronomia Marcos A. Tavares de Deus pela amizade e pela colaboração nos trabalhos de laboratórios;

Aos professores Gabriel Araujo dos Santos, Lúcia Helena da Cunha e Clarindo Aldo pelo estímulo, amizade e incentivo que me deram sempre;

Ao Nilson Brito de Carvalho pelo convívio alegre e amizade;

À funcionária Nair Monteiro pela colaboração nos trabalhos de laboratórios;

Aos colegas: Paulo Guilherme, Jair, Amauri, Jefferson, Elvino, Herval, Rosa Schunk, Adelar, Otavio Lã , Marcos Gervásio, pela amizade e pelos momentos alegres e difíceis em que sempre permanecemos juntos;

Aos demais Professores e funcionários do Departamento de Solos pela ajuda e apoio prestados.

Ao CNPAF/EMBRAPA, pelas sementes e pelas informações técnica sobre os genótipos de arroz;

BIOGRAFIA

Jane de Araujo Baptista, filha de Jerônimo Baptista e Vanderli de Araujo Baptista, nascida em 08 de junho de 1966, na cidade do Rio de Janeiro, RJ.

Realizou o curso Técnico em Agropecuária no Colégio Técnico da UFRRJ e diplomou-se em Engenharia Agrônômica pela mesma instituição, em novembro de 1991.

Foi durante sua graduação, monitora da disciplina Propagação de Plantas junto ao Departamento de Fitotécnia da UFRRJ no período de Agosto de 1990 a outubro de 1991 e Bolsista de Iniciação Científica do CNPq de agosto de 1989 a agosto de 1990, junto ao Laboratório de Nutrição Mineral de Plantas do Departamento de Solos da UFRRJ. Em março de 1992 ingressou no Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Área de concentração em Ciência do Solo na UFRRJ.

Atualmente é Engenheira Agrônoma da Escola Agrotécnica de Colatina - ES.

ÍNDICE

I - INTRODUÇÃO	01
II - REVISÃO DE LITERATURA	07
2.1 - Evolução da cultura do arroz	07
2.2 - Nitrogênio e sua disponibilidade para as plantas	11
2.3 - Fatores que influenciam a absorção de N pelas plantas.....	14
2.3.1 - Efeito da forma de nitrogênio	14
2.3.2 - Efeito da morfologia do sistema radicular	15
2.4 - Cinética de absorção de nitrogênio	19
2.5 - Extrusão de prótons e absorção de N	25
III - MATERIAL E MÉTODOS	28
3.1 - Localização e condicionantes ambientais	28
3.2 - Obtenção do material vegetal	32
3.3 - Cinética de absorção de nitrogênio	34
3.4 - Avaliação do experimento	37
IV - RESULTADOS E DISCUSSÃO	39
4.1 - Caracterização morfológica dos genótipos de arroz	39

4.2 - Cinética de absorção de nitrogênio	44
4.3 - Extrusão de prótons	68
4.5 - Partição de nitrogênio em plantas	83
 V - CONCLUSÕES	 94
 VI - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	 95
 APÊNDICE	 107

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Produção de arroz nos principais Estados Produtores do Brasil, em 1991.....	03
Figura 2: Distribuição geográfica dos ancestrais selvagens das espécies <i>Oryza sativa</i> e <i>Oryza glaberrima</i>	8
Figura 3: O ciclo biológico do nitrogênio (postgate, 1989).	12
Figura 4: Temperaturas máximas e mínimas durante o período experimental.	29
Figura 5: Umidade relativa na casa de vegetação durante o período experimental.	30
Figura 6: Radiação fotossinteticamente ativa durante o período experimental.	31
Figura 7: Sistema Radicular dos genótipos de arroz Agulha e Bico Ganga, aos 25 e 50 dias.....	42

Figura 8: Curva de depleção de N (20 mg/l) em genótipos de arroz, aos 25 dias de idade	45
Figura 9: Curva de depleção de N (20 mg/l) em genótipos de arroz, aos 50 dias de idade	46
Figura 10 : Curva de depleção de N (40 mg/l) em genótipos de arroz, aos 25 dias de idade	47
Figura 11: Curva de depleção de N (40 mg/l) em genótipos de arroz, aos 50 dias de idade	48
Figura 12: Curva de depleção de N (60 mg/l) em genótipos de arroz, aos 25 dias de idade	49
Figura 13: Curva de depleção de N (60 mg/l) em genótipos de arroz, aos 50 dias de idade	50
Figura 14: Curva de depleção de N (80 mg/l) em genótipos de arroz, aos 25 dias de idade	51
Figura 15: Curva de depleção de N (80 mg/l) em genótipos de arroz, aos 50 dias de idade	52

Figura 16: Concentração mínima de N-NH ₄ com diferentes teores de N na solução para dois genótipos de arroz, aos 25 dias	61
Figura 17: Concentração mínima de N-NH ₄ com diferentes teores de N na solução para dois genótipos de arroz, aos 50 dias	62
Figura 18: Velocidade máxima de absorção de N-NH ₄ (V _{máx}) em dois genótipos de arroz, submetidos a diferentes concentrações de N, aos 25 dias	63
Figura 19: Velocidade máxima de absorção de N-NH ₄ (V _{máx}) em dois genótipos de arroz, submetidos a diferentes concentrações de N, aos 50 dias	64
Figura 20: Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 20 mgN/l, em genótipos de arroz aos 25 dias após a germinação	69
Figura 21: Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 20 mgN/l, em genótipos de arroz aos 50 dias após a germinação	70

Figura 22: Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 40 mgN/l, em genótipos de arroz aos 25 dias após a germinação	71
Figura 23: Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 40 mgN/l, em genótipos de arroz aos 50 dias após a germinação	72
Figura 24: Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 60 mgN/l, em genótipos de arroz aos 25 dias após a germinação	73
Figura 25: Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 60 mgN/l, em genótipos de arroz aos 50 dias após a germinação	74
Figura 26: Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 80 mgN/l, em genótipos de arroz aos 25 dias após a germinação	75
Figura 27: Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 80 mgN/l, em genótipos de arroz aos 50 dias após a germinação	76

Figura 28: Influxo de N-NH ₄ e extrusão de prótons em diferentes níveis de N na solução, no genótipo de arroz Agulha, aos 25 dias	78
Figura 29: Influxo de N-NH ₄ e extrusão de prótons em diferentes níveis de N na solução, no genótipo de arroz Bico Ganga aos 25 dias	79
Figura 30: Influxo de N-NH ₄ e extrusão de prótons em diferentes níveis de N na solução, no genótipo de arroz Agulha, aos 50 dias	80
Figura 31: Influxo de N-NH ₄ e extrusão de prótons em diferentes níveis de N na solução, no genótipo de arroz Bico Ganga aos 50 dias	81
Figura 32: Variação do pH da solução nutritiva durante o período experimental em genótipos de arroz, aos 25 dias	84
Figura 33: Variação do pH da solução nutritiva durante o período experimental em genótipos de arroz, aos 50 dias	85

- Figura 34: Relação entre concentração de N na solução nutritiva e N-NH_4 na parte aérea nos genótipos de arroz: Agulha e Bico Ganga, aos 25 dias após germinação 86
- Figura 35: Relação entre concentração de N na solução nutritiva e teor de N-amino da parte aérea nos genótipos de arroz: Agulha e Bico Ganga, aos 25 dias após germinação 87
- Figura 36: Relação entre concentração de N na solução nutritiva e teor de N-NH_4 da parte aérea nos genótipos de arroz: Agulha e Bico Ganga, aos 50 dias após germinação 88
- Figura 37: Relação entre concentração de N na solução nutritiva e teor de N-amino da parte aérea nos genótipos de arroz: Agulha e Bico Ganga, aos 50 dias após germinação 89

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1: Espécies cultivadas de <i>Oryza</i> , número de cromossomos, centro de origem e ancestrais selvagens	9
Tabela 2: Distribuição de N.	11
Tabela 3: Variedades de arroz que foram utilizados no experimento e suas características	32
Tabela 4: Fonte e concentração dos nutrientes componentes da solução nutritiva de crescimento	33
Tabela 5: Dados morfológicos de parte aérea e raízes de genótipos de arroz, aos 25 e 50 dias de idade	40
Tabela 6: Equações de regressão ajustadas aos dados de absorção de N-NH ₄ pelos genótipos de arroz aos 25 dias após a germinação, segundo transformação gráfico-matemática.....	55

Tabela 7: Equações de regressão ajustadas aos dados de absorção de N-NH ₄ pelos genótipos de arroz aos 50 dias após a germinação, segundo transformação gráfico-matemática	56
Tabela 8: Velocidade máxima de absorção (V _{máx}), Constante de Michaelis (K _M) e Concentração mínima (C _{mín}) para a absorção de N-NH ₄ , por dois genótipos de arroz, aos 25 e 50 dias de idade, submetidos a 4 níveis de N na solução nutritiva	57
Tabela 9 : Influxo de N-NH ₄ por dois genótipos de arroz, aos 25 e 50 dias, submetidos a 4 níveis de N	67
Tabela 10: Teores de N-total na parte aérea e raiz, e N-protéico da parte aérea de dois genótipos de arroz, em duas épocas de coleta, aos 25 e 50 dias após a germinação.....	91

ÍNDICE DE APÊNDICE

Lista de Abreviaturas	108
-----------------------------	-----

RESUMO

Em um experimento de casa de vegetação, com solução nutritiva, foram estudados os parâmetros cinéticos de absorção de NH_4^+ em dois genótipos de arroz: Agulha e Bico Ganga, sob quatro níveis de N (20, 40, 60 e 80 mgN/l).

As plantas foram colocadas 72 horas antes das coletas em solução nutritiva desprovida de N. Após este período as plantas foram transferidas para soluções com 4 diferentes níveis de N. O influxo de N- NH_4^+ e a extrusão de prótons foram relacionadas com a eficiência relativa de aquisição de N pelos dois genótipos de arroz. As amostras tecido vegetal e solução nutritiva para caracterização da cinética de absorção foram efetuadas aos 25 e 50 dias.

O genótipo de arroz Bico Ganga Apresentou tanto aos 25 como aos 50 dias, maior área radicular, maior produção de matéria fresca e seca de raiz e parte aérea em relação ao genótipo Agulha.

Nos níveis de nitrogênio de 20 e 40 mgN/l observou-se, aos 25 e 50 dias, que o genótipo Bico Ganga apresentou menores valores de $C_{\text{mín}}$ e K_M , e maiores valores de $V_{\text{máx}}$ e influxo líquido de amônio, entretanto nos níveis de 60 e 80 mgN/l, este genótipo apresentou maiores valores de $C_{\text{mín}}$ e K_M , e menor de $V_{\text{máx}}$ e influxo líquido de NH_4^+ do que o genótipo Agulha.

Dentro do período de 24 horas em que as plantas ficaram em solução nutritiva, sob diferentes níveis de N para avaliação da extrusão de prótons, observou-se que a extrusão de prótons aumentou, independentemente da concentração de N no meio, para os dois genótipos de arroz.

O genótipo Bico Ganga demonstrou ser mais adaptado a ambientes com baixa disponibilidade de nitrogênio, sendo mais eficiente na absorção de N do meio.

Aparentemente em concentrações superiores a 40 mgN/l ocorre mudança do sistema de transporte de íons, sendo mais ativo o Sistema II. Portanto, em altas concentrações de N, a extrusão de prótons pode não ser o principal mecanismo que atua na absorção de NH_4^+ nas plantas estudadas.

ABSTRACT

Two genotypes of rice (*Oryza sativa* L.), Agulha and Bico Ganga, were developed in nutrient solution a greenhouse experiment. The objective was to study the absorption kinetics of NH_4^+ of these genotypes, under four levels of N (20; 40; 60; 80 mg N/l).

Plants were removed, 72 hours before sampling, to a N free nutrient solution. They were then transferred to solutions with the four different levels of N. The relative efficiency of N acquisition by the two genotypes and the N- NH_4^+ influx and protons extrusion was established. Samples were taken from plant and solution, at the 25th and 50th day of growth.

The genotype Bico Ganga had the highest root area, dry and fresh weight of shoot and roots at both 25th and 50th day. At 20 and 40 mg N/l, it was found that the genotype Bico Ganga had lower values for C_{min} , K_M , and the highest values of the V_{max} and net ammonium influx. However, at 60 and 80 mg N/l, this genotype had higher levels of C_{min} and K_M , and lower values for V_{max} and net ammonium influx.

During the 24 hours period, which 9 samples were taken from the nutrient solution, it was found that proton extrusion increased in both genotypes, and this was not caused by the N levels.

Bico Ganga was found to be more adapted to lower levels of N, as it was more efficient in absorbing N from solution. It seems that at higher level of N (higher than 40 mg N/l) there is a change in the ion transport mechanism, being more active System II. Therefore, at high levels of N, the proton extrusion may not be the most important mechanism of NH_4^+ absorption.

I - INTRODUÇÃO

O maior recurso que a ciência dispõe para enfrentar o desafio imposto pela modernização da agricultura, com seus pacotes tecnológicos e o sistema de monocultivo é a variabilidade genética. A monocultura determina a simplificação da diversidade biológica que pode levar à perda irreparável do manancial genético, necessário para o melhoramento vegetal.

O Brasil, por sua dimensão territorial e a variabilidade de seu clima e solo, é um importante centro de diversidade, para várias espécies cultivadas, tais como o abacaxi, o amendoim, o cacau, o guaraná, a mandioca, várias leguminosas forrageiras e gramíneas, como o arroz (Giacometti, 1990). Segundo Harlan (1971), centro de diversidade é a região ecogeográfica onde ocorre um elevado grau de variação ou diversidade genética. Assim, as espécies podem apresentar vários centros de diversidade localizados sob diferentes condições ambientais e "habitats".

A variabilidade genética de várias espécies cultivadas no Brasil, é conservada pelo agricultor tradicional, que por possuir poucos recursos financeiros, utiliza técnicas de cultivo com baixa aplicação de fertilizantes no solo e genótipos nativos, apesar do advento da agricultura moderna (Querol, 1993).

No Brasil, o arroz é cultivado em todo o país, concentrando-se nas regiões sul, sudeste e centro-oeste (Figura 1). A grande extensão de área cultivada constitui-se dos genótipos de sequeiro, sendo este um dos fatores responsáveis pelas baixas produtividade (Teixeira e Sanint, 1989), pois neste sistema de cultivo a cultura de arroz é submetida ao estresse hídrico e ao emprego mínimo de tecnologia.

No Estado do Maranhão existem um grupo de variedades e raças regionais de arroz, conservado por pequenos produtores, com plantas que chegam a ter até 14% de proteína no grão, enquanto as cultivares comerciais tem cerca de 7 a 8 % de proteína no grão (Ferraz Jr., 1993). Ambas com graus diferenciados de tolerância a alumínio (Mendonça, 1991). Os variedades tradicionais de arroz, segundo Fonseca et al. (1982) passaram por uma longa história de adaptação aos solos de baixa fertilidade.

Atualmente a produção brasileira de arroz corresponde a 15% da safra total de grãos, com volume superior a 10 milhões de toneladas, ocupando 5,6 milhões de hectares. O arroz destaca-se como o terceiro produto em área colhida e o quinto em tonelagem, em relação ao setor agrícola do País (IBGE, 1994).

A necessidade crescente de alimentos, fibras e energia impostas pelo crescimento populacional, provocam um crescimento na expansão da fronteira agrícola com espécies mais especializadas e produtivas. Entretanto, a especialização torna as espécies mais vulneráveis às condições ambientais adversas devido à erosão genética resultante da utilização maciça da monocultura (Harlan et al., 1973; Harlan, 1975).

O crescimento na produção agrícola pode viabilizar-se com ganhos na produtividade, através da utilização de genótipos de plantas, com uma base genética mais diversificada, com maior capacidade de produção, resistência a doenças e pragas, maior eficiência na absorção e utilização de nutrientes e tolerantes a elementos tóxicos, como o alumínio (Olmos e Camargo, 1976).

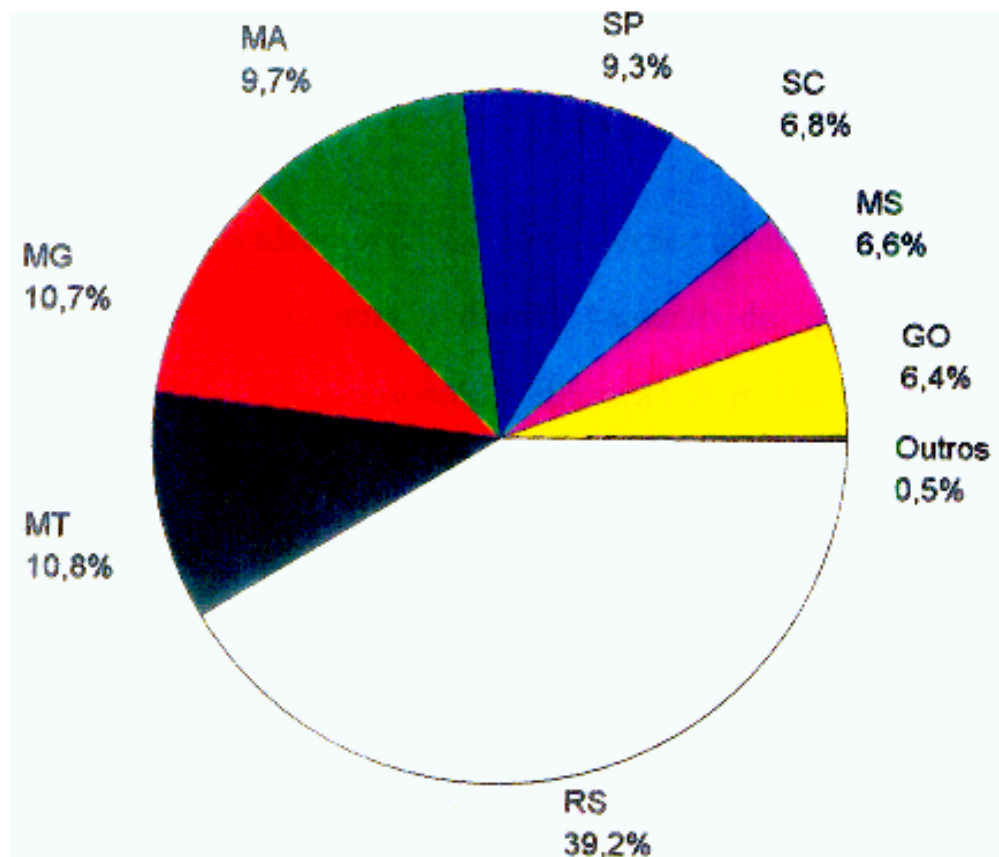


Figura 1: Produção de arroz nos principais Estados produtores do Brasil, em 1993 (IBGE, 1994).

Em geral, a alta demanda metabólica de nitrogênio pelas plantas conduz, cada vez mais, a elevadas aplicações de fertilizantes nitrogenados. Entretanto, o incremento na taxa de aplicação de fertilizantes não é proporcional ao aumento na produtividade de grãos (Novoa e Loomis, 1981; Fageria, 1984).

A caracterização e avaliação do potencial genético das variedades e raças de plantas que não passaram por processos de melhoramento (como é o caso da maioria dos genótipos de arroz cultivados no Estado do Maranhão) para obtenção de novos cultivares com maiores capacidades de absorção e assimilação do nitrogênio e eficientes na translocação de grande parte do N-total para os grãos (Novoa e Loomis, 1981; Epstein, 1985; Giacometti, 1990).

A grande variabilidade genética na absorção, no metabolismo e na resposta da planta à adubação mineral permite o desenvolvimento de pesquisas que tenham por finalidade melhorar a eficiência na absorção e utilização de nutrientes.

De acordo com Baligar e Barber (1979) muitas espécies e mesmo variedades de plantas diferem marcadamente em suas respostas à disponibilidade de nutrientes no solo, devido a exigência nutricional diferenciada e a capacidade de absorção e utilização dos nutrientes.

Segundo Marti e Mills (1991a, b) durante o ciclo do arroz existe uma capacidade diferenciada de absorção de nitrogênio de acordo com o estágio de desenvolvimento e a forma de N presente no meio nutritivo. Essas diferenças estão associadas a características morfológicas das plantas, como: comprimento, área, raio, superfície e taxa de crescimento radicular e a características fisiológicas ligadas à cinética de absorção (V_{max} , K_M , C_{min}) e eficiência na translocação e metabolização de nutrientes (Edwards e Barber, 1976).

Pelo menos, dois tipos de plantas foram identificadas na literatura: a) aquelas em que a maior parte do N é assimilada na fase vegetativa e translocada para o grão e; b) plantas que caracterizam-se pela contínua absorção e assimilação de N até o enchimento dos grãos (Machado e Silveira, 1990). Em geral, nas plantas do primeiro tipo o índice de colheita de N é maior do que as do segundo tipo.

Para estudar a absorção diferencial de nutrientes entre espécies e variedades, têm sido normalmente empregados comparações dos parâmetros cinéticos (Machado, 1981).

Tanto a absorção de nitrogênio na forma de amônio, como de nitrato, mostram cinética de saturação, ou seja, seguem o modelo de Michaelis-Menten, e para ambas as formas de N, têm sido determinados os parâmetros cinéticos de absorção: V_{max} , K_M , C_{min} (Fernandes, 1978; Fernandes e Souza, 1990).

A velocidade máxima de absorção ($V_{m\acute{a}x}$) é a taxa máxima de absorção e, é geralmente diretamente proporcional a concentração externa do nutriente na solução; K_M é a constante de Michaelis-Menten, que é igual a concentração do nutriente na solução em que ocorre a metade da velocidade máxima; C_{min} é a concentração do nutriente na solução a partir do qual o fluxo líquido para dentro da raiz cessa (Vilela e Anghinoni, 1984; Castells e Tal, 1985; Sutcliff, 1989).

Existe variabilidade entre plantas, com relação aos aspectos relacionados as características fisiológicas, que podem fornecer subsídios que levem ao desenvolvimento de métodos de melhoramento para obtenção de cultivares tolerantes à baixa disponibilidade de nutrientes em presença de elementos tóxicos (Glass et al., 1981), maior eficiência na absorção e uso de nitrogênio e com maior potencial genético para acumular proteína no grão (Molino, 1992).

Considerando que o mecanismo primário de absorção de nutrientes por raízes de plantas é dirigido por bombas eletrogênicas localizadas na membrana plasmática (H^+ -Atpase) e no tonoplasto (H^+ -Atpase e H^+ -Ppase) das células vegetais (Colombo et al., 1978; Outlaw, 1982; Brown e Caldagno et al., 1986; Sanders, 1990; Burgos et al., 1993), estudos têm sido conduzidos utilizando-se solução nutritiva, com o intuito de avaliar o efeito da extrusão de prótons sobre a eficiência de absorção de íons durante o ciclo da cultura.

O presente trabalho tem como objetivo estudar os parâmetros cinéticos de absorção de íons (NH_4^+) relacionando-os com a eficiência relativa de aquisição de nutrientes e a partição de N em plantas em dois genótipos de arroz : Bico Ganga e Agulha, cultivados em solos de

baixas fertilidade no Estado do Maranhão e classificados como medianamente tolerantes à presença de alumínio tóxico por Mendonça (1991).

Foram observadas também os mecanismos de extrusão de prótons e o seu relacionamento com o mecanismo de absorção de N pela cultura de arroz.

II - REVISÃO DE LITERATURA

2.1 - EVOLUÇÃO DA CULTURA DO ARROZ.

O arroz pertence à família Gramineae, ao gênero *Oryza* e apresenta cerca de vinte espécies conhecidas, sendo que as únicas espécies cultivadas, a *O. sativa* e *O. glaberrima*, são monofilicas, ou seja, suas espécies mostram um ancestral comum (Nayar, 1973).

As evidências sugerem que o centro de origem deste ancestral comum foi a zona tropical úmida, devido a distribuição pantropical e subtropical dos ancestrais selvagens das espécies *O. sativa* e *O. glaberrima* que foram encontradas na África, sul e sudoeste da Ásia, Oceania e América do Sul e Central (Chu e Oka, 1970) (Figura 2).

Há evidências de que a espécie *O. sativa* tem o centro de origem na Ásia (China), tendo sido domesticada no norte da Índia e na China, apresentando vários centros de diversidade como o sul Asiático, a Austrália, a América Central e o oeste das Guianas, na América do Sul (Oka, 1974; Chang, 1979).

As ancestrais selvagens das espécies cultivadas eram diplóides, o progenitor da espécie *O. sativa* era perene, enquanto que, o da espécie *O. glaberrima* era anual (Tabela 1) (Chang, 1979)

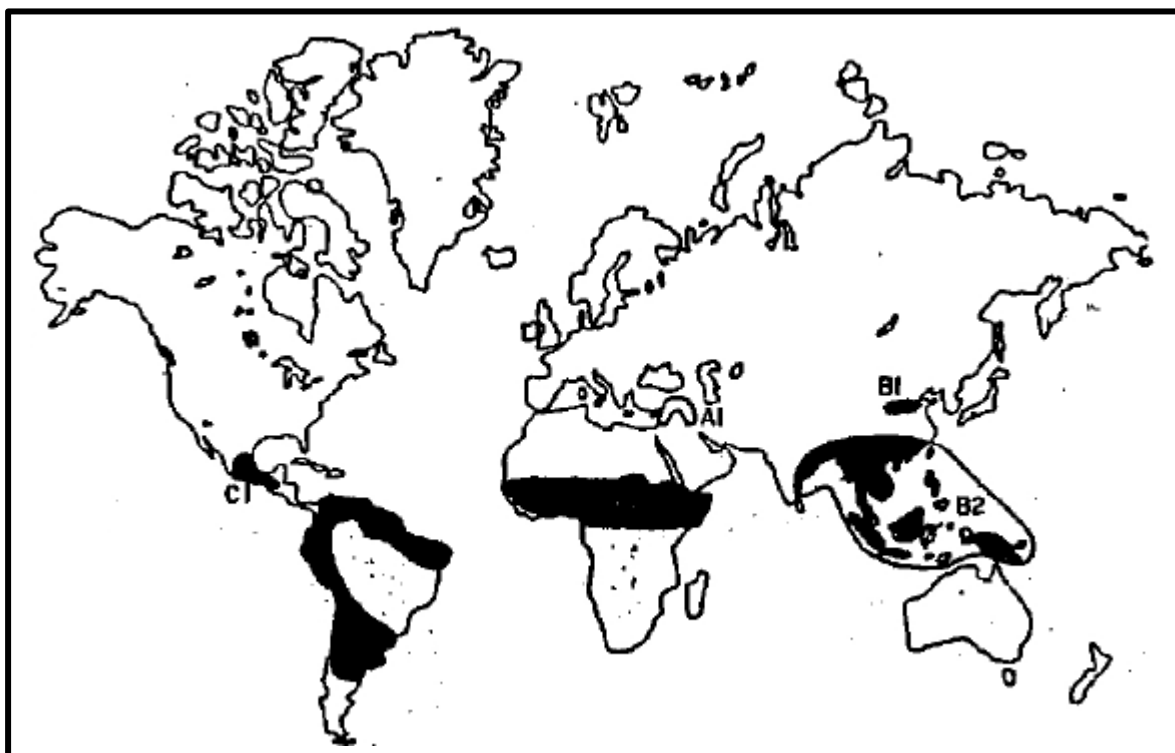


Figura 2: Distribuição geográfica dos ancestrais selvagens das espécies *Oryza sativa* e *Oryza glaberrima* (Harlan, 1971).

Tabela 1: Espécies cultivadas de *Oryza*, número de cromossomos, centro de origem e ancestrais selvagens.

Espécie Cultivada	n = 12 2n	Centro de origem	Ancestrais	Características
<i>Oryza sativa</i>	24	Ásia	<i>Oryza nivara</i> <i>Oryza rufirogon</i>	anual perene
<i>Oryza glaberrima</i>	24	Leste da África	<i>Oryza barthii</i> <i>Oryza longistaminata</i>	anual anual

(Chang, 1979)

Com a domesticação do arroz muitas mudanças ocorreram causadas automaticamente, impostas por fatores edáficos e climáticos, e pela seleção intencional provocada pelo homem através do advento da agricultura (Heiser, 1988). O progenitor de *Oryza sativa* era perene, fracamente rizomatoso, originado de locais alagados. Com a domesticação houve mudanças morfológicas e fisiológicas durante a evolução dessa espécie, tais como: aumento do tamanho da planta, comprimento e espessura do colmo, aumento da largura da folha e da taxa fotossintética, aumento no número de panículas e peso dos grãos, sincronização na taxa de maturação da semente e formação da panícula (Harlan et al., 1973; Chang, 1979).

Concomitantemente, decresceu a pigmentação do grão, a formação de rizomas, a habilidade de flutuar na água, a dormência, a sensibilidade ao fotoperíodo e a temperaturas altas e houve um declínio na frequência de alogamia cruzada (Harlan et al., 1973).

Atualmente, as espécies selvagens e todas as raças do gênero *Oryza* apresentam relativa frequência de alogamia, sendo hoje consideradas autogamas, dormência da semente,

folhas finas, características essas que permitem a persistência desses genótipos em condições adversas, regiões de clima seco e quente (Chu e Oka, 1970).

Mesmo possuindo essas características, várias populações das espécies de *O. rufipogon* e *O. nivara*, ancestrais do *Oryza sativa*, desapareceram e seus descendentes continuam a desaparecer de seus "habitats", devido à prática intensiva da agricultura (Harlan, 1969; Chang, 1979).

Hoje, somente três subespécies da espécie *Oryza sativa* são cultivadas no mundo. Cerca de 10% pertencem a subespécie japônica que apresenta grãos curtos e arredondados e é indicada para climas frios; a subespécie javânica com grãos longos e espessos, pouco cultivada e cerca de 90% das plantas de arroz cultivados pertence a subespécie indica com grãos longos e finos, que é cultivada nas regiões mais quentes, como o sudoeste da Ásia e em parte da América e da África (Chang, 1979; Fageria, 1984).

2.2 - NITROGÊNIO E SUA DISPONIBILIDADE PARA AS PLANTAS.

O nitrogênio é um dos elementos químicos mais largamente distribuído na natureza, podendo ser encontrado na atmosfera, litosfera e hidrosfera, sendo a atmosfera o seu principal reservatório (Siqueira e Franco, 1988; Malavolta, 1976) (Tabela 2).

Tabela 2: Distribuição de N (Mengel e Kirkby, 1987).

Local	Forma	Quantidade (g N)
Atmosfera	N ₂	2,8x10 ⁸
	Óxidos	1,3x10 ²
Litosfera	N-orgânico	5,7x10 ⁷
	N-inorgânico	1,4x10 ⁷
Hidrosfera	N-orgânico	2,4x10 ⁴
	N-inorgânico	7,1x10 ³

Da fração de 20% de nitrogênio presente na litosfera, somente uma pequena proporção esta diretamente disponível para as plantas, principalmente nas formas de nitrato e amônio. O N-mineral (NH₄ e NO₃) varia de 1 a 3% do N-total presente no solo e sua dinâmica depende basicamente da atividade microbiana (Urquiaga et al., 1990).

A Figura 3 mostra o ciclo do nitrogênio, ocorre a síntese de matéria viva nitrogenada (principalmente proteína) a partir da absorção e assimilação de compostos nitrogenados (nitrato, amônio) presentes no solo, pelas plantas para o seu crescimento e consumo pelos animais. O nitrogênio mobilizado pelos organismos vivos volta ao solo como resultado do processo de decomposição do material orgânico. No decorrer deste processo há perdas de nitrogênio para a atmosfera e o seu retorno ao solo pelo processo de fixação biológica de N₂ (Malavolta, 1976; Malavolta, 1980; Urquiaga et al., 1990).

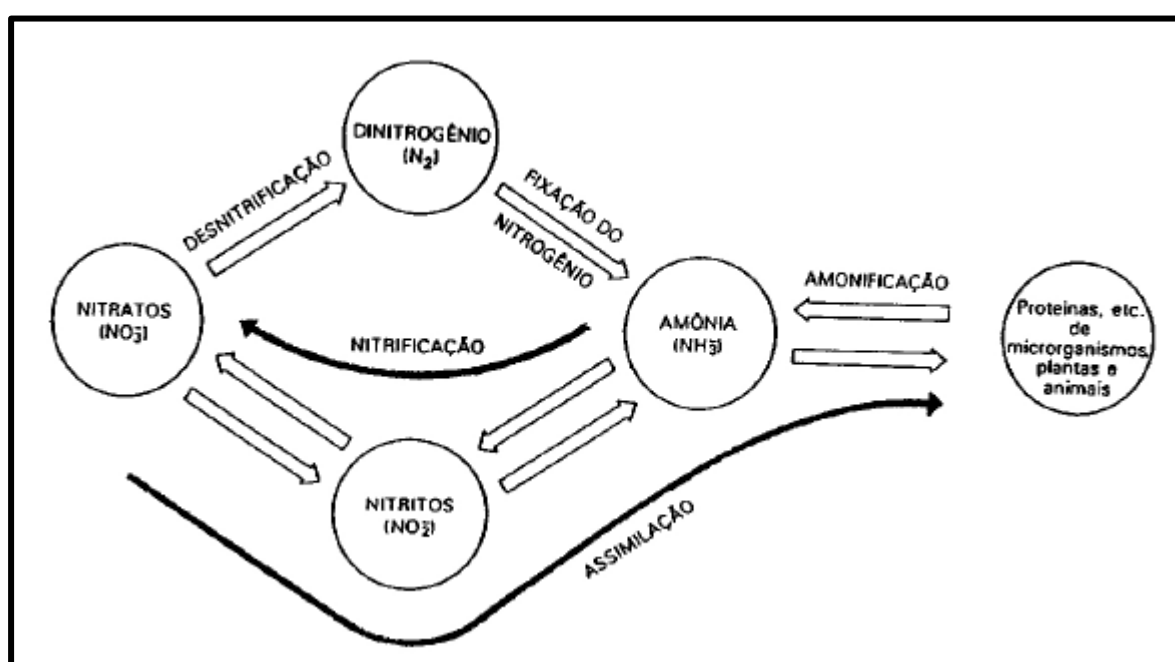


Figura 3: Ciclo Biológico do Nitrogênio (Postgate, 1989).

Observa-se, então, que o nitrogênio é um elemento com elevado "turnover" e circula entre a atmosfera, solo e organismos vivos. Muitos fatores e processos, de ordem física, química e biológica, estão envolvidos em seu ciclo (Postgate, 1989).

Considerando o exposto acima, as plantas dispõem de três fontes de nitrogênio disponíveis para o seu desenvolvimento:

- a) O N-mineral presente na solução do solo;
- b) O N-mineral proveniente de fertilizantes químicos ou orgânicos adicionado ao solo pelo homem;
- c) O N-atmosférico proveniente da fixação biológica de N_2 .

Com o conhecimento de que somente algumas espécies de plantas das famílias Leguminosae e Gramineae são capazes de se associar eficientemente a bactérias fixadoras de nitrogênio atmosférico, o solo constitui-se portanto, na principal fonte de N para as plantas, apesar de ter uma baixa disponibilidade de N (Neves e Franco, 1990).

A alta demanda metabólica de nitrogênio pelas plantas associada à baixa disponibilidade de N no solo, faz deste nutriente um importante fator limitante para a produtividade da maioria das culturas (Fernandes, 1990; Capeche, 1991).

Em áreas agricultáveis onde deficiências de luz solar e de suprimento hídrico não limitam o crescimento das culturas, a produtividade agrícola é determinada pela disponibilidade de N-mineral no solo. Isto significa que sistemas agrícolas baseados na utilização de comunidades vegetais formadas por genótipos mais eficientes na absorção de nitrogênio alcançariam a produtividade esperada (Döbereiner e Baldani, 1982; Postgate, 1989).

2.3 - FATORES QUE INFLUENCIAM A ABSORÇÃO DE N PELAS PLANTAS.

A absorção ativa de nutrientes pelas raízes de plantas é sensível a uma variedade de fatores. Os de maior relevância são aqueles ligados às características do solo, como disponibilidade do íon; seu coeficiente de difusão na solução do solo, e as características morfológicas e fisiológicas do sistema radicular (Nye, 1979; Clarkson, 1985a).

A taxa de absorção de nutrientes pelas plantas é de considerável interesse para o manejo agrícola, já que somada à fotossíntese, são processos responsáveis pela maior produtividade das culturas (Clarkson, 1985a)

Alguns desses fatores que influem na aquisição de N pelas plantas foram revisados e serão expostos a seguir.

2.3.1 - Efeito da Forma de Nitrogênio.

As plantas são capazes de absorver o nitrogênio tanto na forma nítrica como amoniacal, podendo ocorrer a predominância de uma determinada forma, de acordo com as condições ambientais (Fernandes, 1978; Mengel e Kirkby, 1987).

Em solos secos e neutros, com alta CTC, o íon NH_4^+ é relativamente imóvel, devido a atração pelos sítios de troca catiônica, sendo o nitrato, nestas condições, mais móvel por ser um ânion e portanto, a forma disponível para as plantas (Midleton e Smith, 1979).

Em solos ácidos das regiões tropicais, por apresentarem pH abaixo de 5,5; e em solos alagados, pelas condições de anaerobiose, a nitrificação dos compostos liberados pela

mineralização dos resíduos orgânicos é mínima, devido a baixa eficiência das bactérias nitrificantes, nestas condições. (Alexandre, 1977; Urquiaga et al., 1982). Nestes ambientes o íon NH_4^+ torna-se, então, a forma de N disponível às plantas.

Em ambientes onde há concentrações equimolares de NH_4^+ e NO_3^- , observa-se uma absorção diferencial de NH_4^+ pelas plantas. Brumme et al. (1992), estudando as diferenças na absorção de NO_3^- e NH_4^+ por três variedades de *Fagus silvatira* L. verificaram que NH_4^+ era absorvido mais rapidamente e 27% a mais que o NO_3^- .

O fato de N- NH_4^+ ser absorvido mais rápido e em maiores quantidades que o N- NO_3^- em várias espécies de plantas como arroz, tomate, ervilha, feijão, milho, trigo, pimenta, foi constatado por vários autores (Magalhães e Wilcox, 1983a,b; Anderson et al., 1991; Marti e Mills, 1991a; Menelik et al., 1991).

A influência da forma de nitrogênio sobre a absorção desse elemento pelas plantas pode ser atribuída a um mecanismo de realimentação, onde concentrações de N- NO_3^- ou N- NH_4^+ no citoplasma acima de um nível crítico induz a redução da absorção de N pelas plantas. No caso do N- NO_3^- concentrações acima de 50 $\mu\text{mol/g}$ de tecido no citoplasma reduz a absorção de N pelo sistema radicular, enquanto, que para N- NH_4^+ esse nível parece ser bem mais elevado (Lee e Rudge, 1986; Siddiqui et al., 1989).

2.3.2 - Efeito da Morfologia do Sistema Radicular.

Dentre os fatores que afetam a absorção de nutrientes pelas plantas os fatores morfológicos referentes ao sistema radicular, têm sido apontados como importantes na caracterização de espécies e genótipos quanto à eficiência de absorção de nutrientes. Maior importância vem sendo dada a área e comprimento radicular (Tachinaba e Ohta, 1983; Vilela e Anghinoni, 1984; Anghinoni et al., 1989; Hoffland et al., 1990).

Estudos sobre o efeito da geometria radicular na taxa de absorção de nutrientes do solo confirmam que o comprimento das raízes por unidade de volume do solo (densidade radicular) tem um efeito primordial na taxa de absorção (Barley, 1970). Segundo este autor a densidade radicular é decisiva para a absorção iônica, principalmente em ambientes onde a concentração de nutrientes é baixa (solos pobres e camadas profundas).

Quando algum fator limita o crescimento das plantas, principalmente, água, N e P, as raízes tornam-se drenos mais fortes de carboidratos que a parte aérea, em geral 9 a 10% dos compostos sintetizados pelas plantas são destinadas ao desenvolvimento do sistema radicular (Portas e Taylor, 1976). Uma explicação para este fato seria que as raízes, por estarem mais próximas a fonte de nutrientes, usariam os limitados influxos para satisfazer a suas exigências e assim aumentar a sua densidade, como uma estratégia da planta para maior exploração de um volume de solo de maneira a minimizar o estresse (Clarkson, 1985a,b; James et al., 1993).

Alterações na morfologia e fisiologia radicular parecem ser comuns em plantas cultivadas. Anghinoni et al. (1989) estudando os parâmetros morfológicos de raiz e a cinética de absorção de nutrientes para P, K, Ca e Mg de espécies e genótipos de milho, arroz e trigo, observaram que os parâmetros cinéticos variaram com as espécies, os genótipos e o nutriente e que $V_{máx}$ foi o parâmetro cinético que mais variou. Eles atribuíram essa variação à menor ou maior capacidade de desenvolvimento do sistema radicular de cada espécie.

Visto que a velocidade de absorção ($V_{máx}$) é função do número de carreadores e da velocidade de giro dos transportadores (razão de turnover); o aumento do sistema radicular, aumentaria o número de sítios de absorção, além de proporcionar uma exploração de maior volume de solo, provocando, assim, alterações nos parâmetros cinéticos de absorção (Fontes e Barber, 1984; Clarkson, 1985b).

Martinez et al. (1993b) observaram que a modulação da cinética de absorção e os ajustes morfológicos foram mais pronunciados quando o nível interno de P era baixo, do que quando este se elevava acima de um valor adequado nutricionalmente para variedades de soja.

Resultados semelhantes foram encontrados por Glass e Perley (1980) trabalhando com cultivares de centeio. Estes autores encontraram uma alta correlação entre os valores cinéticos (K_M e $V_{máx}$) e a área radicular dos mesmos, em condições de baixo fornecimento de potássio.

Estudando a demanda de nitrogênio pela planta de alface (*Lactuca sativa*) de acordo com o seu estágio de desenvolvimento, Steingrobe e Schenk (1993) observaram uma correlação positiva entre incremento do influxo máximo de nitrogênio ($V_{máx}$) com o aumento do peso seco de raiz.

Tachibana e Ohta (1983) Observaram que a capacidade de absorção de água e cálcio por plantas de abóbora (*Curcumbis moschata Poir*) estava mais estreitamente correlacionada com a área do sistema radicular do que com o peso seco da raiz mostrando que essa última característica não expressa perfeitamente a morfologia do sistema radicular.

Foi verificado por Silva et al. (1991) que a absorção de Potássio por milho doce aumentou rapidamente com o aumento do raio médio de raiz e taxa de crescimento radicular e velocidade máxima, mostrando que a área superficial de raiz teve um efeito marcante na absorção.

Foi observado que as características morfológicas que apresentaram maiores efeitos sobre o influxo de fósforo pelo tomateiro foram o raio radicular e o crescimento radicular, verificados por Silva e Magalhães (1989) quando analisaram a sensibilidade dos parâmetros utilizados no modelo matemático de Cushman-Barber na absorção de fósforo.

Em experimento com milho para avaliar as características morfológicas de raízes e o influxo de potássio de acordo com o crescimento da planta, Becker e Meurer (1986) observaram que o raio médio de raízes diminuiu com a idade das plantas. Os autores relacionaram este fato à emissão de raízes laterais mais finas ocasionando, com isso aumento da área superficial de raízes que é função do raio médio e do comprimento.

Admite-se em geral para cereais, uma idade efetiva de raiz de cinco dias para plantas crescendo no campo (Mengel e Barber, 1974). Considerando que as raízes novas apresentam maior atividade metabólica e menor concentração iônica interna e supondo-se que o

comprimento radicular representa sempre um equilíbrio entre raízes novas, maduras e em senescência. Conclui-se, assim, que provavelmente as raízes mais novas apresentam um mecanismo de absorção mais eficiente para nitrogênio (Cambraia et al., 1992). Em plântulas de *Pinus caribaea* colonizada com *Pisolithus tinetorius*, nas hifas micorrízicas este mecanismo fisiológico foi observado, ocorrendo aumento em $V_{m\acute{a}x}$ e decréscimo em K_M , tanto, na presença de NH_4 como NO_3 Cambraia et al. (1992),

A principal razão das associações micorrízicas incrementar a absorção de nitrogênio está no fato das hifas fúngicas estabelecerem um alongamento relativo do sistema radicular, aumentando a área de solo explorada pelo sistema radicular da planta (Genetet et al., 1984).

Thomson et al. (1990) identificaram 2 sistemas de transporte de fósforo em esporos de *Gigaspora margarita*, similares a aqueles observados em raízes de plantas: o Sistema I, ativo e com alta afinidade pelo íon e o Sistema II, passivo e com baixa afinidade. E atribuíram os aumentos na taxa de absorção de fósforo por raízes de plantas infectadas ao decréscimo dos valores de K_M (Sistema I) e aumento da $V_{m\acute{a}x}$ (Sistema II).

Resultados similares foram encontrados também em plantas de feijão e soja inoculadas com fungos micorrízicos, nos quais observou-se baixos valores de K_M e $C_{m\acute{i}n}$ e altos $V_{m\acute{a}x}$ (Faquin et al., 1990; Silveira e Cardoso, 1991a,b).

A diminuição dos valores de $C_{m\acute{i}n}$ das plantas micorrizadas é da maior importância prática, visto que a concentração de nutrientes na solução do solo principalmente, N e P, em solos ácidos das regiões tropicais, é baixa. Dessa maneira, as plantas micorrizadas são capazes de operar o mecanismo de absorção de nutrientes em concentrações bem baixas do elemento no solo (Clarkson, 1985a; Faquin et al., 1990).

Sumarizando, o efeito da morfologia do sistema radicular, associado ou não a micorrizas, sobre a absorção de nitrogênio, depende da superfície de absorção do sistema radicular, do volume de solo por ele explorado, da concentração de N presente na solução do solo e da afinidade do sistema pelo íon.

2.4 - CINÉTICA DE ABSORÇÃO DE NITROGÊNIO.

Nas membranas celulares há sistemas biológicos com função de transportar íons e outros solutos através das barreiras da plasmalema e do tonoplasto. Os sistemas de transportes-carreadores e canais iônicos são ativados em função da concentração externa dos íons no meio e do potencial elétrico através da membrana (Sanders, 1990).

Quando a concentração externa varia numa faixa ampla, observa-se um sistema duplo de absorção. Segundo Epstein (1975) os dois sistemas estão localizados na plasmalema e no tonoplasto e funcionam em paralelo e independentemente.

Os carreadores são ativados pela baixa concentração do íon na solução externa da ordem de 0-1mM e apresentam uma taxa de "turnover" da ordem de 10^2 - 10^4 /s. Os canais iônicos são ativados por altas concentrações ao íon na solução externa e apresentam uma taxa de "turnover" 10^7 - 10^8 /s. Apesar de não se ter relatos sobre canais iônicos para NH_4^+ , somente para NO_3^- , a velocidade de absorção desse elemento pelas plantas quando está em altas concentrações no meio externo é um indicativo da presença desse tipo de sistema para esse íon (Hedrich e Schroeder, 1989; Tester, 1990).

Os sistemas de transporte de íons apresentam uma tendência a saturação em função do aumento da concentração de íon na solução, portanto, podem ser caracterizado em termos cinéticos (Epstein, 1975; Sanders, 1990).

Os estudos de cinética de absorção de nutrientes tem permitido estimar a velocidade máxima ($V_{\text{máx}}$) com que o sistema de transporte opera (transportadores e canais iônicos) e a afinidade dos carreadores específicos (K_M) pelos íons a serem absorvidos pelas raízes. (Epstein e Hagen, 1952; Junk e Barber, 1975; Edwards e Barber, 1976; Anghinoni e Barber, 1980; Canal e Mielniczuk, 1983; Vilela e Anghinoni, 1984; Faquin et al., 1990; Vahl et al., 1993).

Os parâmetros cinéticos de absorção de nutrientes o $V_{\text{máx}}$ e K_M têm diferenças marcantes dependendo do ambiente de origem das plantas, das espécies de plantas e genótipos dentro de uma mesma espécie e podem sofrer alterações pela presença de outros íons na

solução (Epstein, 1975; Mengel e Barber, 1974; Rao e Rains, 1976; Furlani e Furlani, 1988; Anghinoni et al., 1989; Jungk et al., 1990; Silva et al., 1991; Martinez et al., 1993a).

A presença de altos níveis de K e NH_4^+ na solução diminuiu a absorção de Ca e Mg por plantas de trigo, sendo que a presença de K em altos níveis nos tecidos inibia a translocação de Ca para a parte aérea (Reinbott e Blevins, 1991). A inibição da absorção de K pela presença do íon NH_4^+ e vice-versa, são relatados na literatura (Martinez e Cerdá, 1989; Marti e Mills, 1991a).

Além do efeito antagônico observado, ocorre sinergismo entre íons. O alumínio e o cálcio estimulam a absorção de fósforo em várias espécies de plantas (Franklin, 1970). Fenn et al. (1991) verificaram que a presença de Ca no meio nutritivo estimulava a absorção de NH_4^+ por plantas de cebola (*Allium cipa* L.).

Vahl et al. (1993) observaram que a alta concentração de ferro (Fe^{2+}) na solução nutritiva diminuiu a absorção de K, com aumento do K_M e $C_{mín}$ e diminuição da $V_{máx}$ em genótipos de arroz, principalmente se a concentração de Ca e Mg eram baixos.

Dentre os parâmetros cinéticos, o K_M aparente é o que apresenta uma maior variação interespecífico. Este fato pode ser um indicativo do processo de adaptação das espécies e seus genótipos aos diferentes ecossistemas, com diferentes disponibilidade de Nitrogênio.

Epstein (1975) em estudos com a alga '*Skeletonema notatum*' para caracterização dos parâmetros cinéticos de absorção NO_3^- , encontrou um K_M de 0,4 uM. Em experimento com abóbora (*Curcubita moschata*), Swiader et al.(1991) caracterizaram a cinética de absorção de NH_4^+ , em duas épocas diferentes, aos 18 e 35 dias de idade, encontrando valores de K_M de 5,05 e 3,02 mM, respectivamente.

Na determinação da cinética de absorção de Nitrato para plântulas de cevada Rao e Rains (1976) encontraram valores de K_M 7,05 mM e a $V_{máx}$ 0,11 umoles/g/3h mM.

Martinez et al. (1993a) encontraram para plântulas de soja com 26 dias de idade, K_M e $V_{máx}$, variando entre 6,75 a 2,5 umol e 0,53 a 0,30 umol/g/h, dependendo da variedade e da concentração de fósforo na solução.

Cambraia et al. (1992) verificaram em plantas de *Pinus caribaea* valores de K_M e $V_{m\acute{a}x}$ para nitrogênio variando entre 32,3 a 88,7 μM e 1,5 a 2,8 $\mu moles/g/ps$. Esta variação dependia da presença ou não de micorrizas e da proporção de $NH_4:NO_3$, presente na solução nutritiva.

Jungk et al. (1990) estudando a influencia do "status" nutricional de fósforo sobre os parâmetros cinéticos de milho e soja, observaram que para ambas as espécies a $V_{m\acute{a}x}$ diminuía com o aumento da concentração de P na solução e que a afinidade do sistema de absorção diminuía com o aumento da concentração de fósforo no meio.

As informações sobre os parâmetros cinéticos de absorção, K_M e $V_{m\acute{a}x}$, para a cultura do arroz são limitados. Em experimento utilizando solução nutritiva para a determinação da cinética de absorção de N- NH_4^+ e N- NO_3^- em arroz, Youngdall et al. (1982) observaram valores de K_M de 75 μM , para ambas as formas de nitrogênio presente no meio nutritivo, e verificaram que a absorção de NH_4^+ é mais rápida que a de NO_3^- encontrando valores de $V_{m\acute{a}x}$ de 65 a 44 $\mu mol/g/h$ para NH_4^+ e NO_3^- , respectivamente.

Teo et al. (1992) em estudo para mensurar o influxo máximo, o K_M e a concentração mínima necessária para nutrição amoniacal em três cultivares de arroz, encontraram valores de $V_{m\acute{a}x}$, K_M e C_{min} de 47,4 $nmol/m^2/s$, 61,1 μM e 3,1 $\mu mol/l$, respectivamente.

Furlani e Furlani (1988), estudando as diferenças na cinética de absorção de fósforo em três linhagens de arroz, em plantas com 35 dias de idade, encontraram valores de 0,24; 0,53 e 0,33 $\mu mol/h/m$ raiz para $V_{m\acute{a}x}$ de 8,93; 13,29 e 5,76 $\mu mol/l$ para K_M .

Anghinoni et al. (1989) estudando a cinética de absorção de fósforo, potássio, cálcio e magnésio em quatro genótipos de arroz, aos 51 dias de idade, observaram, de maneira geral, uma ampla variação dos valores dos parâmetros cinéticos de absorção. Em síntese, o genótipo de arroz de sequeiro apresentou características desfavoráveis para a absorção dos nutrientes estudados (baixo $V_{m\acute{a}x}$ e/ou alto K_M e C_{min}). Segundo os autores as diferenças nos parâmetros

cinéticos obtidos são determinadas pela aptidão individual de cada genótipo e podem indicar diferenças genéticas na capacidade de adaptação a situação de estresse nutricional.

O conhecimento dos parâmetros cinéticos de absorção pode ser usado para determinar o nível necessário de nutrientes no solo para suprir as superfícies radiculares com o objetivo de minimizar as deficiências dos mesmos nas plantas e também como método de seleção de plantas e estudo da evolução da eficiência de absorção em plantas.

Para determinar os parâmetros cinéticos de absorção de íons, têm-se empregado o método proposto por Claassen e Barber (1974), baseado na curva de depleção do íon da solução nutritiva. Para facilitar os cálculos foram propostas diversas transformações lineares da equação de Michaelis-Menten. A transformação proposta por Lineweaver-Burk relaciona $1/I$ versus $1/C$, como mostra a equação (a):

$$\frac{1}{V} = \frac{K_M}{V_{\text{máx}}} \cdot \frac{1}{C} + \frac{1}{V_{\text{máx}}} \quad (a)$$

A transformação proposta por Hofstee relaciona V em relação a I/C , como mostra a equação (b):

$$V = -K_M \frac{I}{C} + V_{\text{máx}} \quad (b)$$

E a transformação proposta por Hanes relaciona $(C - C_{min})/I$ em relação a $(C - C_{min})$, como mostra a equação (c):

$$\frac{(C - C_{min})}{I} = \frac{1 \cdot (C - C_{min}) + K_M}{V_{m\acute{a}x}} \quad (c)$$

A estimativa dos parâmetros cinéticos K_M e $V_{m\acute{a}x}$ pode ser obtida através de uma aproximação gráfico-matemática (Ruiz, 1985) diretamente da curva de depleção de um nutriente obtida pelo método de Claassen e Barber (1974). Youngdall (1988) propôs um método para determinação dos parâmetros cinéticos, no qual pode-se utilizar uma única planta ou uma população, o método preconiza a obtenção dos parâmetros cinéticos próximo ao equilíbrio estacionário "Steady-State", necessitando de uma análise não paramétrica para o cálculo dos parâmetros cinéticos. Segundo o autor, o método é mais adequado para estudos de interação entre nutrientes e fatores climáticos e seus aspectos sobre o processo de absorção.

Outro aspecto a ser considerado nesta revisão é o grau de ajuste dos dados obtidos experimentalmente ao método proposto por Claassen e Barber (1974) para obtenção dos parâmetros cinéticos. Gardiner et al. (1990) comparando os métodos de estimativa dos parâmetros cinéticos de absorção de fósforo em plantas de trigo usando o método de regressão não linear, o método de Hanes e o método linear direto, verificaram que o método de Hanes era mais preciso e com coeficiente de determinação ($r^2=0,87$).

Embora Schenk e Barber (1979) tenham obtido bom ajuste para a absorção de fósforo por cinco genótipos de milho pré-tratados com altos e baixos níveis de P pelo método de Claassen e Barber (1974), eles discutem a validade do método já que somente a V_{max} foi uma

medida comparativa confiável da absorção de P; pois o K_M varia muito em função do modelo matemático usado.

Dowd e Riggs (1965) comparando as constantes de Michaelis-Menden (K_M) estimadas por várias transformações lineares verificaram que a estimativa de V_{max} e K_M obtida pelo método de Lineweaver-Burk era mais confiável.

Castells et al. (1985) fizeram considerações referentes à determinação dos parâmetros cinéticos de fosfato por genótipos de soja mediante o emprego de transformações lineares propostas por Lineweaver-Burk, Hanes-Woolf e Hofstee e por Ruiz. Os autores observaram diferenças nos valores de r^2 das equações de V_{max} e K_M variando o número de pontos considerado, observou-se variação dos valores de influxo de fosfato, mostrando que deve-se ter cuidado com a elaboração metodológica de cada experimento. Nos gráficos de Hofstee raramente encontra-se bom ajuste na seção reta. Os autores concluíram que o método gráfico-matemático proposto por Ruiz era mais conveniente, em razão da grande variabilidade e por obter um melhor ajuste dos dados experimentais ($r^2=0,98$).

Em experimento de cinética de absorção de fosfato, Alves (1984) comparou várias transformações para cálculo de K_M e $V_{m\acute{a}x}$, escolhendo aquela à qual os dados melhor se ajustaram. Foram comparadas as transformações de Eadie-Hofstee; Lineweaver-Burk, Hanes-Woolf e o método gráfico-matemático de Ruiz. Nas primeiras três transformações ocorreram grandes variações de K_M e $V_{m\acute{a}x}$ entre as repetições e no caso de se retirar o primeiro ponto. O método gráfico-matemático não ocorreu variações significativas entre as repetições e nem no caso de se retirar o primeiro ponto. A autora ressalva a aplicabilidade e conveniência do método gráfico-matemático proposto por Ruiz (1985), em razão da grande variabilidade para uma mesma condição.

2.5 - EXTRUSÃO DE PRÓTONS E A ABSORÇÃO DE N.

A hipótese de que os tecidos das plantas são dotados de sistemas de transportes de íons associados a mecanismos de extrusão de prótons é atualmente, largamente aceita (Colombo et al., 1978; Fernandes e Rossiello, 1978; Marré, 1979; Nye, 1981; Thibaud et al., 1986; Burgos et al., 1993; Bush, 1993).

As bombas de extrusão de prótons presentes nas membranas celulares do sistema radicular, têm função de hiperpolarizar a membrana gerando diferença de potencial eletroquímico, liberando energia metabólica, presente na forma de ATP, que está acoplada, direta ou indiretamente, a sistemas de transportes de íons, tais como K, Na, NH_4 , NO_3 , Li, etc. (Thibaud et al., 1986; Serrano, 1989). O efeito eletrogênico da bomba de prótons pode, teoricamente, ser regulado via atividade da própria bomba, ou via controle na absorção de íons (Sze, 1984). Thibaud et al. (1986) observaram que um aumento na concentração de K nas células das raízes de milho e variações na polarização da membrana, ocasionava a paralisação do transporte de H^+ e do influxo líquido de K. Os autores supõem que aumento na concentração interna de K ou a despolarização da membrana podem ser sinais do controle ativo do transporte de íons através de trocas eletrogênicas.

A absorção de amônio é mais sensível a mudanças no pH que a nítrica. A absorção de NO_3^- é mais rápida em valores de baixo pH (Rao e Rains, 1976). Os autores sugerem que a redução na absorção de NO_3^- observada em altos valores de pH (6-8), pode ser devido ao efeito competitivo dos íons OH^- suprimindo o sistema de transporte de NO_3^- .

A absorção de NH_4^+ por plantas é mais lenta em valores de baixo pH (Epstein, 1975; Dibb e Welch, 1976; Fernandes et al., 1981). Em estudos sobre absorção de NH_4^+ por plantas de girassol Kirkby e Mengel, 1970 (citados por Mengel e Kirkby, 1987), mantidas numa concentração de 8 mM N, na forma de uréia, observaram que esta dose ocasionou uma rápida redução no pH externo, resultando numa menor absorção de N em plantas de girassol, provocando distúrbios no metabolismo de proteína.

Basham e Levanong (1989) observaram que o suprimento de N-nitrato reduziu a extrusão de H^+ , enquanto N-amônio a aumentou, em solução nutritiva, sendo que quando ambas as formas foram oferecidas às plantas simultaneamente, os efeitos foram intermediários. Observaram também que a substituição de nitrato pelo amônio aumentou a extrusão de prótons após decorrida cerca de 16 horas, enquanto que a substituição de amônio pelo nitrato, interrompeu a extrusão de H^+ ou após 10 horas. Os autores concluíram que alterações no efluxo de H^+ por raízes de plantas de trigo eram induzidas pela forma de N disponível, sendo este fenômeno dependente da concentração desses íons na solução e da intensidade luminosa, e é provavelmente, comandado pelo sistema de H^+ -ATP-ase.

A combinação da atividade de extrusão de prótons acoplada a absorção de NH_4^+ , com conseqüente redução do pH externo dessa maneira resultando em redução na absorção de NH_4^+ , talvez seja uma estratégia desenvolvida pelas plantas como meio de controle para evitar concentrações elevadas de NH_4^+ no tecido vegetal, tentando, assim, reduzir o efeito tóxico do NH_4^+ (Mengel e Kirkby, 1987). Em geral, concentração de 0,15 mM de NH_4^+ no tecido vegetal produz efeito tóxico nas plantas, sendo que em concentrações superiores a 6,0 mM, o efeito do NH_4^+ é letal.

A nutrição nitrogenada altera o pH extracelular. Dependendo da forma de nitrogênio disponível para as raízes, pode ocorrer uma acidificação (NH_4^+) ou uma alcalinização (NO_3^-) na solução de crescimento das plantas (Fernandes 1978; Middleton e Smith, 1979; Nye, 1981; Magalhães e Huber, 1989).

A acidificação do meio externo ocasionada pela nutrição amoniacal deve-se ao fato da absorção de amônio gerar um excesso de cargas positivas no interior celular e para mantê-lo eletricamente neutro, o mecanismo de extrusão de prótons entra em atividade causando um efluxo de H^+ , provocando acidificação do meio externo (Raven e Smith, 1976).

Em cultura de arroz em solução nutritiva, onde amônio era a fonte de nitrogênio, Fernandes (1984) observou em plantas mantidas por 90 dias em solução com 5 ppm de N- NH_4^+ , variações no pH de 6,1 a 4,3, e, quando o NH_4^+ foi substituído pelo NO_3^- na solução

nutritiva foi observado um aumento de pH, embora não sendo tão acentuado como o decréscimo causado pelo N- NH_4^+ .

O fato da absorção de N- NH_4^+ provocar a redução do pH do solo, esta relacionado à presença de um sistema biofísico de eliminação de prótons muito eficiente capaz de exercer controle sobre os elevados níveis de H^+ no citoplasma, gerado pelo processo de assimilação de NH_4^+ (Raven, 1985; Raven e Smith, 1979).

A existência das bombas eletrogênicas, H^+ -Atpase localizada na plasmalema e H^+ -Atpase e H^+ -Ppase localizadas no tonoplasto (Blumwald, 1987) acopladas ao transporte de íons pode explicar perfeitamente as alterações que ocorrem no pH do meio nutritivo, durante o processo de absorção (Caldagno et al., 1986).

III - MATERIAL E MÉTODOS

3.1 - LOCALIZAÇÃO E CONDICIONANTES AMBIENTAIS.

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, localizada no Departamento de Solos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, K_M 47, Seropédica, Itaguaí.

Durante o período experimental foram monitoradas as temperaturas máximas e mínimas diárias no interior da casa de vegetação (Figura 4), a umidade relativa do ar utilizando-se um termohigrógrafo de fabricação de Ota Keike Seisakusko CO., LTD (Figura 5), e a radiação na faixa dos comprimentos de onda fotossinteticamente ativos (400-700nm). A radiação foi medida no terço superior das plantas na casa de vegetação, com o objetivo de quantificar a percentagem de radiação que estava passando para o interior da mesma; utilizou-se um radiômetro LI-COR modelo LI-185. Foram feitas duas leituras diárias às 9:00 e 15:00 horas, e obteve-se a radiação pela média aritmética entre as leituras (Figura 6).

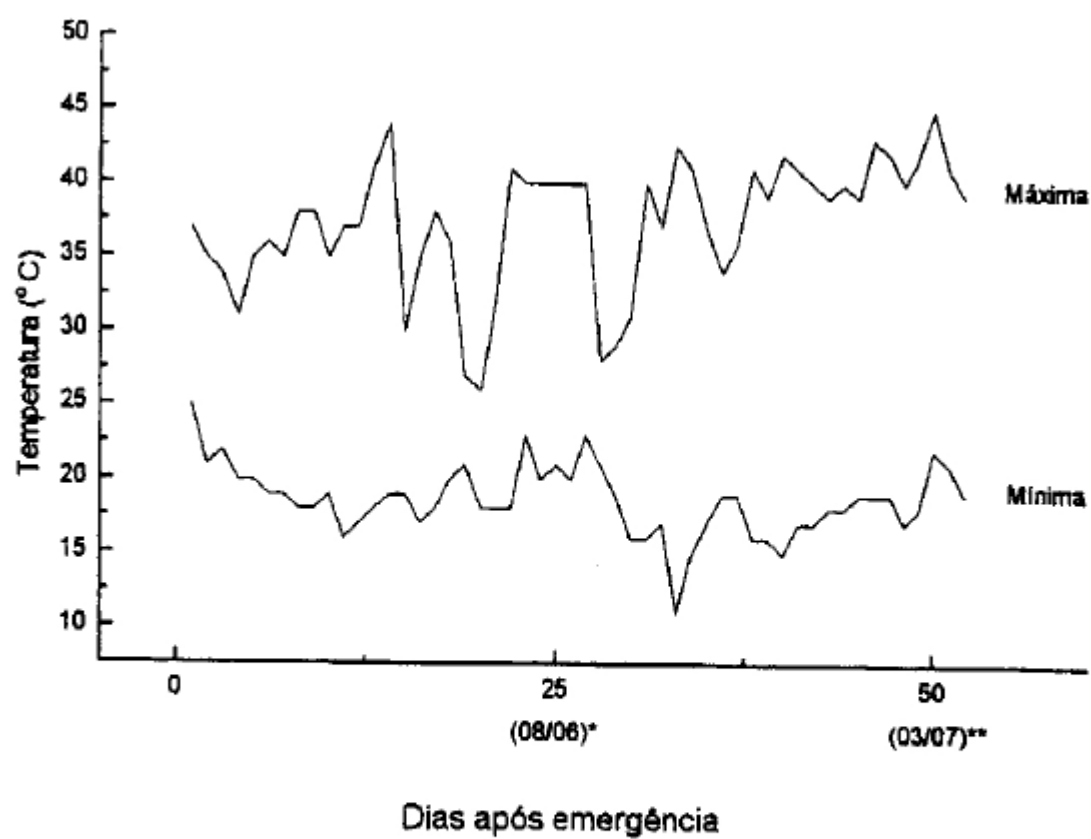


Figura 4: Temperaturas máximas e mínimas durante o período experimental.

* Primeira coleta

** Segunda coleta

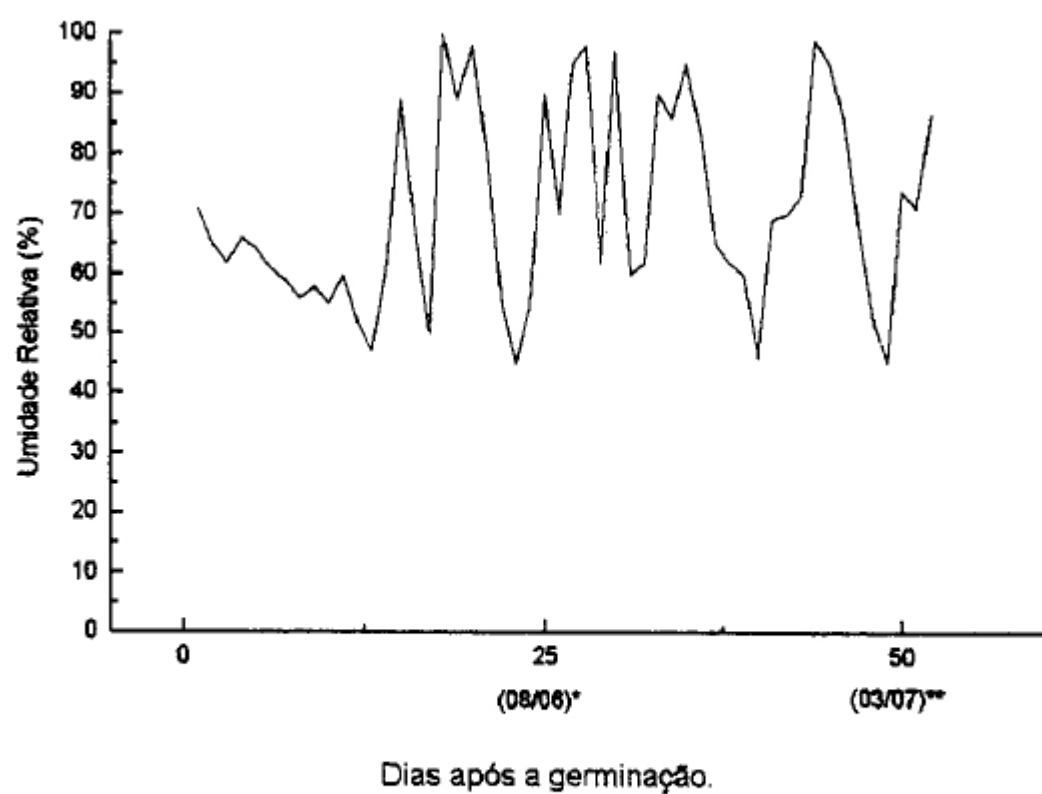


Figura 5: Umidade relativa na casa de vegetação durante o período experimental.

* Primeira coleta

** Segunda coleta

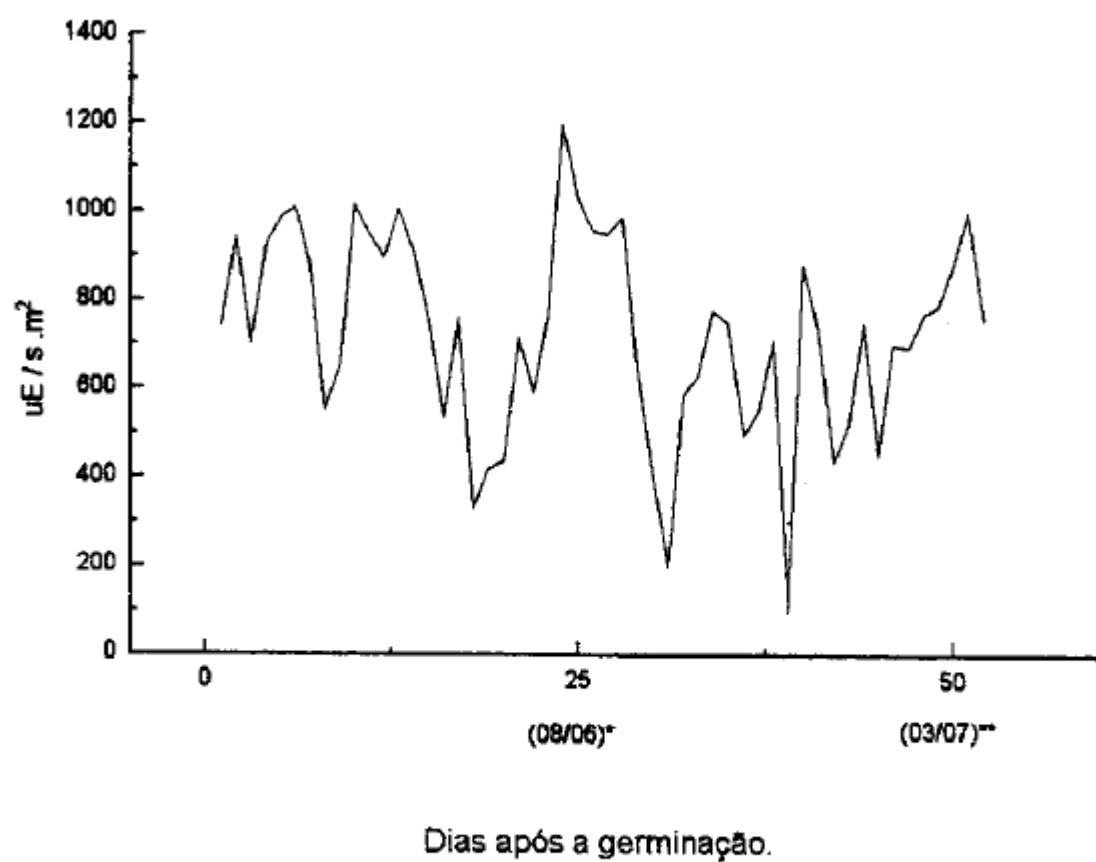


Figura 6 Radiação fotossinteticamente ativa durante o período experimental.

* Primeira coleta

** Segunda coleta

3.2. - OBTENÇÃO DO MATERIAL VEGETAL.

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, avaliando duas variedades de arroz (*Oryza sativa* L) cultivados no Estado do Maranhão, medianamente tolerante a presença de alumínio de acordo com classificação feita por Mendonça (1991) e com alto e baixo teor de proteína bruta no grão (Ferraz Jr., 1993) (Tabela 3).

Tabela 3: Variedades de arroz que foram utilizadas no experimento e suas características.

Controle	Genótipo	Tol. Al ³⁺	% Proteína Bruta	Ciclo (dia)	Produtividade (kg/ha)
CA790057	Agulha	Medianamente Tolerante	6,38	120	1500
CA790056	Bico Ganga	Medianamente Tolerante	11,21	120	1800

Sementes das duas variedades foram colocadas para germinar em uma mistura de areia + vermiculita na proporção de 2:1. Cinco dias após a germinação, as plântulas foram selecionadas quanto à uniformidade e transplantadas para vasos de 4 litros contendo solução nutritiva de crescimento de pH 6.0 ± 0.1, 1/4 da força iônica, contendo em cada vaso quatro plantas. Após cinco dias, as plântulas foram novamente transplantadas para uma solução de crescimento 1/2

força iônica, esse procedimento foi feito para não causar choque salino, pois radículas de arroz são bastante sensíveis à concentração salina no meio de crescimento, visto que estas absorvem avidamente os nutrientes em solução (Furlani e Furlani, 1988).

Decorridos quatro dias, as plantas foram novamente selecionadas e transferidas para solução de crescimento 1 força iônica, utilizando-se quatro plantas por vaso (Tabela 4).

As plantas permaneceram sob estas condições, em casa de vegetação, até 25 e 50 dias após a emergência.

Tabela 4. Fonte e concentração dos nutrientes componentes da solução nutritiva de crescimento.

Elemento	Fonte	Concentração mg/l
N-NH ₄	(NH ₄) ₂ SO ₄	20
K	K ₂ SO ₄ .KH ₂ PO ₄	110
P	KH ₂ PO ₄	20
Ca	CaCl ₂	100
Mg	MgSO ₄ .7H ₂ O	30
S	MnSO ₄ .H ₂ O, ZnSO ₄ .7H ₂ O, CuSO ₄ .5H ₂ O	96
B	H ₃ BO ₃	0,50
Mn	MnSO ₄ .H ₂ O	0,20
Cu	CuSO ₄ .5H ₂ O	0,02
Mo	H ₂ MoO ₄	0,05
Zn	ZnSO ₄ .7H ₂ O	0,20
Fe	FeC ₅ H ₆ O ₇ .5H ₂ O	2,00
Cl	CaCl ₂	106,00

Hoagland, 1950.

3.3 - CINÉTICA DE ABSORÇÃO DE NITROGÊNIO.

Em plantas de arroz de 25 dias e 50 dias de idade foram feitas as determinações dos parâmetros cinéticos de absorção de NH_4^+ , K_M e $V_{\text{máx}}$, empregando-se o processo gráfico-matemático proposto por Ruiz (1985), baseado no método proposto por Claassen e Barber (1974), que se baseia na velocidade de esgotamento do íon na solução nutritiva.

Através desse método é possível estabelecer a curva de depleção da quantidade (Q) do íon na solução com o tempo (t) de absorção por ajustes de função matemática aos dados experimentais.

Setenta e duas horas antes do início do estudo da cinética de absorção de amônio, as plantas foram transferidas para vasos plásticos com 0,5 litro de solução de crescimento (Tabela 4), desprovida de nitrogênio, visando aumentar a capacidade das raízes em absorver este elemento (Lee e Rudge, 1986).

Após as setenta e duas horas as plantas foram transferidas para uma solução nutritiva de pH 6.0 ± 0.1 com 20, 40, 60 e 80 ppm de nitrogênio na forma de sulfato de amônio e os demais nutrientes utilizados para o crescimento das plantas estavam a meia força iônica

As concentrações de nitrogênio utilizadas neste experimento permitem caracterizar a cinética de absorção de N em ambientes com variação na disponibilidade de N para as plantas, com o objetivo de verificar a diferenciação provavelmente existente entre genótipos de uma mesma espécie.

Foram feitas coletas a intervalos de 30 minutos da quais se retiraram alíquotas de 5 ml de solução, com a finalidade de se obter as curvas de depleção do íon amônio por um período de quatro horas após o início das coletas. Nos intervalos de tempo fez-se a determinação do pH da solução nutritiva, utilizando-se um mini pH metro da marca IMBRACRIOS modelo PM 603 para a caracterização do efluxo de hidrogênio.

As concentrações de amônio foram determinadas pelo método de arraste a vapor sob MgO e as concentrações de hidrogênio foram calculados levando em consideração que $\text{pH} = \log. 1/(\text{H}^+)$ no início e no final do trabalho, subtraindo-se as concentrações iniciais e finais obtêm-se o incremento de H^+ na solução (extrusão de prótons).

Com os dados obtidos, primeiro representou-se graficamente a quantidade de amônio na solução externa (Q) versus o tempo de amostragem (t), obtendo-se uma curva com diferenciação de 2 regiões. A seguir, na região de maior declividade da curva, escolheu-se, em seqüência ininterrupta, os pontos que melhor se ajustaram a uma reta determinando-se a equação de regressão linear:

$$C = a_1 + b_1 \quad (a)$$

Em que a_1 e b_1 são valores da interseção e declividade, respectivamente. Na região inicial da declividade da curva calcula-se $V_{\text{máx}}$, pela fórmula:

$$V_{\text{máx}} = \frac{a_1}{P_s}$$

Onde P_s é o peso da matéria seca do sistema radicular.

Na região curva do gráfico, determinou-se a equação de regressão com melhor ajuste aos pontos experimentais.

No presente trabalho, a melhor aproximação correspondeu a uma equação potencial.

$$C = a_2 \pm t^{b_2} \quad (c)$$

Sendo a_2 e b_2 o coeficiente e o expoente, respectivamente, e o t o tempo de amostragem.

A quantidade de nutrientes para a qual a velocidade de absorção eqüivale à metade de $V_{\text{máx}}$ e corresponde ao ponto da curva, no gráfico, definido pela equação (c), no qual a sua tangente iguala-se a metade da declividade da reta usada no cálculo de $V_{\text{máx}}$ ($\frac{1}{2} b_1$).

Assim:

$$\frac{1}{2} b_1 = a_2 b_2 t^{b_2 - 1} \quad (d)$$

Sendo que t_m é o tempo em que o Q iguala-se a Q_m , ou seja, é o tempo para o qual a velocidade de absorção corresponde a metade de $V_{\text{máx}}$. Determina-se t_m através da seguinte equação:

$$t_m = \frac{(b_1)^{1/b_2 - 1}}{2 a_2 b_2} \quad (e)$$

Substituindo-se t por t_m na equação (c), calcula-se a concentração do íon para a qual a velocidade de absorção corresponde à metade de $V_{\text{máx}}$, e esta concentração corresponde a K_M (Ruiz, 1985).

Os $V_{\text{máx}}$ e K_M foram calculados utilizando-se o programa “Cinética” (Ruiz e Fernandes Filho, 1992). É importante informar que uma vez determinado o ‘melhor ajuste’ usou-se o mesmo modelo para todas as concentrações.

Estimou-se o parâmetro $C_{\text{mín}}$ a partir da equação de regressão ajustada aos dados de depleção de N- NH_4^+ na solução, no ultimo ponto amostrado.

Pela conjugação dos valores de K_M e $V_{\text{máx}}$ na fórmula de Michaelis-Menten, estimou-se o influxo de amônio em diferentes concentrações externas desse elemento (Claassen e Barber, 1974).

$$I = \frac{V_{\text{máx}} \cdot (C - C_{\text{mín}})}{K_M + (C - C_{\text{mín}})}$$

Onde: I é o influxo ou velocidade de absorção ($\mu\text{mol/g.h}$).

3.4 - AVALIAÇÃO DO EXPERIMENTO.

Foram feitas coletas de plantas aos 25 e 50 dias após a germinação.

Em cada época, determinou-se peso fresco e seco do sistema radicular e parte aérea, sendo que o peso seco foi avaliado após secagem do material em estufa com ventilação forçada a 60 °C até peso constante.

O N-total foi determinado no material seco em estufa pelo método Kjeldahl.

Foi feita a determinação da área radicular pelo método fotoelétrico, utilizando um medidor de área marca LI-COR modelo LI-3000 .

O N-amônio foi extraído pelo método de extração alcóolica conforme Fernandes (1978), e a dosagem foi determinada pelo método de arraste a vapor sob MgO

O N-amino foi extraído pelo método de extração alcóolica conforme Fernandes (1978) e sua dosagem foi feita por colorimetria pelo método da ninidrina (Yemm e Cocking, 1955)

O N-protéico correspondeu ao N-total determinado no resíduo vegetal após a extração alcóolica (Fernandes, 1974). Sua determinação foi feita por digestão sulfúrica, conforme Tedesco (1982).

IV - RESULTADOS E DISCUSSÃO.

4.1 - CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA DOS GENÓTIPOS DE ARROZ.

Tendo em vista que para um dado genótipo a eficiência de uso de um nutriente é dada através da capacidade de absorver e utilizar o elemento, obtendo, assim, melhor rendimento por área cultivada. O genótipo de arroz Bico Ganga apresentou maior área radicular do que o genótipo Agulha tanto na coleta feita aos 25 dias quanto na coleta aos 50 dias de idade, como pode ser visto na Tabela 5. A capacidade de genótipos de uma mesma espécie em desenvolver mais o seu sistema radicular pode ser interpretada como uma habilidade do mesmo em absorver nutrientes mais eficientemente.

Sattelmacher et al. (1980) avaliando duas cultivares de batata (*Solanum tuberosum* L) observaram uma maior taxa de absorção de N por unidade de área radicular na cultivar "Bodenkraft" (considerada ineficiente no uso de N) e uma menor taxa de absorção de N por unidade de área radicular na cultivar "Astrid" (considerada eficiente no uso de N), mas que apresentou, entretanto, um amplo sistema radicular. Este fato, levou os autores a supor que a maior área radicular possibilita que a cultivar "Astrid" explore uma maior área de solo, aumentando assim a sua eficiência na absorção e utilização do N;

Tabela 5. Dados morfológicos de parte aérea e raízes de genótipos de arroz, aos 25 e 50 dias de idade

Genótipo	Área radicular (cm ²)	Peso Fresco		Peso Seco		Relação Raiz :P.Aérea
		(g/planta)		(g/planta)		
		----- Raiz	P. aérea	----- Raiz	P. aérea	
Aos 25 dias						
Agulha	69,73 b	0,51 b	0,59 b	0,04 ab	0,38 b	0,86 a
Bico Ganga	92,45 a	0,59 a	0,75 a	0,06 a	0,61 a	0,78 b
CV	12,78%	9,68%	6,20%	9,30%	11,36%	10,36%
Aos 50 dias						
Agulha	161,60	2,25 b	5,97 b	0,22 b	0,89 b	0,37 b
Bico Ganga	263,88	3,54 a	7,65 a	0,44 a	1,22 a	0,46 a
CV	6,45%	13,20%	10,19%	12,10%	13,11%	12,61%

Letras iguais na coluna não diferem significativamente pelo Teste de Tukey a 5%

Em condições de solos muito mineralizados, com baixa concentração de N (regiões tropicais), a densidade radicular pode desempenhar um papel relevante na habilidade das plantas em absorver N, sendo possível cultivar genótipos mais eficientes a partir da seleção de plantas com sistema radicular mais desenvolvido (Schenk e Barber, 1979).

O sistema radicular dos genótipos estudados era formado por raízes finas, sendo que o genótipo Bico Ganga apresentou maior número de raízes. Não foi observado variação de comprimento de raízes entre os genótipos (Figura 7).

Segundo Clarkson (1985b) o comprimento radicular é uma medida da taxa de penetração de raízes em áreas de solo onde a concentração de nutrientes, relativamente, mais alta pode estar presente. Apesar deste trabalho não ter avaliado a proporção de emissão de raízes novas por período de tempo. O genótipo Bico Ganga apresentou maior produção de matéria fresca e seca de raiz, tanto aos 25 como aos 50 dias de idade (Tabela 5). Este dado pode indicar a habilidade deste genótipo em manter o sistema radicular viável para a absorção, já que a idade efetiva de raiz é de aproximadamente cinco dias (Mengel e Barber, 1974).

Campbell e Grime (1989) analisaram a resposta de duas espécies de gramíneas a pulsos de nutrientes, *Arrhenatherum elastioides*, típica de ambientes ricos em nutrientes e *Festuca ovina*, típica de solos pobres em nutrientes. Os autores observaram que *A. elastioides* tinha menor capacidade de explorar curtos "pulsos" de nutrientes, enquanto *F. ovina* teve alta absorção sob baixos pulsos de fornecimento de nitrogênio. Analisando a capacidade das espécies estudadas em manter tecidos radiculares viáveis durante intervalos de baixo fornecimento de N, eles observaram que *F. ovina* mantinha os tecidos viáveis mesmo sob intervalos curtos de fornecimento, por isso ela explorara melhor o N presente no meio de crescimento.

Como pode ser observado a relação raiz/parte aérea diminuiu para ambos os genótipos aos 50 dias de idade. No genótipo Bico Ganga essa queda foi menor, mostrando que essa planta investiu mais na produção de matéria fresca e seca de raiz (Tabela 5).

O aumento de peso seco de raiz e a redução relativa do peso seco de parte aérea observado no genótipo Bico Ganga, quando comparado ao genótipo Agulha pode ser interpretado, como um ajuste da planta a ambientes onde o nitrogênio é escasso, obrigando

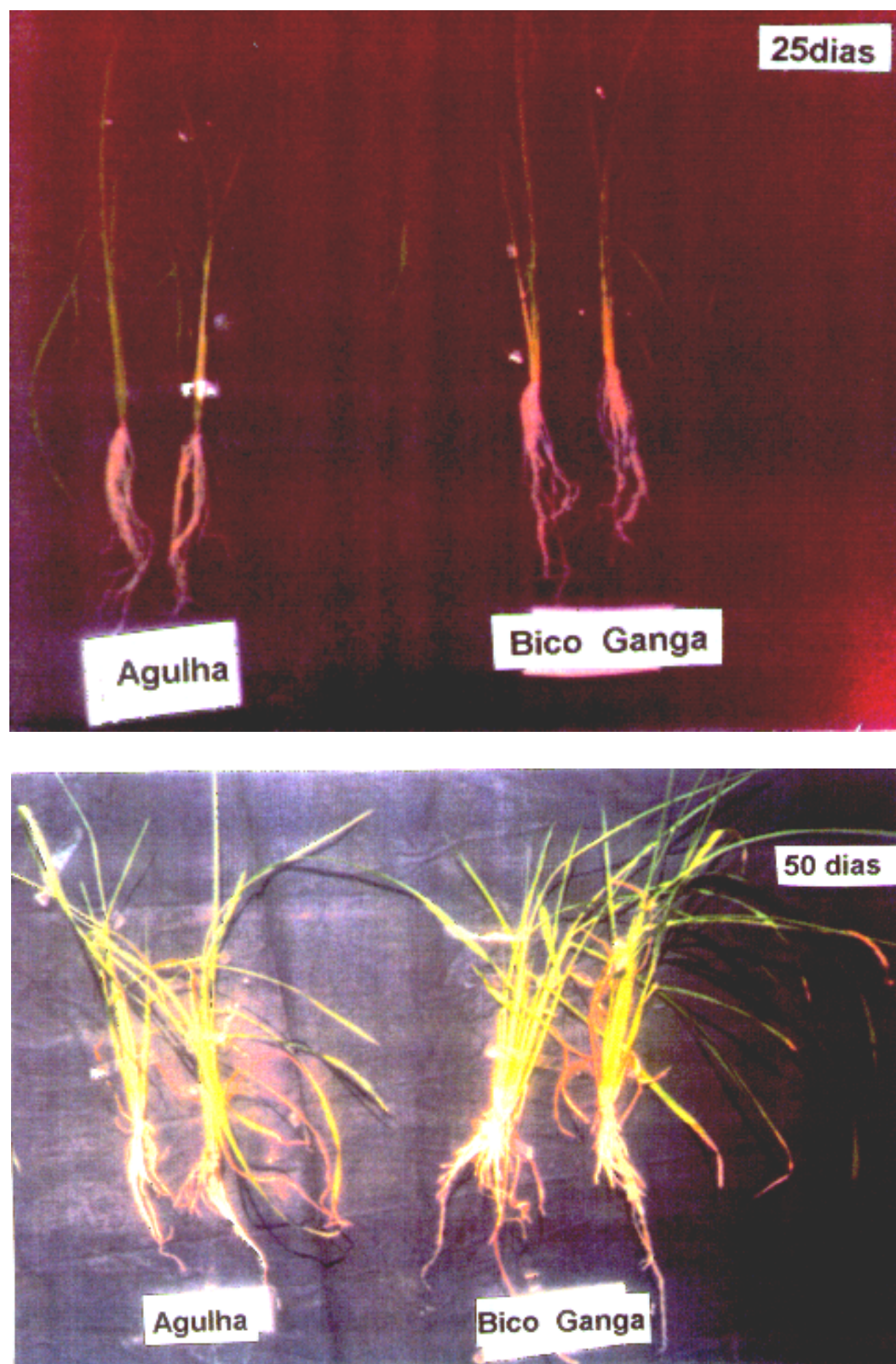


Figura 7: Sistema radicular dos genótipos de arroz Agulha e Bico Ganga, aos 25 e 50 dias.

a planta a manter tecidos radiculares viáveis, para tentar manter o influxo de água, N e outros nutrientes necessários ao crescimento.

Em genótipos de arroz, Hirata (1987) observou que em baixa concentração de P na solução o influxo de fósforo aumentava com o desenvolvimento do sistema radicular. O mesmo fato foi observado por Fontes e Barber (1984) estudando a cinética de absorção de fósforo e o ajuste morfológico em diferentes concentrações de P, eles observaram que havia uma correlação negativa entre o crescimento radicular e a concentração de P na solução.

O fato de haver correlação negativa entre o crescimento radicular e a concentração de nutrientes na solução pode sugerir, que em condições de alta fertilidade, a planta utiliza-se de mecanismos internos para reduzir a taxa de crescimento radicular, destinando a energia metabólica usada neste processo para manter um influxo elevado de nutrientes (Becker e Meurer, 1986; Bielecki, 1973).

Foi observado neste experimento, que apesar do genótipo Agulha ter apresentado menor área radicular do que o genótipo Bico Ganga, aquele apresentou nas concentrações de 60 e 80 mg N/l um influxo líquido mais elevado (ver Tabela 11) relacionando o exposto acima, isto pode indicar que o genótipo Agulha está mais adaptado a condições de alta concentração de N no meio.

A capacidade genética de alguns genótipos em desenvolver características morfológicas adequadas ao ambiente em que são cultivadas, é segundo Clark (1977) um processo de adaptação desses genótipos a ambientes em condições de estresse, possibilitando aos mesmos, absorverem mais água e sais minerais.

Apesar do genótipo Bico Ganga apresentar alto teor de proteína bruta no grão (Ferraz Jr., 1993), não houve neste trabalho uma nítida relação entre os parâmetros cinéticos de absorção de N e teor de proteína no grão de arroz.

4.2 - CINÉTICA DE ABSORÇÃO DE NITROGÊNIO.

As curvas de quantidade de N na solução (Q) em função do tempo de amostragem mostraram características distintas para os dois genótipos de arroz: Agulha e Bico Ganga, tanto aos 25 quanto aos 50 dias após a germinação. É possível observar que os genótipos de arroz avaliados diferem na quantidade de nitrogênio retirada da solução nutritiva até uma concentração mínima, e que essa quantidade é distinta para cada genótipo, em função da concentração de N na solução (Figura 8 a 15).

Observa-se, nas Figuras 8 e 9, que as curvas de depleção da quantidade de N na solução nutritiva com 20 mgN/l, para o genótipo Bico Ganga e Agulha foram semelhantes quando comparamos as duas épocas de coleta aos 25 e 50 dias de idade. A quantidade de nitrogênio presente por vaso no final do período experimental foi maior para o genótipo Agulha em ambas as épocas. O momento em que a quantidade de N por vaso passa a ser constante diferiu entre as épocas experimentais (25 e 50 dias), mas não entre genótipos. Observa-se que aos 25 dias a quantidade de N estabilizou-se em torno de 15 horas, enquanto que aos 50 dias a estabilização ocorreu em torno de 10 horas após o início do tempo de amostragem. Essa diferença observada no tempo de esgotamento do N na solução nutritiva até a concentração mínima entre as épocas experimentais, pode ter sido causada pelo estágio de desenvolvimento da planta, pois aos 25 dias de idade, as plantas tinham menos área radicular e portanto exploravam menor volume de solução nutritiva por tempo (Tabela 5).

As curvas de depleção da quantidade de N na solução nutritiva com 40 mgN/l estão representados nas Figuras 10 e 11. Aos 25 dias, a quantidade de nitrogênio presente no vaso no final do período experimental, foi semelhante entre os genótipos Agulha e Bico Ganga, sendo que nesta época não se observaram diferenças entre os genótipos para o momento no qual a quantidade de N passa a ser constante, em torno das 20 horas após o início do período experimental.

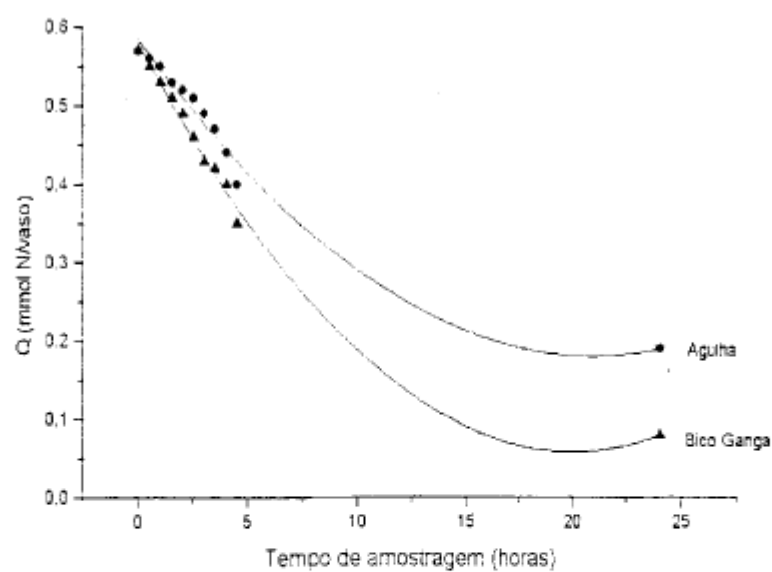


Figura 8: Curva de depleção de N (20 mg/l) em genótipos de arroz, aos 25 dias de idade

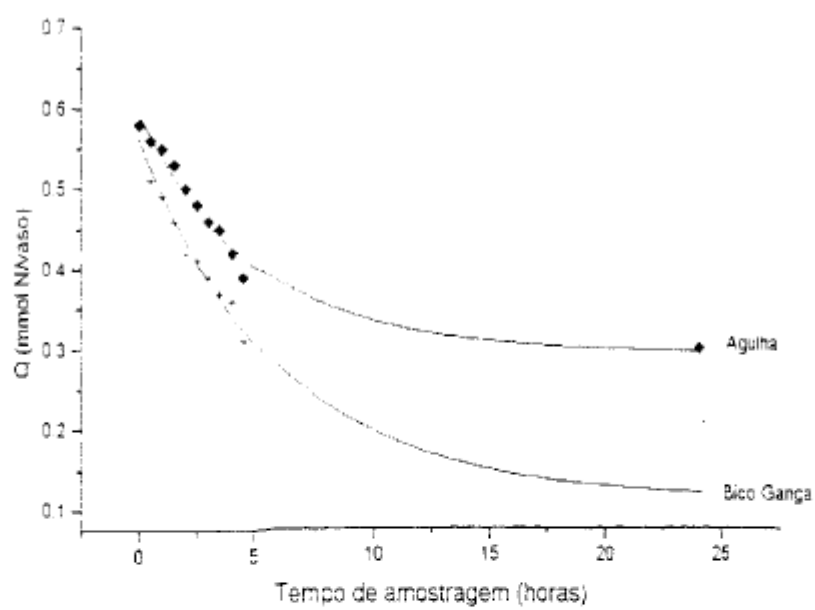


Figura 9 Curva de depleção de N (20 mg/l) em genótipos de arroz, aos 50 dias de idade

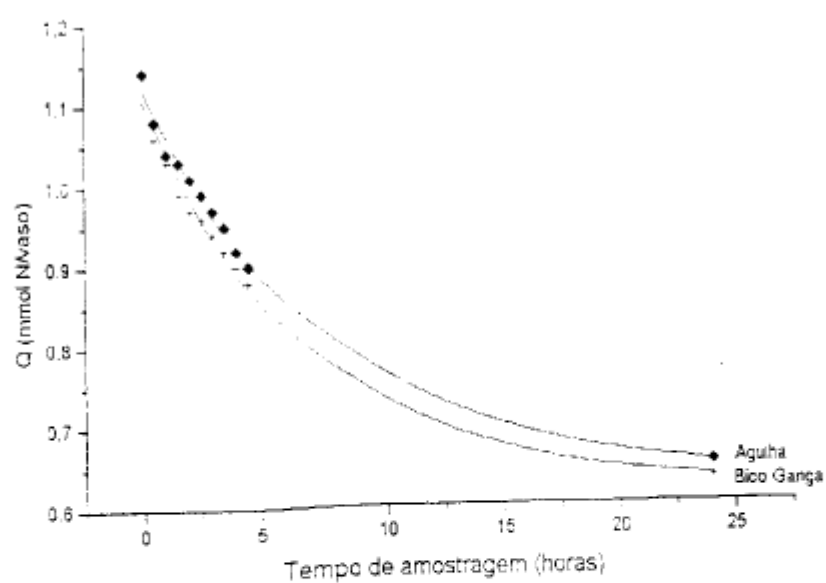


Figura 10 . Curva de depleção de N (40 mg/l) em genótipos de arroz, aos 25 dias de idade

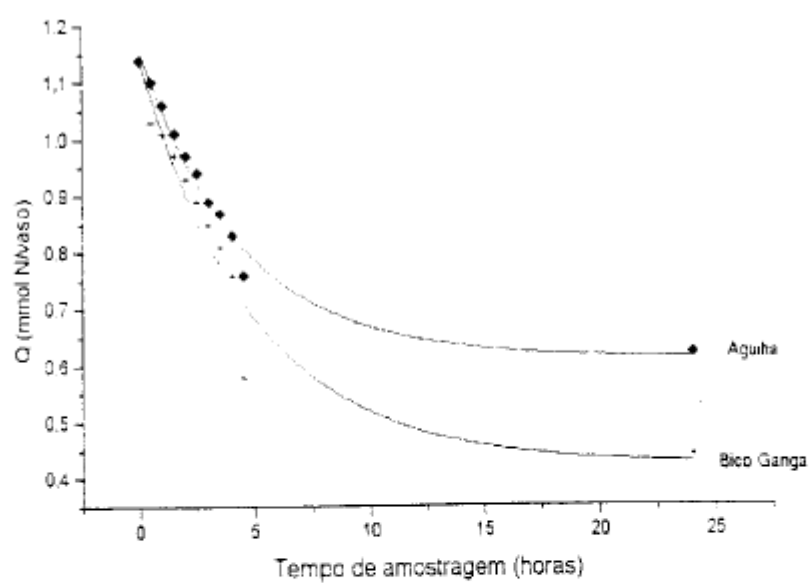


Figura 11: Curva de deploção de N (40 mg/l) em genótipos de arroz, aos 50 dias de idade.

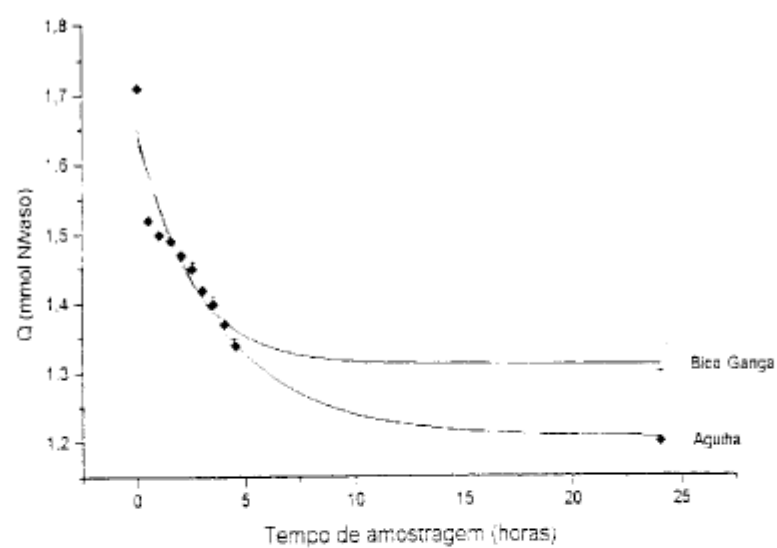


Figura 12: Curva de depleção de N (60 mg/l) em genótipos de arroz, aos 25 dias de idade.

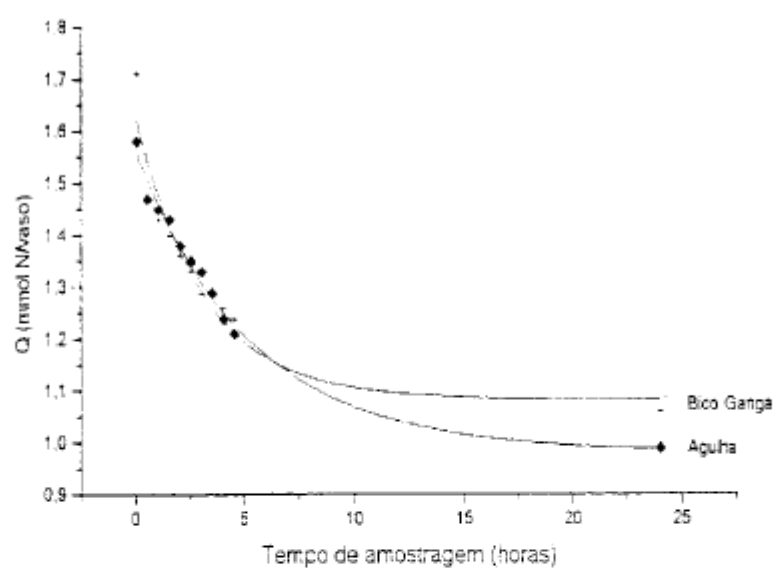


Figura 13: Curva de depleção de N (60 mg/l) em genótipos de arroz, aos 50 dias de idade

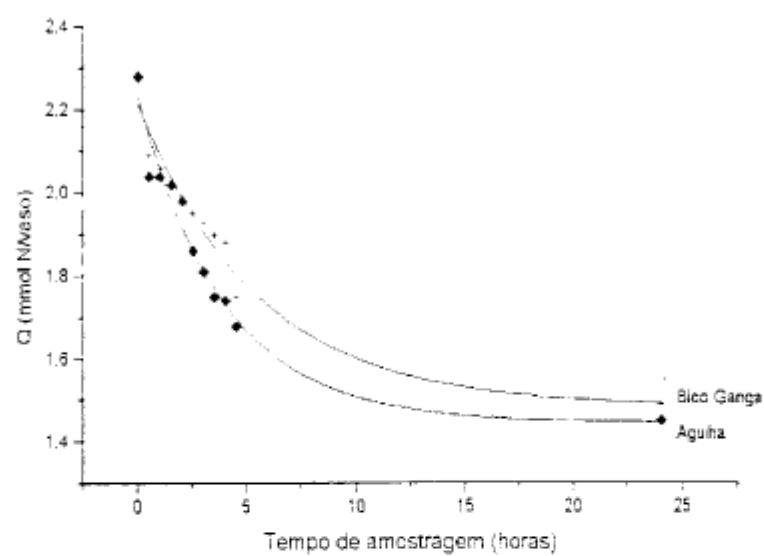


Figura 14. Curva de depleção de N (80 mg/l) em genótipos de arroz, aos 25 dias de idade

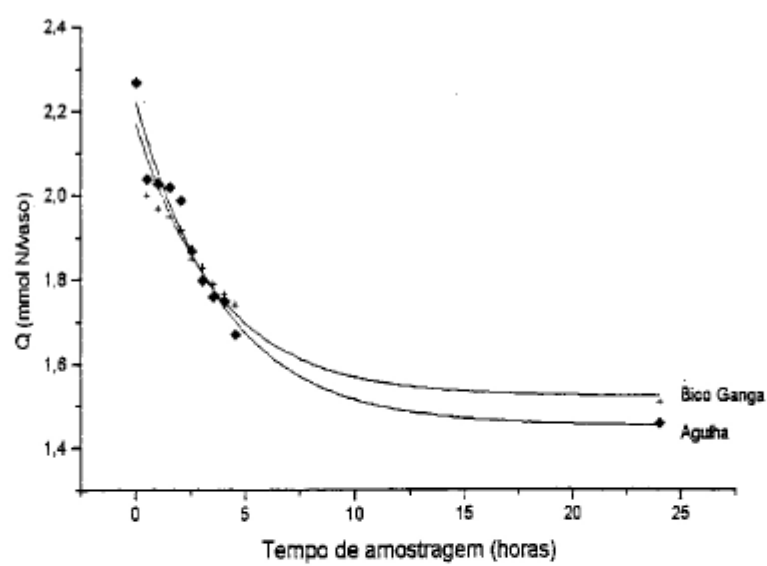


Figura 15: Curva de depleção de N (80 mg/l) em genótipos de arroz, aos 50 dias de idade.

A quantidade de nitrogênio presente por vaso foi maior aos 50 do que aos 25 dias, e aos 50 dias foi maior para o genótipo Agulha do que para o genótipo Bico Ganga. O momento em que a quantidade de N estabiliza na solução nutritiva difere entre épocas, sendo que aos 50 dias diferem entre genótipos. Para o genótipo Agulha a quantidade de N estabilizou em torno de 15 horas e para o genótipo Bico Ganga em torno de 22 horas após o início do período experimental.

Nas Figuras 12 e 13, que representam as curvas de depleção da quantidade de nitrogênio na solução nutritiva com 60 mgN/l, observamos que nas primeiras 5 horas do período experimental não houve diferença na depleção de N entre os genótipos, em ambas as épocas analisadas. A quantidade de nitrogênio presente por vaso no final do período experimental foi maior para o genótipo Bico Ganga que para o genótipo Agulha, tanto aos 25 quanto aos 50 dias. O momento em que a quantidade de N por vaso passa a ser constante é em torno de 10 horas após o início do período experimental para o genótipo Bico Ganga e em torno de 20 horas para o genótipo Agulha, em ambas as épocas experimentais.

Observa-se nas Figuras 14 e 15, que representam as curvas de depleção de nitrogênio na solução nutritiva com 80 mgN/l, que as curvas foram semelhantes para os genótipos Agulha e Bico Ganga, aos 25 e 50 dias de idade. A quantidade de nitrogênio por vaso no final do período experimental foi maior para o genótipo Bico Ganga, nas duas épocas experimentais, sendo que o momento em que a quantidade de N por vaso passa a ser constante diferiu entre época e genótipo. Aos 25 dias, a quantidade de N por vaso estabilizou em torno de 20 horas para o genótipo Bico Ganga e, em torno de 15 horas após o início do período experimental, para o genótipo Agulha. Aos 50 dias a quantidade de N estabilizou para o genótipo Bico Ganga e Agulha em torno de 17 a 20 horas após o início experimental, respectivamente.

O genótipo de arroz Bico Ganga em níveis de N mais baixos (20 e 40 mg N/l), exauriu mais rapidamente o N da solução do que o genótipo Agulha. Essa tendência se inverte nos níveis mais elevados de N no meio (60 e 80 mg N/l).

Ancheng et al. (1993) estudando o efeito da forma de nitrogênio sobre a absorção desse elemento por dois genótipos de arroz: um híbrido (subespécie índica) e um convencional (subespécie japônica), observaram que durante a fase de reprodução a absorção era alta nas concentrações entre 5 a 40 mg N/l e se mantinha constante para o arroz híbrido e decrescia para o cultivar convencional nas concentrações de 40 a 120 mg N/l. Esses dados, possivelmente, indicam que o melhoramento visando aumento na produção de grãos, baseia-se na aplicação de altas doses de nitrogênio por área cultivada, originando genótipos que se comportam melhor em ambientes com alta disponibilidade de nitrogênio.

O aumento no nível de nutrição de uma planta pode, possivelmente, promover a redução da eficiência de absorção de nutrientes pois ocasiona o aumento da concentração do íon nos tecidos vegetais. Plantas cultivadas em ambientes com elevados níveis de nutrientes têm nas células do tecido radicular alta concentração de íons; esta condição pode ser um sinal para a planta promover a redução no influxo de nutrientes pela planta. (Anghinoni et al., 1990).

Em ambientes com alta disponibilidade de nitrogênio, o genótipo Agulha parece ser mais eficiente na absorção de N, talvez porque nestas condições o mecanismo de absorção acionado seja o de canais iônicos, enquanto que, para o genótipo Bico Ganga o mecanismo de absorção mais eficiente talvez seja através de carreadores, presentes nas membranas (menores kM) e que se manifestam em ambientes com baixa disponibilidade de N (Epstein, 1975; Taylor et al., 1990). Vários trabalhos indicam a capacidade de certas plantas de aumentar a síntese de carreadores em plantas estressadas nutricionalmente (Clarkson, 1985a,b).

Talvez, o genótipo Bico Ganga por ser uma variedade local, presumivelmente sem qualquer tipo de melhoramento genético e podendo somente ter sofrido seleção inconsciente (na qual pequenos agricultores do Estado do Maranhão, selecionaram plantas com maior produtividade por área), seja um genótipo de arroz mais adaptada a ambientes com baixa disponibilidade de nitrogênio.

As equações de regressão obtidas para ajuste dos dados experimentais e respectivos coeficientes de correlação estão relacionados na Tabelas 6 e 7.

Tabela 6. Equações de regressão ajustadas aos dados de absorção de $N-NH_4^+$ pelos genótipos de arroz aos 25 dias após a germinação, segundo transformação gráfico-matemática.*

Genótipo	Tratamento (mg N/l)	Equação de regressão	
		Da Reta	Da Curva
Aguilha	20	$Q = 594,20 - 51,171.t$ ($r^2=0,988$)	$Q = 870,913 - t^{-0,583}$ ($r^2=0,999$)
	40	$Q = 559,406 - 28,811.t$ ($r^2=0,851$)	$Q = 1335,374 - t^{-0,853}$ ($r^2=1,000$)
	60	$Q = 1153,3 - 108,20 .t$ ($r^2=0,973$)	$Q = 1416,04 - t^{-0,4605}$ ($r^2=0,916$)
	80	$Q = 1638,895 - 151,414.t$ ($r^2=0,929$)	$Q = 3491,156 - t^{-0,516}$ ($r^2=0,998$)
Bico Ganga	20	$Q = 583,22 - 49,29 .t$ ($r^2=0,998$)	$Q = 584,94 - t^{-0,8116}$ ($r^2=0,976$)
	40	$Q = 1122,232 - 106,119.t$ ($r^2=0,961$)	$Q = 1441,486 - t^{-0,628}$ ($r^2=0,918$)
	60	$Q = 1656,6 - 117,2 .t$ ($r^2=0,903$)	$Q = 2331,80 - t^{-0,4705}$ ($r^2=0,919$)
	80	$Q = 2193,177 - 160,712.t$ ($r^2=0,882$)	$Q = 3346,58 - t^{-0,5219}$ ($r^2=0,996$)

Onde: Q = a quantidade de nitrogênio na solução por vaso.

t = tempo de depleção

* Ruiz e Fernandes Filho, 1992.

Tabela 7. Equações de regressão ajustadas aos dados de absorção de N-NH_4^+ pelos genótipos de arroz aos 50 dias após a germinação, segundo transformação gráfico-matemática.*

Genótipo	Tratamento (mg N/l)	Equação de regressão	
		Da Reta	Da Curva
Agulha	20	$Q = 559,306 - 28,288.t$ ($r^2=0,951$)	$Q = 1335,374.t^{-0,853}$ ($r^2=1,000$)
	40	$Q = 593,567 - 56,138.t$ ($r^2=0,979$)	$Q = 459,59 .e^{(t-0,219)}$ ($r^2=0,956$)
	60	$Q = 1665,529 - 103,622.t$ ($r^2=0,873$)	$Q = 1756,140.t^{-0,893}$ ($r^2=0,910$)
	80	$Q = 2237,794 - 138,622.t$ ($r^2=0,922$)	$Q = 3456,918.t^{-0,431}$ ($r^2=0,997$)
Bico Ganga	20	$Q = 569,188 - 80,154.t$ ($r^2=0,982$)	$Q = 942,279.t^{-0,912}$ ($r^2=0,967$)
	40	$Q = 619,670 - 43,601.t$ ($r^2=0,861$)	$Q = 1941,410.t^{-0,589}$ ($r^2=0,976$)
	60	$Q = 1538,950 - 158,414.t$ ($r^2=0,989$)	$Q = 2212,069.t^{-0,479}$ ($r^2=0,99$)
	80	$Q = 2237,975 - 132,862.t$ ($r^2=0,916$)	$Q = 2061,562.e^{(t-0,0423)}$ ($r^2=0,998$)

Onde: Q = a quantidade de nitrogênio na solução por vaso.

t = tempo de depleção

* Ruiz e Fernandes Filho, 1992 (UFV).

Os valores de $V_{\text{máx}}$, K_M e $C_{\text{mín}}$ estão relacionados na Tabela 8.

Os genótipos de arroz Bico Ganga e Agulha apresentaram aos 25 dias diferenças nos valores de $V_{\text{máx}}$ e não nos valores de K_M , sendo que aos 50 dias de idade, a $V_{\text{máx}}$ aumentou para o genótipo Agulha em 25% e para o genótipo Bico Ganga 88%. Os valores de K_M aparente diminuíram para para o genótipo Bico Ganga e aumentaram para o genótipo Agulha. Os valores de $C_{\text{mín}}$ form sempre menores para o genótipo Bico Ganga do que para o genótipo Agulha, para ambas as épocas de coleta, quando estes, foram submetidos as concentrações de N de 20 mg/l.

Tabela 8. Valores médios de $V_{\text{máx}}$, K_M e C_{min} determinados em plantas de arroz (Agulha e Bico Ganga) aos 25 e 50 dias de idade, submetidas a quatro níveis de N em solução nutritiva.

Concentração o de N (mg N/l)	V máx (umol/g.p.f.h)		K _M (mmol)		Cmin (mmol)	
Aos 25 dias de idade						
	Agulha	Bico Ganga	Agulha	Bico Ganga	Agulha	Bico Ganga
20	16,27 b	22,10 a	0,513 b	0,577 a	0,252 a	0,222 b
40	28,50 ns	29,50 ns	1,061 a	0,867 b	0,868 a	0,828 b
60	34,20 a	32,90 ab	2,796 ns	2,691 ns	1,377 b	1,537 a
80	54,60 a	44,29 b	3,514 a	4,510 a	2,049 b	2,134 a
Aos 50 dias de idade						
	Agulha	Bico Ganga	Agulha	Bico Ganga	Agulha	Bico Ganga
20	20,31 b	41,70 a	0,836 a	0,518 b	0,389 a	0,119 b
40	32,40 b	35,50 a	2,044 a	1,645 b	1,606 a	0,708 b
60	100,60 a	52,20 b	3,450 a	2,938 b	1,208 b	1,374 a
80	134,81 a	111,60 b	3,517ns	3,582ns	1,873 b	2,880 a

Letras iguais na mesma linha, para cada parâmetro, não diferem significativamente entre si pelo Teste de Tukey a 5%.

Nas plantas submetidas a 40 mgN/l, aos 25 dias de idade, houve pouca diferença nos valores de $V_{\text{máx}}$ e C_{min} , sendo que o valor de K_M aparente foi maior no genótipo Agulha e menor no Bico Ganga, em ambas épocas de coleta. Aos 50 dias de idade, a $V_{\text{máx}}$ aumentou

13,6% e 27,7% para o genótipo Agulha e Bico Ganga, respectivamente, e o valor de C_{min} foi menor para Bico Ganga.

Nas plantas, submetidas a 60 e 80 mgN/l, houve uma inversão nos valores de $V_{máx}$, K_M e C_{min} , em relação as concentrações mais baixas de N utilizadas neste experimento (Tabela 8). Os valores de $V_{máx}$ foram superior para o genótipo Agulha, tanto, aos 25 como aos 50 dias de idade. Em relação ao K_M , este foi menor para o genótipo Bico Ganga ao nível de 60 mg/l, aos 25 e 50 dias, e maior para o mesmo genótipo quando submetido ao nível de 80 mgN/l aos 25 dias não houve diferença aos 50 dias de idade. Os valores de C_{min} foram semelhantes para ambos os genótipos estudados, nos níveis de 60 e 80 mgN/l, e maior para Bico Ganga, com 80 mgN/l aos 50 dias.

As características desejáveis dos parâmetros cinéticos (alto $V_{máx}$ e/ou baixo K_M e $C_{mín}$) foram verificadas para o genótipo Bico Ganga, nas concentrações de 20 e 40 mg N/litro, em ambas épocas. Enquanto o genótipo Agulha, nas concentrações de 60 e 80 mg N/litro, obteve melhores parâmetros cinéticos, mesmo com o desenvolvimento de um sistema radicular mais restrito do que comparado ao Bico Ganga (Tabela 8).

Os maiores valores de $V_{máx}$ apresentados pelo genótipo Bico Ganga tanto aos 25 quanto aos 50 dias de idade, com 20 e 40 mgN/l, podem ser uma indicação da adaptabilidade dessa planta a ambientes com baixa disponibilidade de N no solo.

Segundo Anghinoni et al. (1989) valores mais baixos de $V_{máx}$ para uma mesma espécie são indicativos de menor eficiência de absorção de nutrientes em condições de alta concentração de nutrientes em solução. Assim, pode-se supor que, em condições de baixos teores de nitrogênio o genótipo de arroz Agulha é menos eficiente na absorção de N do que o genótipo Bico Ganga.

Uma hipótese para o maior aumento de $V_{máx}$, aos 50 dias, no genótipo Bico Ganga, em solução com 20 e 40 mgN/l, pode ser explicada, pois na região dos trópicos úmidos, na época das chuvas após uma estiagem o NO_3^- presente nas camadas subsuperficiais sobe para camadas mais superficiais (Fernandes, comunicação pessoal). Assim, talvez o maior aumento na $V_{máx}$ conjugado ao menor K_M aparente seja uma estratégia para absorver e aproveitar eficientemente o N disponível nesta época, para utilização futura.

O aumento na $V_{m\acute{a}x}$ com a elevação do nível de nitrogênio, observado para ambos os genótipos, em ambas as épocas de coleta pode indicar alteração no número de sítios por unidade de raiz e/ou mudanças no número de giros do carreador, ou deve estar, somente, relacionada ao próprio aumento da demanda de N por plantas com o decorrer do crescimento vegetal (Lee, 1982).

O valor do K_M é um indicativo da afinidade do carreador pelo íon, e só é considerado eficiente em soluções diluídas do íon (Epstein, 1975), sendo assim, no nível de 20mg N/l o genótipo Bico Ganga leva uma certa vantagem sobre o Agulha por apresentar um carreador com maior afinidade pelo amônio, aos 25 e 50 dias.

Em estudos sobre absorção de fósforo e os efeitos da presença de alumínio na solução em cultivares de soja, Vilela e Anghinoni (1984) concluíram que embora os valores de K_M e C_{min} tenham aumentado na presença de alumínio e/ou baixa disponibilidade de fósforo, a taxa de absorção nestas condições aumentou. Isto deve-se ao fato de que mudanças na $V_{m\acute{a}x}$ tem maior efeito na taxa de absorção por unidade de raiz do que o K_M , portanto, para os autores o parâmetro cinético $V_{m\acute{a}x}$ é um melhor indicador de eficiência de absorção do que os demais parâmetros.

Com base no exposto acima, o melhor indicativo da eficiência na capacidade de absorção de N pelos genótipos de arroz estudados neste trabalho é dado pelos valores altos de $V_{m\acute{a}x}$, para cada nível de N presente no meio.

As diferenças nos parâmetros cinéticos obtidos neste experimento para os genótipos de arroz estudados podem indicar diferenças genotípicas na capacidade de adaptação à situação nutricional diversa. A combinação de alto valor de $V_{m\acute{a}x}$, baixo K_M e C_{min} e maior comprimento radicular por grama de raiz é uma das maneiras para avaliar a eficiência de absorção de N. Portanto, o genótipo Bico Ganga e Agulha podem ser classificados como mais eficiente na absorção de N em, respectivamente, baixa e alta concentração de nitrogênio na solução. Como o genótipo Bico Ganga, aparentemente, não sofreu melhoramento genético, e esta adaptado a condições de baixa disponibilidade de N no solo, este resultado pode confirmar esta hipótese.

Parece que o melhoramento vegetal provoca uma tendência nas plantas melhoradas a preferirem o nitrogênio na forma nítrica. Swiader et al. (1991), avaliando vários genótipos de "abóbora-cheirosa" (*Curcubita moschata* Poir) em relação a absorção de N, verificaram que havia diferenças genotípicas na absorção de NO_3^- , sendo que os híbridos F1, eram mais hábeis em absorver NO_3^- do meio do que as cultivares tradicionais. Resultados semelhantes foram encontrados por Ancheng et al.(1993), onde os híbridos de arroz absorviam melhor o NO_3^- , em concentrações de N maiores que 40 mg/l, enquanto as cultivares de arroz convencionais (sem melhoramento) absorviam melhor e mais rapidamente o NH_4^+ , independente da concentração de N no meio. Os autores concluíram que a absorção de N pelo arroz está sob o controle genético e a forma de N preferida pela espécie depende do genótipo estudado.

A espécie *Oryza sativa* é originariamente uma planta semi-aquática (Chang, 1979) e nestas condições de ambiente reduzido a forma de nitrogênio presente é a amoniacal. Talvez esteja baseada nesta informação o fato do arroz ser uma planta típica de absorção de amônio (Fageria, 1984). O fato de genótipos convencionais, preferirem o N- NH_4^+ para sua nutrição pode ser indicativo de que estes genótipos não sofreram processos de seleção através de métodos de melhoramento genético.

Analisando as Figuras 16 e 17 que representam os valores de concentração mínima de N para absorção, observou-se que o genótipo Agulha apresentou maiores valores de C_{min} nas concentrações de 20 e 40 mgN/l, enquanto o genótipo Bico Ganga apresentou valores maiores nas concentrações de 60 e 80 mgN/l em ambas épocas de coleta. Verificou-se que o ponto de inflexão das curvas deu-se aproximadamente na concentração de 45 e 58 mgN/l aos 25 e 50 dias, respectivamente.

Nas Figuras 18 e 19, observou-se que a velocidade máxima de absorção de amônio foi superior nas concentrações de 20 e 40 mgN/l para o genótipo Bico Ganga, sendo que nas

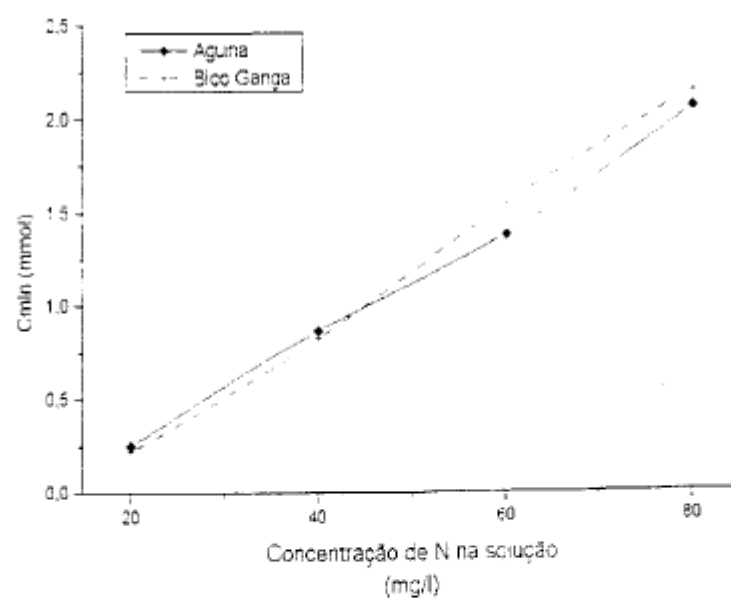


Figura 16. Concentração Mínima de N-NH_4 com diferentes teores de N na solução para dois genótipos de arroz, aos 25 dias

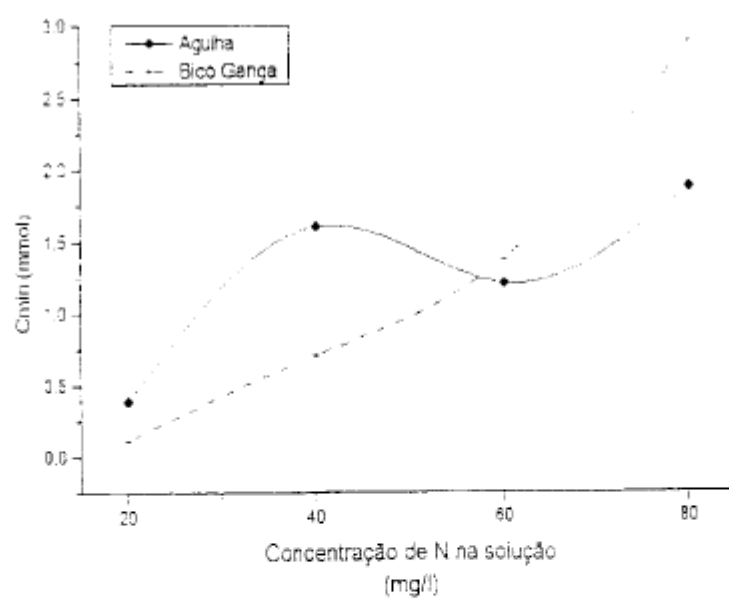


Figura 17: Concentração mínima de N-NH_4 com diferentes teores de N na solução para dois genótipos de arroz, aos 50 dias

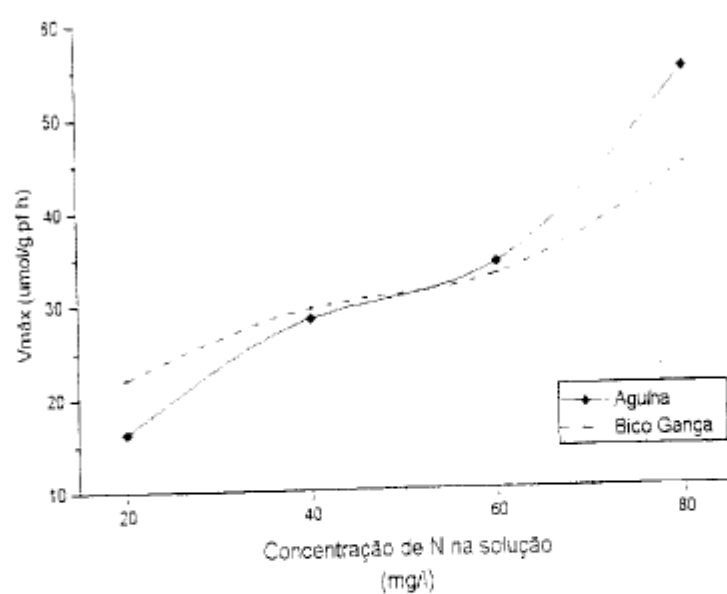


Figura 18 Velocidade máxima de absorção de N-NH₄ (V_{máx}) em dois genótipos de arroz, submetidos a diferentes concentrações de N, aos 25 dias.

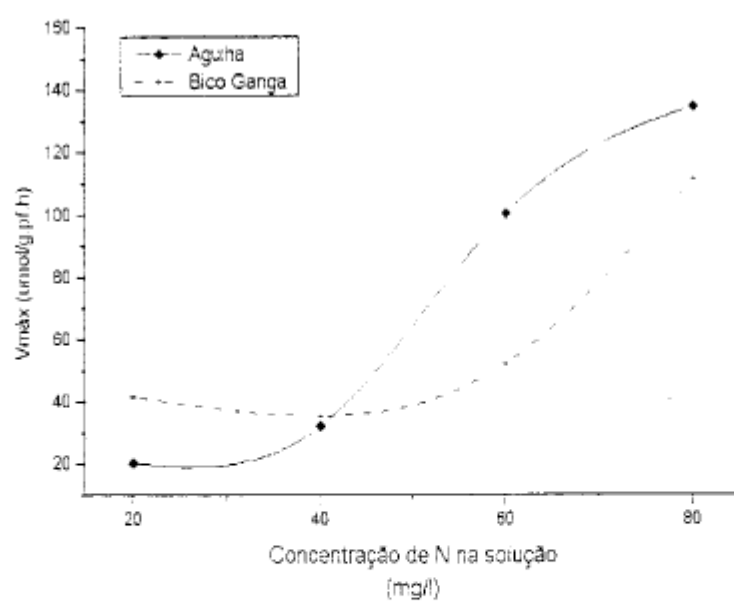


Figura 19: Velocidade máxima de absorção de N-NH₄ (V_{máx}) em dois genótipos de arroz, submetidos a diferentes concentrações de N, aos 50 dias

concentrações de 60 e 80 mgN/l os valores de $V_{m\acute{a}x}$ foram superiores para o genótipo Agulha em ambas as épocas de coleta. O ponto de inflexão das curvas deu-se entre as concentrações de 40 e 60 mgN/l, indicando que neste intervalo há uma mudança de comportamento entre os genótipos estudados.

Sabendo que os parâmetros cinéticos, C_{min} e $V_{m\acute{a}x}$, indicam, respectivamente, a quantidade mínima de nutriente presente na solução a partir da qual a planta começa o processo de absorção e a velocidade máxima de absorção de nutriente por um dado genótipo; portanto quanto menor o valor de $C_{mín}$ e maior o valor de $V_{m\acute{a}x}$ encontrado para um genótipo mais eficiente em absorção, por isso o genótipo Bico Ganga parece ser mais adaptado a condições de baixa disponibilidade de N, sendo que quando submetida a concentrações mais elevadas de N a sua eficiência de absorção reduz.

Através dos dados de velocidade máxima de absorção de N- NH_4^+ ($V_{m\acute{a}x}$), do K_M e concentrações mínimas, calcula-se pela equação de Michaelis-Menten, o influxo líquido de amônio para cada genótipo (Tabela 9).

Observou-se que os valores de influxo líquido de NH_4^+ , aos 25 dias, foi superior para o genótipo Bico Ganga, na concentração de 20 mgN/l. Aos 50 dias, o influxo líquido aumentou para ambos os genótipos, sendo superior no genótipo Bico Ganga. Observou-se também uma variação do influxo ao longo do tempo semelhante para ambos os genótipos.

Na concentração de 40 mgN/l, aos 25 dias, observou-se que os valores de influxo líquido para o genótipo Bico ganga foi quase três vezes superior que para o genótipo Agulha, sendo que a redução do influxo ao longo do tempo foi maior para o genótipo Agulha. Aos 50 dias, observou-se valores de influxo líquido de NH_4^+ semelhante para ambos os genótipos, sendo que a variação do influxo ao longo do tempo foi mais acentuada para o genótipo Agulha (Tabela 9).

Os valores de influxo líquido de NH_4^+ para a concentração de 60 mgN/l, aos 25 e 50 dias, foram maiores para o genótipo Agulha do que para o genótipo Bico Ganga, a variação do

influxo ao longo do tempo foi semelhante para ambos os genótipos, sendo ligeiramente maior no genótipo Agulha aos 50 dias.

O genótipo Agulha apresentou, na concentração de 80 mgN/l, valores de influxo aproximadamente 2 vezes superior aos encontrados para o genótipo Bico Ganga, tanto aos 25 quanto aos 50 dias, sendo a variação do influxo ao longo do tempo semelhante para ambos genótipos.

Observa-se que o influxo líquido de NH_4^+ , para o genótipo Agulha, aumentou com o aumento da concentração de N no meio nutritivo, porém, aos 25 dias, o influxo quase não variou entre as concentrações de 20 e 40 mgN/l, sendo que nos níveis de 60 e 80 mgN/l, houve um incremento de ,apeoximadamente, 3,0 e 4,8 vezes maior que ocorrido para 20 mgN/l presente no meio. Aos 50 dias de idade, a variação ocorrida, em relação a concentração de N na solução, foi semelhante, sendo que o aumento no influxo para a concentração de 80 mgN/l foi 6,0 vezes superior do que para 20 mgN/l na solução.

Enquanto que para o genótipo Bico Ganga, aos 25 dias, o influxo variou muito pouco com o aumento da concentração de N no meio nutritivo, sendo relativamente mais baixa na concentração de 20 mgN/l. Aos 50 dias observou-se que o influxo diminuiu para a concentração de 40 mgN/l e 60 mgN/l sendo superior na de 80 mgN/l quando comparada a concentração de 20 mgN/l (Tabela 9).

Tabela 9. Influxo de N- NH_4^+ por dois genótipos de arroz aos 25 e 50 dias, submetidos a quatro níveis tratamentos de nitrogênio.

		Influxo NH_4^+ (pmol/cm ² .s)					
		Agulha			Bico Ganga		
Época (dias)	Tratamento (mgN/l)	0-1,5	1,5-3,0	3,0-4,5 horas	0-1,5	1,5-3,0	3,0-4,5 horas
25	20	7,62	6,80	5,88	14,98	14,07	13,06
	40	7,68	6,53	2,46	20,71	19,18	18,62
	60	23,12	20,49	19,60	18,41	14,64	14,03
	80	36,95	32,80	28,80	19,66	17,21	16,34
50	20	12,93	11,85	10,94	21,07	18,80	17,82
	40	14,05	10,62	8,09	14,49	12,70	11,39
	60	26,16	14,90	8,85	18,20	14,95	14,16
	80	80,02	72,45	65,90	34,33	28,01	24,13

As mudanças ocorridas na velocidade máxima de absorção NH_4^+ para o genótipo Agulha, aos 25 e 50 dias de idade, nas concentrações de 60 e 80 mgN/l, provocaram um maior influxo líquido de NH_4^+ por cm² de raiz, sendo este mesmo fato observado na concentração de 80 mgN/l, aos 50 dias, para o genótipo Bico Ganga. Segundo Vilela e Anghinoni (1984) mudanças no $V_{\text{máx}}$ tem maior efeito na taxa de absorção por unidade de raiz do que mudanças no K_M .

4.3 EXTRUSÃO DE PRÓTONS.

A extrusão de prótons por grama de raiz das variedades de arroz submetidas a soluções com diferentes concentração de nitrogênio para caracterização da cinética de absorção podem ser observada nas Figuras 20 a 27.

Em solução nutritiva com 20 mgN/l, a extrusão de prótons foi maior para o genótipo Bico Ganga, aos 25 e 50 dias. Aos 25 dias a extrusão de prótons foi muito superior a observada aos 50 dias. Em ambos os genótipos a extrusão de prótons aumentou com o tempo de permanência das plantas na solução nutritiva. No genótipo Agulha houve uma redução aos 50 dias na quantidade de prótons presente na solução, ao final do experimento (Figuras 20 e 21).

Nas Figuras 22 e 23 em solução nutritiva com 40 mgN/l, o genótipo Bico Ganga apresentou maior extrusão de prótons no meio nutritivo do que o genótipo Agulha, aos 25 dias, sendo o inverso observado aos 50 dias de idade. Os genótipos apresentaram ao longo do tempo incremento na extrusão de prótons.

Em solução nutritiva com 60 mgN/l, os genótipos Agulha e Bico Ganga apresentaram aos 50 dias pouca diferença na extrusão de prótons com o tempo. Aos 25 dias, a extrusão de prótons para o genótipo Agulha foi inferior ao genótipo Bico Ganga (Figuras 24 e 25).

As curvas de extrusão de prótons em solução com 80 mgN/l para os genótipos Agulha e Bico Ganga, aos 25 dias, foram semelhantes. Nota-se que o genótipo Bico Ganga apresentou extrusão de prótons ligeiramente superior (Figura 26). Aos 50 dias observa-se, que a extrusão de prótons foi superior para o genótipo Agulha (Figura 27).

Nas concentrações de 60 e 80 mgN/l a extrusão de prótons entre os genótipos variou pouco comparadas as concentrações de 20 e 40 mgN/l, aos 25 e 50 dias, sendo que aos 25 dias para a concentração de 20 mgN/l esta variação foi alta entre os genótipos Bico Ganga e Agulha.

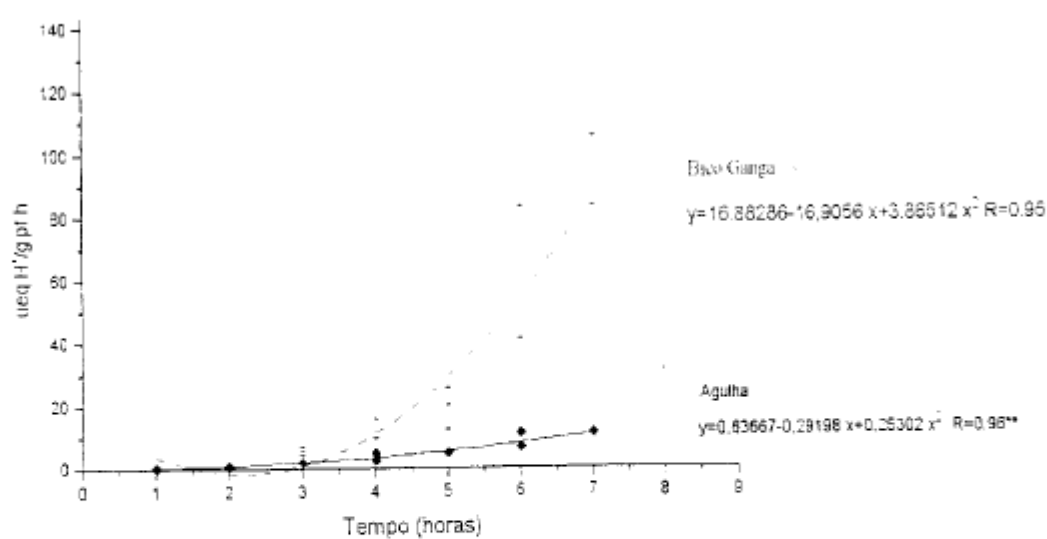


Figura 20. Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 20 mgN/l, em genótipos de arroz aos 25 dias após a germinação

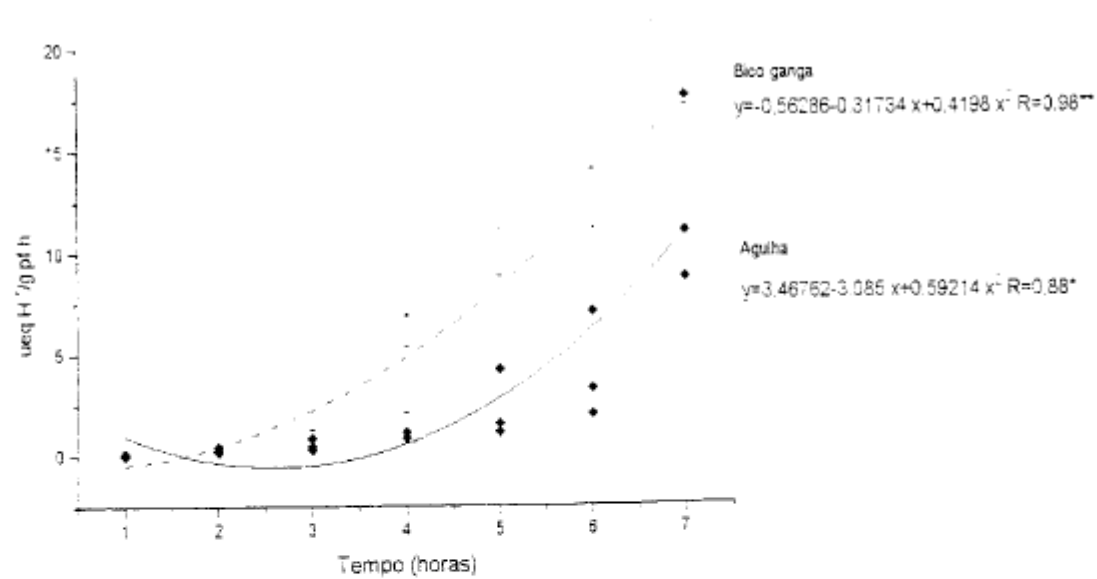


Figura 21. Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 20 mgN/l, em genótipos de arroz aos 50 dias após a germinação.

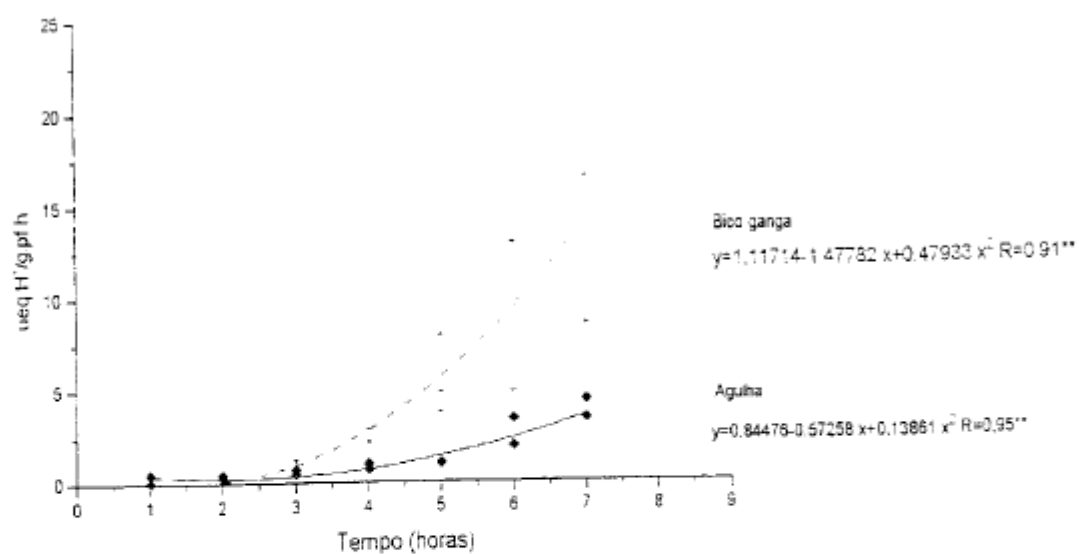


Figura 22. Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 40 mgN/l, em genótipos de arroz aos 25 dias após a germinação.

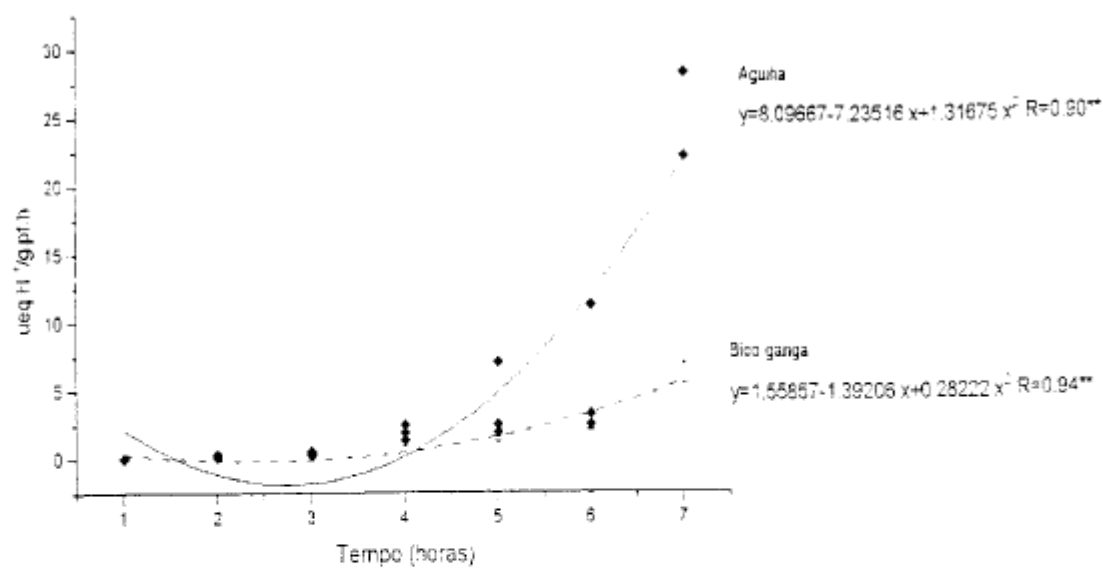


Figura 23 Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 40 mg N/L em genótipos de arroz aos 50 dias após a germinação

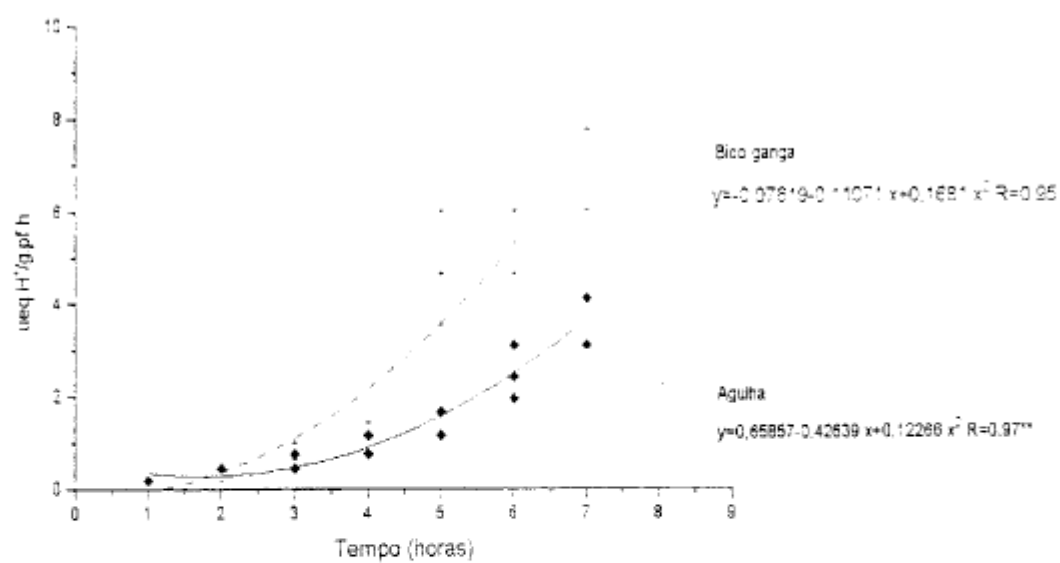


Figura 24 Extrusão de protons de raízes em solução nutritiva com 60 mgN/l, em genótipos de arroz aos 25 dias após a germinação

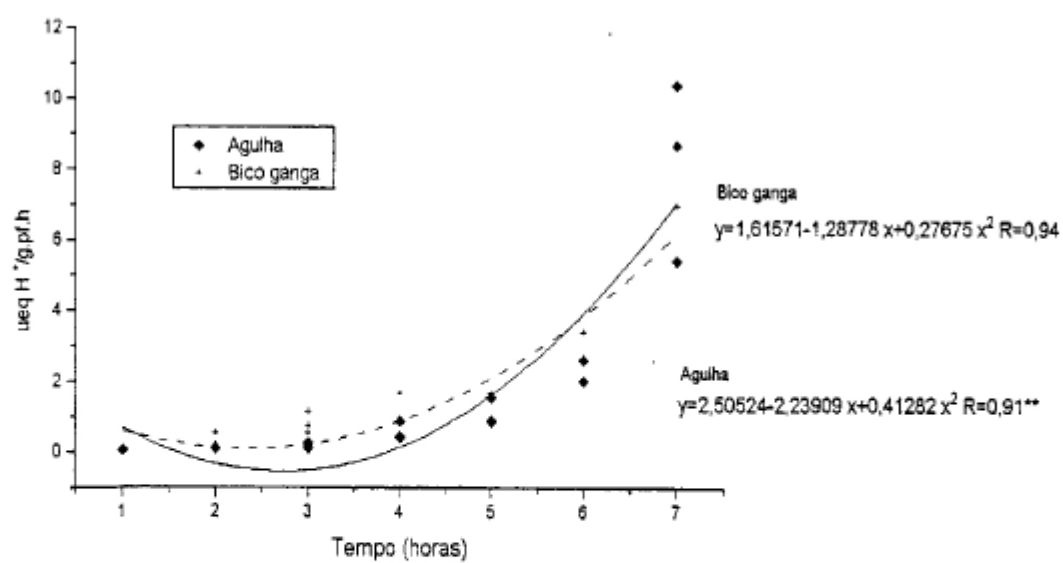


Figura 25: Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 60 mgN/l, em genótipos de arroz aos 50 dias após a germinação.

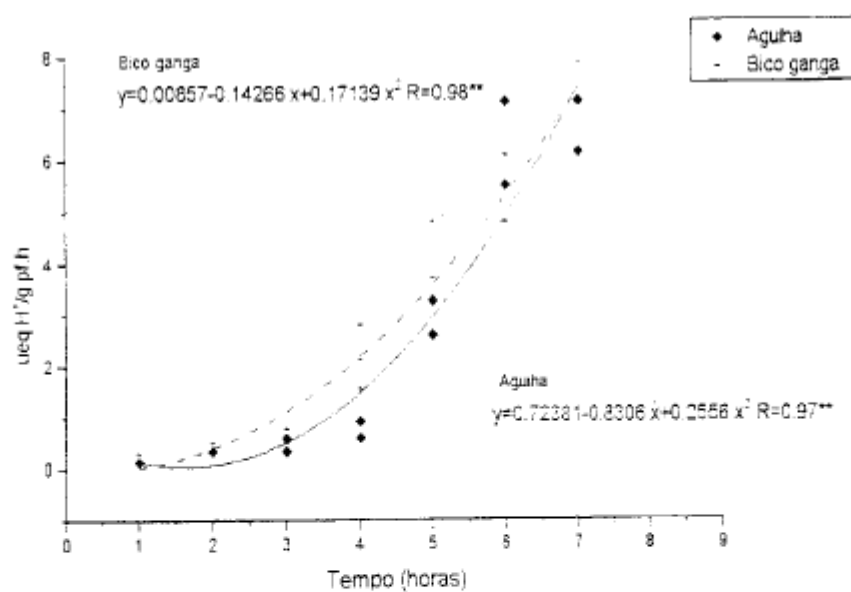


Figura 26- Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 80 mgN/l, em genótipos de arroz aos 25 dias após a germinação

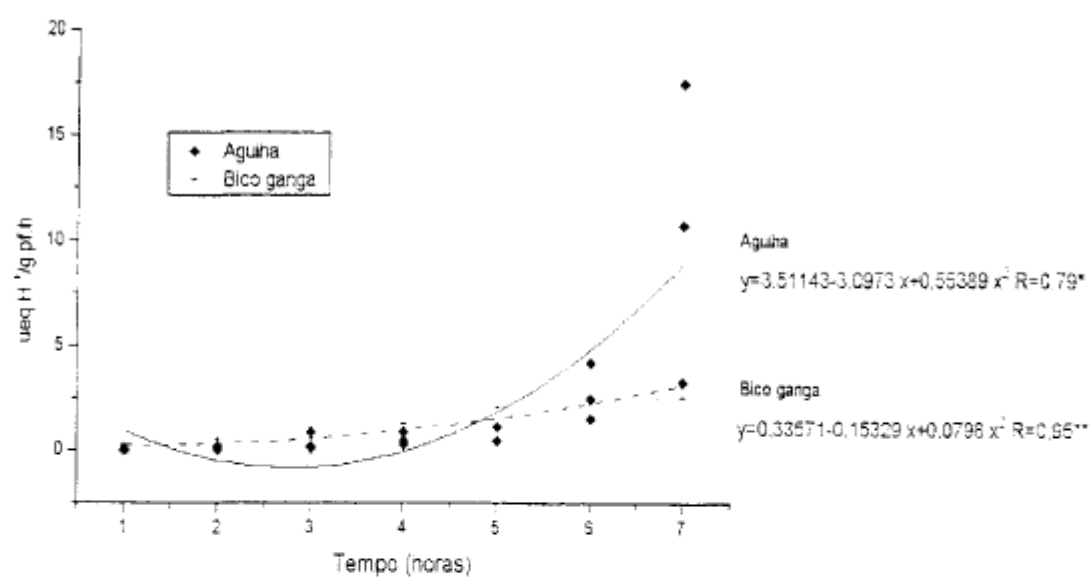


Figura 27. Extrusão de prótons de raízes em solução nutritiva com 80 mgN/l, em genótipos de arroz aos 50 dias após a germinação.

Comparando os dados de influxo líquido de NH_4^+ e extrusão de prótons pelos genótipos de arroz, observou-se um comportamento diferenciado com o estágio de desenvolvimento da planta, na concentração de 20 mgN/l, o genótipo Bico Ganga aos 25 dias, teve uma extrusão de prótons muito elevada em comparação ao genótipo Agulha e em comparação aos 50 dias. Para o genótipo Agulha aos 25 dias, a extrusão de prótons diminuiu da concentração de 20 mgN/l para a concentração de 40 mgN/l mantendo-se constante nas concentrações de 60 e 80 mgN/l. O influxo líquido manteve-se constante nas concentrações de 20 e 40 mgN/l e aumentou nas concentrações de 60 e 80 mgN/l (Figura 28). No genótipo Bico Ganga, aos 25 dias, o comportamento dos dados da extrusão de prótons foram semelhantes ao do genótipo Agulha. Sendo que o influxo aumentou da concentração de 20 mgN/l para a 40 mgN/l, voltando a diminuir na concentração de 60 mgN/l, tornando a aumentar na concentração de 80 mgN/l (Figura 29).

Aos 50 dias, observou-se que a extrusão de prótons apresentou para o genótipo Agulha diminuição até a concentração de 60 mgN/l e aumento na concentração de 80 mgN/l. O influxo líquido de NH_4^+ foi constante até a concentração de 50 mgN/l e foi aumentando até que a concentração de 80 mgN/l. Nesta mesma época, o genótipo Bico Ganga apresentou decréscimo de valores de extrusão de prótons até a concentração de 40 mgN/l, aumentando na de 40 mgN/l e voltando a diminuir na concentração de 80 mgN/l (Figura 30 e 31)

Aos 25 dias para os dois genótipos de arroz estudados, verifica-se que conforme vai aumentando o efluxo de H^+ para a solução nutritiva, com conseqüente diminuição do pH da solução, observa-se o decréscimo do influxo de NH_4^+ pelo sistema radicular. Estes resultados estão em conformidade com relatos na literatura que diz que o influxo de NH_4^+ por raízes de plantas aumenta com o aumento do pH na solução, sendo em pH 8,0 as melhores condições para a absorção de NH_4^+ (Raven e Smith, 1976; Fernandes, 1978).

Segundo Geredás et al (1993) a absorção de amônio em solução com pH baixo é reduzido, pois a eficiência da enzima H^+ -ATPase presente na plasmalema diminui

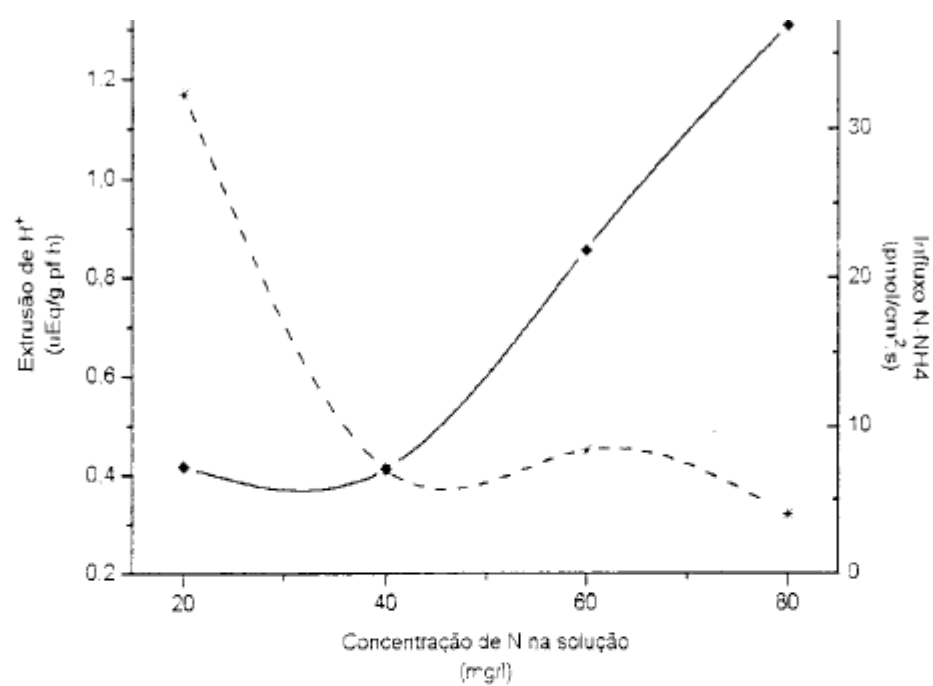


Figura 28: Influxo de $N-NH_4$ e extrusão de prótons em diferentes níveis de N na solução, no genótipo de arroz Agulha, aos 25 dias

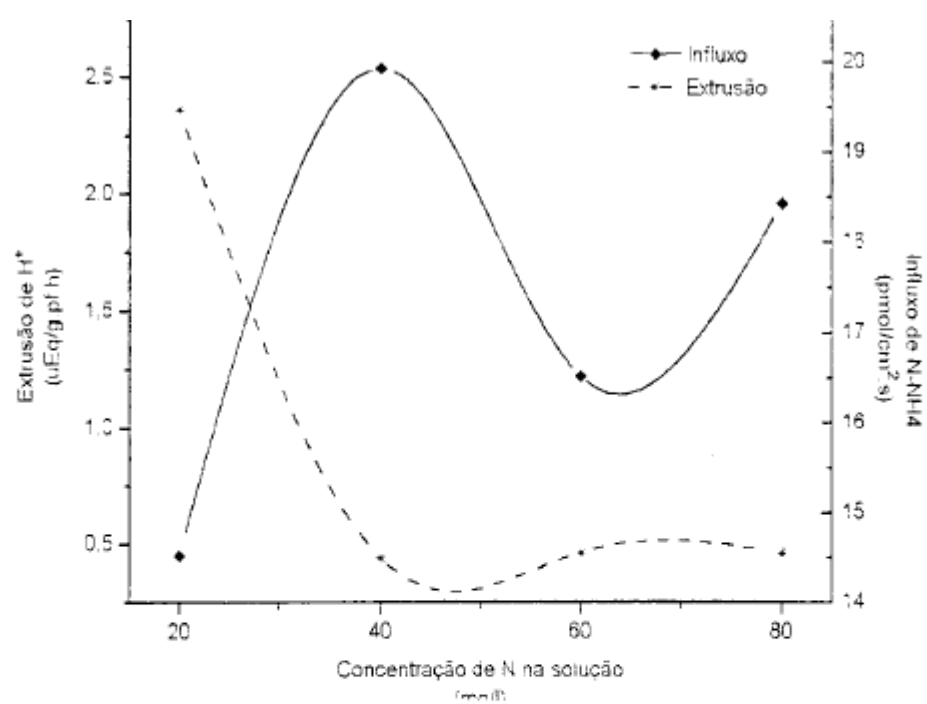


Figura 29 Influxo de N-NH₄ e extrusão de protons em diferentes níveis de N na solução, no genótipo de arroz Bico Ganga aos 25 dias

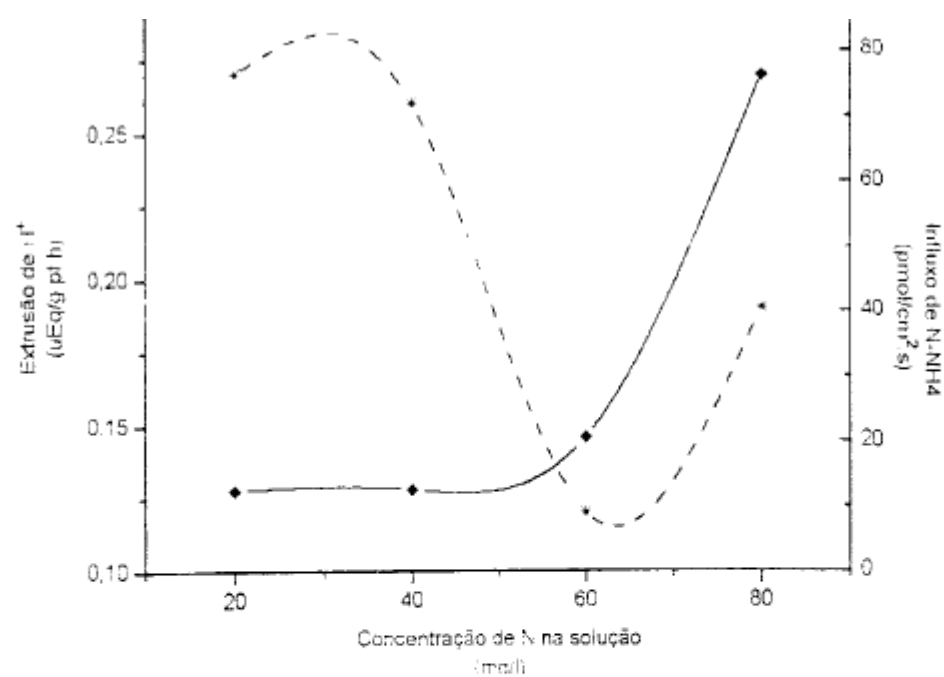


Figura 30. Influxo de $N-NH_4$ e extrusão de prótons em diferentes níveis de N na solução, no genótipo de arroz Agulha, aos 50 dias

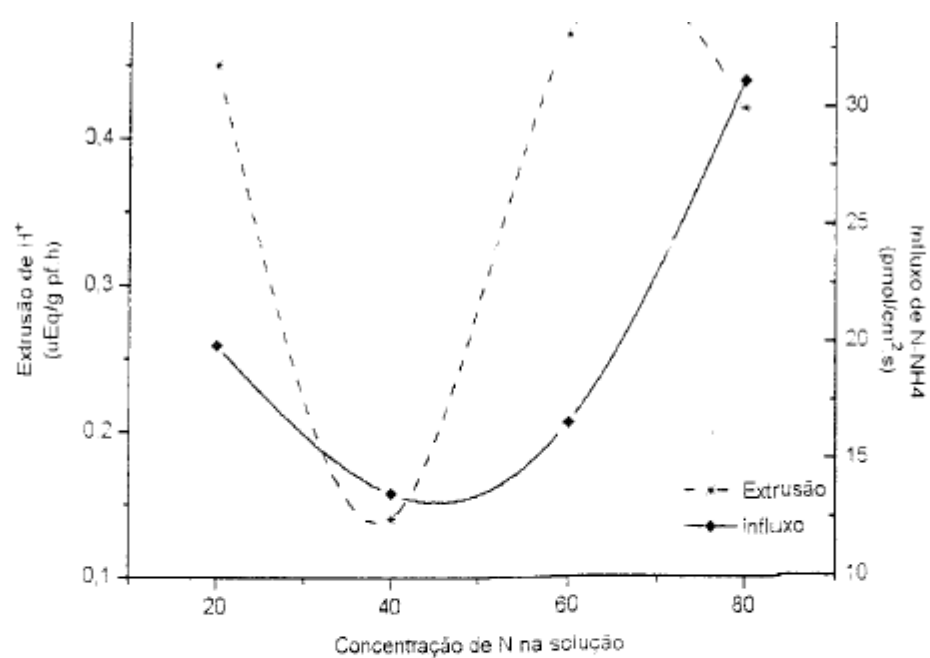


Figura 31: Influxo de $N-NH_4$ e extrusão de prótons em diferentes níveis de N na solução, no genótipo de arroz Bico Ganga aos 25 dias

acidificando o pH citoplasmático. Portanto, em pH menor que 4,0, a assimilação de NH_4^+ é afetada pela ausência de compensação de cargas no meio citoplasmático pelos mecanismos de regulação de pH (Bombas eletrogênicas).

Com base nos dados de influxo líquido de NH_4^+ (Tabela 9) o genótipo Agulha apresentou um aumento de influxo de NH_4^+ nas concentrações de 60 e 80 mgN/l, e a extrusão de prótons por este genótipo variou pouco com o aumento da concentração de NH_4^+ na solução nutritiva.

Levando em consideração que existem dois sistemas de transporte de amônio através das membranas celulares, um com baixa afinidade pelo íon e outro com alta afinidade pelo íon (baixo $K_M \approx 14$ a 600 μM), que são dependentes da concentração externa de íon no meio, sendo que este último está acoplado metabolicamente a sistemas de extrusão de prótons, como forma de manter o potencial eletroquímico da membrana eletricamente neutro e gera energia para o transporte (Raven e Smith, 1976; Glass e Siddiqui, 1995; Sander, 1990). A correlação positiva observada entre o influxo de NH_4^+ e extrusão de prótons, aos 50 dias nas concentrações superiores a 40 mgN/l pode indicar que nestas concentrações o sistema de transporte ativo de NH_4^+ pelas plantas estudadas seja o de baixa afinidade pelo íon.

Como a velocidade máxima de absorção de NH_4^+ está correlacionada ao influxo líquido, sendo parâmetros afins, os comparativos entre a velocidade máxima e extrusão de prótons são semelhantes àqueles obtidos entre influxo líquido e a extrusão de prótons. Nas concentrações de 20 e 40 mgN/l, independente da época de desenvolvimento da planta, parece que o sistema de transporte de NH_4^+ é o de alta afinidade pelo íon, para ambos os genótipos estudados, sendo que para o Bico Ganga este sistema foi mais eficiente nas condições deste experimento.

Como pode ser observado nas Figuras 32 e 33 o pH da solução variou durante o período de coleta 4 horas, tanto aos 25 quanto aos 50 dias, para todos os tratamentos e em ambos os genótipos estudados.

Na figura 32, observa-se que para o genótipo Agulha a diminuição do pH da solução nutritiva, com 20 mg N/l, foi mais linear, enquanto que para o genótipo Bico Ganga, a queda foi mais acentuada nas primeiras duas horas. O mesmo fenômeno foi observado aos 25 e aos 50 dias (Figura 33).

O decréscimo do pH do meio nutritivo está correlacionada à extrusão de prótons, causada pela absorção de $N- NH_4^+$. Segundo Raven e Smith (1977) a absorção desbalanceada de cátions em relação a ânions causa uma queda do pH extracelular.

Como as plantas permaneceram 72 horas em solução desprovida de N, a fim de caracterizar a cinética de absorção de $N- NH_4^+$, visando dessa forma aumentar a capacidade de absorção das raízes, a acentuada queda de pH pode ser atribuída a este fato.

A concentração de 20 mg N/l parece ter estimulado mais a extrusão de prótons.

4.5. PARTIÇÃO DE NITROGÊNIO EM PLANTAS.

Apesar dos tratamentos para caracterização da cinética de absorção de $N- NH_4^+$, feitos em apenas um dia não afetarem o teor de N-total e N-protéico das plantas dos genótipos estudados (tabela 10), observa-se que os teores de N-amônio e N-amino presentes na parte aérea das plantas estudadas sofreram efeitos dos tratamentos.

Os resultados de N-amônio e N-amino na parte aérea aos 25 e 50 dias de idade estão representados nas Figuras 34 a 37.

Na Figura 34 observa-se que o teor de N-amônio na parte aérea dos genótipos Agulha e Bico Ganga, aos 25 dias, apresentaram uma queda até a concentração de N na solução.

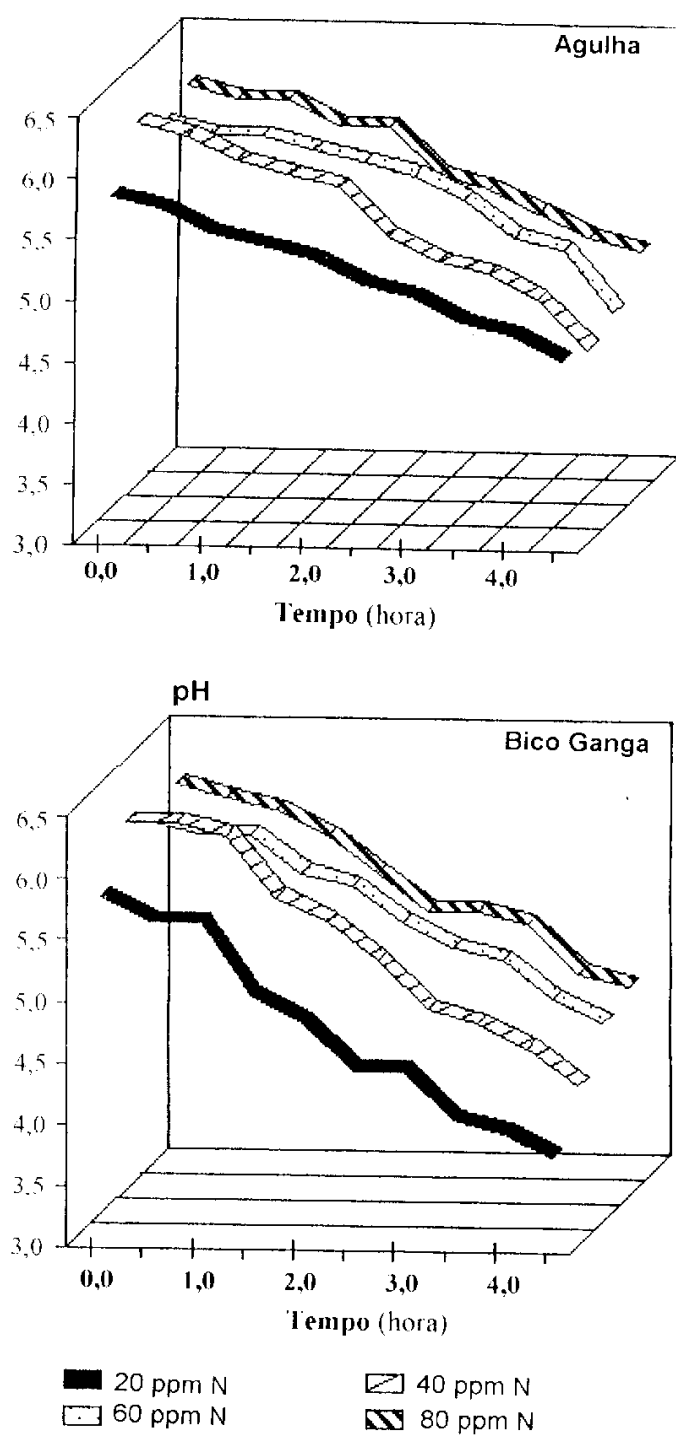


Figura 32: Variação do pH da solução nutritiva durante o período experimental em genótipos de arroz, aos 25 dias.

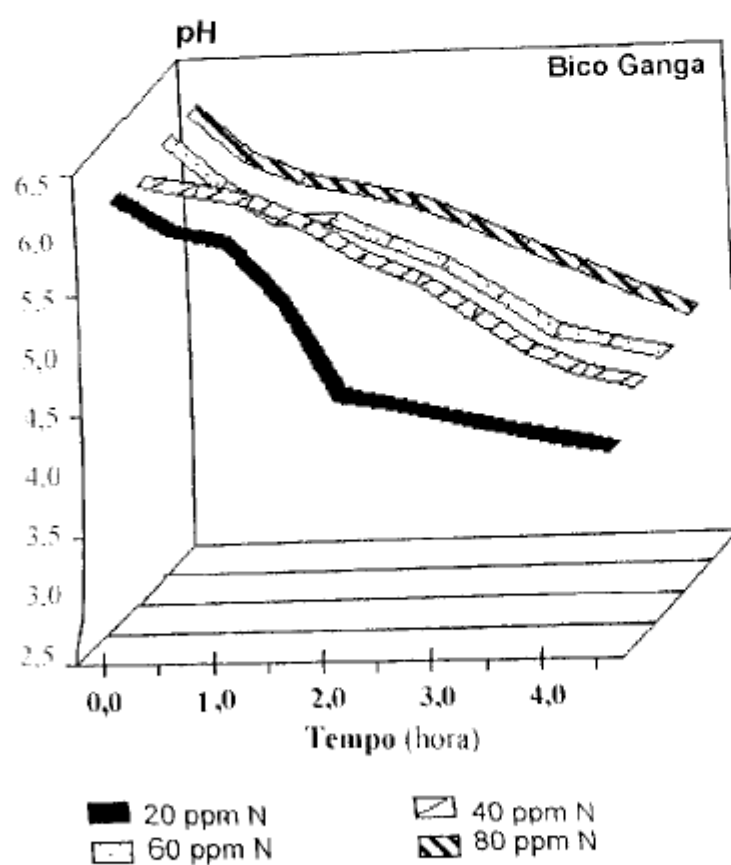
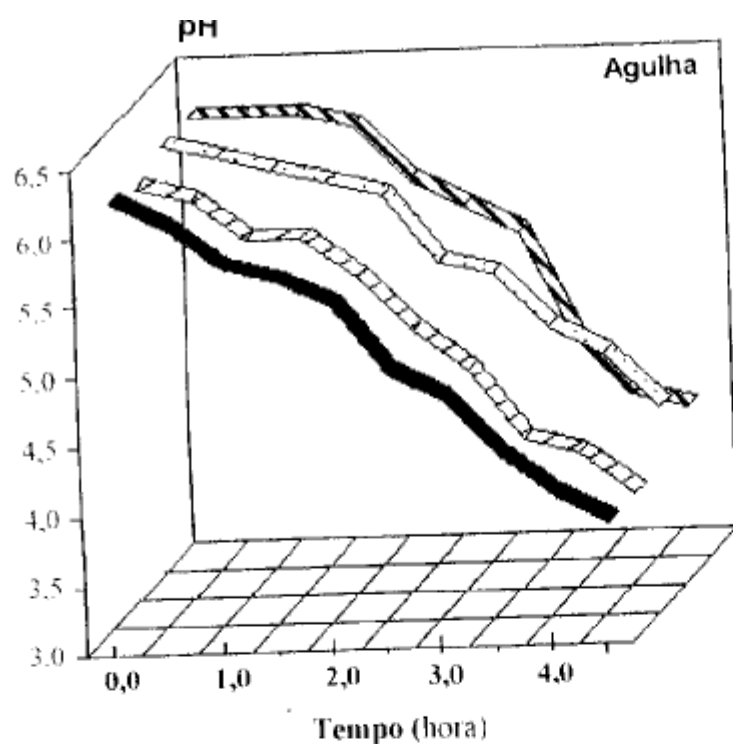


Figura 33: Variação do pH da solução nutritiva durante o período experimental em gentipos de arroz, aos 50 dias.

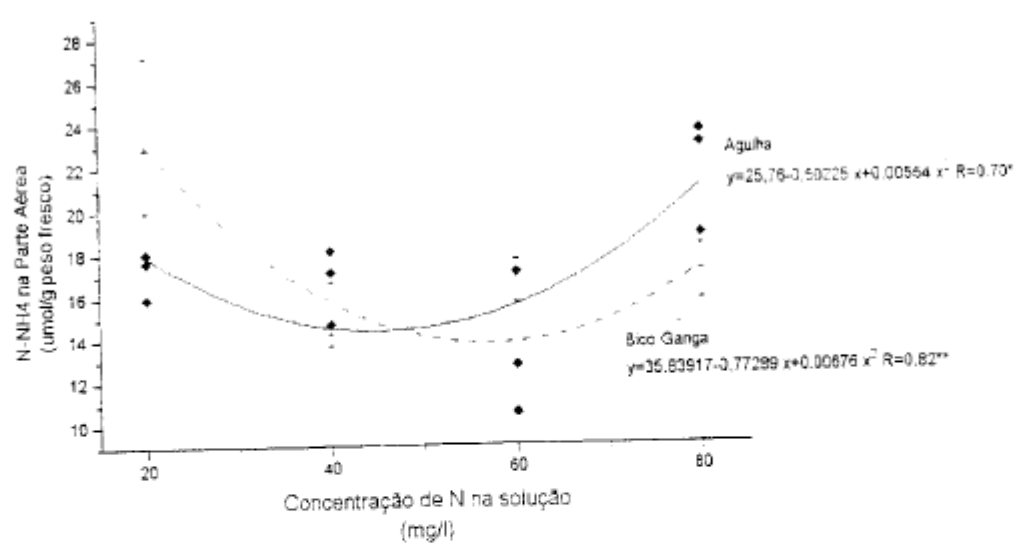


Figura 34 Relação entre concentração de N na solução nutritiva e N-NH₄ na parte aérea nos genótipos de arroz: Agulha e Bico Ganga, aos 25 dias após germinação

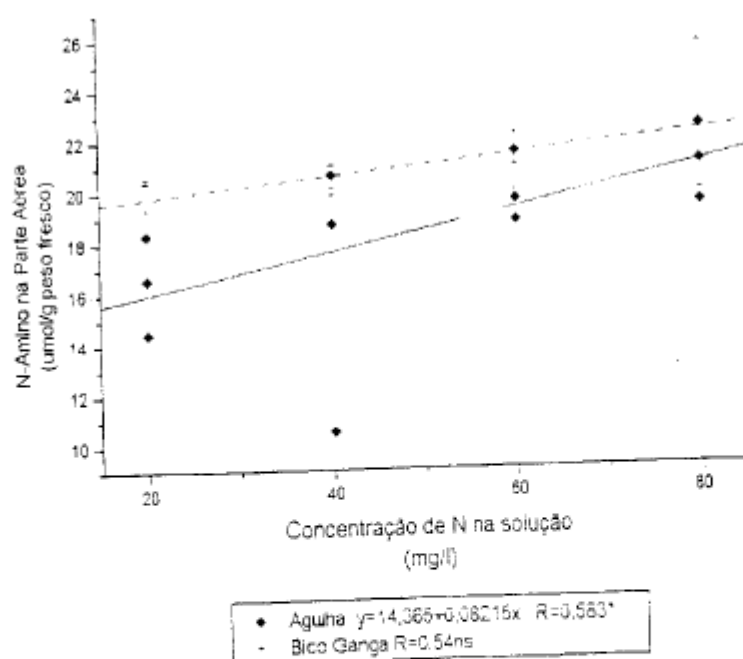


Figura 35 Relação entre concentração de N na solução nutritiva e teor de N-amino da parte aérea nos genótipos de arroz Agulha e Bico Ganga, aos 25 dias após germinação.

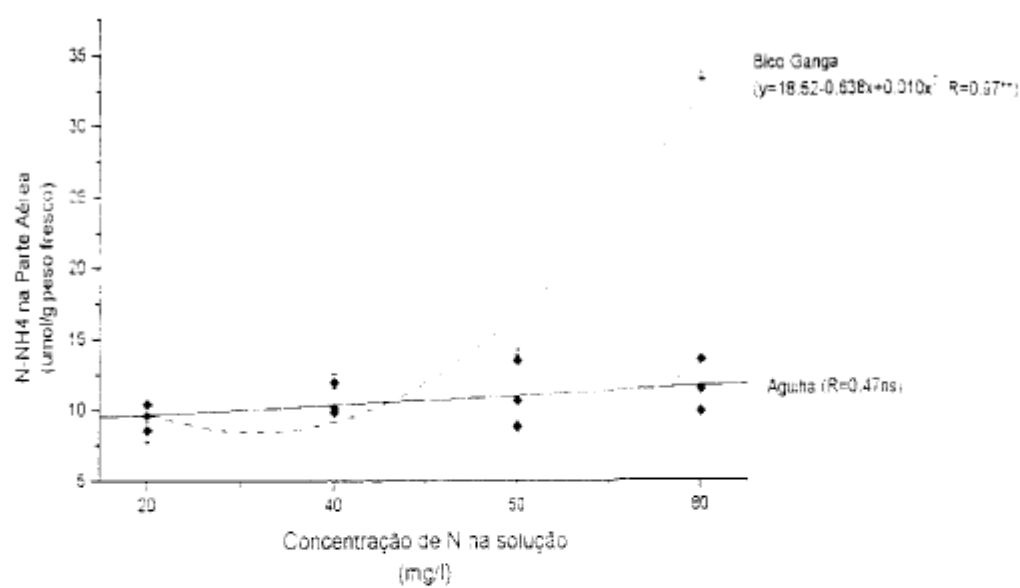


Figura 36 Relação entre concentração de N na solução nutritiva e teor de N-NH4 da parte aérea nos genótipos de arroz Agulha e Bico Ganga, aos 50 dias após germinação

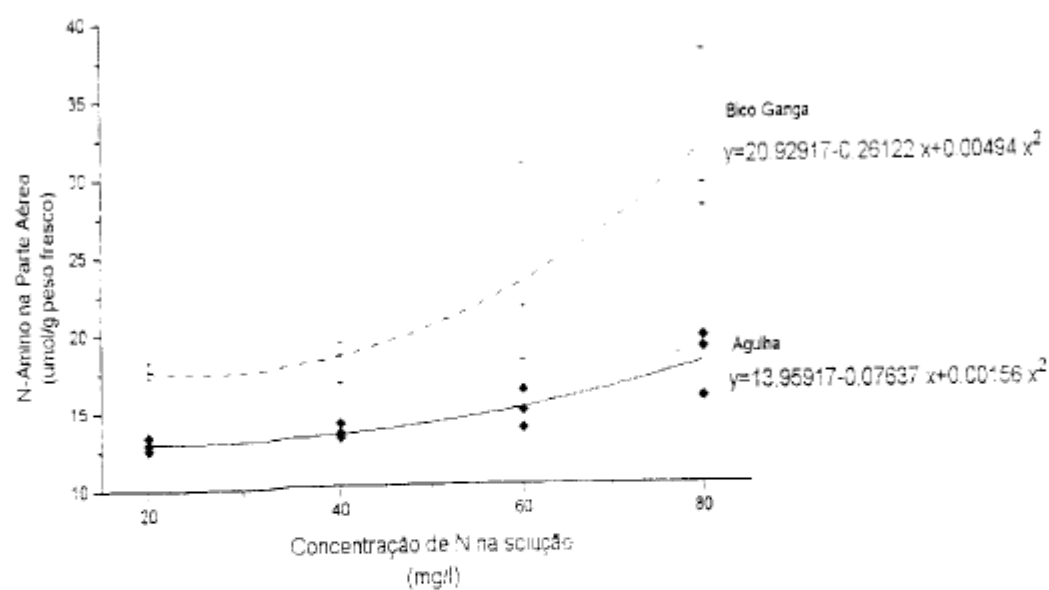


Figura 37. Relação entre concentração de N na solução nutritiva e teor de N-amino da parte aérea nos genótipos de arroz Agulha e Bico Ganga, aos 50 dias após germinação.

nutritiva de 40 mgN/l, para o genótipo Agulha e até a concentração de 60 mgN/l para o genótipo Bico Ganga, tendendo a aumentar para a concentração de 80 mgN/l.

Observando a Figura 35, os teores de N-amino na parte aérea, nessa mesma época, tenderam a aumentar com o aumento da concentração de N na solução. Esses resultados podem indicar que as plantas do genótipo Bico Ganga, nesse período do desenvolvimento (aos 25 dias de idade), em ambientes com altos teores de N- NH_4^+ no solo tendem a assimilar o N- NH_4^+ absorvido na forma de N-amino e/ou N-amida com maior velocidade, como uma estratégia para evitar a toxicidade do íon NH_4^+ quando presente em altos níveis na parte aérea. Embora N- NH_4^+ livre possa ser translocado para parte aérea das plantas; são as raízes os sítios mais importantes de assimilação de amônio nas angiospermas (Middleton e Smith, 1979).

Nas Figuras 36 e 37 estão representadas os teores de N-amônio e N- amino na parte aérea, aos 50 dias de idade. As plantas do genótipo Agulha apresentaram teores de N-amônio e N-amino que se mantiveram praticamente constantes com o aumento da concentração de N na solução, e os teores de N-amino aumentaram, indicando que a medida que o amônio era absorvido era assimilado pelas raízes, mantendo um nível sempre constante de NH_4^+ como forma de evitar a fitotoxicidade nesta época do desenvolvimento das plantas.

Através da análise gráfica é possível observar que as plantas do genótipo Bico Ganga apresentaram aumento nos teores de N-amônio e N-amino a partir da concentração de 40mg N/l na solução nutritiva. Analisando os resultados, podemos inferir que aos 50 dias de idade, o genótipo Bico Ganga foi mais eficiente que o genótipo Agulha na absorção de N- NH_4^+ quando a concentração de N no meio era de 20 e 40 mgN/l (Figuras 34 a 37).

Observa-se também que aos 50 dias as plantas de ambos genótipos, mantêm um nível mais baixo de NH_4^+ na parte aérea. Este fato pode ser a causa de que nesse estágio de desenvolvimento as plantas possuam uma maior área foliar, com capacidade de sintetizar mais esqueletos de carbono na fotossíntese, aumentando dessa forma a eficiência do mecanismo de assimilação de NH_4^+ (Fernandes, 1991; Gonzales Ponce et al., 1993). O acúmulo de N-solúvel com o decorrer do desenvolvimento em plantas de soja inoculada com *Rhizobium sp* indica

segundo Alves et al. (1994) menor eficiência das plantas em converter o N-absorvido em formas insolúveis que irão contribuir para o acréscimo de matéria seca.

Na Tabela 10, são apresentados os dados sobre teores de N total em raiz e parte aérea e N-protéico na parte aérea, nos dois genótipos de arroz Agulha e Bico Ganga. Observa-se por estes resultados que não houve diferença nos teores de N-total de raiz entre os genótipos estudados. Sendo que nos teores N-total presente na parte aérea, o genótipo Agulha apresentou 28,9 e 29,4 mg N/g ps, e o Bico Ganga apresentou 30,6 e 32,5 mg N/g ps, respectivamente aos 25 e 50 dias após a germinação, praticamente não houve variação do teor de N-total nos genótipos com relação ao estado de desenvolvimento dos mesmos (idade).

O genótipo Bico Ganga apresentou teores de N-protéico ligeiramente superiores aos apresentados pelo genótipo Agulha, aos 25 e 50 dias.

Tabela 10. Teores de N-total na parte aérea e raiz e N-protéico da parte aérea de 2 genótipos de arroz em 2 épocas aos 25 e 50 dias após a germinação.

Genótipo	N-total (mg/g ps) 25 dias		N-total (mg/g ps) 50 dias		N-Protéico Parte aérea	
	Raiz	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	25	50 dias
Agulha	16,3 a	28,9 b	19,6 a	29,4 b	20,93 b	19,93 b
Bico Ganga	16,6 a	30,6 a	18,9 a	32,5 a	22,39 a	23,51 a
%CV	6,68	6,62	4,39	7,35	7,46	6,33

Letras iguais na coluna não diferem significativamente entre si pelo Teste de Tukey 5%.

Os resultados obtidos neste experimento estão de acordo com os apresentados na literatura (Fernandes et al., 1983, 1981; Fernandes, 1976).

Barraclough (1993) estudando o "pool" de nutrientes em plantas de centeio como indicador da eficiência nutricional, classificou as plantas que apresentaram níveis de N-NO_3^- na parte aérea de 2, 9 e 144 mM (6,3, 28 e 455 mg N/kg de peso fresco) e no sistema radicular de 1, 2 e 58 mM (3,1, 6,3 e 183 mg N/kg de peso fresco) como plantas deficientes, suficientes e abundantes em N, respectivamente. O autor recomenda para a nutrição de centeio a concentração de N-NO_3^- na ordem de 10 mM (2,25 mM N).

De acordo com o exposto acima e levando-se em consideração que a literatura relata que o melhor nível de N para crescimento e produção da cultura do arroz está em torno de 20 ppm N (Fernandes, 1974; Fernandes, 1991); os resultados encontrados neste trabalho reforçam esta teoria.

Os genótipos de arroz utilizados comercialmente para produção de grãos têm de maneira geral, uma baixa eficiência de uso de nitrogênio (eficiência de absorção de N e eficiência de utilização em torno de 40-60%) (Novoa e Loomis, 1981).

A recomendação de fertilizantes, principalmente nitrogênio, baseada na previsão do potencial de produção da cultura baseado na eficiência do uso de N com a intenção de manter o nível de fertilidade do solo, no caso de fósforo e potássio (Malavolta, 1976).

Atualmente, por causa da pressão ambiental e econômica, não se pode mais admitir que a recomendação de fertilizantes, esteja baseado no potencial real de absorção de N, e demais nutrientes pela cultura desejada, sem deixar, entretanto, de levar em consideração as condições edafo-climáticas do local de cultivo com utilização de técnicas de manejo cultural alternativos, tais como adubação de cobertura, adubação orgânica e verde, visando sempre um suplemento de N capaz de satisfazer as exigências nutricionais da cultura para uma produção máxima, sem causar desequilíbrio ecológico e perdas de ordem econômica.

Apesar genótipo Bico Ganga ter apresentado alto teor de proteína no grão (Ferraz Jr., 1993), não foi encontrado, neste trabalho uma relação muito nítida entre os parâmetros cinéticos de absorção de N e o teor de proteína nos grãos de arroz.

V - CONCLUSÕES

O genótipo de arroz Bico Ganga demonstrou ser mais adaptado a ambientes com baixa disponibilidade de N, pois apresentou, nas concentrações de 20 e 40 mgN/l, os parâmetros cinéticos desejáveis para o genótipo eficiente na absorção de N (baixo C_{min} e K_M e alto $V_{máx}$).

De acordo com as condições do experimento realizado observou-se que os parâmetros cinéticos mudaram com o estágio de desenvolvimento da planta.

O influxo líquido de NH_4^+ pelos genótipos Agulha e Bico Ganga diminuiu com a diminuição do pH da solução nutritiva. O sistema de transporte com alta afinidade pelo amônio (baixo K_M) parece ser o sistema ativo nas concentrações de 20 e 40 mgN/l, sendo que nas concentrações de 60 e 80 mgN/l o sistema atuante parece ser o de baixa afinidade pelo íon.

Parece que a partir da concentração de 40 mgN/l ocorrem mudanças no Sistema de transporte de íons, deixando de atuar o Sistema I e passando a atuar o Sistema de transporte II.

O mecanismo de extrusão de prótons é o mecanismo primário da absorção de íons, entretanto, ele parece atuar de forma diferenciada no Sistemas de transporte I e II.

VI - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICA

- ALEXANDER, M. Indroduction to soil microbiology. 2º ed. New York : John Wiley; Sons, 1977, 467 p.
- ALTIERE, M.A; CLADES, V.C.B. O papel ecológico da biodiversidade em agroecossistemas. Trad: Bordenave, M.C e Rocha, P.E.D. Rev. Alternativas, AS-PTA, (2):1-6, 1994.
- ALVES, V.M.C. Efeito do alumínio sobre a cinética de absorção e translocação de fosfato e sobre o crescimento e composição mineral de dois cultivares de trigo. Viçosa, UFV, 1984. 45p. Tese de Mestrado.
- ANCHENG, L.; JIANMING, X.; XIADÉ, Y. Effects of nitrogen (NH₄, NO₃) suply on absorption of ammonium and nitrate by conventional and hybrid rice during reproductive growth plant nutrition. BARROW, N.J. ed. CSIRO, Division of Soils, Weistern, Australia, 45:537-540, 1993.
- ANDERSON, D.S.; TEYKER, R.H.; RAYBURN, A.L. Nitrogen form effects on carly corn root morfological and anatomical development. Journal Plant Nutrition, 14(1):1255-266, 1991.
- ANGHINONI, I.; VOLKART, C.R.; FATTORE, N.; ERNANI, P.R. Morfologia de raízes e cinética da absorção de nutrientes em diversas espécies e genótipos de plantas. Rev. Brasil. Ci. Solo, 13:355-361, 1989.
- ANGHINONI, I.; BARBER, S.A. Phosphorus influx and growth charactistics of corn roots as influenced by phosphorus supply. Agron. Journal, 72:685-688, 1980.
- BALIGAR, V.C.; BARBER, S.A. Genotipic differences of corn on ion uptake. Agron. J.P, Madison, 71:870-873, 1979.
- BARLEY, K.P. The configuration of the root system in relation to nutrient uptake. Advances in Agronomy, 22:159-201, 1970.
- BARRACLOUGH, P. B. Nutrient storage pool concentrations in plants as diagnostc indicators of nutrient sufficiency. Plant Nutrition, 195-198, 1993

- BASHAN, J; LEVANONG, H. Effect of root environment on proton efflux in wheat roots. Plant and Soil, 119:191-197, 1989.
- BECKER, M.; MEURER, E.J. Morfologia de raízes, suprimento e influxo de potássio em plantas de milho. Rev. Bras. Ci. Solo, 10:259-263, 1986.
- BIELESKI, K.L. Phosphate pools, phosphate transport and phosphate availability. Ann. Rev. Plant Physiol., 24:225-252, 1973.
- BROWN, P.H.; OUTLAW, W.H. Jr. Effect of fusicoccin on dark $^{14}\text{CO}_2$ fixation by *Vicia faba* guard cell protoplasts. Plant Physiol., 70:1700-1703, 1982.
- BLUMWALD, E. Tonoplast vesicles as a tool in the study of ion transport at the plant vacuole. Physiol. Plant, 69:731-734, 1987.
- BUSH, D.R. Proton-coupled sugar and amino acid transports in plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 42:529-538, 1993.
- BURGOS, P.A.; ROLDAN, M.; AQUI, I.; DONAIRE, J.P. Effect of sodium chloride on growth, ion content and hydrogen ion extrusion activity of simflower and Jojoba roots. Journal of Plant Nutrition, 16(6):1047-1058, 1993.
- BRUMME, R.; LEINCKE, V.; MATZNER, E. Interception and uptake of NH_4 and NO_3 from wet deposition by above-ground parts of young beech (*Fagus silvatica* L) trees. Plant and Soil, 142:273-279, 1992.
- CALDAGNO, F.R.; MICHELIS, M.I.; PUGLIARELLO, M.C.; MARRÉ, E. H^+ -Pumping driven by the plasma membrane ATPase in membrane vesicles from radish: Stimulation by fusicoccin. Plant Physiol., 82:121-125, 1986.
- CAMBRAIA, J.; HENRIQUES, A.B.; MUCHOVEY, R.M.S.; PACHECO, S. Ammonium uptake by *Pinus caribaea* colonized with *Pisolithus tinctorius*. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, 4(2):87-90, 1992.
- CAMPBELL, B. D.; GRIME, J. P. A. A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. New Phytology, 112 (2) : 261-267, 1989.
- CANAL, I.N.; MIELNICZUK, J. Parâmetros de absorção de potássio em milho (*Zea mays* L.) afetados pela interação alumínio- cálcio. Ciência e Cultura, SP., 35:336-340, 1983.

- CAPECHE, C.L. Efeito da adubação com N, P, K e micronutrientes sobre a cultura do arroz irrigado em um solo de várzea no Estado do Rio de Janeiro. Tese de Mestrado, UFRRJ, 1991. 160p.
- CASTELLS, A.J.; NEVES, J.C.L.; BARROS, N.F.; NOVAIS, R.F. Consideração referente determinação de parâmetros cinéticos de absorção de fósforo. Revista Ceres, 32:85-91, 1985.
- CLAASSEN, N.; BARBER, S.A. A method for characterizing the relation between nutrient and concentration and flux into roots of intact plant. Plant Physiology, Rockville, 54:564-568, 1974.
- CLARK, R. B. Effect of aluminum on growth and mineral elements of Al-intolerant corn. Plant and Soil, 47; 653-662, 1977.
- CLARKSON, D.T. Factors affecting mineral nutrients acquisition by plants. Ann. Rev. Plant Physiol., Palo Alto, 36:77-115, 1985b.
- CLARKSON, D.T. Adaptações morfológicas e fisiológicas das plantas a ambientes de baixa fertilidade. In: CEPLAC/SBCS eds. Simpósio sobre Reciclagem de Nutrientes e Agricultura de Baixos Insumos nos Trópicos, Ilheus, , p.45-76, 1985a.
- COLOMBO, R.; MICHELIS, M.I.; LADO, P. 3-O-Methyl glucose uptake stimulation by ouxin and fusicochin in plant materials and its regulation whit proton extrusion. Planta, 138:249-256, 1978.
- CHANG, T.T. Rice. In: Evolution of crop plants. SIMMONDS, N.W. ed. SCDAICTAFRSE FIBIOL, New York, 1979. ..p.
- CHU, Y.E.; OKA, H.I. Introgression across isolating barriers in wild and cultivated *Oryza species*. Evolution, 94:344-355, 1970.
- DIBB, D.W.; WELCH, L.F. Corn rowth as affected by ammonium vs nitrate absorbed from soil. Agronomy Journal, 68:89-94, 1976.
- DÖBEREINER, J.; BALDANI, J.I. Bases científicas para uma agricultura biológica. Ciência e Cultura, 37(4):869-881, 1982.
- DÖBEREINER, J. O nitrogênio na agricultura Brasileira. In: FERNANDES, M.S. ed., Simpósio Brasileiro sobre Nitrogênio em Plantas, UFRRJ, Rio de Janeiro, v.1, p.3-18, 1990.

- DOWD, J.E.; RIGGS, D.S. A comparison of estimates of Michaelis-Menten kinetic constant from various linear transformation. Journal Biological Chemistry, 340(2):863-870, 1965.
- EDWARDS, J.H.; BARBER, S.A. Phosphorus uptake rate of soybean roots as influenced by plant age, root trimming and solution P concentration. Agron. J., Medison, 68:973-975, 1976.
- EPSTEIN, E.; HAGEN, C.E. A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. Plant Physiol., 27:457-474, 1952.
- EPSTEIN, E. Nutrição mineral de plantas: Princípios e perspectivas. Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1975, 433p.
- FAGERIA, N.K. Adubação e nutrição mineral da cultura de arroz. Rio de Janeiro: Campus, Goiânia: EMBRAPA, 1984. 41p.
- FAQUIN, V.; MALAVOLTA, E.; MURAOKA, T. Cinética da absorção de fosfato em soja sob influência de micorriza Vesículo-Arbuscular. Rev. Bras. Ci. Solo, Campinas, 14:41-48, 1990.
- FENN, L.B.; TAYLOR, R.M.; BINZEL, M.L.; BURS, C.M. Calcium stimulation of ammonium absorption in onion. Agronomy Journal, 83:840-843, 1991.
- FERNANDES, M.S. Effects of environmental stress on the relationship of free amino-N to fresh weight of rice plants. Journal Plant Nutrition, 14(11):1151-1154, 1991.
- FERNANDES M.S. Efeitos de fontes e níveis de nitrogênio sobre a absorção e assimilação de N em arroz. Rev. Bras. Fisiol. Veget., 2(1):1-6, 1990.
- FERNANDES, M.S. N-carriers, light and temperature influences on the free amino acid pool composition of rice plants. Turrialba, 33(3):297-301, 1983.
- FERNANDES, M.S. Absorção e metabolismo de nitrogênio em plantas. Boletim Técnico N° 1, Instituto de Agronomia, UFRRJ, Rio de Janeiro, 1978. 50p.
- FERNANDES, M.S. Interação entre N-amoniaco e energia ambiental, na nutrição nitrogenada do arroz. Anais do XV Congresso Brasileiro de Ciência do Solo p.229-233, 1976.
- FERNANDES, M.S. Effects of light and temperature on the nitrogen metabolism of tropical rice. Tese de doutorado. USA. Michigan State University, 1974.

- FERNANDES, M.S.; DIDONET, H.R.; ROSSIELLO, R.O.P. Respostas de quatro cultivares de arroz a aplicação de nitrogênio amoniacal com um inibidor de nitrificação. Pesq. Agrop. Bras., Brasília, 16(3):303-307, 1981.
- FERNANDES, M.S.; ROSSIELLO, R.O.P. Aspectos do metabolismo e utilização do nitrogênio em gramíneas tropicais. In Mattos, H.B; Werner, J.C.; Jamada, T; Malavolta, e. eds. Calagem e Adubação de Pastagens. Piracicaba, Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e Fósforo, 1986, p.93-123.
- FERNANDES, M.S.; ROSSIELLO, R.O.P.; ARRUDA, M.L. da R. Relações entre capacidade de troca de cátions de raízes e toxidez de alumínio em duas gramíneas forrageiras. Pesq. Agropec. Bras., 19(5):631-7, 1984
- FERNANDES, M.S.; ROSSIELLO, R.O.P. Effects on NH_4^+ and a nitrification inhibition on soil pH and phosphorus uptake by corn (*Zea mays* L.). Cereal Research Communications, 6(21):183-191, 1978.
- FERNANDES, M.S.; SOUZA, S.R. Aquisição de N por plantas. In: I Simpósio Brasileiro sobre Nitrogênio em Plantas, Anais, UFRRJ, 1:252-278, 1990.
- FERRAZ, E.C. Ecofisiologia do arroz. In: Ecofisiologia da produção agrícola. CASTRO, P.R. ed., Piracicaba, SP. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e Fósforo, 1987, 249p.
- FERRAZ, Jr. A. S. L. Estudo do teor de proteína e eficiência de uso de N em cultivares de Arroz (*Oryza sativa* L.). Instituto de Agronomia, UFRRJ, Rio de Janeiro, 1993, Tese de Mestrado.
- FONSECA, J.R.; RANGEL, P.H.N.; BEDENDO, I.P. Características botânicas e agrônômicas de cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.) coletadas no Estado do Maranhão. Boletim de Pesquisa nº1, CENARGEN, 1982. 42p.
- FONTES, P.R.; BARBER, S.A. Crescimento do sistema radicular e cinética de absorção de fósforo pelo tomateiro, afetados por concentrações de fósforo na solução nutritiva. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 19:1203-1210, 1984.
- FRANKLIN, R. E. Effect of Adsorbed on Phosphorus Absorption by Various Plant Species. Agronomy Journal, 62: 214 - 216, 1970.
- FURLANI, A.M.C. Variações em parâmetros de cinética de absorção de fósforo de três linhagens de arroz. Revista Brasileira de Ciência do Solo, 12:77-80, 1988.

- FURLANI, A.M.C.; FURLANI, P.R. Composição e pH de soluções nutritivas para estudos fisiológicos e seleção de plantas em condições nutricionais adversas. Boletim Técnico nº121, Campinas-IAC, SP, 1988.
- GARDINER, D.T.; CHRISTENSEN, N.W.; MYROLD, D.D. A comparison of methods for estimating phosphorus uptake kinetics under steady-state conditions. Journal of Plant Nutrition, 13(9):1079-1093, 1990.
- GEREDÁS, J.; RATCLIFFE, R.G.; SATTELMACHER, B. Relationship between intracellular pH and N metabolism in maize (*Zea mays* L.) roots. Barrow, N.J. ed., Division of Soil, CSIRO, Weitem, Australia, 45:181-184, 1993.
- GENETET, I.; MARTIN, F.; STEWART, G.R. Nitrogen assimilation in mycorrhizas. Plant Physiology, 76:395-399, 1984.
- GIACOMETTI, D.C. Estratégias de coleta e conservação de germoplasma hortícola da America tropical. In: International symposium on germoplasm on horticultural Plants, 1990, p.90-106.
- GLASS, A.D.M.; SIDDIQI, M. Y.; GILES, K.I. Correlations between potassium uptake and hidrogen efflux in Barley varieties. Plant Physiol., 68:457-459, 1981.
- GLASS, A.D.M.; PERLEY, J.E. Varietal differences in potassium uptake by barley. Plant Physiology, 65:160-164, 1980.
- GONZALES-PONCE, R.; SALCS, M.L.; MASON, S.C. Nitrogen use efficiency by winter barley under different climatic conditions. Journal of Plant Nutrition, 16(7):1249-1261, 1993.
- HARLAN, J.R. Crops and Man. Amer. Soc. of Agronomy. Madison, Wisconsin, 1975
- HARLAN, J.R.; WET, J.M.J.; PRICE, E.G. Comparative evolution of cereals. Evolution, 27:311-325, 1973.
- HARLAN, J.R. Agricultural Origins: Centers and Noncenters. Science, 174:468-474, 1971.
- HEDRICH, R.; SCHROEDER, J.I. The physiology of ion channels and electrogenic pumps in higher plants. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 40:539-569, 1989.
- HEISER, C.B. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. Euphytica, 37:77-81, 1988.

- HIRATA, H. Varietal differences of rice phosphorus absorption from phosphorus compounds in soil. J. Plant Nutrition, New York, 9:1997-2005, 1987.
- HOFFAND, E.; BLOEMHOF, H.S; LEFFELAAR, P.A.; FINDENEGG, G.R.; NELEMANS, S.A. Simulation of nutrient uptake by a growing root system considering increasing root density and inter-root competition. Plant Soil, 124:149-155, 1990.
- IBGE, Fundação Instituto de Geografia e Estatística, 1994. Levantamento sistemático da produção agrícola. Pesquisa mensal de revisão e acompanhamento de safras agrícolas do ano civil. Rio de Janeiro, Outubro, 1994.
- JAMES, A.; McDONALD, S.; STANDENBERG, I. Nitrogen supply and control of expansive growth and function in leaves and roots. In: Plant Nutrition. BARROW, N.S. ed. CSIRO, Division of Soils Wenbley, Weitem, Australia, v.45, 1993.
- JARVIS, S.C.; ROBSON, A.D. A comparison of the cation/anion balance of ten cultivars of *Trifolium subterraneum* and their effects on soil acidity. Plant and Soil, 75:235-243, 1983.
- JUNGK, A. Phosphate uptake characteristics of intact root systems in nutrients solution as affected by plants species age and P supply proc 7th. Inter. Collog. Plant Anal. Fert. Pcob., Germany, p.185-196, 1975.
- JUNGK, A.; BARBER, S.A. Plant age and the phosphate uptake characteristics of trimmed and untrimmed corn roots systems. Plant and Soil, 42:227-239, 1975.
- JUNGK, A.; ASHER, C.S.; EDWARDS, D.G.; MEYER, D. Influence of phosphate status on phosphate uptake kinetics of maize (*Zea mays*) and soybean (*Glycine max*). Plant and Soil, 124:175-182, 1990.
- LEE, R.B. Seletivity and kinetics of ion uptake by barley plants following nutrient deficiency. Ann. Bot. , 59:429-444, 1982.
- LEE, R.B.; RUDGE, R.A. Effects of nitrogen defficiency on the absortion of nitrate and ammonium by barley plants. Annals of Botany, 57:471-486, 1986.
- MACHADO, A.M. Cinética da absorção de fosfato em *Stylosanthis guianensis* e *Stylosanthis macrocephala* na presença de alumínio. Viçosa, UFV, Impresa Universitária, 1981, 51p. Tese de Mestrado.
- MACHADO, E.C.; SILVEIRA, J.A.G. Absorção de N e crescimento vegetal. In: I Simpósio Brasileiro sobre Nitrogênio em plantas. Anais, Rio de Janeiro, 2:448-460, 1990.

- MAGALHÃES, J.R.; HUBER, D.M. Ammonium assimilation different plant species as affected by nitrogen form and pH control in solution culture. Fertilizer Research, 21(1):1-6, 1989.
- MAGALHÃES, J.R.; WILCOX, G.E. Tomato growth and composition as influenced by nitrogen form and light intensity. Journal Plant Nutrition, 6(10):847-862, 1983a.
- MAGALHÃES, J.R.; WILCOX, G.E. Tomato growth and nutrient uptake patterns as influenced by nitrogen form and light intensity. J. Plant Nutrition, 6(11):941-956, 1983a.
- MALAVOLTA, E. O nitrogênio: Manual de química agrícola, nutrição de plantas e fertilidade do solo. Editora Agronômica Ceres Ltda., São Paulo, 1976. 258p.
- MALAVOLTA, E. Elementos de nutrição mineral de plantas. Editora Agronômica Ceres Ltda., São Paulo, 1980. 251p.
- MARRÈ, E. Fusicoccin: A tool in plant physiology. Ann. Rev. Plant Physiol. 30 : 273-288, 1979.
- MARTI, H.R.; MILLS, H.A. Nutrient uptake and yeild of sweet pepper as affected by stage of development and N form. J. Plant Nutri., 14(11):1165-1175, 1991a.
- MARTI, H.R.; MILLS, H.A. Calcium uptake e concentration in bell pepper plants as influenced by nitrogen form and stages of development. J. Plant Nutrition, 14(11):1177-1185, 1991b.
- MARTINEZ, H.E.P.; NOVAIS, R.F.; RODRIGUES, L.A.; SACRAMENTO, L.V.S. Comportamento de variedades de soja cultivadas em diferentes doses de fósforo e ajustes morfológicos de planta. Revista Brasileira de Ciências do Solo, Campinas, 17:231-238, 1993.
- MARTINEZ, H.E.P.; NOVAIS, R.F.; SACRAMENTO, L.V.S.; RODRIGUES, L.A. Comportamento de variedades de soja cultivadas sob diferentes níveis de fósforo: II Translocação do fósforo absorvido e eficiência nutricional. Revista Brasileira de Ciências do Solo, Campinas, 17:239-244, 1993.
- MARTINEZ, V.; CERDÁ, A. Influence of N source on rate of Cl, N e K uptake by cucumber seedlings in saline condition. Journal Plant Nutrition, 12(8):971-983, 1989.

- MENDONÇA, M.L.S. Estudos dos mecanismos de tolerância ao alumínio e sua variabilidade genotípica em arroz (*Oryza sativa* L.). Instituto de Agronomia, UFRRJ, Rio de Janeiro, 1991, Tese de Mestrado.
- MENELIK, G.; RENEAU, R.B. Jr; MARTINS, D.C.; SIMPSON, T.W. Yield and elemental composition of wheat grain as influenced by source and rate of nitrogen. J. Plant Nutr., 14(2):205-217, 1991.
- MENGEL, D.B.; BARBER, S.A. Rate of nutrient uptake per unit of root under field conditions. Agronomy Journal, 66:399-402, 1974.
- MENGEL, K.; KIRKBY, E.A. Principles of plant nutrition. International Potash Institute, 4^a ed., 1987. 655p.
- MIDDLETON, K.R.; SMITH, G.S. A comparison of Ammoniacal and nitrate nutrition of perennial ryegrass through a thermodynamic model. Plants and Soil, 53:487-504, 1979.
- MOLINO, M.M. Relationship between wheat grain protein percentage and grain yield, plant growth, and nutrition at anthesis. Journal Plant Nutrition, 15(2):169-178, 1992.
- NAYAR, N.M. Origin and cytogenetics of rice. Adv. Genetic, 17:153-292, 1973.
- NEVES, M.C.P.; FRANCO, A.A. Fixação biológica de nitrogênio em plantas. In: FERNANDES, M.S. ed., Simpósio Brasileiro sobre Nitrogênio em Plantas, UFRRJ, Rio de Janeiro, v.1, p.181-251, 1990.
- NOVOA, R.; LOOMIS, R.S. Nitrogen and plant production. Plant and Soil, 58(1):177-204, 1981.
- NYE, P.H. Soil properties controlling the supply of nutrients to the root surface. In: Soil root interface. London, Academic Press, 1979. p.39-49.
- NYE, P.H. Changes of pH in the rhizosphere induced by roots. Plant and Soil, 61:7-26, 1981.
- OKA, H.I. Experimental studies on the origin of cultivated rice. Evolution, 25:356-369, 1974.
- OLMOS, J.J.L.; CAMARGO, M.N. Ocorrência de alumínio tóxico nos solos do Brasil, sua caracterização e distribuição. Ciência e Cultura, 28: 171-180, 1976.
- POSTGATE, J. Fixação do nitrogênio. Ed. EPV, São Paulo, Temas de Biologia, v.32, 1989, 84p.

- PORTAS, C.A.M.; TAYLOR, H.M. Growth and survival of young plant roots in dry soil. Soil Science, 121:170-175, 1976.
- QUEROL, D. Recursos genéticos, nosso tesouro esquecido: Abordagem Técnica e Socio-económica. QUEROL, D. ed. AS-PTA, Rio de Janeiro, 1993. 206p.
- RAO, K.P.; RAINS, O.W. Nitrate absorption by barley: kinetics and energetics. Plant Physiol., 57:55-58, 1976.
- RAVEN, J.A. Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: a cost-benefit analysis in relation to efficiency of use of energy nitrogen and water. New Phytol., 101:25-77, 1985.
- RAVEN, J.A.; SMITH, F.A. Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants in relation to intracellular pH regulation. New Physiol., 75:415-431, 1976.
- REA, P.A.; SANDERS, D. Tonoplast energization: Two H⁺-pumps, one membrane. Physiology Plant, 71:131-141, 1987.
- REINBOTT, T.M.; BLEVINS, D.G. Phosphate interaction with uptake and leaf concentration of magnesium, calcium and potassium in winter wheat seedlings. Agrom Journal, 83:1043-1046, 1991
- RORISON, I.H. The effect of extreme soil acidity on the nutrient uptake and physiology of plants. In: Acid sulphate soils. v.1, DOST, H. ed., Inst. Lond. Reclamation and Improvement, Wageningen, p.223-256, 1973.
- RUIZ, H.A. Estimativa dos parâmetros cinéticos em kM e V_{máx} por uma aproximação gráfico-matemática. Revista Ceres. 32:79-84, 1985.
- RUIZ, H. A. ; FERNANDES FILHO, E. I. CINÉTICA. Software para estimar as constantes V_{máx} e kM da equação de Michaelis-Menten. XX Reunião Brasileira de Fertilidade do Solo e Nutrição de Plantas. Anais. Piracicaba - SP, 26-31, 1992, p.124-125.
- SANDERS, O. Kinetic modeling of plant and fungal membrane transport systems. Ann. Rev. Plant Physiol and Plant Mol. Biol.. 41:77-107, 1990.
- SATTELMACHER, B. ; KLOTZ, F. ; MARSSCHNER, H. Influence of nitrogen level on root growth and morphology of two potato varieties differing in nitrogen acquisition. Plant and Soil, V. 23, N°2, 131-137, april, 1990.

- SCHENK, M.K.; BARBER, S.A. Root characteristics of corn genotypes as related to P uptake. Agronomy Journal, 71:921-924, 1979.
- SERRANO, K. Structure and function of plasma membrane ATPase. Ann. Rev. Plant Mol. Biol., 40:61-94, 1989.
- SIDDIQI, M.H.; GLASS, A.D.M.; RUTH, T.J.; FERNANDO, M. Studies of the regulation of nitrate influx by barley seedlings using $^{13}\text{NO}_3^-$. Plant Physiol., 90:806-813, 1989.
- SILVA, F.L.I.M.; MAGALHÃES, J.R. Análise de sensibilidade dos parâmetros utilizados na simulação de absorção de fósforo pelo tomateiro, como modelo matemático de CUSHMAN-BARBER. Revista Brasileira de Ciência do Solo, 13:315-320, 1989.
- SILVA F.L.I.M.; MAGALHÃES, J.R.; BARBER, S.A. Absorção de potássio por milho doce, predita por simulação. Pesq. Agrop. Bras., Brasília, 26(3):431-438, 1991
- SILVEIRA, A.P.D.; CARDOSO, E.J.B.N. Influência da micorriza V.A nos parâmetros cinéticos de absorção de P, no crescimento e nutrição do feijoeiro em dois estágios do ciclo da planta. In: IV Reunião Brasileira sobre Micorrizas, Programas e Resumos, Mendes-RJ, p.145, 1991a.
- SILVEIRA, A.P.D.; CARDOSO, E.J.B.N. Efeito da micorriza Vesículo-arbuscular nos parâmetros cinéticos de absorção pela soja tolerante e intolerante a Al. In: IV Reunião Brasileira sobre Micorrizas, Programas e Resumos, Mendes-RJ, p.169, 1991b.
- SIQUEIRA, J.O.; FRANCO, A.A. Biotecnologia do solo: fundamentos e perspectivas, Brosílica, MEC, ESAL, FAEPE, ABEAS, 1988. 235p.
- SOUZA, S.R. Teor e qualidade das proteínas do arroz com aplicação foliar e no solo de URAN. Itaguaí, UFRRJ, 1990, 98p. Tese de Mestrado.
- SUTCLIFFE, J.F. As plantas e os sais minerais. Editora UPV, São Paulo, Temas de Biologia, v.33, 1989, 80p.
- STEINGROBE, B.; SCHENK, M.K. Simulation of the maximum nitrate inflow (Imax) of lettuce (*Lactuca sativa* L.) grown under fluctuating climatic conditions in the greenhouse. Plant Nutrition, 177-180. 1993.

- SWIADER, J.M.; CHYAN, J.; SPLITTSTOESSER, W.E. Genotypic differences in nitrogen uptake, dry matter production, and nitrogen distribution in pumpkins (*Curcubita moschata* Poir). Journal of Plant Nutrition, 14(5):511-524, 1991.
- SZE, H. H^+ -Translocating ATPase of the plasma membrane and tonoplast of plant cells. Physiology Plant, 61:683-691, 1984.
- TACHIBANA, J.; OHTA, Y. Root surface area, as a parameter in relation to water and nutrient uptake by cucumber plant. Soil Science Plant Nutrition, 29(3):387-392, 1983.
- TAYLOR, R. M.; FENN L. B.; PETY C. The influence of calcium on growth of selected vegetable species in the presence of ammonium-nitrogen. J. Plant. Nutr., 8:1013-1023.
- TEDESCO, M.J. Extração simultânea de N, P, K, Ca e Mg em tecido de planta por digestão por H_2O_2 - H_2SO_4 UFRGS, 1982. 23p.
- TESTER, M. Plant ion channels: whole-cell and single-channel studies. New Phytol., 144: 305-340, 1990.
- TEIXEIRA, S.M.; SANINT, L.R. O arroz no Brasil In: Arroz de sequeiro. Informe Agropecuário, Belo Horizonte, 14(161):5-9, 1989.
- TEO, Y.H.; BEYCOUTY, A.; GBUR, E.E. Nitrogen, phosphorus and potassium influx kinetic parameters of three rice cultivars. Journal of Plant Nutrition, 15(4):435-444, 1992.
- THIBAUD, J.B.; SOLER, A.; GRIGNON, C. H^+ and K^+ electrogenic exchanges in corn roots. Plant Physiol. 81:847-853, 1986.
- THOMSON, B.O.; CLARKSON, D.T.; BRAIN, P. Kinetics of phosphorus uptake by the germ-tubes of Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. New Phytol., 116:647-653, 1990.
- URQUIAGA, S.; BODDEY, R.M.; ALVES, B.J.R.A. Dinâmica do N no solo. In: FERNANDES, M.S. ed., Simpósio Brasileiro sobre Nitrogênio em Plantas, UFRRJ, Rio de Janeiro, v.1, p.181-251, 1990.
- URQUIAGA, S.; LIBARDI, P.L.; REICHARDT, K.; PADOVESE, P.P.; MORAES, S.O.; VICTORIA, R.L. Estudo da mineralização do ^{15}N orgânico num oxisol (LE) e sua absorção por uma gramínea (*Melinis minutiflora* Beauv). In: Coloquio Regional sobre Matéria Orgânica do Solo, Anais, Piracicaba, p.197-207, 1982.

VAHL, L.C.; ANGHINONI, I.; VOLKWEISS, S.J. Cinética de absorção de potássio afetado por ferro, cálcio e magnésio em genótipos de arroz de diferentes sensibilidade à toxicidade de ferro. Revista Brasileira de Ciência do Solo, Campinas, 17:269-273, 1993.

VALE, F.R. Efeito do alumínio sobre a cinética de absorção de nitrato, amônio e fosfato em milho (*Zea mays* L.) e em clone de eucalipto (*Eucalyptus alba*). Viçosa, UFV, 1982. 71p. Tese de Mestrado.

VILELA-MORALES, E.A. Biodiversidade e germoplasma. Goiânia: EMBRAPA/Cenargem-CBAB, 1993. 17p.

VILELA, L. ; ANCHINONI, I. Morfologia do sistema radicular e cinética de absorção de fósforo em cultivares de soja afetados pela interação alumínio-fósforo. Rev. Bras. Ci. Solo., Campinas, 8:209-213, 1984.

YEMM, E.W.; COCKING E.C. The determination of amino-acids with ninhydrin. Analyst, 80:209-213, 1955.

YOUNGDALL, L. J. Method for the estimation of nutrient uptake kinetic parameters using nonparametric statistics. Journal of Plant Nutrition, 11(3): 321-331, 1988.

YOUNGDALL, L.J.; PACHEGO, R.; STREET, J. J.; VLEK P. L. G. The kinetics of ammonium and nitrate uptake by young rice plants. Plant Soil, 69:225-232, 1982.

LISTA DE ABREVIATURAS:

C_{min} = Concentração mínima.

k_M = Constante de Michaelis-Menten.

I = Influxo líquido de nutrientes.

μM = Micromolar.

mM = Milimolar.

pM = Picomolar.

$V_{m\acute{a}x}$ = Velocidade máxima de absorção.