

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

ABSORÇÃO E ASSIMILAÇÃO DOS ÍONS AMÔNIO E NITRATO E OS SEUS
EFEITOS SOBRE O CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DE CEVADA E
ARROZ EM SOLUÇÃO NUTRITIVA

Naracelis Poletto
Engenheira Agrônoma/UFSM

Tese apresentada como um dos requisitos
à obtenção do Grau de Doutor em Fitotecnia
Área de Concentração Plantas de Lavoura

Porto Alegre (RS), Brasil
Agosto de 2008

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

*Aos meus pais, Dona Edy e Seu
Antônio, exemplos de vida,
honestidade e caráter,*

OFEREÇO E DEDICO

AGRADECIMENTOS

Aos inúmeros **co-autores** deste trabalho, cujas contribuições científicas e pessoais foram essenciais para a realização e conclusão desta tese, meus sinceros agradecimentos. Dentre todos os co-autores, alguns merecem especial atenção...

Ao professor Claudio Mario Mundstock, que em suas atribuições como mestre, soube de forma única orientar, discutir e acompanhar todas as etapas deste trabalho, tornando-se além de orientador e amigo, exemplo de profissionalismo e dedicação...

Ao funcionário Adroaldo, cujo auxílio prestado foi indispensável durante toda a trajetória experimental, minha admiração, respeito e gratidão.

Aos membros da banca examinadora, Dr. Sírio Wiethölter, Dr. Humberto Bohnen e, em especial ao Dr. Luís Mauro Rosa, pelas contribuições e sugestões.

Ao professor Christian Bredemeier, pela parceria, amizade e auxílio na condução dos trabalhos.

Aos amigos e colegas de longa jornada, Daniel Santos Grohs, Michael Manzurana e Alexandre Tadeu Piana que acompanharam de perto boa parte da execução dos experimentos, parceiros de várias manhãs e tardes no “calorzinho da estufa”, parceiros de discussão, de risada...Valeu galera!!

Aos colegas de curso, Fabiane Pinto Lamego, Franceli Kulcheski, Divanilde Guerra, Paula Wiethölter, Tatiana Terra, Anderson Nunes, Éverton Brenner, Mércio Strieder, Ionara Conterato e Nair Dahmer, os quais além de companheiros de laboratório e estudo, parceiros de almoço no RU, tornaram-se grandes amigos...Valeu pela torcida e apoio!!!!

Aos amigos “trilheiros”, às amigas do “futis” e amigas de moradia, pela parceria e momentos agradáveis de descontração... Valeu povo!!

Ao meu “mano véio do coração” Rodrigo Saldanha de Abreu, que através da sua simplicidade, amizade, apoio e alegria dentro e fora da estufa e do laboratório, contribuiu de forma grandiosa durante estes quatro anos de convívio....

Às “manas véia”, Tati Marcondes, Suzana Peripolli, Cleusa Bianchi, Taíse Manhabosco e Fabiana Ferreira, amigas incondicionais e inesquecíveis que estiveram sempre presentes em todos os momentos, de alegria ou de tristeza, apoiando e incentivando... seguiremos juntas!!!

Ao meu “porto seguro”, Agenor... Te tornaste ao longo de toda essa jornada especial e único, pela tua cumplicidade, companheirismo, compreensão e apoio, fundamentais durante esta trajetória...Te amo!!!

Finalmente aos meus pais, Dona Edy e Seu Antônio e a minha irmã Elis Rejane, pela credibilidade, apoio e incentivo a seguir em frente. Vocês são exemplos de luta, de perseverança e otimismo que levarei sempre comigo... Amo vocês e obrigada por tudo sempre!!!

À Deus, por permitir que eu cruzasse com todas estas pessoas...

Ao CNPq pela bolsa concedida.

Naracelis Poletto

ABSORÇÃO E ASSIMILAÇÃO DOS ÍONS AMÔNIO E NITRATO E OS SEUS EFEITOS SOBRE O CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DE CEVADA E ARROZ EM SOLUÇÃO NUTRITIVA¹

Autor: Naracelis Poletto

Orientador: Claudio Mario Mundstock

RESUMO

A disponibilidade dos íons NH_4^+ e NO_3^- em concentrações e proporções desbalanceadas entre si no solo pode interferir na absorção e assimilação do N de forma distinta entre plantas alterando o seu crescimento e desenvolvimento. O presente trabalho objetivou caracterizar esta dinâmica do N pelas culturas de arroz e de cevada supridas com distintas concentrações e proporções destes íons. Para isso foram conduzidos sete experimentos em sistema hidropônico e dois em meio estéril na casa de vegetação da Faculdade de Agronomia da UFRGS, nos anos de 2005 a 2007. Quatro experimentos (três com aeração na solução) foram conduzidos com a cultivar de cevada MN 698 e cinco experimentos (quatro sem aeração na solução e um com aeração na solução) foram conduzidos com a cultivar de arroz IRGA 417. Os tratamentos constaram de uma testemunha (sem N) e de cinco concentrações de N (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) sendo que em cada concentração foram distribuídas cinco proporções entre as formas dos íons NH_4^+ e NO_3^- sendo elas: 100% NH_4^+ ; 75% NH_4^+ e 25% NO_3^- ; 50% NH_4^+ e 50% NO_3^- ; 25% NH_4^+ e 75% NO_3^- ; 100% NO_3^- . A baixa atividade das enzimas NAR (reductase do nitrato) e GS (sintetase da glutamina) na parte aérea e raízes de arroz e de cevada com o aumento no suprimento de N contribuiu para o incremento no conteúdo de N mineral livre (NH_4^+ e NO_3^-) na raiz e parte aérea das culturas. O fornecimento de N sob as formas amoniacal e nítrica promoveu incremento no N acumulado pela biomassa resultando em maior desenvolvimento foliar do colmo principal (CP), maior frequência e sincronismo dos afilhos emitidos com o CP e maior rendimento de biomassa em relação ao suprimento de N nas formas isoladas. O suprimento crescente de N sob a forma amoniacal resultou em absorção e acúmulo de NH_4^+ livre na raiz e parte aérea das plantas o que reduziu o crescimento e o desenvolvimento das plantas das duas culturas ocasionando senescência em plantas de arroz. O incremento na assimilação do N absorvido com o suprimento de NO_3^- em mistura com NH_4^+ contribuiu para a redução no conteúdo de NH_4^+ livre na raiz e parte aérea e, conseqüentemente, promoveu o crescimento e o desenvolvimento das plantas de cevada e de arroz.

¹Tese de Doutorado em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (150p.) Agosto, 2008.

AMMONIUM AND NITRATE ABSORPTION AND ASSIMILATION AND THEIR EFFECTS ON GROWTH AND DEVELOPMENT OF BARLEY AND RICE IN NUTRIENT SOLUTION¹

Author: Naracelis Poletto
Adviser: Claudio Mario Mundstock

ABSTRACT

The unbalanced concentration and proportion of ammonium (NH_4^+) and nitrate (NO_3^-) ions in the soil may affect N (nitrogen) absorption and assimilation in plant species, thus influencing their growth and development. Nitrogen (N) dynamics in rice and barley crops induced by varying the concentration and ratio of the above mentioned ions was the aim of the present work. Seven sets of experiments were carried out in a hydroponic system and two sets in a sterile environment, in a greenhouse at UFRGS in Porto Alegre, RS, between 2005 and 2007. Four experiments (three in aerated conditions) were carried out with MN 698 barley cultivar and five experiments (one in aerated conditions) were carried out with IRGA 417 rice cultivar. Treatments consisted of basic Hoagland nutrient solution with five distinct N concentrations (1, 5, 10, 20 and 30 mmol L^{-1}). For each concentration five different ratios of ammonium and nitrate ions were used: 100% NH_4^+ ; 75% NH_4^+ and 25% NO_3^- ; 50% NH_4^+ and 50% NO_3^- ; 25% NH_4^+ and 75% NO_3^- ; 100% NO_3^- . NAR and GS enzymes showed low activity in shoots and roots in both rice and barley with increased N availability which was also responsible for the high amount of free mineral N found in the shoots and roots of these crops. The supply of both NH_4^+ and NO_3^- compared with any single ion increased the amount of N in the plant biomass. It also led to a greater rate of main-stem leaf development, frequency and synchronism between main-stem and tillers leaf and increase in the amount of plant biomass. The supply of N in the form of NH_4^+ or NO_3^- resulted in free ammonium accumulation in roots and shoots and also reduced growth and development of the barley and rice plants, sometimes causing plant death in the case of rice. A mixed supply of ammonium and nitrate and contributed to the reduction of the free ammonium content in roots and shoots and promoted growth and development of the barley and rice crops.

¹Doctoral thesis in Agronomy, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (150p.) August, 2008.

SUMÁRIO

	Página
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	5
2.1 Formas de N no solo.....	5
2.2 Absorção radical do NH_4^+ e NO_3^-	6
2.3 Metabolização do NH_4^+ e NO_3^-	8
2.4 Espécies sensíveis ao NH_4^+ - toxidez por NH_4^+	10
2.4.1 pH da rizosfera	12
2.4.2 Necessidade de fotoassimilados – custo de carbono.....	13
2.4.3 Metabolismo celular e balanço iônico.....	15
2.4.4 Ciclagem de NH_4^+	16
2.4.5 Produção de espécies reativas de oxigênio (reactive oxygen species - ROS).....	17
2.5 Espécies tolerantes ao NH_4^+ - metabolismo do NH_4^+	19
2.6 Balanço entre concentrações dos íons NH_4^+ e NO_3^-	20
2.7 Metabolismo do NO_3^-	22
3. MATERIAL E MÉTODOS	26
3.1 Experimentos em sistema hidropônico	26
3.1.1 Experimentos com concentrações e proporções de NH_4^+ e NO_3^- ..	26
3.1.1.1 Tratamentos e delineamento experimental.....	27
3.1.1.2 Técnicas e procedimentos experimentais	28
3.1.1.3 Avaliações.....	30
a) Desenvolvimento foliar	31
b) Rendimento de biomassa.....	32
c) Conteúdo de N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) e de N total (N acumulado na biomassa).....	32
d) Atividade das enzimas redutase do nitrato e sintetase da glutamina.....	33
3.1.2 Experimentos de reversibilidade.....	34
3.1.2.1 Tratamentos e delineamento experimental.....	34
3.1.2.2 Técnicas e procedimentos experimentais	36
3.1.2.3 Avaliações.....	37
3.2 Experimentos em condições estéreis (meio de cultura).....	37
3.2.1 Experimentos 8 e 9.....	37
3.2.1.1 Tratamentos e delineamento experimental.....	37
3.2.1.2 Técnicas e procedimentos experimentais	38

3.2.1.3 Avaliações.....	38
3.3 Análise estatística	39
4. RESULTADOS	40
4.1 Efeito dos íons NH_4^+ e NO_3^- supridos em solução nutritiva	40
4.1.1 Desenvolvimento foliar do colmo principal	40
4.1.2 Frequência e sincronismo dos afilhos emitidos com o colmo principal	48
4.1.3 Rendimento de biomassa (parte aérea e raízes).....	65
4.1.4 Acúmulo de N na parte aérea e raízes	68
4.1.5 Conteúdo de N mineral (NH_4^+ + NO_3^-) na parte aérea e raízes	72
4.2 Efeito do suprimento de NH_4^+ e NO_3^- em meio estéril.....	79
4.3 Atividade das enzimas redutase do nitrato e sintetase da glutamina...	80
4.4 Crescimento e desenvolvimento das plantas de arroz e de cevada em resposta a alteração da solução inicial (reversão)	84
4.4.1 Desenvolvimento foliar do colmo principal	85
4.4.2 Frequência e sincronismo dos afilhos emitidos com o colmo principal	86
4.4.3 Rendimento de biomassa e acúmulo de N na parte aérea e raízes	94
5. DISCUSSÃO	100
5.1 Efeitos da ausência dos íons NH_4^+ e NO_3^- na solução nutritiva	102
5.2 Efeitos do suprimento de N na forma amoniacal na solução nutritiva ..	105
5.2.1 Efeitos da baixa concentração de NH_4^+ (1 mmol L^{-1}).....	106
5.2.2 Efeitos das concentrações crescentes de NH_4^+ (5 a 30 mmol L^{-1})	109
5.3 Efeitos do suprimento de NH_4^+ e NO_3^- na solução nutritiva	117
5.3.1 Efeitos da baixa concentração de NH_4^+ e NO_3^- (1 mmol L^{-1})	117
5.3.2 Efeitos das concentrações crescentes de NH_4^+ e NO_3^- (5 a 30 mmol L^{-1})	118
5.4 Efeitos do suprimento da forma nítrica na solução nutritiva.....	125
6. CONCLUSÕES.....	128
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	130
8. APÊNDICE	146
9. VITA.....	151

RELAÇÃO DE TABELAS

	Página
1. Concentração dos macronutrientes em solução nutritiva com distintas concentrações e proporções entre os íons NH_4^+ e NO_3^- . Porto Alegre, RS. 2005.....	29
2. Concentrações de N (mmol L^{-1}) e proporções de NH_4^+ e NO_3^- fornecidos antes (iniciais) e após (finais) a visualização das alterações no crescimento e desenvolvimento das plantas. Porto Alegre, RS. 2006....	35
3. Percentagem de plantas da cultivar de cevada MN 698 que emitiram os afilhos A_1 e A_2 , quando submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva, aos 14 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	49
4. Percentagem de plantas da cultivar de cevada MN 698 que emitiram os afilhos A_1 , A_2 e A_3 , quando submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva, aos 24 dias cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.....	50
5. Percentagem de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 que emitiram os afilhos A_1 e A_2 quando submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva sem aeração, aos 17 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	53
6. Percentagem de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 que emitiram os afilhos A_1 , A_2 , A_3 e A_4 quando submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	54
7. Sincronismo (%) dos afilhos A_1 e A_2 com o CP em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) de N e proporções (100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva, aos 14 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	57

8. Sincronismo (%) dos afilhos A ₁ , A ₂ e A ₃ com o CP em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	58
9. Sincronismo (%) dos afilhos A ₁ e A ₂ com o CP em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 17 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.....	60
10. Sincronismo (%) dos afilhos A ₁ , A ₂ , A ₃ e A ₄ com o CP em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	61
11. Rendimento de biomassa (mg planta ⁻¹) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (10 e 20 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0 e 75:25) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva com aeração (CA) e sem aeração (SA), aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005/2006.....	68
12. N mineral (NH ₄ ⁺ e NO ₃ ⁻) (mg kg ⁻¹ MS) na semente das cultivares de arroz IRGA 417 e de cevada MN 698. Porto Alegre, RS. 2006.....	74
13. N mineral (NH ₄ ⁺ e NO ₃ ⁻) (mg kg ⁻¹ MS) na parte aérea e raízes de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (10 e 20 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0 e 75:25) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva com aeração (CA) e sem aeração (SA), aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005/2006.	78
14. Comprimento (cm) da 1 ^a , 2 ^a e 3 ^a folhas e número de folhas (unidades Haun) das plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (5 e 20 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 25:75 e 100:0) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em meio de cultura, aos 17 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2007.	79
15. Comprimento (cm) da 1 ^a , 2 ^a , 3 ^a e 4 ^a folhas e número de folhas (unidades Haun) de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (5 e 20 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 25:75 e 100:0) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em meio de cultura, aos 20 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2007.	80
16. Média da atividade das enzimas GS (μmol γ glutamil min ⁻¹ g ⁻¹ MF) e NAR (μmol NO ₂ ⁻ h ⁻¹ g ⁻¹ MF) em plantas de arroz e de cevada. Porto Alegre, RS. 2007.	84

17. Percentagem de plantas da cultivar de cevada MN 698 que emitiram os afilhos A ₁ , A ₂ e A ₃ quando submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L ⁻¹) e proporções 1 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 25:75) e 2 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva, aos 16, 22 e 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.	90
18. Sincronismo (%) dos afilhos emitidos A ₁ , A ₂ e A ₃ em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L ⁻¹) e proporções 1 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 25:75) e 2 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva, aos 16, 22 e 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.	91
19. Número de afilhos por planta e número de colmos potencialmente produtivos/bandeja em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L ⁻¹) e proporções 1 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 25:75) e 2 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva, aos 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.	92
20. Percentagem de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 que emitiram os afilhos A ₁ , A ₂ , A ₃ e A ₄ quando submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L ⁻¹) e proporções 1 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 25:75) e 2 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva sem aeração, aos 10, 14 e 26 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.	93
21. Sincronismo (%) dos afilhos emitidos A ₁ , A ₂ , A ₃ e A ₄ em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L ⁻¹) e proporções 1 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 25:75) e 2 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva sem aeração, aos 10, 14 e 26 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.	95
22. Número de afilhos por planta e número de colmos potencialmente produtivos/bandeja em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L ⁻¹) e proporções 1 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 25:75) e 2 (NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva sem aeração, aos 26 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.	96

RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
1. Emissão de folhas pelo CP (unidades Haun) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva, durante 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	42
2. Número de folhas emitidas pelo CP (unidades Haun) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	43
3. Emissão de folhas pelo colmo principal (CP) (unidades Haun) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva sem aeração, durante 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	45
4. Emissão de folhas pelo colmo principal (CP) (unidades Haun) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (10 e 20 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0 e 75:25) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva com aeração (CA) e sem aeração (SA), durante 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005/2006.	46
5. Número de folhas emitidas pelo colmo principal (CP) (unidades Haun) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005. .	47
6. Número de afilhos emitidos em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	51

7. Número de afilhos emitidos em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	55
8. Número de colmos potencialmente produtivos/bandeja em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.....	63
9. Número de colmos potencialmente produtivos/bandeja em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	64
10. Rendimento de biomassa (mg planta ⁻¹) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.....	66
11. Rendimento de biomassa (mg planta ⁻¹) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0, 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.....	67
12. N acumulado (mg planta ⁻¹) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	70
13. N acumulado (mg planta ⁻¹) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.	71
14. N mineral (NH ₄ ⁺ e NO ₃ ⁻) (mg kg ⁻¹ MS) na raiz de plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L ⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.....	73

15. N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) (mg kg^{-1} MS) na parte aérea de plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005. 75
16. N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) (mg kg^{-1} MS) na raiz de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005. 76
17. N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) (mg kg^{-1} MS) na parte aérea de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005. 77
18. Atividade das enzimas NAR ($\mu\text{mol NO}_2^- \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ MF) e GS ($\mu\text{mol } \gamma \text{ glutamil min}^{-1} \text{ g}^{-1}$ MF) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1 e 10 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva, aos 22 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2007..... 82
19. Atividade das enzimas NAR ($\mu\text{mol NO}_2^- \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ MF) e GS ($\mu\text{mol } \gamma \text{ glutamil min}^{-1} \text{ g}^{-1}$ MF) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1 e 10 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva sem aeração, aos 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2007. 83
20. Emissão de folhas (antes e após a reversão) e número total de folhas emitidas pelo CP (unidades Haun) (após reversão) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L^{-1}) e proporções 1 ($\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ de 25:75) e 2 ($\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ de 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva, durante 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006. 87
21. Emissão de folhas (antes e após a reversão) e número total de folhas emitidas pelo CP (unidades Haun) (após a reversão) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L^{-1}) e proporções 1 ($\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ de 25:75) e 2 ($\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ de 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva sem aeração, durante 26 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006. 88

22. Rendimento de biomassa e N acumulado (mg planta^{-1}) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L^{-1}) e proporções 1 ($\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ de 25:75) e 2 ($\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ de 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva, aos 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006. 97
23. Rendimento de biomassa e N acumulado (mg planta^{-1}) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L^{-1}) e proporções 1 ($\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ de 25:75) e 2 ($\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ de 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva sem aeração, aos 26 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006. 99
24. Representação do padrão de absorção e assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas supridas com essas duas formas de N. GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS1: sintetase da glutamina citosólica; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintase do glutamato; T: transportador; C: canal. 101
25. Representação do padrão de assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas sem suprimento de N. GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintase do glutamato. 103
26. Representação do padrão de absorção do NH_4^+ e assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas com suprimento de 1 mmol L^{-1} de NH_4^+ . GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS1: sintetase da glutamina citosólica; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintase do glutamato; T: transportador. 107
27. Representação do padrão de absorção do NH_4^+ e assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas de cevada (A) e de arroz (B) com alto suprimento de NH_4^+ (10 mmol L^{-1}). GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS1: sintetase da glutamina citosólica; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintase do glutamato; T: transportador; C: canal; E: efluxo. 110
28. Representação do padrão de absorção e assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas supridas com essas duas formas de N. GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS1: sintetase da glutamina citosólica; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintase do glutamato; T: transportador; C: canal. 119

29. Representação do padrão de absorção do NO_3^- e assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas supridas com NO_3^- . GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS1: sintetase da glutamina citosólica; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintase do glutamato; T: transportador. 126

1 INTRODUÇÃO

O amônio (NH_4^+) e o nitrato (NO_3^-) são as principais formas químicas de nitrogênio (N) mineral presentes no solo. A dinâmica dos íons NH_4^+ e NO_3^- implica em freqüentes variações na concentração e proporção destes no solo que podem ocorrer entre regiões e estações de crescimento e durante a estação de crescimento das culturas. Elas são decorrentes, em grande parte, da distinta natureza química entre eles e intensificadas, principalmente, pelas condições climáticas de uma determinada região (temperatura e precipitação), pela ação de microrganismos específicos do ciclo do N e pelo manejo empregado ao solo.

No Rio Grande do Sul, a cevada (*Hordeum vulgare*) é cultivada em solos bem drenados sob plantio direto e o desenvolvimento das plantas ocorre nas estações outono, inverno e primavera. O não revolvimento do solo associado ao decréscimo da temperatura do solo e freqüentes precipitações pluviais vem ao longo dos anos, favorecendo a predominância no solo do íon NH_4^+ sobre o NO_3^- durante o ciclo de cultivo da cevada. Também no Rio Grande do Sul o cultivo de arroz (*Oryza sativa*) é realizado em áreas agrícolas alagadas e o NH_4^+ é a forma predominante de N no solo sendo que o seu acúmulo se deve, principalmente, à condição de anaerobiose nessas áreas. Embora os solos alagados sejam predominantemente anaeróbicos, as condições de aerobiose podem ocorrer com freqüência na rizosfera das plantas de arroz. Em razão

disso, pode ocorrer a oxidação do NH_4^+ para NO_3^- na rizosfera e durante o ciclo de cultivo de arroz há a disponibilidade dessas duas formas de N para as plantas.

A cevada, assim como a maioria das culturas comerciais (soja, milho, feijão e trigo), absorve preferencialmente o NO_3^- apresentando sintomas de toxidez quando o NH_4^+ é a forma predominante de N no sistema. Já, em relação ao arroz há divergências se o suprimento e absorção de NH_4^+ é a forma preferencial de N para essa cultura.

Assim, a distinta capacidade das culturas em absorver e assimilar as formas de N deve ser considerada nos sistemas de cultivo, pois as variações freqüentes nas concentrações e proporções dos íons NH_4^+ e NO_3^- durante o ciclo de desenvolvimento destas culturas, podem interferir no crescimento e no desenvolvimento das plantas. O suprimento de N às plantas, principalmente através da sua forma e concentração preferencial de absorção, é essencial para a manutenção dos processos metabólicos como a síntese de aminoácidos e proteínas e a formação de novas estruturas (folhas e raízes).

A disponibilidade tanto do NH_4^+ quanto do NO_3^- em proporções desbalanceadas e quantidades extremas para as culturas de cevada e de arroz pode afetar o crescimento e desenvolvimento das plantas pela interferência direta na assimilação do N, na produção de biomassa, emissão de folhas e afilhos e redução do potencial produtivo das plantas. Entretanto, a magnitude das alterações no crescimento e desenvolvimento das culturas de cevada e de arroz com o suprimento de diferentes concentrações e proporções dos íons NH_4^+ e NO_3^- ainda não está esclarecida para estas culturas e para as condições de cultivo do Rio Grande do Sul.

A seguinte hipótese foi testada no presente trabalho:

O aumento na concentração de NH_4^+ ocasiona a absorção e o acúmulo contínuo desse íon no interior de células radicais e foliares em nível tóxico, interferindo no crescimento e desenvolvimento das plantas de cevada, porém sem efeitos prejudiciais para plantas de arroz.

Para testar a hipótese o presente trabalho teve os seguintes objetivos:

- 1) Caracterizar a dinâmica de absorção e assimilação de N pelas plantas de cevada e arroz quando é incrementada a concentração dos íons NH_4^+ e NO_3^- em solução.
- 2) Caracterizar os possíveis efeitos deletérios do íon NH_4^+ sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas.
- 3) Identificar os locais de assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- absorvidos e associá-los com o estímulo ao crescimento e desenvolvimento.
- 4) Identificar em plantas de arroz a eficiência do sistema de absorção e assimilação do NO_3^- em relação ao NH_4^+ .

Com estes objetivos foram adotadas as seguintes estratégias experimentais:

- Caracterização dos efeitos do suprimento dos íons NH_4^+ e NO_3^- em distintas concentrações e proporções sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas no período do afilhamento.
- Identificação dos possíveis sintomas foliares (manchas, clorose e necrose) em plantas cultivadas com variações na disponibilidade dos íons NH_4^+ e NO_3^- .

- Estimativa do potencial produtivo das plantas (emissão e desenvolvimento de afilhos) em resposta ao suprimento dos íons NH_4^+ e NO_3^- .
- Descrição das variações no crescimento e no desenvolvimento das plantas após o cultivo com suprimento inicial de NH_4^+ e a substituição para o suprimento de NH_4^+ e NO_3^- em distintas concentrações (reversibilidade).
- Avaliação dos efeitos da absorção dos íons NH_4^+ e NO_3^- sobre a assimilação destas formas iônicas na parte aérea e raízes das plantas.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Formas de N no solo

O N no solo é constituído por uma mistura complexa de formas orgânicas e inorgânicas. O N, na forma orgânica, está sujeito a transformações químicas e microbiológicas que resultam na liberação do N na forma mineral (NH_4^+ , NO_3^- e NO_2^-). Os íons NH_4^+ e NO_3^- são as formas predominantes de N mineral disponíveis às plantas e as concentrações e proporções em que esses íons estão distribuídos no solo são variáveis (Nesdoly & Van Rees, 1998). Também podem ser encontradas outras formas de N como nitrito (NO_2^-) (Olsson & Falkengren-Grerup, 2000) e compostos orgânicos solúveis como aminoácidos e uréia (Marschner, 1995; Falkengren-Grerup *et al.*, 2000).

A concentração de NH_4^+ em alguns solos agrícolas é baixa (0,05 mmol de NH_4^+ L^{-1}) (Marschner, 1995) devido, principalmente, a limitações em sua difusão e a rápida oxidação a NO_3^- (Schjoerring *et al.*, 2002), enquanto que em outros, os valores podem atingir 20 mmol de NH_4^+ L^{-1} (Crawford & Glass, 1998). Em florestas permanentes, em solos cultivados com pastagens naturais e naqueles alagados, o NH_4^+ é a forma predominante de N disponível as plantas (Pearson & Stewart, 1993; Adhya *et al.*, 1996; Bijlsma *et al.*, 2000). Em geral, solos com alta disponibilidade de água, baixo O_2 molecular (solos

alagados), baixo pH (solos cultivados com florestas e pastagens) afetam a atividade de microrganismos nitrificadores, favorecendo a predominância da forma amoniacal sobre a nítrica (Moreira & Siqueira, 2002). Já em solos aerados, com pH acima de 4,0, o NO_3^- é a forma de N que prevalece (Armstrong, 1982) e as concentrações médias podem variar entre 0,1 e 10 mmol de $\text{NO}_3^- \text{ L}^{-1}$ (Owen & Jones, 2001; Yoneyama *et al.*, 2001).

A concentração dos íons NH_4^+ e NO_3^- em solos agrícolas não necessariamente indica a preferência das plantas por uma ou outra forma (Von Wirén *et al.*, 2000) e algumas espécies absorvem preferencialmente a forma amoniacal (Kronzucker *et al.*, 1997; Malagoli *et al.*, 2000), provavelmente devido à baixa capacidade de sistemas transportadores de NO_3^- (Stadler & Gebauer, 1992) ou em função da sua assimilação necessitar menos energia que a do NO_3^- . Em alguns casos, espécies de plantas que preferem NH_4^+ foram encontradas em regiões com solos ácidos e baixas temperaturas (Brix *et al.*, 2002) e aquelas com preferência para NO_3^- , foram encontradas em solos alcalinos (Atkinson, 1985) e com alto conteúdo de cálcio (Ca^{2+}) (Gigon & Rorison, 1972).

2.2 Absorção radical de NH_4^+ e NO_3^-

O suprimento, a absorção e a assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- em diferentes espécies têm sido amplamente estudado (Kleiner, 1981; Vessey *et al.*, 1990; Cramer & Lewis, 1993; Ninnemann *et al.*, 1994; Dyhr-Jensen & Brix, 1996; Williams & Miller, 2001; Britto *et al.*, 2001; Tobin & Yamaya, 2001; Forde, 2002; Britto & Kronzucker, 2002; Schjoerring *et al.*, 2002; Ishiyama *et*

al., 2004; Li *et al.*, 2007). A cinética de absorção desses íons pelas raízes é bifásica (Crawford & Forde, 2002) sendo caracterizada por transportadores de baixa afinidade (low affinity transport system – LATS) e de alta afinidade (high affinity transport system – HATS). Os LATS se caracterizam por serem constitutivos, não sujeitos à regulação e ativos quando as concentrações externas de NH_4^+ e de NO_3^- ocorrem acima de 1 mmol L^{-1} e de $0,5 \text{ mmol L}^{-1}$, respectivamente (Crawford & Forde, 2002). Os HATS podem ser constitutivos (constitutive high affinity transport systems – CHATS) ou induzidos (induced high affinity transporters – IHATS) pela presença do N e atuam quando as concentrações externas de NH_4^+ e NO_3^- são inferiores àquelas citadas para os LATS. A cinética de absorção de N é, portanto, modulada pela: a) presença dos carregadores específicos; b) pela afinidade desses carregadores em relação ao NH_4^+ e NO_3^- e c) pela quantidade e forma de N suprido (Bredemeier & Mundstock, 2000).

O mecanismo de absorção de NH_4^+ pelas raízes, quando as concentrações na rizosfera são baixas ($\leq 1 \text{ mmol L}^{-1}$) ocorre de forma ativa, através de transportadores (Ninnemann *et al.*, 1994). Entretanto, quando as concentrações externas desse íon são elevadas a absorção ocorre, principalmente, de forma passiva, por difusão de NH_3 e NH_4^+ , através de canais na membrana plasmática (Kleiner, 1981). Em algumas gramíneas, o suprimento em quantidades equivalentes de NH_4^+ e NO_3^- resulta primeiramente na absorção do NH_4^+ , sendo que a absorção do NO_3^- é significativa apenas quando as concentrações do NH_4^+ são muito baixas (Fernandes & Rossiello, 1995).

O mecanismo de absorção de NO_3^- ocorre somente na forma ativa, contra um potencial eletroquímico (Williams & Miller, 2001), através de um sistema simporte com transporte simultâneo de íons H^+ e NO_3^- para o interior das células (Mistik & Ullrich, 1996). O transporte de NO_3^- ocorre através de uma força protomotora observando-se o aumento na velocidade de absorção desse ânion quando o pH da solução do solo decresce. Para a absorção do NO_3^- observa-se uma relação de 2H^+ para cada molécula de NO_3^- no sistema de membranas e um custo energético de 2 mol de ATP para cada mol de NO_3^- absorvido pelas plantas (Fernandes & Rossiello, 1995).

2.3 Metabolização de NH_4^+ e NO_3^-

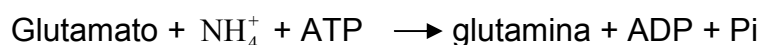
O NH_4^+ absorvido é primeiramente assimilado nas raízes (Bloom *et al.*, 1992) e raramente é armazenado ou transportado pelo xilema na forma *per se* devido a problemas de toxidez (Fukumorita & Chino, 1982). Entretanto, estudos mais recentes em tomate, cevada, nabo, trigo e milho constataram incrementos entre 0,2 e 5 mmol de NH_4^+ L^{-1} na seiva do xilema, quando as concentrações externas de NH_4^+ variaram entre 1,5 e 10 mmol L^{-1} (Cramer & Lewis, 1993; Mattsson & Schjoerring, 1996; Husted *et al.*, 2000; Schjoerring *et al.*, 2002) indicando que a atividade da sintetase da glutamina (GS) nas raízes não é suficiente para assimilar todo o NH_4^+ absorvido em glutamina.

O NO_3^- pode seguir por várias rotas: 1) efluxo para o apoplasto (Touraine *et al.*, 2001); 2) redução a NO_2^- pela ação da enzima redutase do NO_3^- (NAR), (Vaughn & Campbell, 1988; Touraine *et al.*, 2001); 3) redução a NH_4^+ nos cloroplastos ou plastídios de raízes pela redutase do NO_2^- (NIR)

(Vaughn & Campbell, 1988) e posterior assimilação e produção de aminoácidos; 4) acumulação no interior do vacúolo das células radicais; 5) transporte para a parte aérea via xilema e, posteriormente, redução pela ação das enzimas NAR e NIR, localizadas no citosol das células do mesófilo (Touraine *et al.*, 2001).

O local de redução do NO_3^- varia com as espécies de plantas e com sua taxa de absorção, podendo ser reduzido ou armazenado nas raízes ou transportado para a parte aérea e reduzido nas folhas. De maneira geral, em espécies originárias de regiões tropicais a redução do NO_3^- ocorre preferencialmente na parte aérea, independente da concentração externa desse íon (Nambiar *et al.*, 1988). Em arroz e cevada grande parte do NO_3^- absorvido é translocado via xilema, assimilado e metabolizado em vários compostos orgânicos na parte aérea, utilizando redutores fornecidos pela fotossíntese (Lewis *et al.*, 1982; Takei *et al.*, 2002; Li *et al.*, 2007). Entretanto, a redução de NO_3^- foi observada também em raízes de plantas de arroz e cevada (Yoneyama & Kumazawa, 1975; Fan *et al.*, 2006) o que indica que pode ocorrer variação no local de redução e assimilação de NO_3^- em plantas da mesma espécie.

O NH_4^+ absorvido pelas raízes ou proveniente da assimilação do NO_3^- , pode sofrer efluxo para a rizosfera (Britto *et al.*, 2001), ser transportado por carregadores específicos presentes na membrana do tonoplasto e armazenado no vacúolo (Crawford & Forde, 2002) ou ser incorporado em glutamina (GLN) em uma reação catalisada pela enzima GS.



Os níveis elevados de glutamina estimulam a atividade da enzima sintase do glutamato (glutamina:oxoglutarato aminotransferase - GOGAT) que catalisa a combinação de glutamina com 2-oxoglutarato para formar duas moléculas de glutamato (GLU). Uma das moléculas formadas é utilizada como substrato para a GS enquanto a outra fica disponível para o transporte ou armazenamento. As isoenzimas GS1, presente no citosol das células radicais de plantas e GS2 localizada nos plastídios e cloroplastos, são encontradas na grande maioria das espécies (Tobin & Yamaya, 2001). As isoformas GS1 e GS2 encontradas em arroz e cevada são responsáveis pela assimilação do NH_4^+ absorvido pela raiz e daquele gerado pela fotorrespiração e síntese de lignina (Tobin & Yamaya, 2001). Mais de 95 % do NH_4^+ absorvido pelas plantas de diferentes espécies é assimilado pela rota GS/GOGAT (Lea & Morot-Gaudry, 2001). Duas formas de GOGAT são conhecidas em arroz e cevada em função dos seus doadores de elétrons: uma encontrada nos cloroplastos é dependente de ferredoxina (Fd-GOGAT) e a outra, localizada principalmente nos plastídios de tecidos não fotossintéticos (raízes e feixes vasculares) é dependente de NADH (NADH-GOGAT (Tobin & Yamaya, 2001; Taiz & Zeiger, 2004). Em arroz, a NADH-GOGAT pode ser encontrada também em cloroplastos de folhas fotossinteticamente ativas (Tabuchi *et al.*, 2007).

2.4 Espécies sensíveis ao NH_4^+ - toxidez por NH_4^+

A capacidade em assimilar o NH_4^+ absorvido nas raízes é distinta entre as espécies de plantas e a atividade da GS nas raízes pode ser reprimida diante do suprimento de altos níveis de N (Schjoerring *et al.*, 2002). Embora a

assimilação do NH_4^+ necessite menor energia que a assimilação do NO_3^- (Britto *et al.*, 2001), um número limitado de espécies apresenta desenvolvimento satisfatório quando o NH_4^+ é a fonte predominante de N. Culturas como tomate (Claassen & Wilcox, 1974; Magalhães & Huber, 1989), batata (Cao & Tibbits, 1998), cevada (Britto *et al.*, 2001), feijão (Claassen & Wilcox, 1974; Bligny *et al.*, 1997), soja (Chaillou *et al.*, 1986; Zhu *et al.*, 2000), feijão de porco (Allen & Smith 1986, Van Beusichem *et al.*, 1988), mostarda (Mehrer & Mohr 1989; Vollbrecht *et al.*, 1989), beterraba açucareira (Harada *et al.*, 1968; Breteler, 1973), morango (Claussen & Lenz, 1999) e citrus (Dou *et al.*, 1999) apresentam sintomas de toxidez quando crescem em altas concentrações de NH_4^+ (Howitt & Udvardi, 2000; Von Wirén *et al.*, 2000). A exposição a altas concentrações de NH_4^+ pode causar sintomas de toxidez até mesmo em plantas consideradas tolerantes a essa forma de N (Holldampf *et al.*, 1993; Liao *et al.*, 1994) como já relatado em arroz (Raman *et al.*, 1995; Kronzucker *et al.*, 1999).

Os sintomas de fitotoxicidade em plantas geralmente começam a aparecer quando as concentrações de NH_4^+ estão acima de 0,1 e 0,5 mmol L⁻¹ (Schenk & Wehrmann 1979; Peckol & Rivers 1995; Van Katwijk *et al.*, 1997). Em cevada, trigo e tomate os sintomas de toxidez mais visíveis são: redução no crescimento foliar e clorose das folhas (Gerendas *et al.* 1997; Britto & Kronzucker, 2002), alteração na relação parte aérea:raiz (Boxman *et al.*, 1991; Wang & Below, 1996; Bauer & Berntson, 1999; Britto & Kronzucker, 2002), redução da emissão e desenvolvimento de afixos (Wang & Below, 1996) decréscimo entre 15 e 60 % no rendimento de massa seca (Woolhouse & Hardwick, 1966; Chaillou *et al.*, 1986) e morte das plantas (Gigon &

Rorison, 1972; Magalhaes & Wilcox, 1983; Pearson & Stewart, 1993; De Graaf *et al.*, 1998, Britto & Kronzucker, 2002). Em arroz, estudos recentes (Raman *et al.*, 1995; Lin *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2007) apontam redução no crescimento da parte aérea e raízes e menor acúmulo de N quando as plantas foram cultivadas somente com a forma amoniacal.

Várias hipóteses foram lançadas na tentativa de explicar a toxicidade de NH_4^+ em plantas, mas nenhuma delas ainda é considerada totalmente satisfatória (Gerendas *et al.*, 1997; De Graaf *et al.*, 1998; Britto *et al.*, 2001).

2.4.1 pH da rizosfera

A absorção de NH_4^+ através da membrana plasmática de células radicais é um processo que gera liberação de H^+ para a rizosfera promovendo decréscimo no pH externo (Marschner, 1995; Brix *et al.*, 2002) e no conteúdo de carboxilatos para as raízes (Marschner, 1995). Além disso, para a manutenção dos processos bioquímicos e metabólicos da célula é necessário que o pH citoplasmático permaneça próximo a neutralidade (ao redor de 7,2), independente do pH externo (Raven & Smith, 1976; Raven, 1986; Gerendas & Schurr, 1999). O decréscimo do pH no meio radical promove redução da atividade da bomba de prótons (H^+ ATPases) e limita a produção de biomassa em ervilha (Schubert *et al.*, 1990). A redução na atividade das H^+ ATPases, provavelmente devido ao inadequado suprimento de energia para o meio radical (Schubert *et al.*, 1990), resulta na incapacidade das plantas manterem o gradiente de potencial eletroquímico necessário para a absorção de íons, devido a membrana ser parcialmente ou totalmente despolarizada. Significativa despolarização do potencial de membrana foi observada em células epidérmicas da raiz de plantas de arroz

e de cevada supridas com concentrações de NH_4^+ variando entre 0,1 e 10 mmol L^{-1} (Wang *et al.*, 1993; Britto *et al.*, 2001).

A tolerância ao NH_4^+ pelas plantas está vinculada à maior tolerância a solos ácidos (Yan *et al.*, 1992) sendo que o incremento na atividade respiratória e na concentração de ATP mantém o funcionamento das H^+ ATPases na membrana plasmática e o efluxo de H^+ (Yan *et al.*, 1992). Esse mecanismo, provavelmente, contribui para que as plantas de milho suportem a alta atividade de H^+ no meio radical quando em presença de NH_4^+ (Yan *et al.*, 1992). Entretanto, em muitos casos, é observada toxidez por NH_4^+ até mesmo em pH tamponado (Blacquiere *et al.*, 1988; Britto *et al.*, 2001) e em estudos feitos com cevada não se evidenciaram distúrbios no pH citosólico (Bligny *et al.*, 1997; Britto *et al.*, 2001). A diferença entre espécies tolerantes (cebola, alho e diversas coníferas) e não tolerantes (soja, cevada e trigo) a altas concentrações de NH_4^+ pode estar relacionada à maior ou menor habilidade em manter o suprimento de energia, a eletronegatividade da membrana e o funcionamento da bomba de prótons (Britto *et al.*, 2001; Brix *et al.*, 2002).

2.4.2 Necessidade de fotoassimilados – custo de carbono

Para a assimilação do NH_4^+ em amidas e aminoácidos são necessários esqueletos de carbono provenientes do ciclo dos ácidos tricarboxílicos (Oaks, 1992). Assim, as raízes de plantas submetidas ao suprimento por NH_4^+ aumentam a demanda por carboidratos (Barta, 1976), devido ao fluxo contínuo destes da parte aérea para as raízes para assimilar o NH_4^+ absorvido (Murphy & Lewis, 1987). Além disso, após a assimilação do NH_4^+ , os carboidratos, na

forma de amidas e aminoácidos translocados para a parte aérea podem gerar custo energético para a planta (Schortemeyer *et al.*, 1997).

A competição por carboidratos entre a assimilação de NH_4^+ e o crescimento da parte aérea e do sistema radical foi observada em estudos com milho e trigo (Lewis *et al.*, 1989; Cramer & Lewis, 1993; Chaillou *et al.*, 1994; Feil, 1994; Schortemeyer & Fiel, 1996; Schortemeyer *et al.*, 1997). As raízes de plantas de milho e trigo alteraram a relação parte aérea:raiz quando cultivadas em presença de NH_4^+ em comparação com aquelas cultivadas em presença de NH_4^+ e NO_3^- (Lewis *et al.*, 1989). A mudança na proporção de matéria seca entre a parte aérea e a raiz pode ser atribuída à partição de carboidratos dentro da planta (Cramer & Lewis, 1993), sendo boa parte deles desviado para o sistema radical (Lewis & Chadwick, 1983; Murphy & Lewis, 1987) para assimilação do NH_4^+ . Por outro lado, a rápida metabolização de NH_4^+ nas raízes pelo adequado suprimento de carboidratos pode prevenir o acúmulo de NH_4^+ na parte aérea e evitar a morte das plantas (Schjoerring *et al.* 2002). Entretanto, plantas de tremoço (tolerantes ao NH_4^+) quando cultivadas com NH_4^+ em solução nutritiva apresentaram maior assimilação do NH_4^+ na parte aérea quando comparado às raízes (Cruz *et al.*, 2006), demonstrando que o transporte e a posterior assimilação do NH_4^+ na parte aérea pode evitar o acúmulo desse íon nas células.

O aumento na necessidade de carbono para a assimilação do NH_4^+ também foi demonstrado por Magalhães *et al.* (1992), onde o suprimento de carbono exógeno através de α -cetoglutarato melhorou o desenvolvimento de plantas de tomate supridas com NH_4^+ . Apesar de alguns trabalhos

demonstrarem que o fornecimento externo de esqueletos de carbono, como o α -cetoglutarato, ameniza os sintomas de toxidez, em outros casos o fornecimento externo de esqueletos de carbono não aumentou o metabolismo do NH_4^+ absorvido (Kronzuchker *et al.*, 1995), sugerindo que outros fatores podem estar limitando a assimilação de NH_4^+ (Britto *et al.*, 2001).

2.4.3 Metabolismo celular e balanço iônico

O NH_4^+ , geralmente, não é armazenado em células de plantas, aparecendo em pequenas quantidades em tecidos radicais e na parte aérea (Schortemeyer *et al.*, 1997). Assim, a toxicidade por NH_4^+ e a conseqüente necrose foliar em plantas pode estar associada com a ocorrência de grandes quantidades de NH_4^+ e NH_3 livre, principalmente no citosol de células vegetais (Gill & Reisenauer, 1993; Loqué & Von Wirén, 2004). Em tecidos fotossintéticos, o acúmulo de NH_4^+ pode desacoplar o transporte de elétrons da fotofosforilação (Peltier & Thibault, 1983). Isso, provavelmente, foi o fator responsável pela diminuição nas taxas fotossintéticas observadas em trigo e em milho quando as plantas foram supridas com NH_4^+ ao invés de NO_3^- (Cramer & Lewis, 1993). Entretanto, Zhu *et al.* (2001) verificaram que o fornecimento de elevadas concentrações de NH_4^+ não afetou a fotofosforilação em cloroplastos intactos de feijão.

Além disso, a exposição de plantas sensíveis ao NH_4^+ causa diminuição na absorção de cátions essenciais ao desenvolvimento das plantas, como Ca^{2+} , potássio (K^+) e magnésio (Mg^{2+}) (Kirkby, 1968; Salsac *et al.*, 1987; Van Beusichem *et al.*, 1988; Boxman *et al.*, 1991; Horldampf & Barker, 1993; Speer

& Kaiser, 1994) e incremento na absorção de ânions, como fosfato (PO_4^{2-}), sulfato (SO_4^{2-}) e cloro (Cl^-), resultando em estresse nutricional e limitação no crescimento das plantas (Tolleyhenri & Raper, 1986; Vessey *et al.*, 1990). O suprimento de N na forma amoniacal promoveu redução significativa na composição de Ca^{2+} , K^+ e Mg^{2+} e incremento no conteúdo de PO_4^{2-} em folhas e raízes de trigo e triticale (Gashaw & Mugwira, 1981). Estudos envolvendo a absorção de NH_4^+ sugerem que canais radicais para a absorção de K^+ possuem alta afinidade por NH_4^+ , devido, principalmente, a características químicas similares entre eles (Forde & Clarkson, 1999), acentuando o desbalanço nutricional em condições de altas concentrações de NH_4^+ .

2.4.4 Ciclagem de NH_4^+

Uma nova hipótese para a toxicidade de NH_4^+ em plantas foi proposta recentemente, onde se observa uma ciclagem fútil desse íon, via transmembrana (Kronzucker *et al.*, 2001; Britto *et al.*, 2001). Espécies sensíveis, como soja e cevada, quando submetidas a altas concentrações externas de NH_4^+ são incapazes de controlar o influxo de NH_4^+ , resultando em acúmulo no citosol das células. Isso é devido a que essas espécies mantêm o potencial da membrana plasmática negativo, facilitando a entrada constante do NH_4^+ . Na tentativa de minimizar o efeito do excesso desse íon absorvido pelas raízes, ocorre efluxo com gasto de ATP, de até 80% do NH_4^+ absorvido, através da membrana (Britto *et al.*, 2001). Na comparação do fluxo (influxo e efluxo) de NH_4^+ em plantas de arroz e de cevada supridas com 10 mmol L^{-1} de NH_4^+ foi observado um menor fluxo de NH_4^+ transmembrana em plantas de arroz (Britto

et al., 2001), o que, segundo os autores, ocasionou maior tolerância ao NH_4^+ nestas plantas quando comparadas com aquelas de cevada. Entretanto, Duan *et al.* (2007) estudando a cinética de absorção de NH_4^+ e o crescimento de quatro cultivares de arroz, observaram em todas, incremento significativo no influxo de NH_4^+ através da membrana e menor rendimento de massa seca e acúmulo de N quando houve aumento no suprimento de NH_4^+ externo. Isso mostra que plantas de uma mesma espécie podem modificar a resposta ao suprimento de NH_4^+ .

A ocorrência de maior efluxo de íons pela membrana incrementa a respiração radical e diminui o crescimento das plantas (Kronzucker *et al.*, 2001), porém pode evitar o acúmulo de NH_4^+ no interior das células (Loqué & Von Wirén, 2004) e a posterior morte das plantas.

A incapacidade das plantas em regular o influxo de NH_4^+ através da membrana plasmática associado ao intenso gasto energético para ativar o mecanismo de efluxo de NH_4^+ , à competição de carboidratos entre o sistema radical e a parte aérea e ao desbalanço na absorção de outros cátions essenciais ao desenvolvimento das plantas podem contribuir para a toxicidade desse íon intracelularmente (Britto *et al.*, 2001).

2.4.5 Produção de espécies reativas de oxigênio (reactive oxygen species - ROS)

As espécies reativas de oxigênio (O_2^* , $\text{O}_2^{\cdot-}$ e H_2O_2) formadas a partir de processos metabólicos, quando não degradadas por enzimas específicas, reagem com lipídeos, proteínas e DNA e causam danos estruturais em

macromoléculas e na camada celular, resultando em morte celular (Polesskaya *et al.*, 2004). Incremento na formação de ROS é observado, principalmente, em plantas submetidas a estresses por seca, frio, calor, radiação e salinidade (Hernandez *et al.* 1995). O estresse nutricional pelo suprimento de N na forma amoniacal resultou em incremento na produção de ROS em folhas de videira (Skopelitis *et al.*, 2006) e espinafre (Polesskaya *et al.*, 2004) devido, provavelmente, ao decréscimo na taxa fotossintética nas folhas destas espécies. Além disso, a atividade das enzimas antioxidantes responsáveis pela degradação das ROS como, catalase, peroxidase, superóxido dismutase, glutathione redutase e ascorbato peroxidase foi maior em folhas e raízes de plantas de trigo supridas com NH_4^+ em relação aquelas cultivadas com NO_3^- (Polesskaya *et al.*, 2004). O aumento na atividade de enzimas antioxidantes indica que as ROS podem estar sendo continuamente formadas quando espécies sensíveis ao NH_4^+ são cultivadas exclusivamente com essa forma de N (Domínguez-Valdivia *et al.*, 2008). Apesar dos estudos apontarem que há uma associação entre a formação de ROS e o suprimento de NH_4^+ , os mecanismos envolvidos na formação desses compostos ainda necessitam ser elucidados (Domínguez-Valdivia *et al.*, 2008).

O fornecimento de altas quantidades de NH_4^+ para espécies como cevada, tomate e milho que utilizam o NO_3^- como principal fonte de N, resulta em aumento nos níveis de NH_4^+ no xilema, sugerindo que a atividade da GS é insuficiente para incorporar todo o NH_4^+ absorvido pelas raízes em glutamina, antes da translocação para a parte aérea (Schjoerring *et al.*, 2002). Em cevada, o fornecimento de altas quantidades de NH_4^+ não induzem a síntese de GS, sugerindo diferenças nas isoformas (GS1 e GS2) e no funcionamento delas

entre espécies (Tobin & Yamaya, 2001). Assim, o suprimento de N sob a forma amoniacal para as espécies sensíveis ao NH_4^+ resulta em alteração nos processos bioquímicos e metabólicos de absorção e assimilação do N, distúrbios na síntese de compostos orgânicos e, conseqüentemente, redução no crescimento e desenvolvimento das plantas.

2.5 Espécies tolerantes ao NH_4^+ - metabolismo do NH_4^+

Há evidências de que espécies tolerantes a altas concentrações de NH_4^+ , além de não incrementarem a atividade respiratória em presença de NH_4^+ , são capazes de manter o equilíbrio termodinâmico. Nestas espécies, a atividade dos canais internos das células medeia a distribuição do NH_4^+ através da membrana, de forma passiva e sem custo energético (Britto *et al.*, 2001).

Espécies pertencentes às famílias *Ericaceae*, *Alliaceae*, *Pinaceae* e *Cyperaceae* que utilizam o NH_4^+ como principal fonte de N (Britto *et al.*, 2001) são mais eficientes em sua rota de assimilação e, com isso, evitam o acúmulo nas células (Magalhães & Huber, 1991; Tobin & Yamaya, 2001). Cruz *et al.* (2006) atribuíram maior tolerância ao NH_4^+ pelas plantas de tremoço, espinafre e ervilha, quando comparadas com plantas de alface, à maior assimilação do NH_4^+ nas folhas e raízes durante o dia e a noite. Em arroz, considerada uma espécie tolerante a altas concentrações de NH_4^+ (Britto *et al.*, 2001; Tobin & Yamaya, 2001), há indícios que a distribuição e a concentração de GS/NADH-GOGAT, responsável pela assimilação do NH_4^+ , é bastante influenciada pelo suprimento desse íon (Yamaya *et al.*, 1995) e a sua indução é observada em todos os segmentos radicais, principalmente na região apical (Tobin & Yamaya,

2001). A indução de NADH-GOGAT pode ocorrer de maneira indireta, onde a glutamina, um produto da assimilação do NH_4^+ via GS age como um sinalizador para a indução de NADH-GOGAT (Hirose *et al.*, 1997). A glutamina, produzida durante a assimilação do N constitui 42 % do total de aminoácidos presentes na seiva do floema (Hayashi & Chino, 1990) e é a principal forma de N transportado para o desenvolvimento de novos tecidos. Entretanto, variação na quantidade e forma de GS detectada entre cultivares de arroz (Tabuchi *et al.*, 2007) pode interferir na eficiência de assimilação do NH_4^+ e ocasionar menor crescimento, desenvolvimento, absorção e translocação de N para a parte aérea em cultivares supridas com altas concentrações da forma amoniacal e com baixa quantidade de GS/NADH-GOGAT (Youngdahl *et al.*, 1982; Raman *et al.*, 1995; Kronzucker *et al.*, 1999; Kronzucker *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2007).

A assimilação do NH_4^+ próximo aos sítios de absorção e geração ou o armazenamento no vacúolo são outras formas das plantas impedirem o efeito tóxico sobre a membrana e o citosol das células (Taiz & Zeiger, 1991).

2.6 Balanço entre concentrações dos íons NH_4^+ e NO_3^-

O menor crescimento observado em plantas que recebem altas concentrações de NH_4^+ pode estar relacionado à baixa concentração ou ausência do íon NO_3^- (Goyal *et al.*, 1982; Below & Gentry, 1987; Deignan & Lewis, 1988; Hecht & Mohr, 1990; Feng & Barker, 1992; Adriaanse & Human, 1993; Cramer & Lewis, 1993; Cruz *et al.*, 1993; Gill & Reisenauer, 1993; Redinbaugh & Campbell, 1993; Schortemeyer *et al.*, 1997; Kronzucker *et al.*, 2000), o que resulta em desbalanço na absorção e assimilação entre essas duas formas de N (Cramer & Lewis, 1993). Diferenças entre as taxas de

absorção e os locais de redução e assimilação do NH_4^+ e NO_3^- podem influenciar o fluxo de nitrogênio entre as raízes e a parte aérea das plantas (Cramer & Lewis, 1993) e a produção de compostos como ácidos orgânicos, aminoácidos e açúcares solúveis (Chaillou *et al.*, 1991). Plantas de trigo, quando submetidas a um desbalanço entre as concentrações e proporções entre os íons NH_4^+ e NO_3^- , apresentaram variações na assimilação de CO_2 , na produção de enzimas fotossintéticas (Golvano *et al.*, 1982; Shieh & Liao, 1985; Arnozis *et al.*, 1988) e na condutância estomática (Müller *et al.*, 1991).

Em geral, a maioria das plantas apresenta melhor desenvolvimento quando as duas formas de N estão presentes na solução do solo (Crawford & Glass, 1998; Duan *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2007), pois o suprimento de NO_3^- ameniza a toxidez observada em plantas supridas com NH_4^+ (Britto *et al.*, 2001). Estudos com cevada e arroz cultivados em distintas concentrações entre os íons NH_4^+ e NO_3^- mostraram melhores rendimentos em massa seca, quando a quantidade de NO_3^- fornecida foi igual ou superior à de NH_4^+ (Cramer & Lewis, 1993; Duan *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2007). O efeito sinérgico do NH_4^+ e NO_3^- foi observado pelo incremento de 40 a 70 %, no crescimento e desenvolvimento foliar e no acúmulo de N em plantas de trigo, cevada e arroz cultivadas em solução nutritiva com as duas formas de N, em relação àquelas supridas com N somente sob a forma amoniacal (Weissman, 1964; Cox & Reisenauer, 1973; Cramer & Lewis, 1993; Raman *et al.*, 1995; Duan *et al.*, 2005). Efeito semelhante também foi observado com o cultivo de plantas no solo (Hagin *et al.*, 1990; Gill & Reisenauer, 1993). Em plantas de tomate, o maior crescimento foi obtido em solos com concentração de NO_3^-

aproximadamente três vezes maior que a concentração de NH_4^+ (Crawford & Glass, 1998). Variações entre as formas de suprimento de N às plantas podem influenciar no florescimento, na ramificação das raízes e no acúmulo de massa seca da parte aérea (Crawford, 1995; Forde, 2002).

2.7 Metabolismo do NO_3^-

O NO_3^- além de essencial para a translocação de cátions pelo xilema é considerado um íon sinalizador na expressão de genes envolvidos na absorção, redução de NO_3^- e assimilação do NH_4^+ (Crawford, 1995; Stitt, 1999; Wang et al., 2000), síntese de ácidos orgânicos e a síntese de amido e sacarose (Forde, 2002). O fornecimento de NO_3^- além de incrementar o fluxo desse íon na seiva do xilema contribui para o aumento na absorção e fluxo interno de cátions pelo xilema (Schjoerring *et al.*, 2002). Incremento na absorção e assimilação do NH_4^+ foi observado em plantas de cevada e arroz cultivadas com NO_3^- e NH_4^+ em solução nutritiva (Lewis, 1983; Fukumorita & Chino, 1982). O incremento na assimilação do NH_4^+ pode ser explicado pela indução da rota GS/GOGAT localizada nos plastídios das raízes principalmente quando o NO_3^- está presente (Redinbaugh & Campbell, 1993), disponibilizando uma rota metabólica “alternativa” de absorção para o NH_4^+ , indisponível quando o NO_3^- não é fornecido (Britto & Kronzucker, 2002). As raízes, principalmente quando supridas com a forma nítrica podem expressar a Fd-GOGAT nos plastídios (Taiz & Zeiger, 2004), contribuindo para a assimilação do NH_4^+ . O NO_3^- induziu a síntese de uma forma específica de ferredoxina reduzida Fd-NAD + oxidoredutase (FNR) presente em raízes e outros tecidos não

fotossintéticos de ervilha (Bowsher *et al.*, 1993). Esse ânion, além de induzir a enzima NIR, regulou o suprimento de ferredoxina reduzida utilizada por esta enzima e pela enzima Fd-GOGAT (Tobin & Yamaya, 2001) resultando em aumento na redução do NO_2^- nos plastídios e incremento na assimilação de NH_4^+ pelas raízes de cevada (Tobin & Yamaya, 2001).

A presença do NO_3^- no meio radical induz a produção de ácidos orgânicos e, conseqüentemente, a síntese de aminoácidos. Em plantas de trigo e arroz supridas com NO_3^- observou-se incrementos significativos no conteúdo de ácidos orgânicos (Quy & Champigny, 1992; Sugiharto *et al.*, 1992; Tian *et al.*, 2008), provavelmente devido ao NO_3^- promover maior síntese de enzimas respiratórias como piruvato quinase (PK) e fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcase) (Quy & Champigny, 1992; Sugiharto *et al.*, 1992). Estas enzimas atuam na síntese de intermediários do ciclo do ácido cítrico, como malato e 2-oxoglutarato importantes no processo de assimilação de N (Taiz & Zeiger, 2004). A síntese de sacarose (principal osmólito transportado pelo floema) é ativada em presença de NO_3^- (Scheible *et al.*, 1997). A síntese e translocação contínua de sacarose durante a assimilação do NO_3^- é essencial para a manutenção do turgor no floema e translocação de aminoácidos das folhas para os tecidos em desenvolvimento (Scheible *et al.*, 1997). O acúmulo de NO_3^- inibiu a síntese de amido em folhas e raízes de plantas de tabaco supridas com 12 mmol L^{-1} (Scheible *et al.*, 1997), provavelmente devido à inibição da enzima ADP-glicose pirofosforilase (Scheible *et al.*, 1997; Lea & Morot-Gaudry, 2001), sugerindo regulação inversa da produção de amido e biossíntese de aminoácidos (Lea & Morot-Gaudry, 2001).

A fonte de N pode modificar a síntese e o balanço hormonal, interferindo no crescimento e desenvolvimento das plantas. A síntese de citocinina está associada ao status de N na planta (Samuelson & Larsson, 1993; Wagner & Beck, 1993; Takey *et al.*, 2001). Os níveis de citocinina em plantas nutridas com as duas formas de N, foram maiores do que aqueles observados em plantas supridas somente com NH_4^+ (Singh *et al.*, 1992; Smiciklas & Below, 1992; Wang & Below, 1996; Chen *et al.*, 1998; Walch-Liu *et al.*, 2000), sugerindo que a maior indução na síntese desse hormônio ocorre em presença do NO_3^- (Samuelson & Larsson, 1993; Sakakibara *et al.*, 1998). O fornecimento de citocinina, via floema, para o sistema radical coincidiu com o declínio na absorção de NO_3^- pelas raízes (Collier *et al.*, 2003). Isso evidencia que a rota de síntese de citocinina está interligada ao influxo de NO_3^- para o interior das raízes e vice-versa. A maior parte da citocinina é sintetizada no sistema radical (Chen *et al.*, 1985). Porém, a expressão de enzimas ligadas à rota de biossíntese da citocinina foi observada na parte aérea de plantas de *arabidopsis* (Miyawaki *et al.*, 2004), indicando que a síntese desse hormônio também pode ocorrer na parte aérea das plantas. A citocinina atua como um sinalizador à longa distância, favorecendo o crescimento da parte aérea em resposta aos altos níveis de NO_3^- nas raízes (Takei *et al.*, 2002). A citocinina está envolvida na regulação tanto da divisão quanto da alongação celular e na emissão de afilhos em cereais (Wang & Below, 1996). Plantas de trigo supridas com NO_3^- e NH_4^+ apresentaram os maiores níveis de citocinina e o maior número de afilhos emitidos em relação aquelas supridas apenas com as formas nítrica ou amoniacal (Wang & Below, 1996). Além disso, o NO_3^- é imprescindível para a manutenção da biossíntese e transferência de citocinina

entre a raiz e a parte aérea, em níveis adequados para a completa expansão foliar. A exposição do sistema radical das plantas ao NO_3^- favorece a migração de fotoassimilados e regula a biossíntese de auxinas resultando em proliferação das raízes laterais (Granato & Raper, 1989; Sattelmacher *et al.*, 1993).

Dessa forma, o NO_3^- contribui para a diminuição da toxidez por NH_4^+ na maioria das espécies estudadas, devido, principalmente à: a) manutenção do balanço de cargas iônicas no interior da célula evitando a despolarização da membrana causada pelo NH_4^+ (Wang *et al.*, 1993); b) balanço do pH na rizosfera ocasionado pelo consumo de prótons excretados durante o processo de absorção do NH_4^+ (Marschner, 1995); c) habilidade em ser reduzido na parte aérea, atenuando a demanda de carboidratos para o sistema radical e; d) atuação como íon sinalizador em rotas metabólicas importantes para o crescimento e desenvolvimento das plantas (Redinbaugh & Campbell, 1993; Britto & Kronzucker, 2002).

O NO_3^- , apesar de atenuar a toxidez por NH_4^+ em diversas espécies, pode ser tóxico quando suprido como única fonte de N. A toxidez por NO_3^- , quando suprido como única fonte de N e em altas concentrações (acima de 12 mmol L^{-1}) é pouco citada pela literatura (Britto & Kronzucker, 2001). Os principais sintomas de toxidez observados são clorose em toda extensão foliar e pontos marrons na margem das folhas (Harper, 1994) provavelmente decorrentes do acúmulo desse íon no meio intracelular.

3 MATERIAL E MÉTODOS

Os trabalhos experimentais foram realizados em sistema hidropônico e em meio de cultura estéril, conduzidos em casa de vegetação na Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), nos anos de 2005 a 2007.

O material vegetal coletado foi analisado no Laboratório de Fisiologia Vegetal do Departamento de Plantas de Lavoura da Faculdade de Agronomia da UFRGS, em Porto Alegre (RS).

3.1 Experimentos em sistema hidropônico

3.1.1 Experimentos com concentrações e proporções de NH_4^+ e NO_3^-

Os experimentos (em número de cinco) em sistema hidropônico foram realizados com a cultivar de cevada MN 698 (dois experimentos denominados de 1 e 2) e com a cultivar de arroz IRGA 417 (três experimentos denominados de 3, 4 e 5). Parte dos experimentos foi conduzida com aeração da solução nutritiva e outros sem a respectiva aeração, conforme descrito mais adiante. A realização de experimentos com e sem aeração objetivou avaliar o crescimento e desenvolvimento das plantas de arroz IRGA 417 em dois ambientes distintos (presença e ausência de ar).

Os experimentos 1 e 2 foram conduzidos, respectivamente, de 17/09/2005 a 11/10/2005 e de 20/08/2007 a 11/09/2007. O experimento 3 foi conduzido de 23/11/2005 a 18/12/2005, o 4 de 25/03/2006 a 20/04/2006 e o 5 de 18/09/2007 a 15/10/2007. Os experimentos foram conduzidos até a emissão da sexta (cevada) e sétima (arroz) folhas.

3.1.1.1 Tratamentos e delineamento experimental

Nos experimentos 1 (cevada – com aeração) e 3 (arroz – sem aeração) de 2005 os tratamentos constaram de cinco concentrações de N e cinco proporções entre as formas de N (NH_4^+ e NO_3^-). As concentrações de N na solução nutritiva foram: 1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1} e mais uma testemunha, sem N. As proporções de N em cada concentração foram: a) 100 % NH_4^+ , b) 75 % NH_4^+ + 25 % NO_3^- , c) 50 % NH_4^+ + 50 % NO_3^- , d) 25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^- e e) 100 % NO_3^- .

Em 2006, foi conduzido o experimento 4 (arroz – com aeração) com três tratamentos, sendo um deles na concentração de 10 mmol L^{-1} de N fornecido na proporção de 100 % NH_4^+ , o outro na concentração de 20 mmol L^{-1} de N fornecido na proporção de 75 % NH_4^+ + 25 % NO_3^- e mais uma testemunha, sem N.

Em 2007, os experimentos 2 (cevada – com aeração) e 5 (arroz – sem aeração) constaram de uma testemunha (sem N) e do fornecimento de N nas concentrações de 1 e 10 mmol L^{-1} . Em cada concentração as proporções de N foram: a) 100 % NH_4^+ , b) 75 % NH_4^+ + 25 % NO_3^- , c) 50 % NH_4^+ + 50 % NO_3^- , d) 25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^- e e) 100 % NO_3^- .

As soluções nutritivas em todos os experimentos foram compostas por macro e micronutrientes, conforme Hoagland & Arnon (1938) e por distintas concentrações e proporções de N (Tabela 1). A concentração de micronutrientes foi a mesma para todas as soluções e continha os seguintes elementos: $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ ($0,0047 \text{ mmol L}^{-1}$), $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ ($0,0047 \text{ mmol L}^{-1}$), $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ($0,0015 \text{ mmol L}^{-1}$), H_3BO_3 ($0,023 \text{ mmol L}^{-1}$), $\text{NaMoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ($0,00011 \text{ mmol L}^{-1}$) e Fe (Geo Fe-6, $0,60 \text{ mmol L}^{-1}$).

A solução testemunha (sem N) foi a mesma em todos os experimentos e era composta pelos produtos: KH_2PO_4 ($0,50 \text{ mmol L}^{-1}$), K_2SO_4 ($0,50 \text{ mmol L}^{-1}$), $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ($1,50 \text{ mmol L}^{-1}$), $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ($1,00 \text{ mmol L}^{-1}$) e KCl ($2,00 \text{ mmol L}^{-1}$).

As unidades experimentais foram constituídas de bandejas de plástico com capacidade para 2,5 L, onde foram distribuídas nove plantas por bandeja. Estas bandejas foram dispostas em um delineamento em blocos ao acaso, com três repetições.

3.1.1.2 Técnicas e procedimentos experimentais

As sementes das cultivares de cevada e arroz foram, inicialmente, desinfectadas com hipoclorito 0,5 % e, posteriormente, lavadas sete vezes com água destilada. Em seguida, foram envoltas em papel germinador, acondicionadas em bandejas de plástico e levadas ao germinador por um período de 72 horas com temperatura ao redor de $25 \text{ }^\circ\text{C}$ ($\pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$). As plântulas obtidas foram selecionadas de acordo com a uniformidade de comprimento do coleóptilo ($\pm 1,0 \text{ cm}$) e transplantadas para um sistema hidropônico, constituído por bandejas de plástico (2,5 L) com capacidade para o cultivo de nove plantas.

TABELA 1. Concentração dos macronutrientes em solução nutritiva com distintas concentrações e proporções entre os íons NH_4^+ e NO_3^- . Porto Alegre, RS. 2005.

Concentração de N na solução nutritiva (mmol L ⁻¹)	Proporções de N na solução nutritiva							
	Concentração dos produtos utilizados (mmol L ⁻¹)							
	100 % NH_4^+							
	$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	KCl	$\text{Mg SO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	$\text{Ca SO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$			
1	1,00	-	2,00	1,50	1,00			
5	2,50	1,25	2,00	1,50	1,00			
10	5,00	2,50	2,00	1,50	1,00			
20	10,00	5,00	2,00	1,50	1,00			
30	15,00	7,50	2,00	1,50	1,00			
75 % NH_4^+ + 25 % NO_3^-								
	$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	NH_4NO_3	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	KCl	$\text{Mg SO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	$\text{Ca SO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	
1	0,75	-	-	0,13	2,00	1,50	0,90	
5	2,75	-	1,00	0,13	2,00	1,50	0,90	
10	3,50	1,00	2,00	0,25	2,00	1,50	0,75	
20	5,00	3,00	4,00	0,50	2,00	1,50	0,50	
30	6,50	5,00	6,00	0,75	2,00	1,50	0,25	
50 % NH_4^+ + 50 % NO_3^-								
	$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	NH_4NO_3	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	KCl	$\text{Mg SO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	$\text{Ca SO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$		
1	0,50	-	0,25	2,00	1,50	0,75		
5	1,00	1,50	0,50	2,00	1,50	0,50		
10	1,00	4,00	0,50	2,00	1,50	0,50		
20	2,00	8,00	1,00	2,00	1,50	0,50		
30	2,50	12,5	1,25	2,00	1,50	-		
25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-								
	$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	NH_4NO_3	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	KNO_3	KCl	$\text{Mg SO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	KH_2PO_4	$\text{Ca SO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$
1	0,25	-	0,38	-	2,00	1,50	0,25	0,62
5	0,25	1,00	1,37	-	2,00	1,50	0,25	-
10	0,50	2,00	2,75	-	2,00	1,50	-	-
20	-	5,00	4,00	2,00	1,00	1,50	0,50	-
30	0,50	7,00	6,00	3,50	1,00	1,50	-	-
100 % NO_3^-								
	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	KNO_3	NaCl	KH_2PO_4	$\text{Ca SO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	$\text{Mg SO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$		
1	0,25	0,50	0,20	0,50	0,75	1,50		
5	1,25	2,50	0,20	0,50	-	1,50		
10	2,00	6,00	0,20	0,50	-	1,50		
20	5,00	10,00	0,20	0,50	-	1,50		
30	7,00	16,00	0,20	0,50	-	1,50		

As plantas, em cada bandeja, foram mantidas suspensas através de uma chapa de isopor. Nos experimentos 1 (cevada), 2 (cevada) e 4 (arroz) a injeção de ar para o interior da solução nutritiva foi feita mediante borbulhamento de ar comprimido utilizando-se bombas eletromagnéticas de aeração ACO-003. Os experimentos 3 (arroz) e 5 (arroz) foram conduzidos sem a injeção de ar. A temperatura do ar no interior da casa de vegetação apesar de monitorada em todos os experimentos, não era controlada. O experimento 3 (arroz) foi conduzido sob sombrite durante as duas primeiras semanas após a instalação.

O pH da solução nutritiva foi medido diariamente e reajustado com a utilização de KOH ($0,10 \text{ mol L}^{-1}$) ou H_2SO_4 ($0,05 \text{ mol L}^{-1}$), quando o pH encontrava-se abaixo de 5,5 ou acima de 6,5, respectivamente.

O monitoramento da concentração de N presente na solução nutritiva foi feito através da destilação das soluções durante a condução dos experimentos 1 e 3. A destilação da solução para a determinação da quantidade de NH_4^+ e NO_3^- seguiu a metodologia descrita por Tedesco (1995) para análise de água. A reposição da solução nutritiva foi realizada a cada 72 horas nas primeiras duas semanas da instalação dos experimentos 1 (cevada) e 3 (arroz) e a cada 48 horas nas demais semanas, quando as variações nas concentrações de N, pré-determinadas na Tabela 1, ultrapassaram $\pm 30\%$. A reposição da solução nos demais experimentos (2 (cevada), 4 (arroz) e 5 (arroz)) foi feita com base nas variações observadas nos experimentos 1 (cevada) e 3 (arroz), inicialmente a cada 72 horas e, posteriormente, a cada 48 horas.

3.1.1.3 Avaliações

A avaliação do efeito dos íons NH_4^+ e NO_3^- sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas foi realizada através da análise de variáveis de

planta. As variáveis analisadas durante e ao final da condução dos experimentos foram: desenvolvimento foliar, rendimento de biomassa, N acumulado, conteúdo de N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) e atividade das enzimas NAR (redutase do nitrato) e GS (sintetase da glutamina) na parte aérea e nas raízes.

a) Desenvolvimento foliar

O desenvolvimento do colmo principal (CP) e dos afilhos foi avaliado na parte aérea de plantas de cevada (experimento 1) e de arroz (experimento 3 e 4). As avaliações foram realizadas semanalmente, através da observação visual das 27 plantas de cada tratamento, durante o período experimental.

O desenvolvimento foliar do CP e dos afilhos primários (A_1 ao A_4) originados na base das quatro primeiras folhas do CP foram feitos utilizando-se a escala proposta por Haun (1973) e ampliada por Klepper *et al.* (1982) para descrição dos afilhos. Nesta escala, as folhas são numeradas em ordem acrópeta. O número de folhas totalmente expandidas, mais as unidades decimais da última folha que está em expansão, fornecem o valor do estágio fenológico. Assim, uma planta no estágio Haun 6.1 tem a sexta folha completamente expandida e a sétima folha com um décimo do comprimento da sexta. A partir da escala Haun foi possível determinar o sincronismo entre o desenvolvimento do CP e dos afilhos emitidos e o número de colmos potencialmente produtivos. O sincronismo dos afilhos emitidos com o CP foi calculado pela diferença entre o número de folhas emitidas pelo CP (unidades Haun) e o número de folhas emitidas pelos afilhos e os afilhos considerados sincronizados eram aqueles que apresentavam diferença de até três (A_1), quatro (A_2), cinco (A_3) e seis (A_4) unidades Haun com o CP. O número de

colmos potencialmente produtivos foi obtido pela soma do CP e dos afilhos sincronizados.

b) Rendimento de biomassa

A massa seca (MS) da parte aérea e a massa seca de raízes foi determinada ao final dos experimentos 1 (cevada), 3 (arroz) e 4 (arroz). A parte aérea e raízes (previamente lavadas com água destilada) das plantas coletadas foram secadas separadamente em estufa de aeração forçada a 65 °C (± 2 °C), até atingirem peso constante. Após a secagem das amostras, procedeu-se a pesagem da massa seca acumulada na parte aérea e raízes.

c) Conteúdo de N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) e de N total (N acumulado na biomassa)

A determinação do N foi feita na parte aérea e raízes ao final dos experimentos 1 (cevada), 3 (arroz) e 4 (arroz) utilizando-se as mesmas amostras coletadas para determinação do rendimento de massa seca. As plantas foram moídas em moinho do tipo centrífuga e homogeneizadas, após terem sido secadas e pesadas. O conteúdo de N mineral foi determinado também na semente das cultivares de arroz e de cevada utilizadas nos experimentos. O conteúdo de N mineral da parte aérea, raízes e sementes foi determinado utilizando-se a solução salina de KCl ($1,0 \text{ mol L}^{-1}$) para a extração dos íons NH_4^+ e NO_3^- e, em seguida, procedeu-se a destilação do extrato pelo método Kjeldahl descrito por Tedesco *et al.* (1995). O N total da parte aérea e raízes das plantas foi obtido pela digestão ácida em alta temperatura (350 – 375 °C) e determinado pelo método Kjeldahl (Tedesco *et al.*, 1995). A quantidade de N acumulado pela parte aérea e raízes das plantas

foi obtida multiplicando-se o N total pelo rendimento de MS da parte aérea e raízes das plantas em cada experimento.

d) Atividade das enzimas redutase do nitrato e sintetase da glutamina

A atividade das enzimas NAR e GS foi determinada na parte aérea e raízes de plantas de cevada e arroz coletadas ao final dos experimentos 2 (cevada) e 5 (arroz). Em ambos os experimentos as plantas de cada repetição foram coletadas entre as 6 e 8 horas da manhã. A coleta em cada experimento estendeu-se por um período de três dias. Inicialmente, nas plantas retiradas de cada bandeja, procedeu-se a separação da parte aérea e raízes (previamente lavadas com água destilada). Após, com auxílio de tesoura, foi cortado aproximadamente 2,5 g do terço médio das raízes e das folhas verdes e, imediatamente, acondicionados em falcon de 50 mL em isopor com gelo. Do material coletado, 0,2 g foi utilizado para determinar a atividade de NAR e 2 g foi armazenado em freezer a -75°C para posterior determinação da enzima GS.

A atividade da NAR foi determinada logo após a coleta, em 0,2 g de tecido vegetal, previamente cortado em tamanhos de aproximadamente 0,5 cm. O procedimento para a determinação da atividade de NAR seguiu o método descrito por Jaworski (1971), que se baseia no princípio de que a quantidade de NO_2^- liberada por fragmentos de tecidos vivos num tampão de extração reflete a atividade potencial da NAR in situ. Ao final do processo de extração e incubação mediu-se a absorbância a 540 nm em espectrofotômetro BIO-RAD Smart SpecTM Plus. A quantidade de NO_2^- das amostras foi estimada a partir de uma curva de calibração com concentrações de 0, 5, 10, 20, 25, 40, 50, 60, 70, 100 e 200 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de NO_2^- . A atividade da enzima foi calculada pela

quantidade de NO_2^- liberada pelos tecidos vegetais e expressa em $\mu\text{moles de NO}_2^- \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ de matéria fresca (MF).

A atividade da GS foi feita na parte aérea e nas raízes utilizando-se 2 g de tecido vegetal. As amostras retiradas do freezer foram maceradas em N_2 líquido e, posteriormente, acrescentados 8 mL de tampão de extração e triturados em politron por 45 segundos. A metodologia de extração e incubação para a determinação da atividade de GS foi aquela proposta por Farnden & Robertson (1980). A absorbância das amostras foi medida a 540 nm em espectrofotômetro BIO-RAD Smart Spec™ Plus utilizando-se como padrão o γ -glutamil mono-hidroxamato. A atividade da GS foi calculada a partir de uma curva de calibração com concentrações de 0, 0,5, 1, 1,5, 2, 3, 4, 5 e 6 $\mu\text{moles de } \gamma\text{-glutamil mono-hidroxamato L}^{-1}$ e expressa em $\mu\text{moles de } \gamma\text{-glutamil monohidroxamato min}^{-1} \text{ g}^{-1}$ de matéria fresca (MF).

3.1.2 Experimentos de reversibilidade

Os experimentos de reversibilidade (dois) foram conduzidos com a cultivar de arroz IRGA 417, experimento 6 (25/03/2006 a 21/04/2006) e com a cultivar de cevada MN 698, experimento 7 (01/08/2006 a 28/08/06). Os experimentos foram conduzidos até a emissão da sexta (cevada) e sétima (arroz) folhas.

3.1.2.1 Tratamentos e delineamento experimental

Os experimentos 6 (arroz) e 7 (cevada) foram conduzidos, inicialmente, com uma testemunha (sem N) e com duas proporções iniciais de N (100 % NH_4^+ e 25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-) fornecidas nas concentrações de 5, 10 e 20 mmol L^{-1} (Tabela 2), totalizando sete tratamentos. As proporções de N foram

aquelas que ocasionaram o menor e o maior crescimento e desenvolvimento das plantas (nos experimentos 1 (cevada) e 3 (arroz)), respectivamente. Em todas as unidades experimentais, exceto naquelas com os controles negativo e positivo, quando observadas as primeiras alterações nas plantas, as concentrações e proporções iniciais desse elemento na solução nutritiva eram modificadas (Tabela 2) para concentrações e proporções finais que resultaram no melhor desempenho das plantas nos experimentos 1 (cevada) e 3 (arroz). Após realizadas as alterações, os experimentos foram conduzidos com um total de dezesseis tratamentos.

TABELA 2. Concentrações de N (mmol L^{-1}) e proporções de NH_4^+ e NO_3^- fornecidos antes (iniciais) e após (finais) a visualização das alterações no crescimento e desenvolvimento das plantas. Porto Alegre, RS. 2006.

Concentrações e proporções iniciais		Concentrações e proporções finais		
5 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^- (controle positivo)	5 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-	
	100 % NH_4^+ (controle negativo)		25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-	
	100 % NH_4^+		10 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-
	100 % NH_4^+		20 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-
	100 % NH_4^+			
10 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^- (controle positivo)	5 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-	
	100 % NH_4^+ (controle negativo)		25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-	
	100 % NH_4^+		10 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-
	100 % NH_4^+		20 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-
	100 % NH_4^+			
20 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^- (controle positivo)	5 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-	
	100 % NH_4^+ (controle negativo)		25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-	
	100 % NH_4^+		10 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-
	100 % NH_4^+		20 mmol L^{-1}	25 % NH_4^+ + 75 % NO_3^-
	100 % NH_4^+			

No experimento 6 (arroz), as concentrações e proporções foram alteradas 10 dias após a instalação do experimento (04/04/2006) quando as plantas estavam no estádio Haun 3.1 e apresentavam sintoma de queima na ponta das folhas. No experimento 7 (cevada) a alteração nas concentrações e proporções foi feita 17 dias após a instalação do experimento (18/08/2006) quando as plantas estavam, em média, no estádio Haun 3.5 e percebia-se, visualmente, menor desenvolvimento das plantas dos tratamentos controle negativo em relação aquelas dos tratamentos controle positivo.

As soluções nutritivas em ambos os experimentos foram compostas por macro e micronutrientes, conforme Hoagland & Arnon (1938) e por distintas concentrações e proporções de N. A concentração de micronutrientes foi a mesma para todas as soluções.

As unidades experimentais foram constituídas de bandejas de plástico, onde foram distribuídas nove plantas por bandeja. As bandejas foram dispostas em um delineamento em blocos ao acaso, com quatro repetições.

3.1.2.2 Técnicas e procedimentos experimentais

O procedimento para obtenção das plântulas e a distribuição das mesmas nas bandejas foi o mesmo daquele descrito no item 3.1.1.2. A injeção de ar para o interior da solução nutritiva foi feita apenas no experimento 7 (cevada). O monitoramento diário do pH seguiu o procedimento já descrito no item 3.1.1.2.

A reposição da solução nutritiva foi realizada a cada 72 horas nas primeiras duas semanas da instalação dos experimentos e a cada 48 horas nas semanas seguintes até a coleta.

Durante a condução do experimento 7 (cevada), em 20/08/2006 foi realizada uma aplicação do fungicida pyraclostrobin + epoxiconazole (Ópera) na dose de 91,5 g.i.a L⁻¹.

3.1.2.3 Avaliações

A avaliação das alterações nas concentrações e proporções dos íons NH₄⁺ e NO₃⁻ sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas foi realizada através da análise de variáveis de planta. As variáveis analisadas durante e ao final da condução dos experimentos foram: desenvolvimento foliar, rendimento de biomassa e N acumulado na parte aérea e na raiz. A metodologia para a determinação destas variáveis seguiu aquela descrita nos itens 3.1.1.3-a, 3.1.1.3-b e 3.1.1.3-c.

3.2 Experimentos em condições estéreis (meio de cultura)

3.2.1 Experimentos 8 e 9

Os experimentos em meio de cultura (dois) foram realizados com a cultivar de arroz IRGA 417, experimento 8 (30/05/2007 a 20/06/2007) e com a cultivar de cevada MN 698, experimento 9 (11/08/2007 a 28/08/07). Os experimentos foram conduzidos até a expansão da terceira (cevada) e quarta (arroz) folhas.

3.2.1.1 Tratamentos e delineamento experimental

Os tratamentos nos dois experimentos constaram de uma testemunha (sem N) e do fornecimento de N nas concentrações de 5 mmol L⁻¹ na proporção 25 % NH₄⁺ + 75 % NO₃⁻ e 20 mmol L⁻¹ na proporção 100 % NH₄⁺.

O meio de cultura foi composto por 0,8 % de ágar, macro e micronutrientes, conforme Hoagland & Arnon (1938) e por distintas concentrações e proporções de N. A concentração de micronutrientes foi a mesma para os três tratamentos.

Imediatamente antes da adição de ágar ajustou-se o pH do meio de cultura para 6,5 com a utilização de KOH ($0,10 \text{ mol L}^{-1}$).

As unidades experimentais foram constituídas por frascos de vidro transparentes com altura de 19 cm e diâmetro de 8,3 cm, com capacidade para o cultivo de três plantas. Os vidros foram dispostos em um delineamento inteiramente casualizado, com quatro repetições.

3.2.1.2 Técnicas e procedimentos experimentais

Inicialmente, as sementes das cultivares de cevada e arroz foram tratadas com o fungicida triadimenol (Baytan) na dose de $2,7 \mu\text{L g semente}^{-1}$. Logo após, em mesa de fluxo laminar, as sementes foram colocadas sobre papel germinador em placas de petri previamente esterilizadas em autoclave a $120 \text{ }^\circ\text{C}$ por 20 minutos. As placas de petri com as sementes foram acondicionadas em câmara de crescimento BOD por um período de 72 horas com temperatura ao redor de $23 \text{ }^\circ\text{C}$ ($\pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$). As plântulas foram selecionadas de acordo com a sanidade e uniformidade de comprimento do coleótilo ($\pm 1,0 \text{ cm}$) e transplantadas, em mesa de fluxo laminar, para frascos de vidro. Imediatamente antes do transplante, os frascos contendo 150 mL do meio de cultura foram esterilizados em autoclave a uma temperatura de $120 \text{ }^\circ\text{C}$ por 20 minutos. Após o transplante os frascos foram vedados com filme de plástico transparente.

3.2.1.3 Avaliações

As avaliações foram realizadas através da análise de variáveis de planta. As variáveis analisadas ao final do período experimental foram: comprimento das folhas e desenvolvimento foliar. O comprimento de cada folha foi medido com régua e a metodologia para a determinação do desenvolvimento foliar seguiu aquela descrita no item 3.1.1.3-a.

3.3 Análise estatística

Os dados experimentais foram submetidos à análise de variância pelo F-teste. Os dados expressos em percentagem foram, inicialmente, transformados pelo método da raiz quadrada e, em seguida, submetidos à análise de variância pelo F-teste. Foi utilizado o teste de Tukey, ao nível de significância de 5 %, quando se observou diferença significativa entre tratamentos.

4 RESULTADOS

Os resultados apresentados incluem variações no crescimento, desenvolvimento e atividade das enzimas GS e NAR em plantas de arroz e de cevada cultivadas com concentrações e proporções dos íons NH_4^+ e NO_3^- .

4.1 Efeito dos íons NH_4^+ e NO_3^- supridos em solução nutritiva

A magnitude dos efeitos do suprimento de N (NH_4^+ e NO_3^-) sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas de cevada e de arroz foi caracterizada através de: 1º) desenvolvimento foliar do colmo principal (CP); 2º) avaliação da frequência e sincronismo dos afilhos emitidos com o colmo principal; 3º) determinação do rendimento de biomassa da parte aérea e raízes; 4º) determinação do acúmulo de N na parte aérea e raízes e 5º) determinação do conteúdo de N mineral (NH_4^+ + NO_3^-) na parte aérea e raízes.

4.1.1 Desenvolvimento foliar do colmo principal

O desenvolvimento foliar e o número de folhas emitidas pelo CP em plantas de cevada (cultivadas em solução com aeração) e em plantas de arroz (cultivadas com e sem aeração) foram determinados utilizando-se a escala proposta por Haun (Haun, 1973). Em cevada, o suprimento de N em qualquer concentração e proporção promoveu maior desenvolvimento do CP durante o cultivo das plantas, resultando em maior número de folhas emitidas ao final do

experimento (24 dias de cultivo), quando comparado com a testemunha (sem N) (Figuras 1 e 2).

O desenvolvimento foliar ocorreu de forma linear, até aproximadamente 15 dias após o transplante das plântulas, quando do início da emissão da 3^a (testemunha) e 5^a (demais tratamentos) folhas. Posteriormente, em plantas do tratamento testemunha (0:0) e naquelas supridas com N na forma amoniacal observou-se estabilização e redução na emissão de folhas pelo CP, respectivamente (Figuras 1 A, B, C, D e E). Ao final do período experimental as plantas dos tratamentos com suprimento de NH_4^+ apresentaram menor número de folhas (média de 5.0 unidades Haun) e necrose na borda das folhas (Apêndice 1 A) quando comparado aos demais tratamentos compostos por NH_4^+ e NO_3^- (média de 5.7 unidades Haun), nas concentrações de 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1} de N (Figura 2 e Apêndice 1 C).

As plantas supridas apenas com NO_3^- não mostraram diferenças para o desenvolvimento foliar quando comparadas com aquelas supridas com NH_4^+ e NO_3^- (Figura 2) porém, apresentaram pontos marrons e manchas foliares não observadas em plantas cultivadas com as duas formas de N (Apêndice 1 B e 1 C).

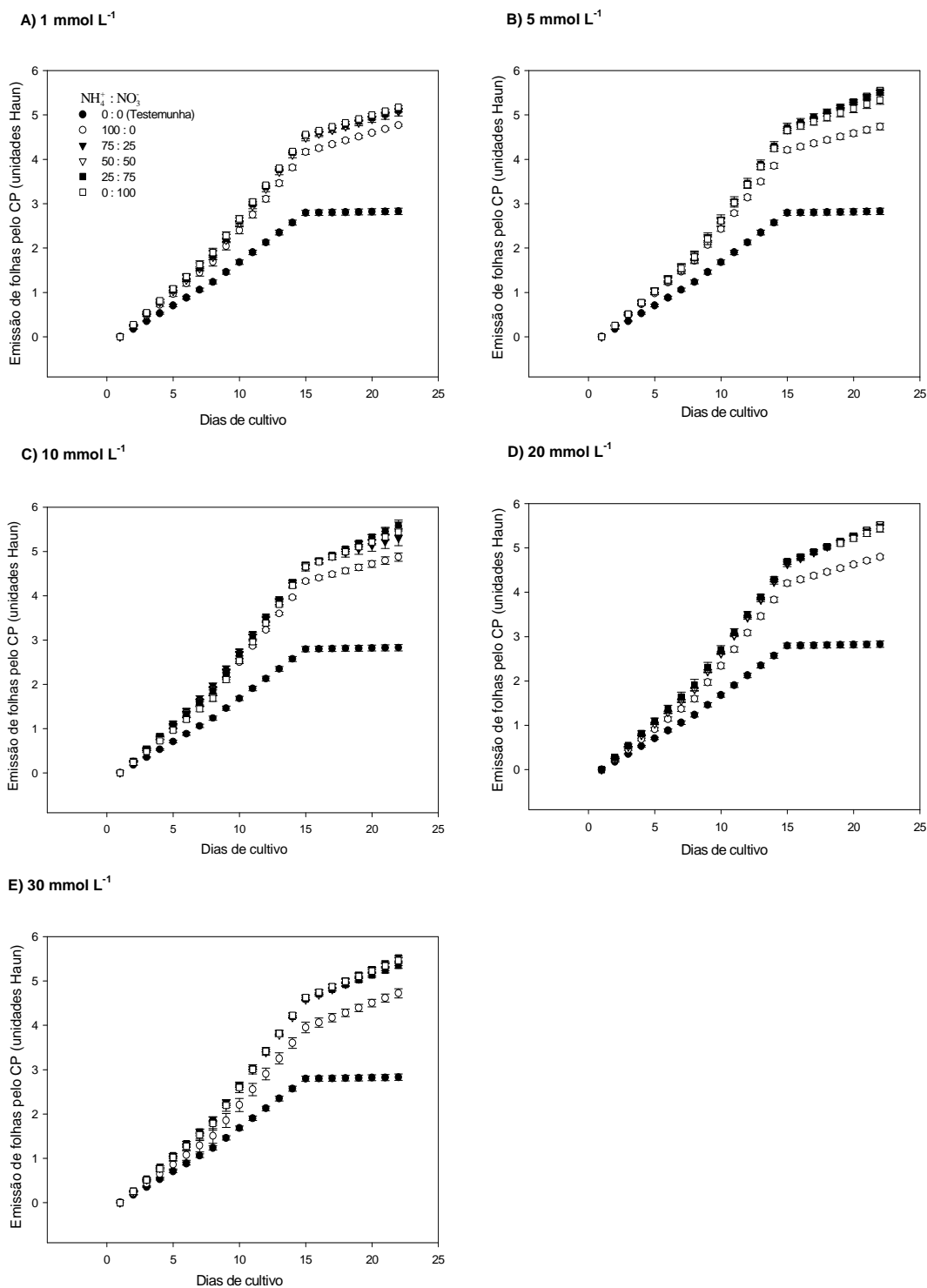
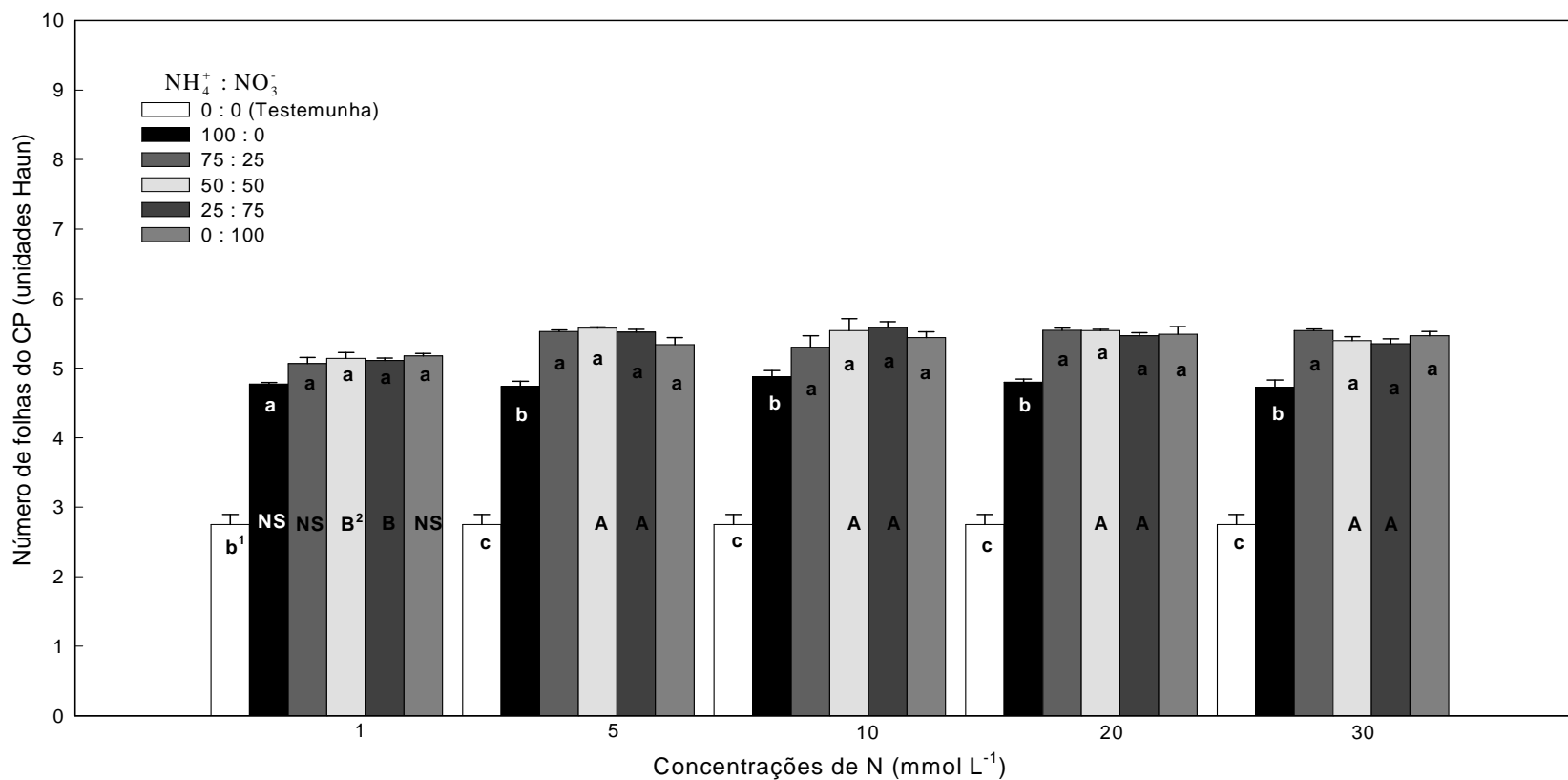


FIGURA 1. Emissão de folhas pelo CP (unidades Haun) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva, durante 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

FIGURA 2. Número de folhas emitidas pelo CP (unidades Haun) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas às concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.



¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula), dentro de cada concentração, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula), dentro de cada proporção, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

NS Diferença entre médias, dentro de cada proporção, não significativa a 5%.

O número de folhas emitidas pelo CP foi menor na concentração de 1 mmol L^{-1} quando comparada às demais concentrações, em apenas duas das proporções de N estudadas (Figura 2).

O desenvolvimento foliar do CP em plantas de arroz foi afetado pela concentração e proporção de N suprido em solução nutritiva sem e com aeração (Figuras 3 A, 3 B, 3 C, 3 D, 3 E e 4). O desenvolvimento foliar foi linear e as plantas emitiram 3 folhas nos primeiros 8 dias de cultivo (Figuras 3 e 4). Em geral, maior emissão de folhas foi observada em plantas cultivadas em solução composta por NH_4^+ e NO_3^- ou somente NO_3^- quando comparada com aquelas do tratamento testemunha (0:0) (Figuras 3 A, B, C, D e E) e dos tratamentos com suprimento de N na forma de NH_4^+ (Figura 3 C, D e E). O desenvolvimento foliar foi similar entre as plantas de arroz cultivadas sem N (0:0) em solução aerada e não aerada (Figura 4). O tratamento com suprimento de NH_4^+ em solução com aeração resultou em desenvolvimento foliar inferior (8^o ao 25^o dias de cultivo) quando comparado aos mesmos tratamentos em solução sem aeração (Figura 4).

O número total de folhas emitidas pelas plantas de arroz também foi afetado pela forma de N suprida (Figura 5). O efeito prejudicial do N suprido na forma de NH_4^+ sobre o desenvolvimento das plantas foi constatado na avaliação realizada ao final do experimento (25 dias de cultivo) (Figura 5, Apêndice 2 e 3). As plantas supridas com NH_4^+ nas concentrações de 20 e 30 mmol L^{-1} de N apresentaram número total de folhas emitidas semelhante e inferior àquelas do tratamento testemunha (0:0), respectivamente (Figura 5).

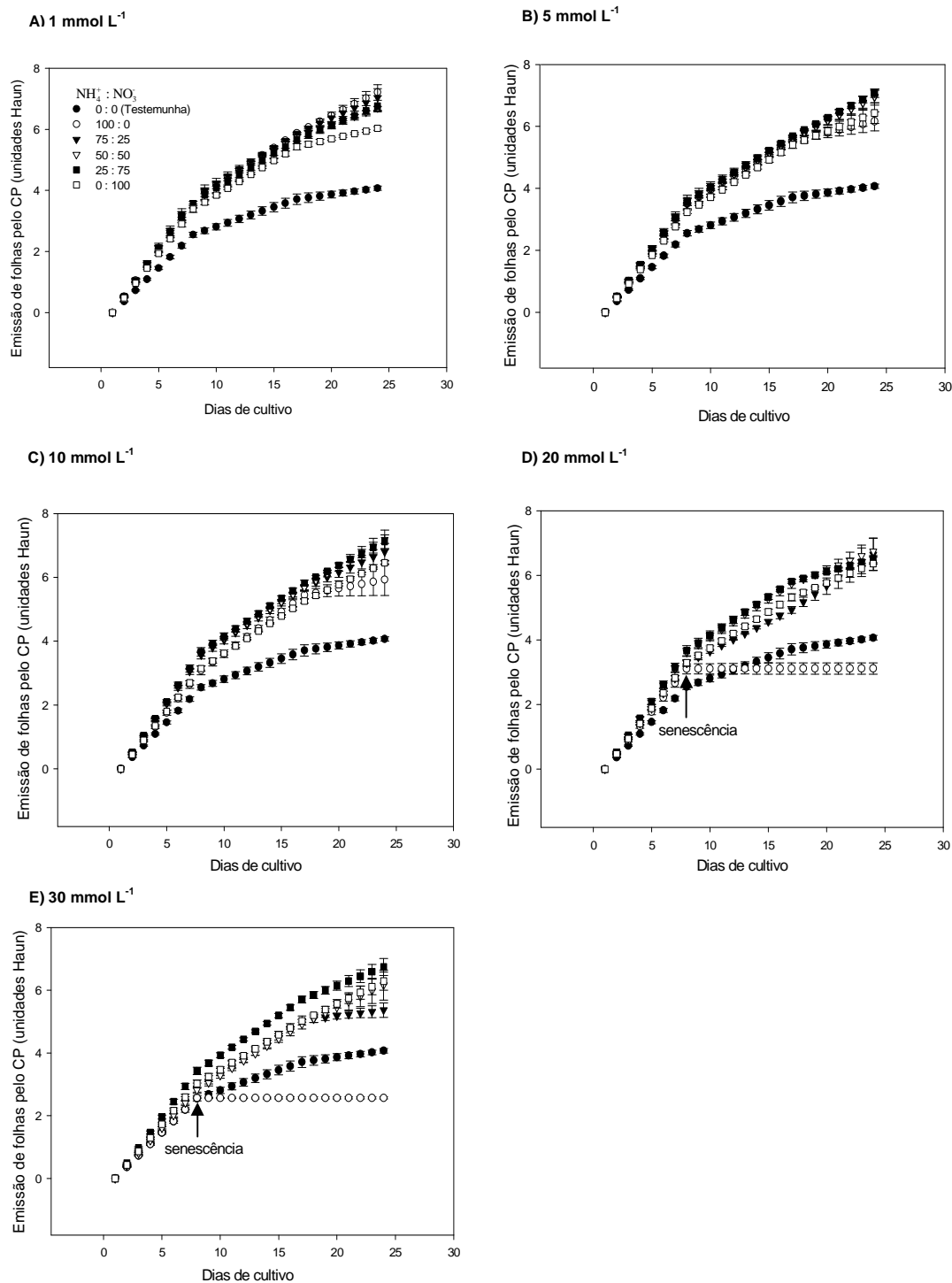


FIGURA 3. Emissão de folhas pelo colmo principal (CP) (unidades Haun) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva sem aeração, durante 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

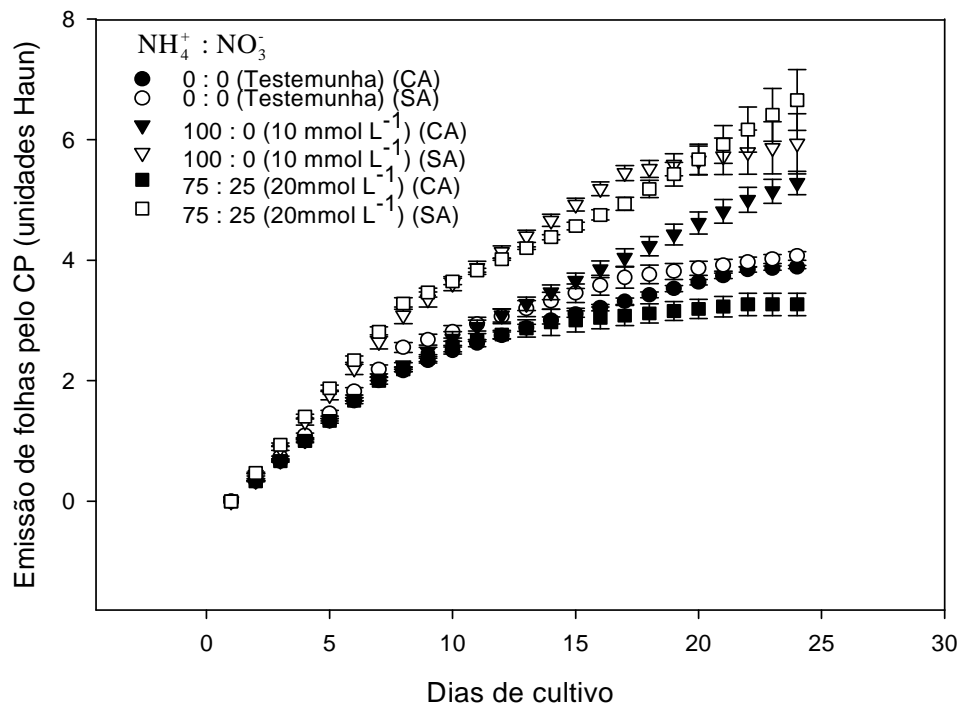
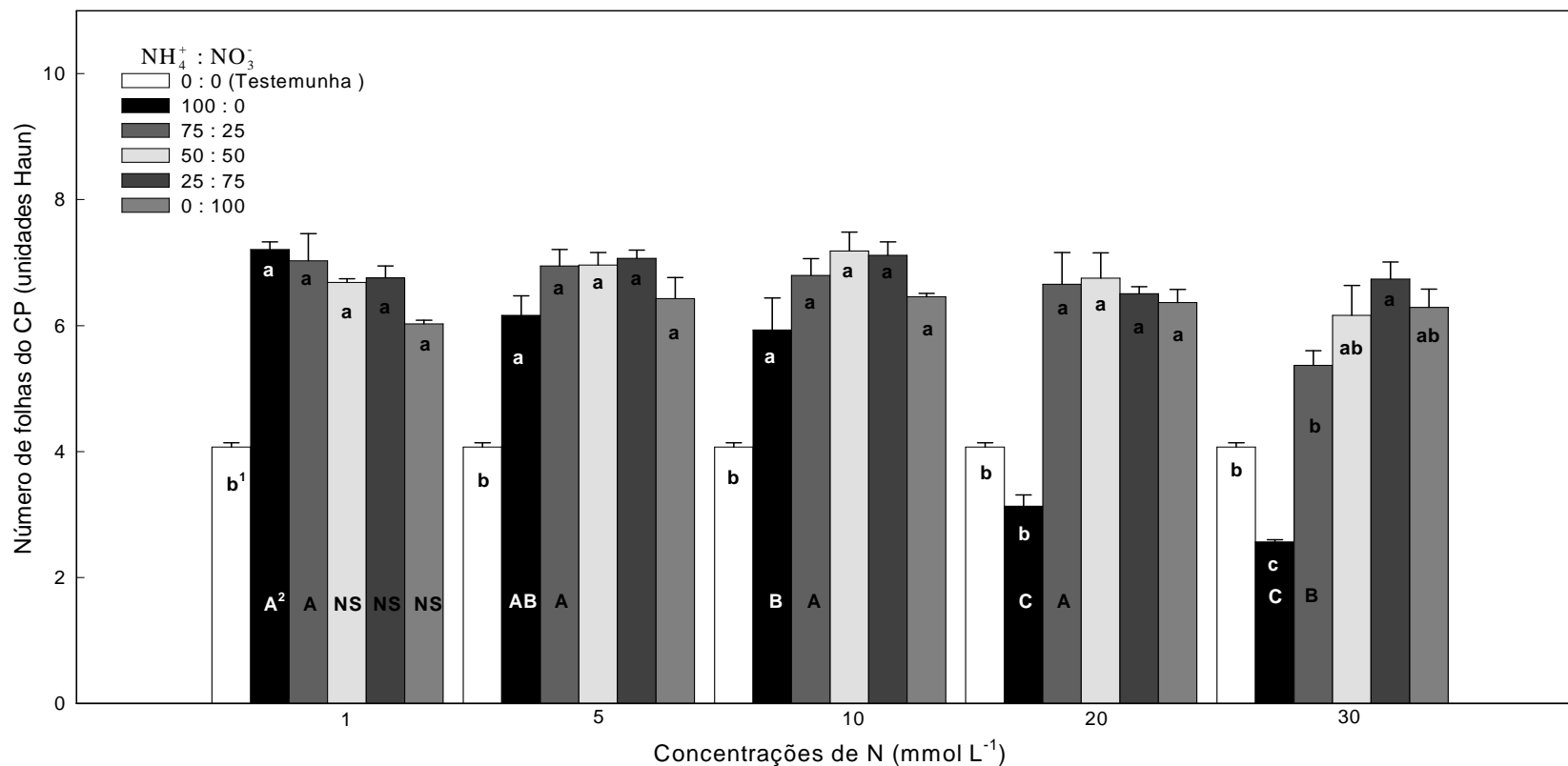


FIGURA 4. Emissão de folhas pelo colmo principal (CP) (unidades Haun) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas às concentrações (10 e 20 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0 e 75:25) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva com aeração (CA) e sem aeração (SA), durante 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005/2006.

O sintoma de queima na ponta das folhas em plantas supridas com N na forma de NH₄⁺ nas concentrações de 10, 20 e 30 mmol L⁻¹ (Apêndice 2 A e 3 A) quando comparada às plantas supridas com N na forma de NO₃⁻ ou NH₄⁺ e NO₃⁻ (Apêndice 2 B, 2 C, 3 B e 3 C) pode ter contribuído para a redução do número de folhas emitidas (Figura 5). O número de folhas emitidas pelas plantas cultivadas nas concentrações de 1, 5 e 10 mmol L⁻¹ de N não diferiu significativamente entre as proporções fornecidas (Figura 5).

FIGURA 5. Número de folhas emitidas pelo colmo principal (CP) (unidades Haun) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.



¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula), dentro de cada concentração, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula), dentro de cada proporção, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{NS} Diferença entre médias, dentro de cada proporção, não significativa a 5%.

4.1.2 Frequência e sincronismo dos afilhos emitidos com o colmo principal

Em cevada, o percentual de plantas que emitiram os afilhos primários A_1 , A_2 e A_3 (originados na base da primeira, segunda e terceira folhas do CP, respectivamente) determinado aos 14 (Tabela 3) e 24 (Tabela 4) dias de cultivo, variou entre tratamentos com e sem suprimento de N. As plantas que não receberam N (testemunha) não emitiram afilhos (Tabelas 3 e 4).

O suprimento de N na forma de NH_4^+ , com exceção da concentração de 10 mmol L^{-1} , ocasionou atraso na emissão do A_1 (percentuais inferiores a 61 %) (Tabela 3), quando comparado às plantas dos demais tratamentos (acima de 85 % das plantas apresentavam o primeiro afilho visível). O fornecimento de N, em proporções compostas por NH_4^+ e NO_3^- ou somente NO_3^- , além de promover maior desenvolvimento do CP (Figura 3) contribuiu para a emissão do A_2 ainda aos 14 dias de cultivo (Tabela 3).

A avaliação realizada ao final do experimento mostrou que, em geral, o percentual de plantas que apresentaram os afilhos A_1 e A_2 foi similar entre proporções de N, variando de 83 a 100 % para o A_1 e de 81 a 100 % para o A_2 (Tabela 4). O A_3 foi observado em plantas cultivadas com todas as concentrações de N, exceto naquelas cultivadas com 1 mmol L^{-1} de N e com as proporções que continham somente NH_4^+ (Tabela 4).

Ao final do período experimental, as plantas cultivadas sem N não aphilharam e aquelas cujo suprimento de N foi de 1 mmol L^{-1} apresentaram em média dois afilhos por planta em qualquer proporção de $\text{NH}_4^+ : \text{NO}_3^-$ (Figura 6).

TABELA 3. Percentagem de plantas da cultivar de cevada MN 698 que emitiram os afixos A₁ e A₂, quando submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva, aos 14 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

A₁					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
0 : 0	0 c ¹	0 c ¹	0 b ¹	0 c ¹	0 c ¹
100 : 0	50 b	30 b	92 a	61 b	19 b
75 : 25	92 a	92 a	100 a	97 a	97 a
50 : 50	94 a	86 a	100 a	94 a	100 a
25 : 75	100 a	94 a	97 a	100 a	97 a
0 : 100	100 a	87 a	92 a	100 a	97 a
Média	73 BC²	76 AB	80 A	75 AB	68 C
CV (%)	4,4				
A₂					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
0 : 0	0 b ¹	0 ^{ns}	0 b ¹	0 c	0 b ¹
100 : 0	0 b	0	5 b	0 c	0 b
75 : 25	5 ab	1	33 a	39 a	14 a
50 : 50	0 b	5	28 a	5 cb	19 a
25 : 75	3 ab	10	8 b	28 a	28 a
0 : 100	14 a	2	3 b	14 ab	11 ab
Média	4 B²	3 B	13 A	14 A	12 A
CV (%)	32,6				

¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula) na coluna não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula) na linha não diferem pelo teste de Tukey, a 5%.

^{ns} Diferença entre médias, na coluna, não significativa a 5%.

TABELA 4. Percentagem de plantas da cultivar de cevada MN 698 que emitiram os afilhos A₁, A₂ e A₃, quando submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

A₁					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
0 : 0	0 b ¹	0 c ¹	0 b ¹	0 b ¹	0 b ¹
100 : 0	97 a	94 ab	97 a	97 a	94 a
75 : 25	97 a	94 ab	100 a	97 a	100 a
50 : 50	100 a	83 b	100 a	100 a	100 a
25 : 75	100 a	97 a	97 a	100 a	97 a
0 : 100	100 a	92 ab	94 a	100 a	100 a
Média	82^{NS}	77	81	82	82
CV (%)	2,1				
A₂					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
0 : 0	0 b ¹	0 b ¹	0 b ¹	0 b ¹	0 b ¹
100 : 0	100 a	81 a	94 a	94 a	92 a
75 : 25	94 a	100 a	100 a	100 a	100 a
50 : 50	94 a	89 a	100 a	100 a	100 a
25 : 75	92 a	100 a	97 a	100 a	97 a
0 : 100	89 a	95 a	94 a	100 a	100 a
Média	78^{NS}	77	81	82	81
CV (%)	3,7				
A₃					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
0 : 0	0 ^{NS}	0 b ¹	0 b ¹	0 b ¹	0 b ¹
100 : 0	0	0 b	3 b	0 b	3 b
75 : 25	3	36 a	58 a	47 a	33 ab
50 : 50	3	10 ab	78 a	42 a	25 ab
25 : 75	3	30 ab	75 a	58 a	50 a
0 : 100	0	2 b	50 a	47 a	36 a
Média	1 C²	13 A	44 A	32 A	24 A
CV (%)	22,4				

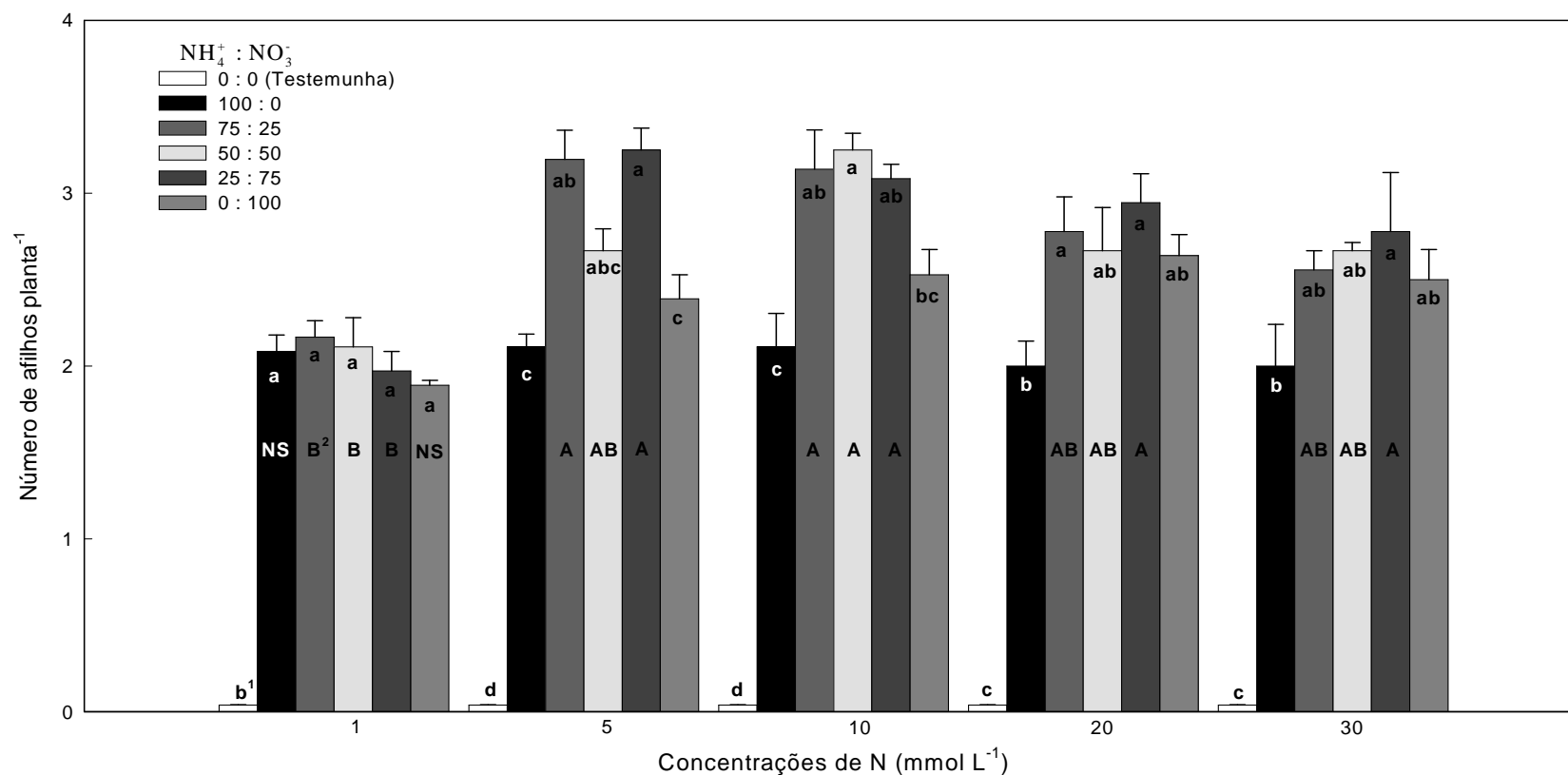
¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula) na coluna não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula) na linha não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{NS} Diferença entre médias, na coluna, não significativa a 5%.

^{NS} Diferença entre médias, na linha, não significativa a 5%.

FIGURA 6. Número de afilhos emitidos em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas às concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.



¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula), dentro de cada concentração, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula), dentro de cada proporção, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{NS} Diferença entre médias, dentro de cada proporção, não significativa a 5%.

O aumento na concentração de N para 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹, suprido em proporções compostas por NH₄⁺ e NO₃⁻, em geral, resultou em maior número de afilhos emitidos por planta. O N fornecido apenas na forma de NH₄⁺ inibiu o surgimento e o desenvolvimento do 3º afilho em todas as concentrações (Tabela 4 e Figura 6).

Em arroz, o percentual de plantas que apresentaram os afilhos primários A₁, A₂, A₃ e A₄ foi determinado aos 17 e 25 dias de cultivo das plantas. As plantas cultivadas sem N (testemunha), nas duas datas avaliadas, não emitiram afilhos (Tabelas 5 e 6).

A percentagem de plantas com afilhos variou entre proporções em cada concentração de N suprido. Alto percentual de emissão principalmente do A₁, A₂ e A₃ foi observado em plantas cultivadas com 1 mmol de N L⁻¹ em todas as proporções, exceto na proporção 100 % NO₃⁻ para o A₁ e A₂ na primeira avaliação (Tabela 5) e A₃ na segunda avaliação (Tabela 6). Já, o suprimento de N na maior concentração (30 mmol L⁻¹) afetou a emissão do A₁, A₂ (Tabela 5), A₃ e A₄ (Tabela 6) em todas as proporções.

Em geral, o percentual de plantas com afilhos nas concentrações intermediárias (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) foi maior naquelas proporções em que o N foi suprido nas formas compostas em igual proporção por NH₄⁺ e NO₃⁻ ou em maior proporção pelo NO₃⁻ (Tabelas 5 e 6), observando-se três a quatro afilhos por planta ao final do período experimental (Figura 7).

TABELA 5. Percentagem de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 que emitiram os afilhos A₁ e A₂ quando submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 17 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

		A₁				
Proporções		Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30	
0 : 0	0 c ¹	0 d ¹	0 c ¹	0 b ¹	0 b ¹	
100 : 0	92 a	37 c	15 b	0 b	0 b	
75 : 25	89 a	44 c	30 b	0 b	0 b	
50 : 50	89 a	78 b	92 a	7 b	0 b	
25 : 75	96 a	92 a	74 a	70 a	18 a	
0 : 100	33 b	0 d	0 c	4 b	4 b	
Média	67 A ²	42 B	35 B	13 C	3 C	
CV (%)	16,4					
		A₂				
Proporções		Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30	
0 : 0	0 c ¹	0 c ¹	0 c ¹	0 b ¹	0 b	
100 : 0	85 a	22 b	0 c	0 b	0 b	
75 : 25	85 a	30 b	7 c	0 b	0 b	
50 : 50	67 b	67 a	70 a	0 b	0 b	
25 : 75	70 b	78 a	74 a	48 a	11 a	
0 : 100	0 c	0 c	48 b	b c	0 b	
Média	51 A ²	33 B	33 B	8 C	2 C	
CV (%)	9,4					

¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula) na coluna não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula) na linha não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

TABELA 6. Percentagem de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 que emitiram os afilhos A₁, A₂, A₃ e A₄ quando submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

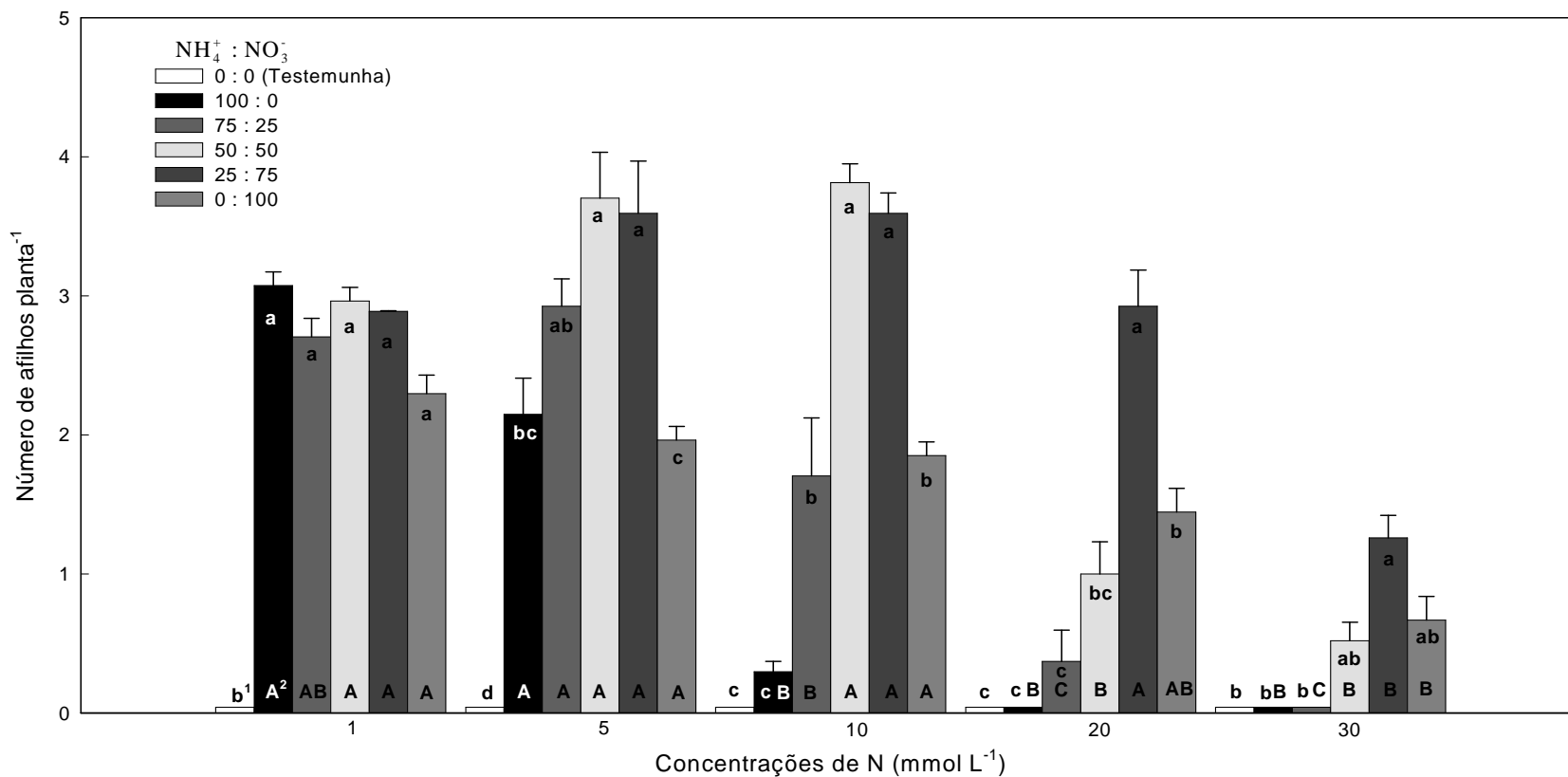
A₁					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
0 : 0	0 b ¹	0 b ¹	0 c ¹	0 c ¹	0 b ¹
100 : 0	89 a	67 a	15 c	0 c	0 b
75 : 25	89 a	89 a	59 b	11 bc	0 b
50 : 50	85 a	89 a	92 a	30 b	22 a
25 : 75	96 a	92 a	92 a	78 a	37 a
0 : 100	96 a	0 b	0 c	4 c	4 b
Média	76 A²	56 B	43 B	20 C	10 C
CV (%)	15,1				
A₂					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
0 : 0	0 b ¹	0 b ¹	0 b ¹	0 c ¹	0 b ¹
100 : 0	96 a	74 a	15 b	0 c	0 b
75 : 25	89 a	74 a	63 a	0 c	0 b
50 : 50	85 a	92 a	96 a	33 b	22 a
25 : 75	100 a	93 a	96 a	78 a	44 a
0 : 100	100 a	96 a	89 a	74 a	33 a
Média	78 A²	72 A	60 A	33 B	17 B
CV (%)	10,4				
A₃					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
0 : 0	0 c ¹	0 c ¹	0 c ¹	0 b ¹	0 b ¹
100 : 0	74 a	41 b	0 c	0 b	0 b
75 : 25	78 a	70 ab	37 b	7 b	0 b
50 : 50	81 a	81 a	89 a	18 b	7 ab
25 : 75	85 a	85 a	89 a	74 a	33 a
0 : 100	30 b	92 a	92 a	67 a	30 a
Média	58 A²	62 A	51 A	28 B	12 B
CV (%)	17,4				
A₄					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ :NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
0 : 0	0 ^{ns}	0 c ¹	0 b ¹	0 b ¹	0 ^{ns}
100 : 0	4	15 bc	0 b	0 b	0
75 : 25	11	37 ab	4 b	4 b	0
50 : 50	4	44 ab	37 a	7 b	0
25 : 75	0	52 a	33 a	41 a	11
0 : 100	0	4 c	4 b	4 b	0
Média	3 B²	25 A	13 B	9 B	2 B
CV (%)	44,8				

¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula) na coluna não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula) na linha não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{ns} Diferença entre médias, na coluna, não significativa a 5%.

FIGURA 7. Número de afilhos emitidos em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas às concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.



¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula), dentro de cada concentração, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula), dentro de cada proporção, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

O efeito negativo da concentração de N, fornecida principalmente na forma de NH_4^+ , sobre o afilhamento foi observado quando da avaliação final do número de afilhos emitidos por planta (Figura 7). O N suprido nas concentrações 10, 20 e 30 mmol L^{-1} , principalmente sob a forma de NH_4^+ , inibiu o surgimento e o desenvolvimento de afilhos (Figura 7). O maior número de afilhos emitidos em plantas cultivadas com N na proporção $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ de 25:75 (média de três afilhos por planta) nas concentrações de 1, 5, 10 e 20 mmol L^{-1} (Figura 7) evidenciou a importância do NO_3^- na mistura.

O sincronismo dos afilhos emitidos com o CP em plantas de cevada (A_1 , A_2 e A_3) e de arroz (A_1 , A_2 , A_3 e A_4) calculado pela diferença entre o número de folhas emitidas pelo CP (unidades Haun) e o número de folhas emitidas pelos afilhos não foi determinado no tratamento testemunha (sem N). Os afilhos considerados sincronizados foram aqueles que apresentaram diferença de até três (A_1), quatro (A_2), cinco (A_3) e seis (A_4) unidades Haun.

O percentual de afilhos sincronizados, em cevada, foi distinto entre concentrações e proporções de N nas duas épocas avaliadas (Tabelas 7 e 8). O percentual de sincronismo para os afilhos A_1 e A_2 oscilou entre 2 (suprimento de NH_4^+) e 100 % (suprimento de NH_4^+ e NO_3^-) e entre zero (suprimento de NH_4^+ ou NO_3^-) e 16 % (suprimento de NH_4^+ e NO_3^-) aos 14 dias de cultivo, respectivamente (Tabela 7). O menor percentual de A_1 sincronizados foi observado em plantas dos tratamentos com N suprido sob a forma de NH_4^+ em todas as concentrações, exceto aquela com 10 mmol L^{-1} de N.

TABELA 7. Sincronismo (%) dos afilhos A₁ e A₂ com o CP em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva, aos 14 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

		A₁				
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)					
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30	
100 : 0	18 b ¹	30 b ¹	76 ^{ns}	21 b ¹	2 b ¹	
75 : 25	74 a	92 a	100	95 a	86 a	
50 : 50	79 a	86 a	100	84 a	100 a	
25 : 75	97 a	94 a	92	97 a	86 a	
0 : 100	97 a	87 a	80	94 a	95 a	
Média	61 B ²	64 B	75 A	65 B	61 B	
CV (%)	8,0					
		A₂				
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)					
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30	
100 : 0	0 ^{ns}	0 b ¹	0 c ¹	0 c ¹	0 b ¹	
75 : 25	0	1 b	11 a	16 a	2 ab	
50 : 50	0	5 ab	7 ab	1 bc	3 ab	
25 : 75	0	10 a	1 b	9 ab	8 a	
0 : 100	2	2 ab	0 b	2 bc	1 b	
Média	0 C ²	3 AB	3 AB	5 A	2 BC	
CV (%)	34,5					

¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula) na coluna não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula) na linha não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{ns} Diferença entre médias, na coluna, não significativa a 5%.

TABELA 8. Sincronismo (%) dos afilhos A₁, A₂ e A₃ com o CP em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

		A₁				
Proporções		Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30	
100 : 0	95 ^{ns}	94 ^{ns}	89 ^{ns}	89 ^{ns}	85 ^{ns}	
75 : 25	89	94	100	92	86	
50 : 50	92	83	97	86	97	
25 : 75	97	97	86	100	92	
0 : 100	97	92	82	92	94	
Média	78^{NS}	77	76	76	76	
CV (%)	5,1					
		A₂				
Proporções		Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30	
100 : 0	97 ^{ns}	81 ^{ns}	85 ^{ns}	81 ^{ns}	70 b ¹	
75 : 25	87	100	100	97	100 a	
50 : 50	81	89	100	97	100 a	
25 : 75	77	100	92	97	92 a	
0 : 100	72	95	89	97	100 a	
Média	69^{NS}	77	78	78	77	
CV (%)	6,0					
		A₃				
Proporções		Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30	
100 : 0	0 ^{ns}	0 c ¹	0 c ¹	0 b	0 ^{ns}	
75 : 25	0	36 a	21 ab	7 ab	2	
50 : 50	0	10 ab	28 a	8 ab	3	
25 : 75	0	30 a	45 a	22 a	12	
0 : 100	0	2 bc	5 bc	9 ab	6	
Média	0 C ²	13 AB	17 A	8 ABC	4 BC	
CV (%)	36,8					

¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula) na coluna não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula) na linha não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{ns} Diferença entre médias, na coluna, não significativa a 5%.

^{NS} Diferença entre médias, na linha, não significativa a 5%.

A similaridade na percentagem de sincronismo dos afilhos A_1 e A_2 entre tratamentos aos 24 dias de cultivo (Tabela 8) mostrou que houve evolução no percentual de afilhos sincronizados naqueles tratamentos com N suprido sob a forma de NH_4^+ que apresentavam baixa percentagem de sincronismo na avaliação feita aos 14 dias de cultivo. O maior percentual de sincronismo do A_3 foi observado nos tratamentos compostos por NH_4^+ e NO_3^- nas concentrações de 5 e 10 mmol L^{-1} de N.

Em arroz, baixo percentual de afilhos sincronizados aos 17 dias de cultivo foi observado em plantas supridas com N apenas sob a forma de NO_3^- em todas as concentrações (Tabela 9). Já o N fornecido sob a forma de NH_4^+ , na concentração de 1 mmol L^{-1} , não afetou o percentual de sincronismo entre afilhos, quando comparado aos demais tratamentos com N suprido nas formas de NH_4^+ e NO_3^- (Tabelas 9 e 10). Entretanto, na medida em que se incrementou a concentração de NH_4^+ na solução o percentual de afilhos sincronizados decaiu para zero (Tabelas 9 e 10). Em geral, maior percentual de sincronismo entre os afilhos A_1 , A_2 , A_3 e A_4 e o CP foi observado com o fornecimento de até 10 mmol L^{-1} de N (Tabelas 9 e 10).

TABELA 9. Sincronismo (%) dos afilhos A₁ e A₂ com o CP em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 17 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

A₁					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
100 : 0	79 a ¹	13 b ¹	0 b ¹	0 b ¹	0 ^{ns}
75 : 25	69 a	16 b	1 b	1 b	0
50 : 50	65 a	52 a	72 a	0 b	0
25 : 75	82 a	75 a	46 a	42 a	3
0 : 100	9 b	0 c	0 b	0 b	0
Média	51 A²	26 B	20 B	7 C	1 C
CV (%)	15,7				
A₂					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
100 : 0	67 ab ¹	7 b ¹	0 c ¹	0 b ¹	0 ^{ns}
75 : 25	73 a	10 b	0 c	0 b	0
50 : 50	40 c	42 a	58 a	0 b	0
25 : 75	44 bc	63 a	47 ab	24 a	1
0 : 100	0 d	0 c	30 b	0 b	0
Média	37 A²	20 B	23 B	4 C	0 C
CV (%)	17,1				

¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula) na coluna não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula) na linha não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{ns} Diferença entre médias, na coluna, não significativa a 5%.

TABELA 10. Sincronismo (%) dos afilhos A₁, A₂, A₃ e A₄ com o CP em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

A₁					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
100 : 0	53 ^{ns}	23 b ¹	0 b ¹	0 b ¹	0 ^{ns}
75 : 25	66	20 b	3 b	0 b	0
50 : 50	53	50 a	51 a	5 b	2
25 : 75	53	58 a	45 a	50 a	8
0 : 100	57	0 c	0 b	0 b	0
Média	47 A²	25 B	17 BC	9 CD	2 D
CV (%)	18,5				
A₂					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
100 : 0	68 ^{ns}	30 b ¹	0 c ¹	0 b ¹	0 b
75 : 25	76	42 ab	23 b	0 b	0 b
50 : 50	64	76 a	85 a	6 b	2 ab
25 : 75	70	79 a	72 a	53 a	12 a
0 : 100	81	71 a	70 a	44 a	12 a
Média	60 A²	50 AB	42 B	17 C	4 C
CV (%)	14,9				
A₃					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
100 : 0	28 ab ¹	13 c ¹	0 b ¹	0 b ¹	0 ^{ns}
75 : 25	55 a	30 bc	5 b	0 b	0
50 : 50	43 a	40 ab	63 a	2 b	0
25 : 75	44 a	62 ab	50 a	48 a	4
0 : 100	6 b	82 a	65 a	35 a	10
Média	29 AB²	38 A	30 AB	14 BC	2 C
CV (%)	20,4				
A₄					
Proporções	Concentrações de N (mmol L ⁻¹)				
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	1	5	10	20	30
100 : 0	0 ^{ns}	2 bc ¹	0 ^{ns}	0 b ¹	0 ^{ns}
75 : 25	2	4 bc	0	0 b	0
50 : 50	0	11 ab	2	0 b	0
25 : 75	0	15 a	3	11 a	0
0 : 100	0	0 c	0	0 b	0
Média	0^{NS}	5	1	2	0
CV (%)	53,0				

¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula) na coluna não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula) na linha não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{ns} Diferença entre médias, na coluna, não significativa a 5%.

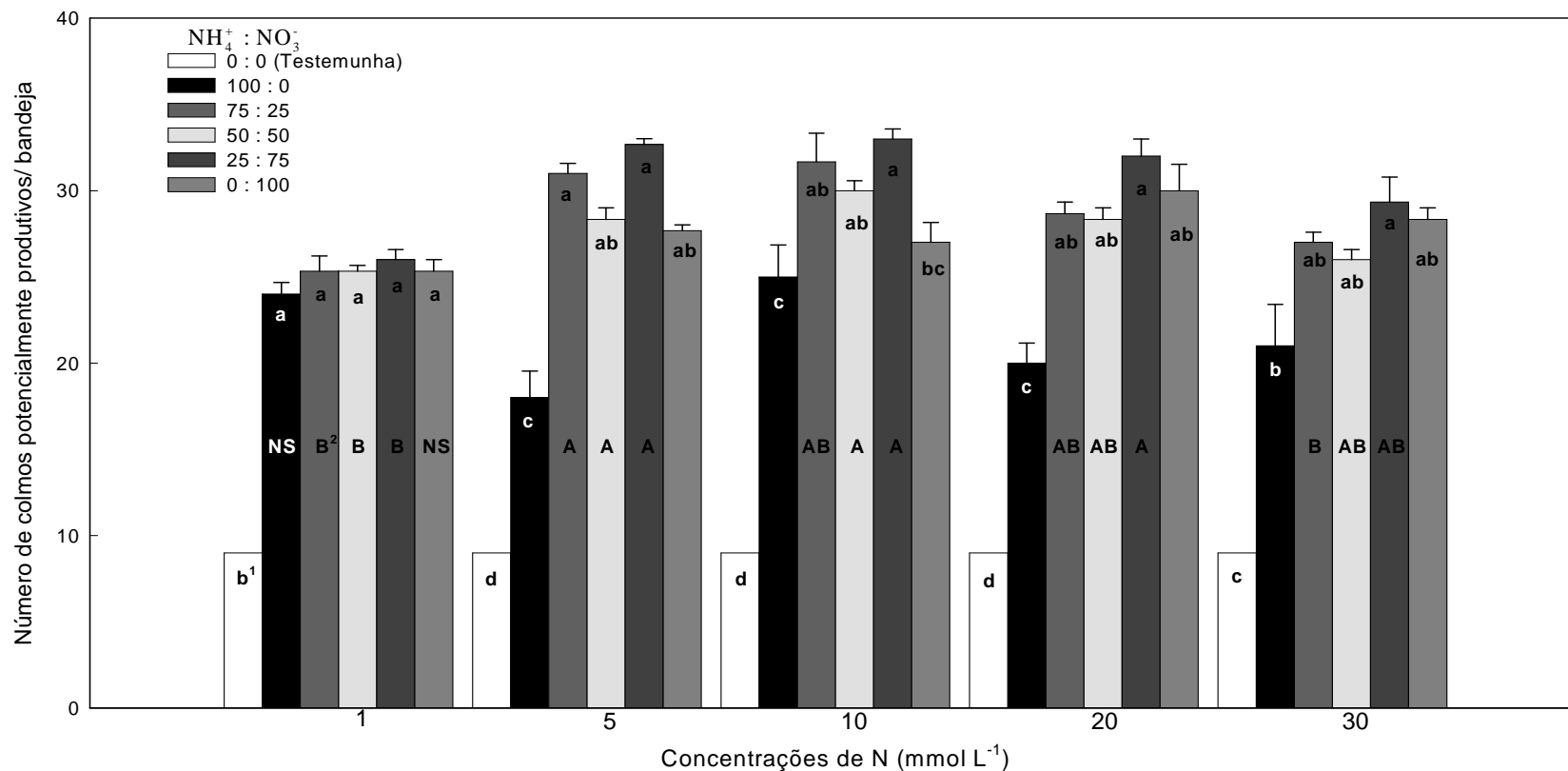
^{NS} Diferença entre médias, na linha, não significativa a 5%.

A partir da soma do CP e dos respectivos afilhos sincronizados ao final do experimento (afilhos potencialmente produtivos) foi determinado o número total de colmos com potencial para produzir espigas (cevada) e panículas (arroz).

O número de colmos potencialmente produtivos/bandeja permaneceu, em média, ao redor de 9 no tratamento testemunha (0:0) tanto em cevada (Figura 8) quanto em arroz (Figura 9). Em cevada, o maior número de colmos (em média 30) foi observado nas concentrações intermediárias (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) e nas proporções compostas por NH₄⁺ e NO₃⁻ (Figura 8). O número médio de colmos na proporção composta somente por NH₄⁺ permaneceu ao redor de 20 (Figura 8).

Em arroz, o maior número de colmos (média ao redor de 30) foi obtido com concentrações de 1, 5 e 10 mmol L⁻¹ de N em proporções compostas por NH₄⁺ e NO₃⁻ (Figura 9). O suprimento de N nas concentrações de 10, 20 e 30 mmol L⁻¹ exclusivamente na forma de NH₄⁺ ou em maior proporção quando em mistura com NO₃⁻ resultou em menor número de colmos, quando comparado com o tratamento testemunha (0:0) e com as demais concentrações para estas proporções (Figura 9).

FIGURA 8. Número de colmos potencialmente produtivos/bandeja em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

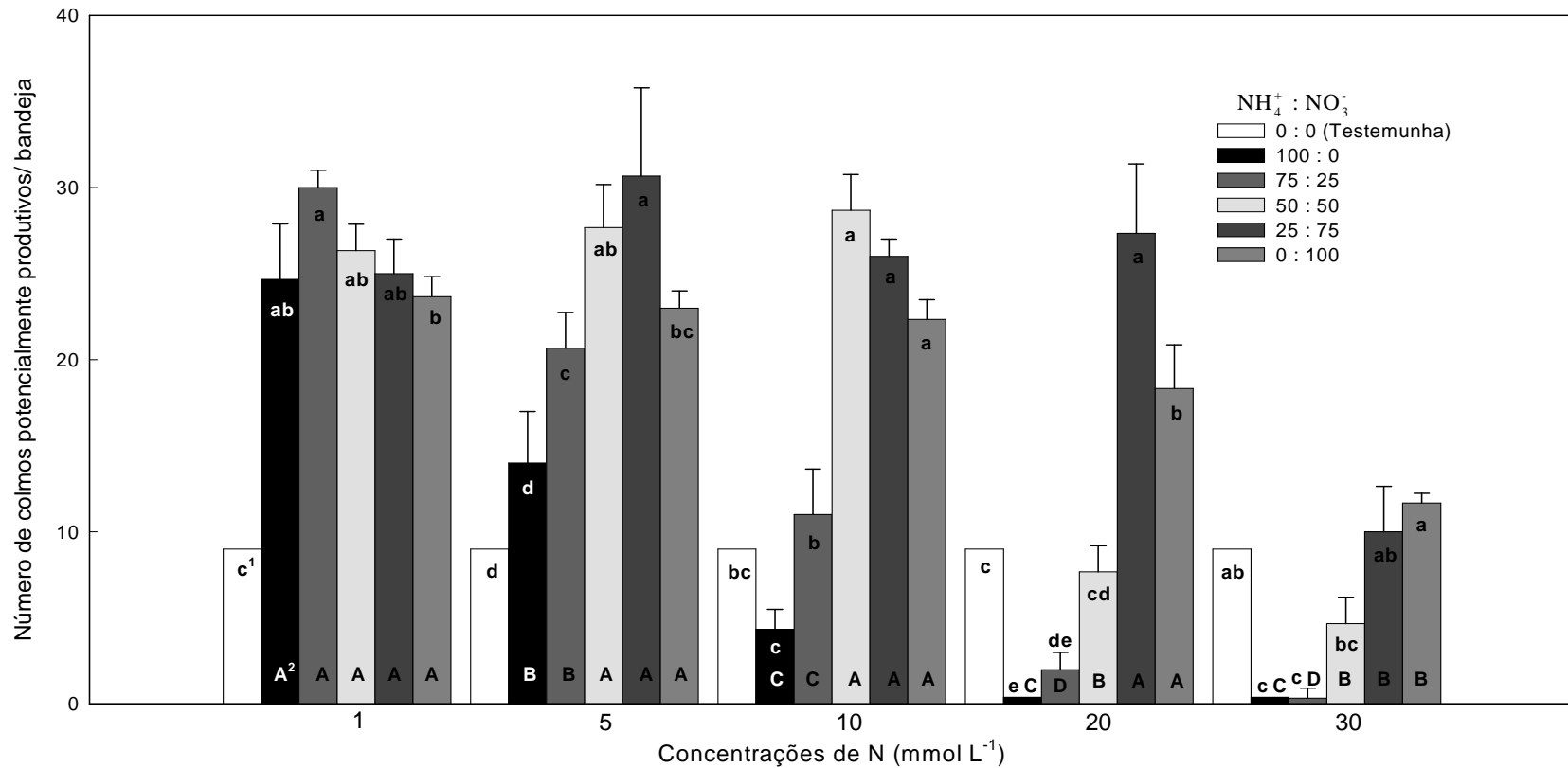


¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula), dentro de cada concentração, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula), dentro de cada proporção, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{NS} Diferença entre médias, dentro de cada proporção, não significativa a 5%.

FIGURA 9. Número de colmos potencialmente produtivos/bandeja em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.



¹ Médias seguidas pela mesma letra (minúscula), dentro de cada concentração, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas pela mesma letra (maiúscula), dentro de cada proporção, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{NS} Diferença entre médias, dentro de cada proporção, não significativa a 5%.

4.1.3 Rendimento de biomassa (parte aérea e raízes)

A biomassa acumulada pela parte aérea e raízes de plantas de cevada ao final do experimento (24 dias de cultivo) foi baixa no tratamento testemunha (0:0), quando comparada aos demais tratamentos com fornecimento de N (Figuras 10 A, B, C, D e E). O rendimento de biomassa das raízes foi inferior a $200 \text{ mg planta}^{-1}$ em todos os tratamentos. Dentre as plantas cultivadas com N, aquelas cujo suprimento foi somente sob a forma de NH_4^+ ou NO_3^- acumularam a menor e maior quantidade de biomassa pelas raízes em todas as concentrações estudadas, respectivamente (Figuras 10 A, B, C, D e E).

O rendimento de biomassa da parte aérea foi superior nos tratamentos compostos pelas formas NH_4^+ e NO_3^- , atingindo valores médios ao redor de $1000 \text{ mg planta}^{-1}$ (Figuras 10 C, D e E). A biomassa total (raiz + parte aérea) foi similar entre as proporções supridas com 1 mmol L^{-1} de N (Figura 10 A).

Em arroz (cultivado sem aeração), o rendimento de biomassa das raízes e da parte aérea foi similar entre proporções na concentração de 1 mmol L de N, diferindo significativamente apenas da testemunha (0:0) (Figura 11 A). O maior acúmulo de biomassa pelas plantas (raiz + parte aérea) foi observado com o N suprido na proporção de $\text{NH}_4^+ : \text{NO}_3^-$ de 25:75 (Figuras 11 B, C, D e E). O N suprido, principalmente sob a forma de NH_4^+ resultou em menor acúmulo de biomassa pela parte aérea e raízes na maioria das concentrações estudadas (Figuras 11 C, D e E).

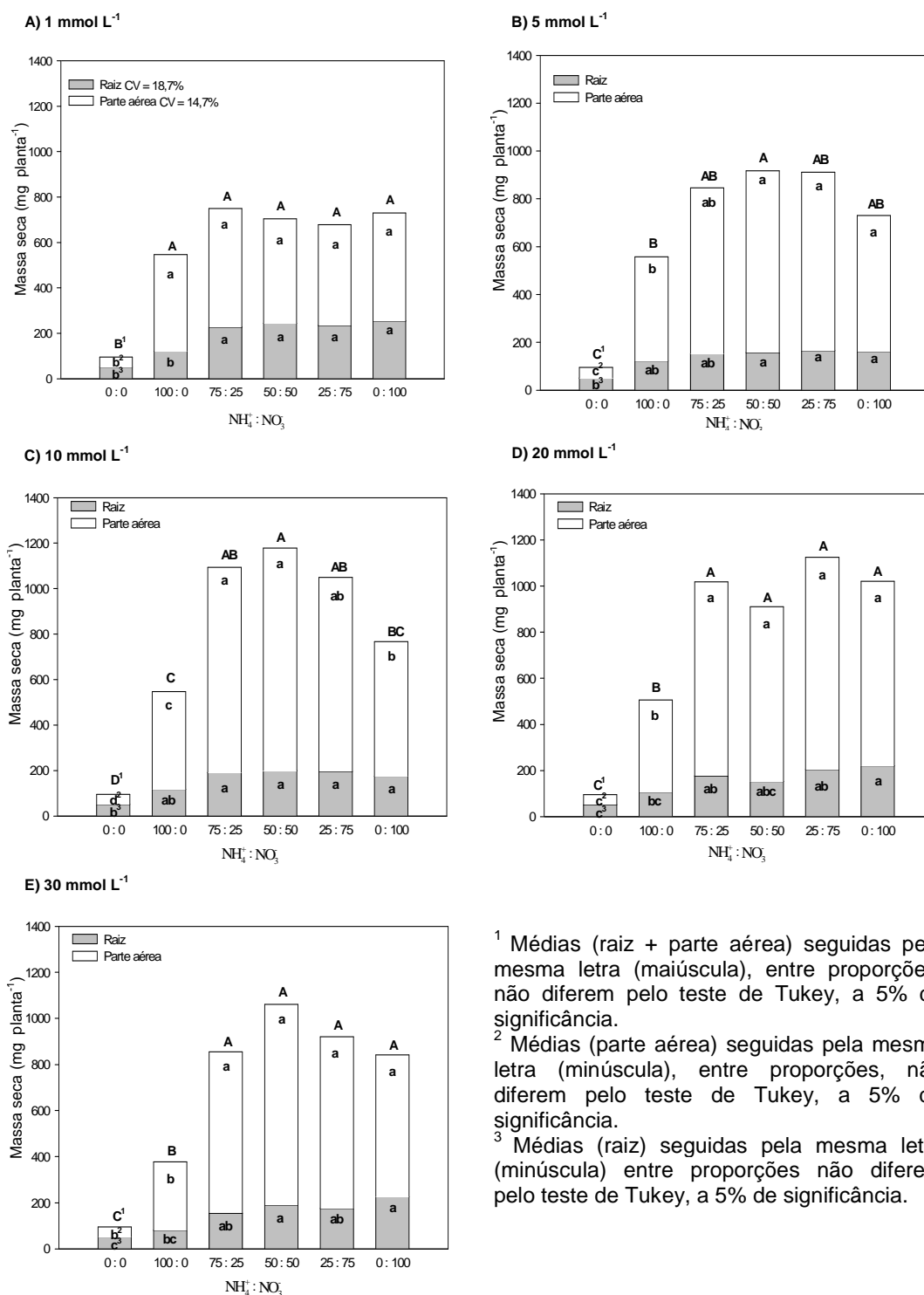


FIGURA 10. Rendimento de biomassa (mg planta⁻¹) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva, aos, 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

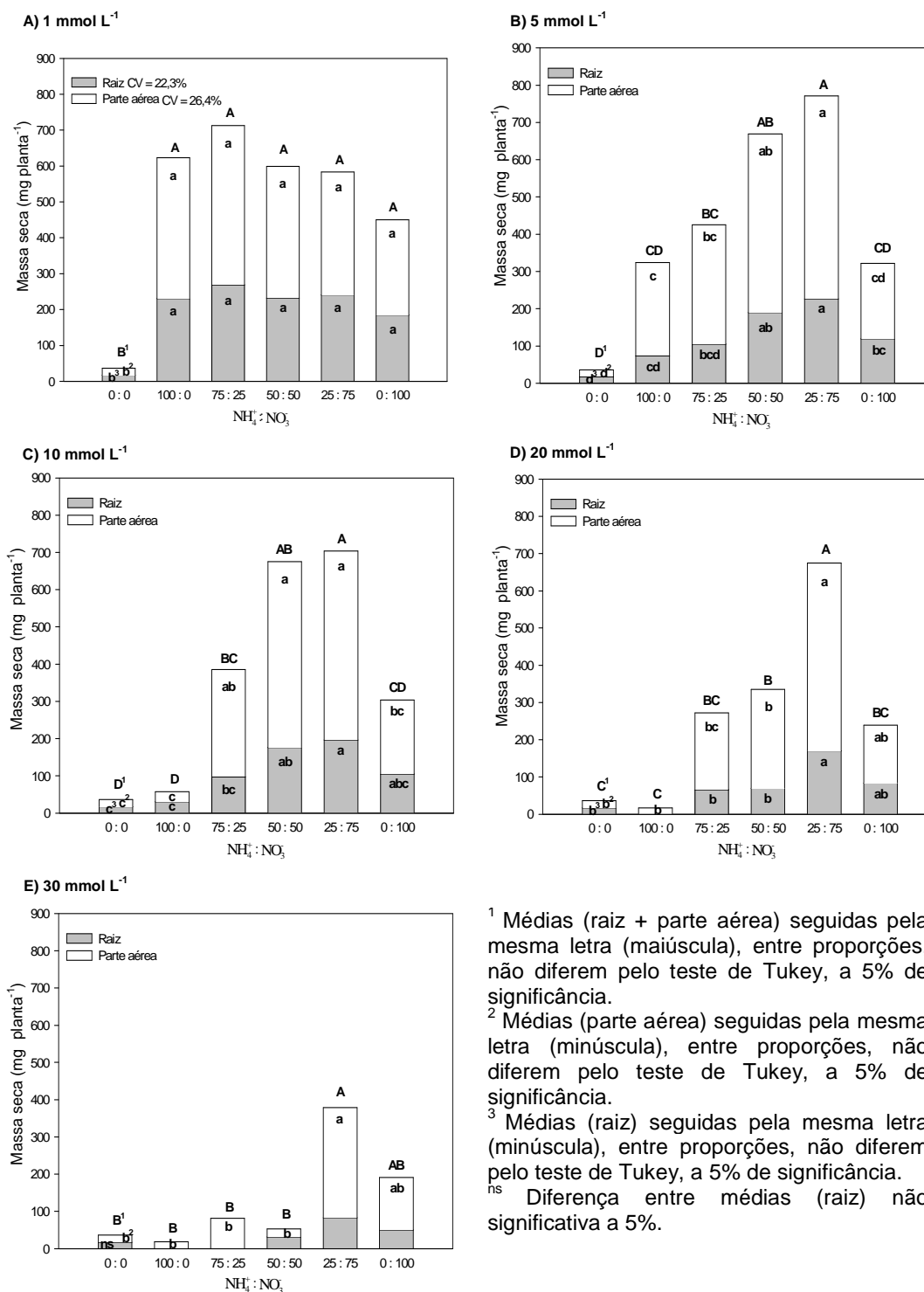


FIGURA 11. Rendimento de biomassa (mg planta⁻¹) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0, 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

A comparação do rendimento de biomassa da parte aérea e raízes entre plantas de arroz cultivadas em solução nutritiva com e sem aeração, mostra que o crescimento das plantas foi baixo e que o padrão de resposta foi similar em dois (testemunha e 10 mmol L⁻¹ de N 100:0 (NH₄⁺:NO₃⁻)) dos três tratamentos testados (Tabela 11).

TABELA 11. Rendimento de biomassa (mg planta⁻¹) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (10 e 20 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0 e 75:25) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva com aeração (CA) e sem aeração (SA), aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005/2006.

Tratamentos	Rendimento de biomassa (mg planta ⁻¹)			
	Parte aérea		Raiz	
	CA	SA	CA	SA
0 : 0 (Testemunha)	34,0 A ¹	19,3 A	17,3 A	16,8 A
10 mmol L ⁻¹ de N 100 : 0 (NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻)	42,4 A	27,0 A	14,5 A	30,0 A
20 mmol L ⁻¹ de N 75 : 25 (NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻)	33,2 B	206,0 A	11,9 B	66,0 A
CV (%)	47,3		4,9	

¹ Médias seguidas pela mesma letra (na linha), dentro de cada variável (parte aérea e raiz), não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

4.1.4 Acúmulo de N na parte aérea e raízes

As plantas de cevada, quando cultivadas sem N (0:0) acumularam baixa quantidade de N na raiz (0,6 mg planta⁻¹) e na parte aérea (0,4 mg planta⁻¹), quando comparadas àquelas dos demais tratamentos com suprimento nitrogenado (Figuras 12 A, B, C, D e E). O acúmulo de N pelas raízes, na maioria das concentrações foi similar entre as proporções, variando de 3,2 a 7,9 mg planta⁻¹ (Figuras 12 A, B, C e D) diferindo apenas na maior concentração (Figura 12 E) cujos valores oscilaram entre 3,5 e 8,7 mg planta⁻¹. O maior acúmulo de N pela parte aérea e raiz + parte aérea ocorreu naqueles

tratamentos com suprimento de N composto pelas formas NH_4^+ e NO_3^- (Figuras 12 B, C, D e E).

As plantas de arroz cultivadas sem N acumularam baixa quantidade de N tanto na raiz ($0,1 \text{ mg planta}^{-1}$) quanto na parte aérea ($0,2 \text{ mg planta}^{-1}$) quando comparadas às plantas dos demais tratamentos (Figuras 13 A, B, C, D e E). O total de N acumulado (raiz + parte aérea) atingiu valores ao redor de $30 \text{ mg planta}^{-1}$, naqueles tratamentos em que o N foi suprido nas formas amoniacal e nítrica na proporção $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ de 50:50 e 25:75 (Figuras 13 B, C e D). O N acumulado pela biomassa não foi determinado nos tratamentos em que o N foi suprido somente por NH_4^+ ou em maior proporção na forma de NH_4^+ nas concentrações de 20 e 30 mmol L^{-1} de N devido à senescência e morte foliar (Figuras 13 D e E).

As plantas cultivadas com N em maior proporção na forma de NH_4^+ ou somente na forma de NO_3^- foram aquelas com o menor acúmulo de N total (parte aérea + raízes) com valores entre 1,2 e $25,6 \text{ mg planta}^{-1}$ para a parte aérea e entre 0,98 e $7,8 \text{ mg planta}^{-1}$ para as raízes (Figuras 13 B, C, D e E).

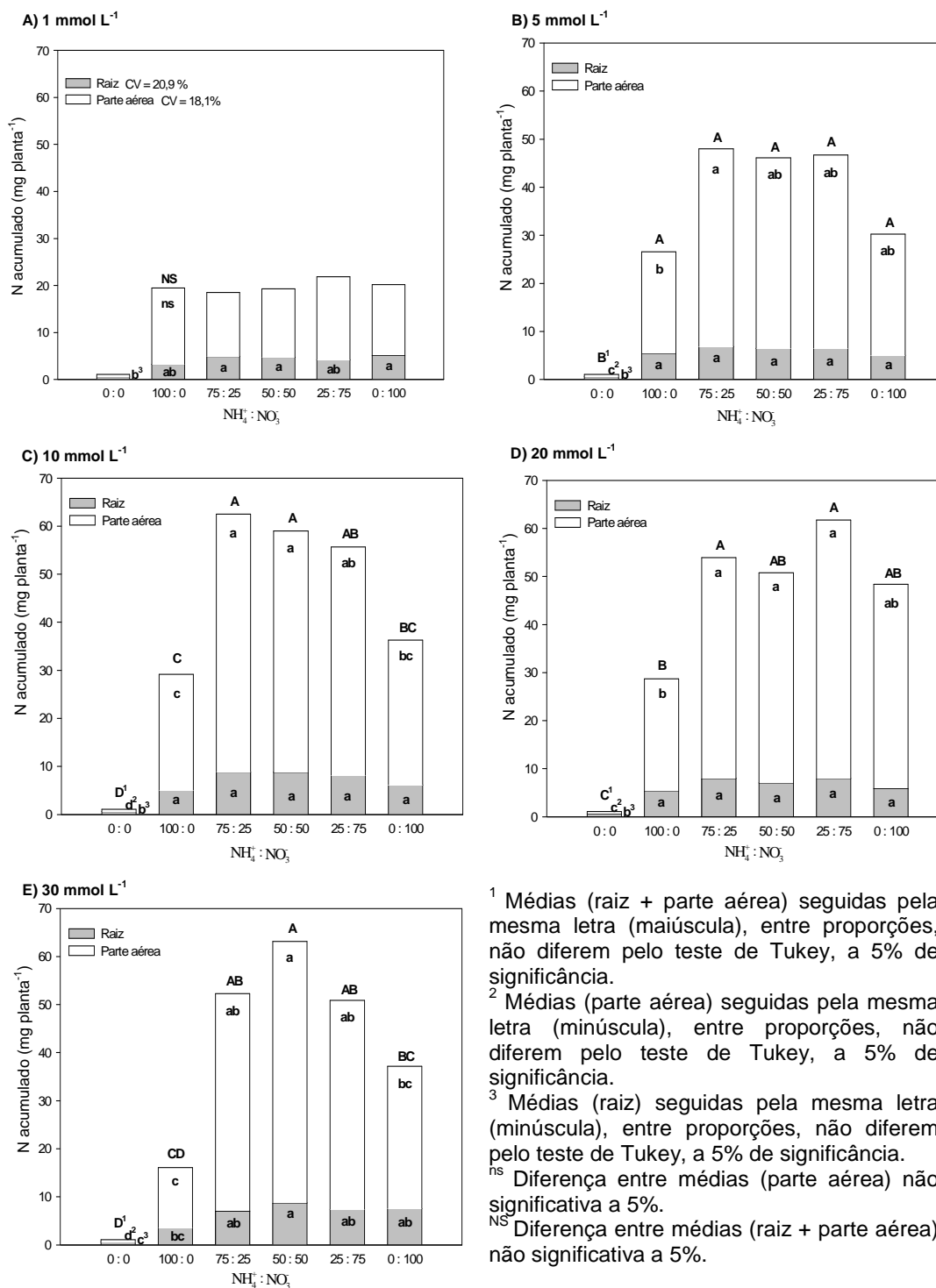


FIGURA 12. N acumulado (mg planta⁻¹) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva, aos 24 dias cultivo. Porto Alegre, RS, 2005.

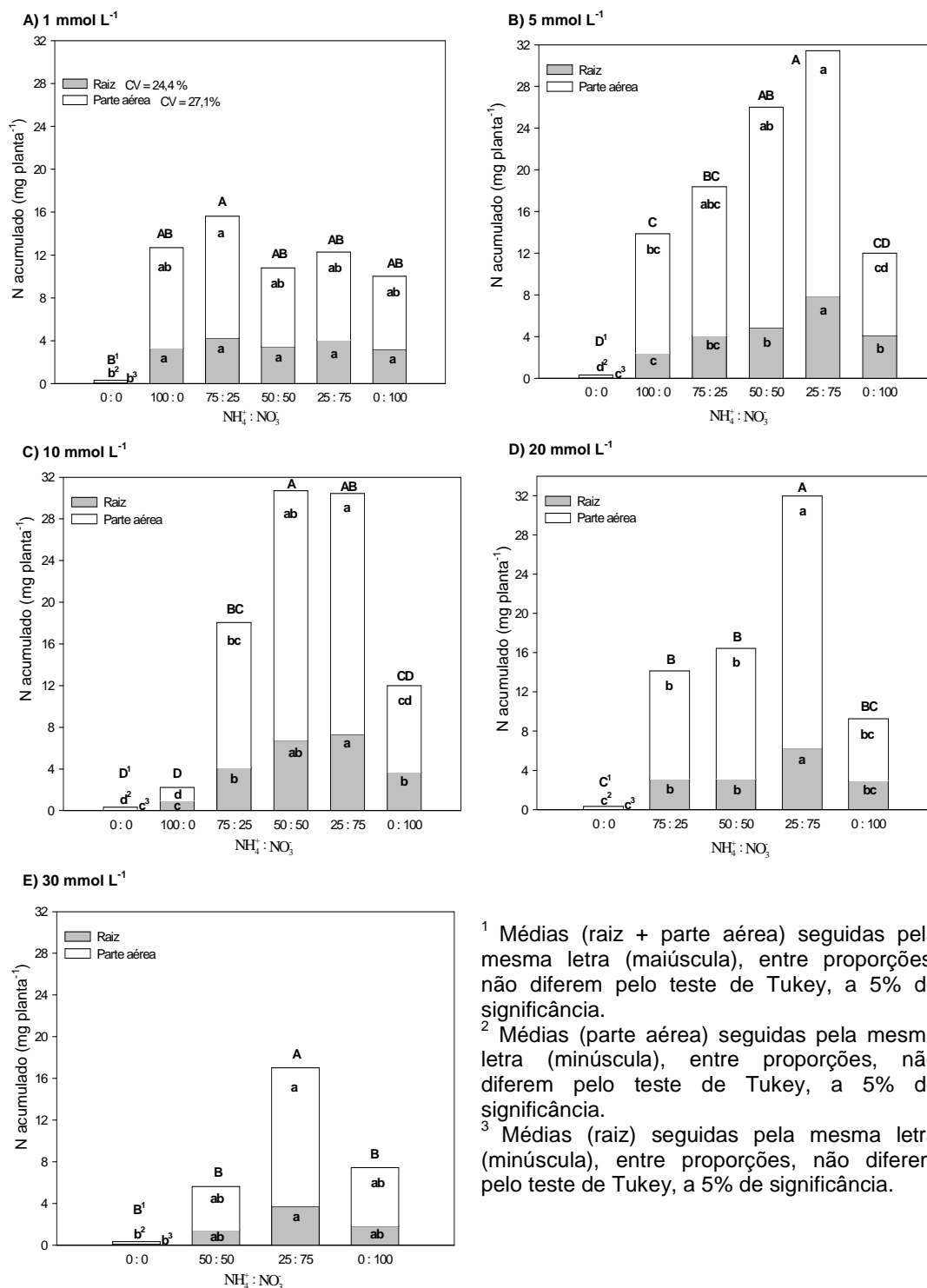


FIGURA 13. N acumulado (mg planta⁻¹) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

¹ Médias (raiz + parte aérea) seguidas pela mesma letra (maiúscula), entre proporções, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias (parte aérea) seguidas pela mesma letra (minúscula), entre proporções, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

³ Médias (raiz) seguidas pela mesma letra (minúscula), entre proporções, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

4.1.5 Conteúdo de N mineral (NH_4^+ + NO_3^-) na parte aérea e raízes

A quantidade de NH_4^+ + NO_3^- encontrada nos tecidos radicais das plantas de cevada foi baixa quando as plantas foram supridas com 1 mmol L⁻¹ de N (em média 200 mg kg⁻¹ MS) e não se observou diferença significativa entre proporções (Figura 14 A). O conteúdo de N mineral foi detectado em sementes de cevada (Tabela 12), o que pode ter contribuído para os valores de NH_4^+ + NO_3^- observados na testemunha (0:0). O conteúdo de N mineral na raiz incrementou de 300 para 3.500 mg kg⁻¹ MS quando a concentração de N em solução aumentou de 5 para 30 mmol L⁻¹ (Figuras 13 B, C, D e E). Em geral, a maior quantidade de NH_4^+ (3.200 mg kg⁻¹ MS) foi observada nas raízes de plantas quando o NH_4^+ compunha a maior parte da mistura (Figuras 14 B, C, D e E).

A quantidade de NO_3^- detectada nas raízes não excedeu 1.500 mg kg⁻¹ MS e foi observada, principalmente, naqueles tratamentos compostos somente com NO_3^- (Figuras 14 B, C, D e E). O conteúdo de N mineral (NH_4^+ + NO_3^-) detectado na parte aérea das plantas de cevada foi inferior com 1 mmol L⁻¹ N suprido em distintas proporções (ao redor de 100 mg kg⁻¹ MS) quando comparado com a testemunha (0:0) (ao redor de 200 mg kg⁻¹ MS) (Figura 15 A). O aumento no suprimento de N para 5, 10 e 20 mmol L⁻¹ não promoveu incremento no conteúdo de N mineral acima de 200 mg kg⁻¹ MS em todas as proporções, com exceção da proporção 100:0 de NH_4^+ : NO_3^- (Figuras 15 B, C e D).

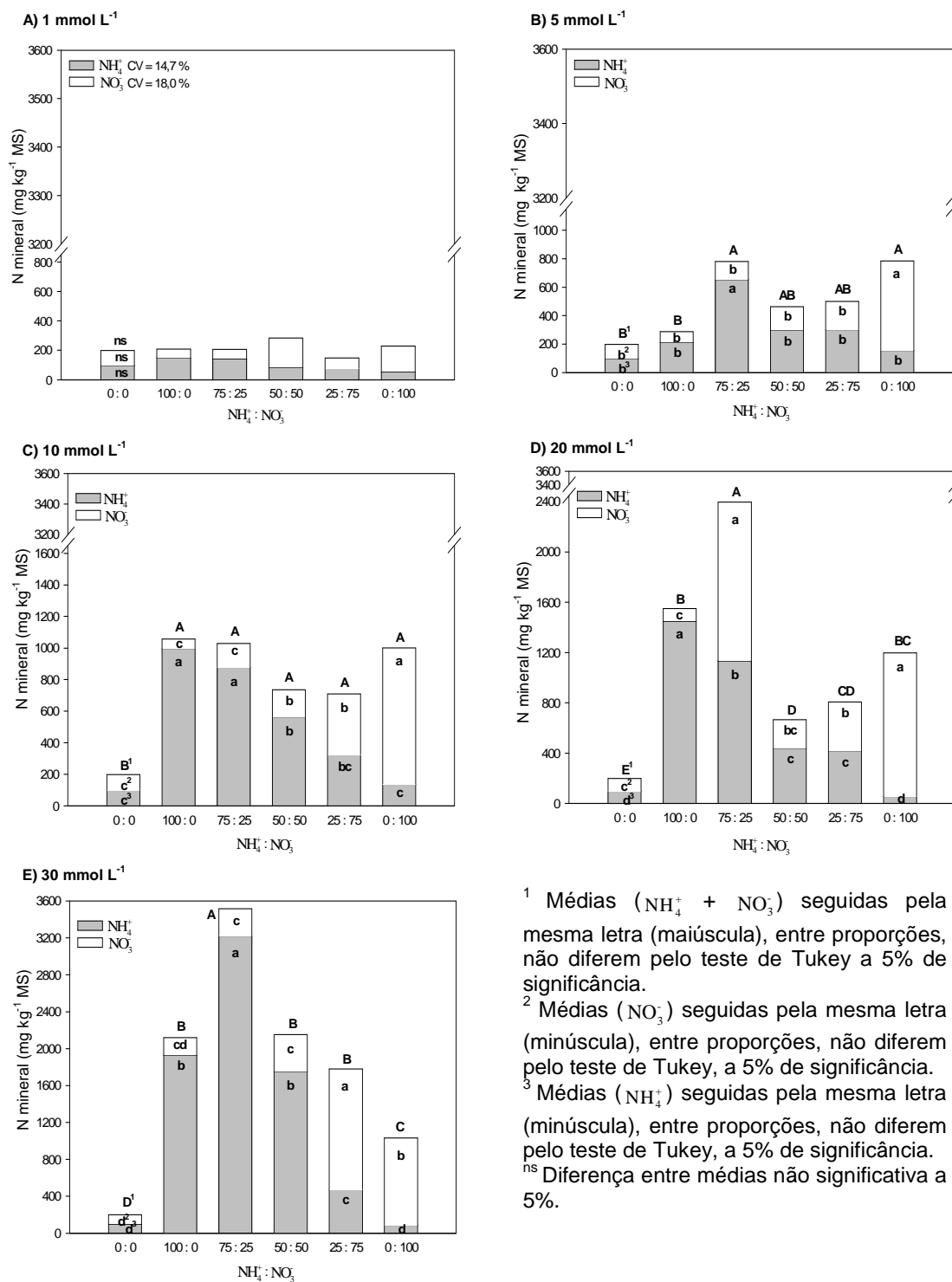


FIGURA 14. N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) (mg kg^{-1} MS) na raiz de plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas às concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva, aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

TABELA 12. N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) (mg kg^{-1} MS) na semente das cultivares de arroz IRGA 417 e de cevada MN 698. Porto Alegre, RS. 2006.

Sementes	(mg kg ⁻¹ MS)	
	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
Arroz	11,5	9,4
Cevada	11,3	10,3

Em geral, maior acúmulo de NH_4^+ e NO_3^- foi observado naqueles tratamentos em que o N foi suprido em proporções nas formas de NH_4^+ ou NO_3^- , respectivamente (Figuras 15 B, C, D e E). O maior valor para NH_4^+ (600 mg kg^{-1} MS) e para NO_3^- (1.200 mg kg^{-1} MS) foi observado com o suprimento de 30 mmol L^{-1} de N (Figura 15 E).

O conteúdo de N mineral determinado nas raízes e na parte aérea de plantas de arroz foi distinta entre concentrações e proporções de N suprido às plantas em solução nutritiva sem aeração (Figuras 16 e 17). Quando o suprimento de N foi baixo (1 mmol L^{-1}) os valores de N mineral observados tanto na raiz quanto na parte aérea foram inferiores a 400 mg kg^{-1} MS e não diferiram entre proporções de NH_4^+ e NO_3^- (Figuras 16 A e 17 A). O conteúdo de N mineral não foi determinado na raiz e na parte aérea em alguns tratamentos cujo fornecimento na forma de NH_4^+ predominava, devido à senescência e morte das plantas (Figuras 16 D, 16 E, 17 D e 17 E).

O conteúdo de N mineral observado nas plantas da testemunha (0:0) provavelmente se deveu, em parte ao conteúdo de NH_4^+ e NO_3^- detectado na semente da cultivar de arroz (Tabela 12).

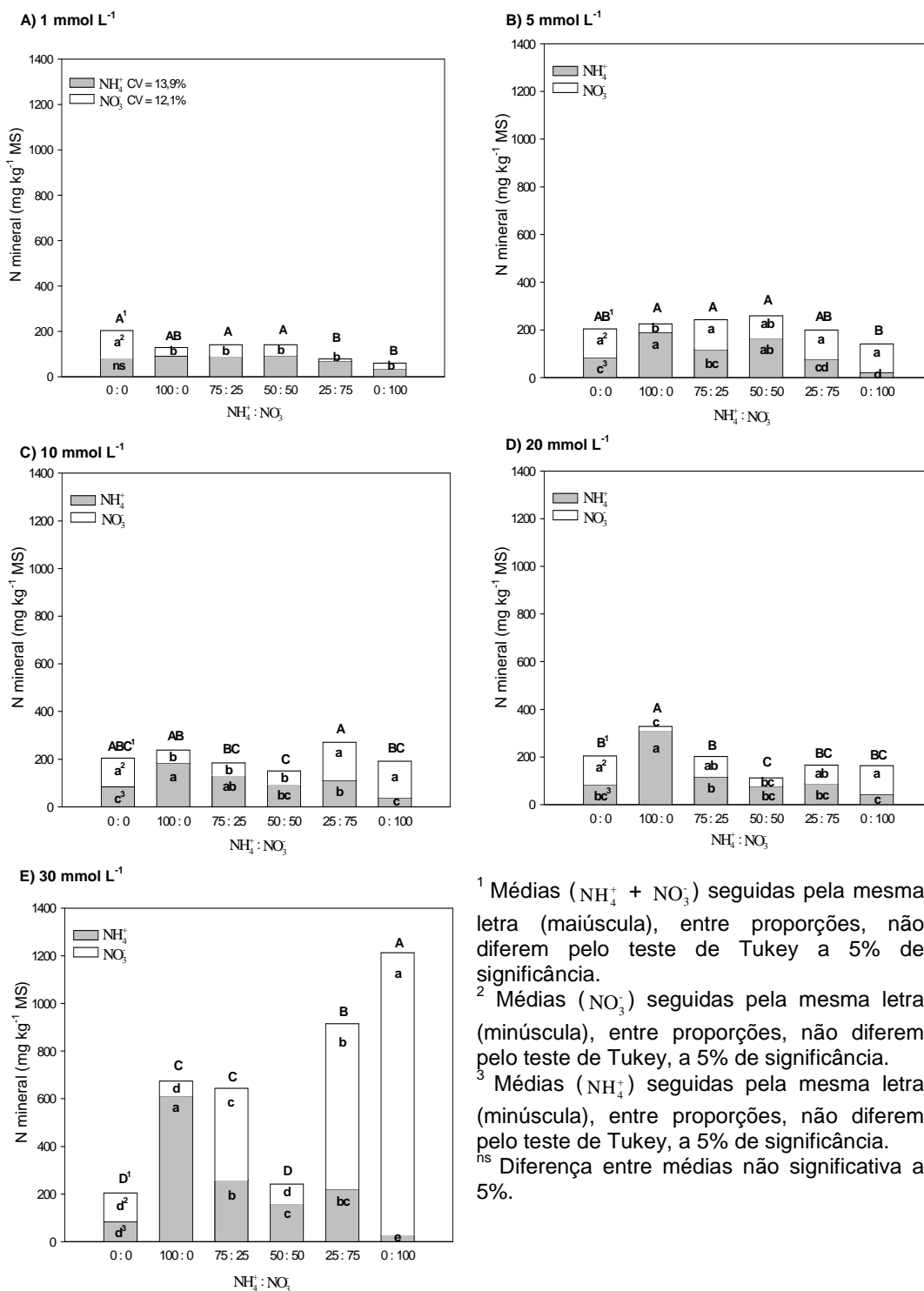


FIGURA 15. N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) (mg kg^{-1} MS) na parte aérea de plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva aos, 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

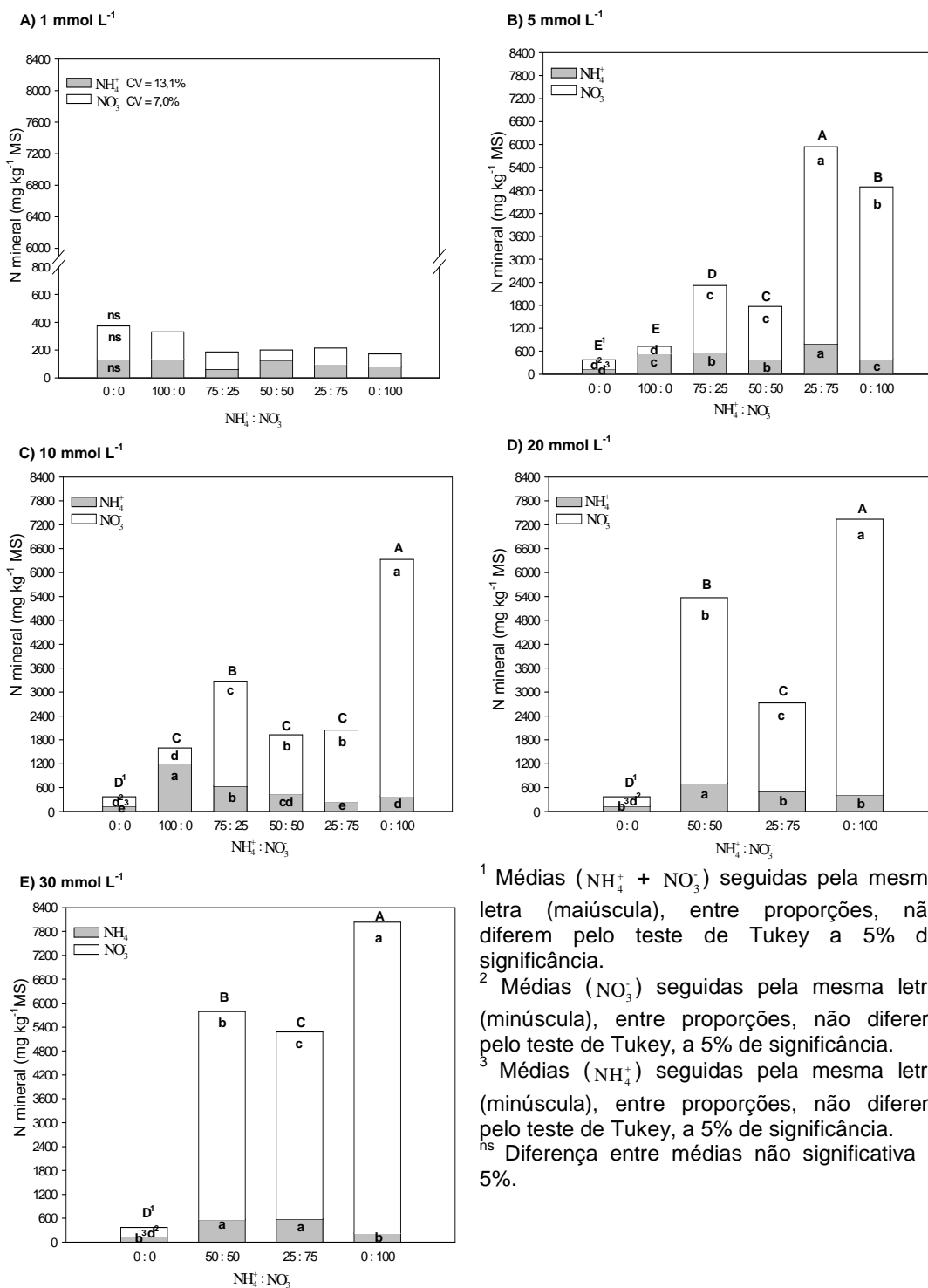
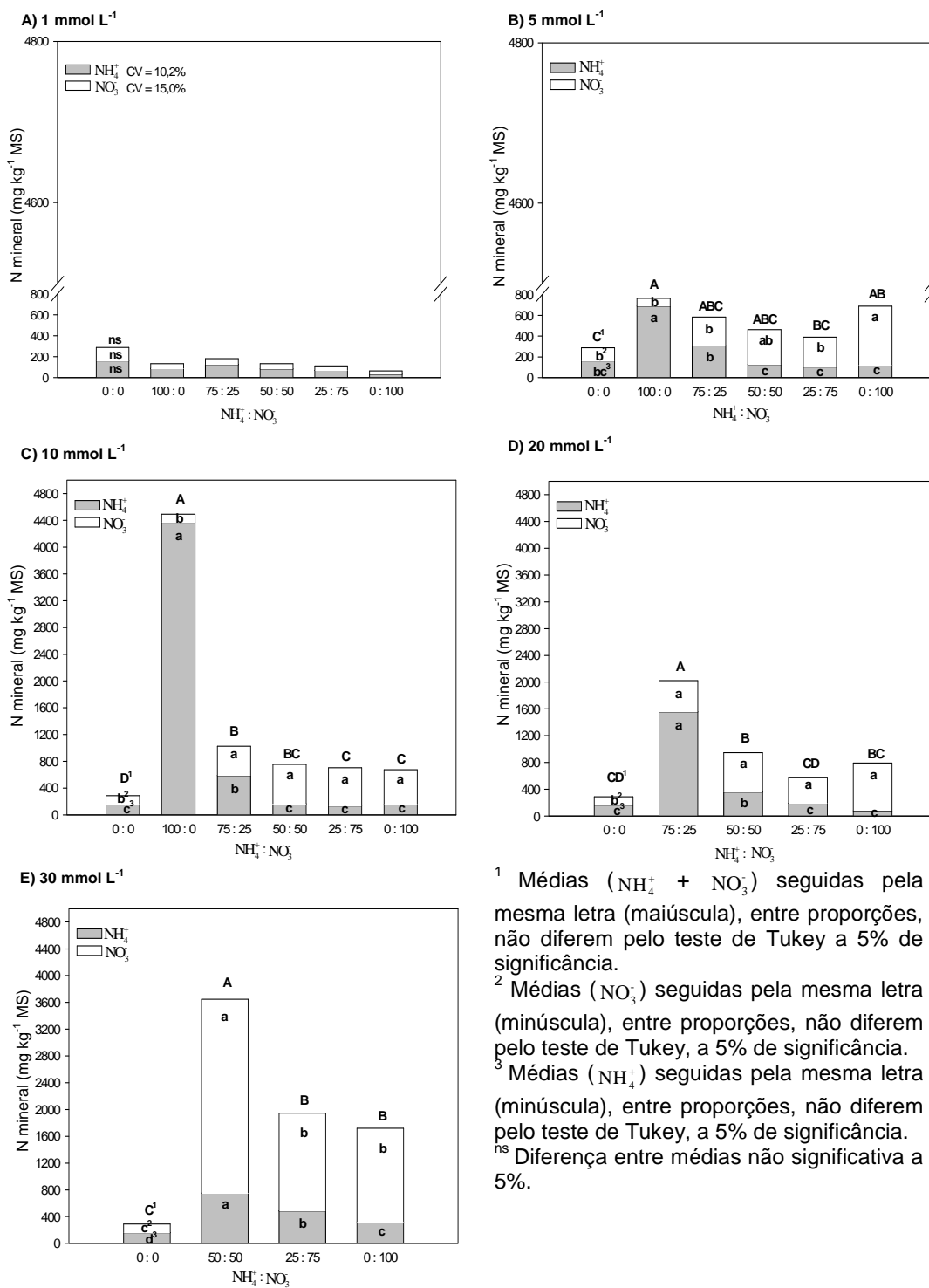


FIGURA 16. N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) (mg kg^{-1} MS) na raiz de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.



- ¹ Médias ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) seguidas pela mesma letra (maiúscula), entre proporções, não diferem pelo teste de Tukey a 5% de significância.
 - ² Médias (NO_3^-) seguidas pela mesma letra (minúscula), entre proporções, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.
 - ³ Médias (NH_4^+) seguidas pela mesma letra (minúscula), entre proporções, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.
- ns Diferença entre médias não significativa a 5%.

FIGURA 17. N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) (mg kg⁻¹ MS) na parte aérea de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1, 5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva sem aeração, aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.

Nas raízes, o aumento no suprimento de N promoveu incremento no conteúdo de N mineral (724 a 8.030 mg kg⁻¹ MS), principalmente do NO₃⁻, com valores variando de 180 a 7.800 mg kg⁻¹ MS (Figuras 16 B, C, D e E).

As avaliações na parte aérea das plantas mostraram que o fornecimento crescente de N também promoveu incremento no conteúdo de N mineral (390 a 4.490 mg kg⁻¹ MS) (Figuras 17 B, C, D e E) sendo que para NH₄⁺ os valores oscilaram entre 102 e 4.370 mg kg⁻¹ MS.

O conteúdo de N mineral nas raízes e parte aérea, em geral, foi similar em plantas cultivadas em solução nutritiva com e sem aeração (Tabela 13). Isso demonstra que a aeração da solução não alterou o padrão de resposta para o conteúdo de N mineral em plantas de arroz.

TABELA 13. N mineral (NH₄⁺ e NO₃⁻) (mg kg⁻¹ MS) na parte aérea e raízes de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (10 e 20 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0 e 75:25) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em solução nutritiva com aeração (CA) e sem aeração (SA), aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005/2006.

Tratamentos	(NH ₄ ⁺ e NO ₃ ⁻) (mg kg ⁻¹ MS)			
	Parte aérea		Raiz	
	CA	SA	CA	SA
0 : 0 (Testemunha)	336,5 A ¹	287,8 A	396,3 A ¹	398,4 A
10 mmol L ⁻¹ de N 100 : 0 (NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻)	2601,5 B	4493,2 A	1020,2 A	1.597,1 A
20 mmol L ⁻¹ de N 75 : 25 (NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻)	1914,5 A	2021,7 A	-	-
CV (%)	17,3		19,3	

¹ Médias seguidas pela mesma letra (na linha), dentro de cada variável (parte aérea e raiz), não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância entre proporções de N.

4.2 Efeito do suprimento de NH_4^+ e NO_3^- em meio estéril

Os efeitos do suprimento de N (NH_4^+ e NO_3^-) em meio de cultura sobre o desenvolvimento das plantas de cevada e de arroz foram detectados através do comprimento e do número de folhas emitidas ao final do período experimental.

Em cevada, as pequenas diferenças visuais entre tratamentos (Apêndice 4 A, B e C) não refletiram em diferenças significativas para o comprimento e número de folhas emitidas aos 17 dias de cultivo (Tabela 14).

TABELA 14. Comprimento (cm) da 1^a, 2^a e 3^a folhas e número de folhas (unidades Haun) das plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (5 e 20 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 25:75 e 100:0) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em meio de cultura, aos 17 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2007.

Tratamentos	Comprimento das folhas (cm)			Número de folhas
	1 ^a	2 ^a	3 ^a	
Testemunha (sem N)	7,6 ^{ns}	6,4 ^{ns}	3,0 ^{ns}	2,5 ^{ns}
5 mmol L^{-1} de N 25 :75 ($\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$)	7,3	5,8	3,7	2,6
20 mmol L^{-1} de N 100 : 0 ($\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$)	7,4	6,5	3,3	2,4
CV (%)	6,6	15,4	31,0	4,9

^{ns} Diferença entre médias, na coluna, não significativa a 5%.

A avaliação feita nas plantas de arroz ao final do experimento (21 dias) mostrou variações na emissão e crescimento das folhas (Apêndice 5) contribuindo para distintas respostas para o comprimento e número de folhas emitidas entre tratamentos (Tabela 15). O tratamento cujo suprimento de N foi feito com NH_4^+ e NO_3^- promoveu o maior crescimento das folhas 2, 3 e 4 e o maior número de folhas emitidas quando comparado com os outros tratamentos testados (Tabela 15). Esse resultado corroborou com as demais

observações feitas anteriormente para os mesmos tratamentos conduzidos em solução nutritiva (item 4.1.1).

TABELA 15. Comprimento (cm) da 1^a, 2^a, 3^a e 4^a folhas e número de folhas (unidades Haun) das plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (5 e 20 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 25:75 e 100:0) dos íons NH₄⁺:NO₃⁻ em meio de cultura, aos 20 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2007.

Tratamentos	Comprimento das folhas (cm)				Número de folhas
	1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a	
Testemunha (sem N)	1,9 ^{ns}	2,2 b ¹	3,7 b ¹	0,8 b ¹	3,1 b ¹
5 mmol L ⁻¹ de N 25 :75 (NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻)	2,1	2,9 a	5,2 a	7,5 a	4,0 a
20 mmol L ⁻¹ de N 100 : 0 (NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻)	1,8	1,8 c	0,9 c	-	2,1 b
CV (%)	7,0	7,8	9,3	9,1	9,5

¹ Médias seguidas pela mesma letra, na coluna, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

4.3 Atividade das enzimas redutase do nitrato e sintetase da glutamina

A atividade da enzima NAR foi baixa na parte aérea e raízes de plantas de cevada cultivadas sem N ou supridas com N na forma de NH₄⁺ (Figuras 18 A e B). A atividade da NAR na parte aérea e raízes das plantas não diferiu significativamente entre as concentrações de 1 e 10 mmol L⁻¹ de N, porém, aumentou linearmente de 0,1 a 2,3 μmol NO₂⁻ h⁻¹ g⁻¹ MF (parte aérea) e de 0,01 a 0,33 μmol NO₂⁻ h⁻¹ g⁻¹ MF (raízes) quando foi incrementada a proporção de NO₃⁻ na mistura (Figuras 18 A e B).

A atividade da enzima GS na parte aérea e raízes de plantas de cevada também foi baixa quando as plantas não receberam N (Figuras 18 C e D) e aumentou com o suprimento de N na forma de NH₄⁺ (Figura 18 C). Quando a

quantidade de N foi aumentada de 1 para 10 mmol L⁻¹ as plantas mostraram incremento significativo na atividade foliar da enzima GS de 0,07 para 0,19 μmol γ glutamil min⁻¹ g⁻¹ MF em todas as proporções (Figura 18 C). Na menor concentração de N (1 mmol L⁻¹ de N) não foi observada diferença significativa entre proporções. A atividade da GS foi baixa nas raízes (menos de 0,05 μmol γ glutamil min⁻¹ g⁻¹ MF) apresentando diferenças entre concentrações e proporções (Figura 18 D).

A atividade da NAR na parte aérea das plantas de arroz incrementou naqueles tratamentos em que parte do N foi suprido sob a forma de NO₃⁻ (Figura 19 A) em relação às plantas do tratamento testemunha (0:0) ou que receberam N na forma NH₄⁺. O incremento no suprimento de 1 para 10 mmol L⁻¹ de N não resultou em aumento na atividade da NAR (Figura 19 A). Nas raízes a atividade da NAR foi baixa (menos de 0,05 μmol NO₂⁻ h⁻¹ g⁻¹ MF) nas duas concentrações de N estudadas (Figura 10 B), com incremento significativo apenas na concentração de 10 mmol L⁻¹ e nas proporções de NH₄⁺:NO₃⁻ de 25:75 e 0:100.

A atividade da GS na parte aérea das plantas de arroz que não receberam N em média, foi de 0,069 γ glutamil min⁻¹ g⁻¹ MF e variou entre 0,36 e 0,47 γ glutamil min⁻¹ g⁻¹ MF quando as plantas foram supridas com 1 e 10 mmol L⁻¹ de N nas formas de NH₄⁺ e NO₃⁻ (Figura 19 C). O incremento no suprimento de N de 1 para 10 mmol L⁻¹, com exceção daquele suprido nas proporções de NH₄⁺:NO₃⁻ de 75:25 e 50:50 não resultou em aumento da atividade da GS (Figura 19 C), sugerindo que pode ter ocorrido saturação do sítio ativo da enzima GS.

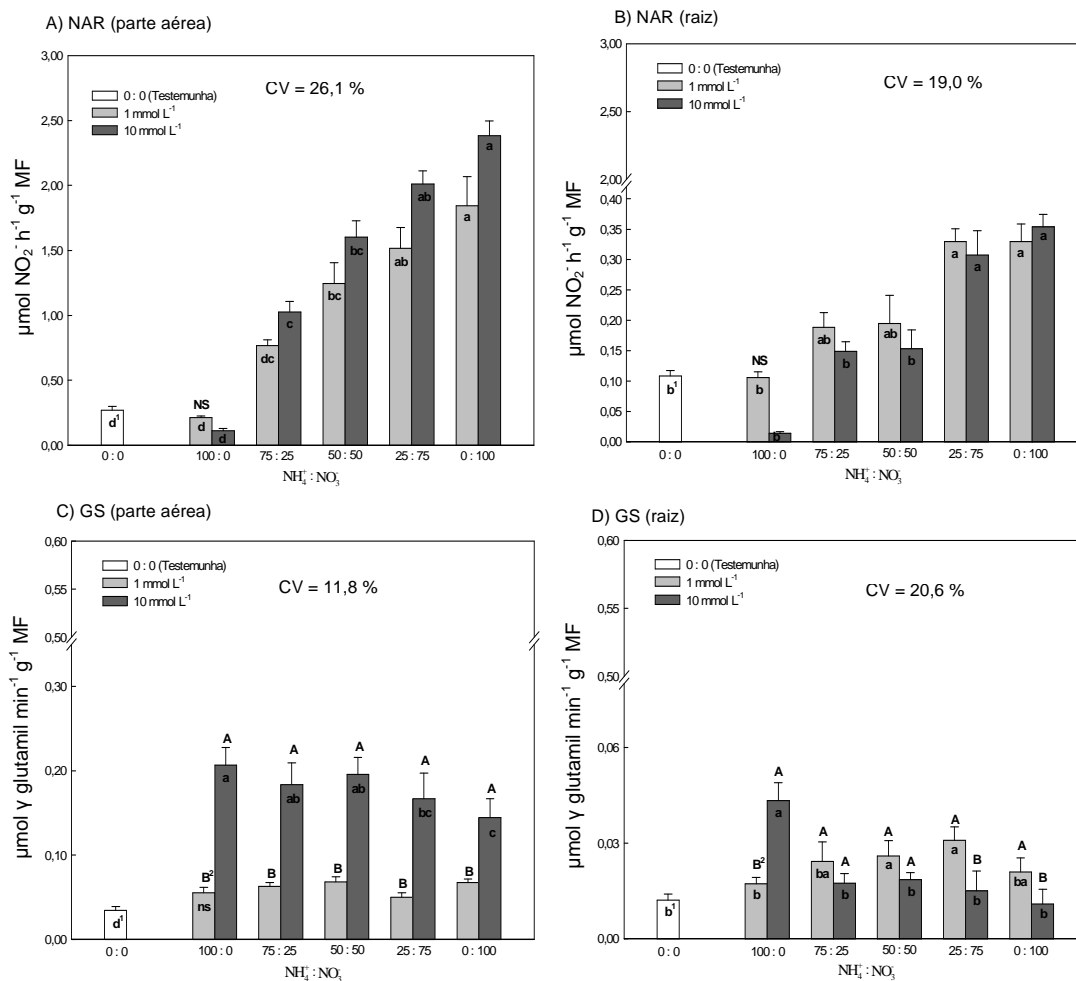


FIGURA 18. Atividade das enzimas NAR ($\mu\text{mol NO}_2^- \text{h}^{-1} \text{g}^{-1} \text{MF}$) e GS ($\mu\text{mol y glutamil min}^{-1} \text{g}^{-1} \text{MF}$) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas às concentrações (1 e 10 mmol L⁻¹) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva, aos 22 dias de cultivo. Porto Alegre, RS, 2007.

¹ Médias seguidas de letras minúsculas (comparam a testemunha com as demais proporções dos íons NH_4^+ e NO_3^- em cada concentração de N) não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas de letras maiúsculas (comparam concentrações de N dentro de cada proporção) não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{ns} Médias comparando proporções de N não diferem entre si a 5% de significância.

^{NS} Médias comparando concentrações de N não diferem entre si a 5% de significância.

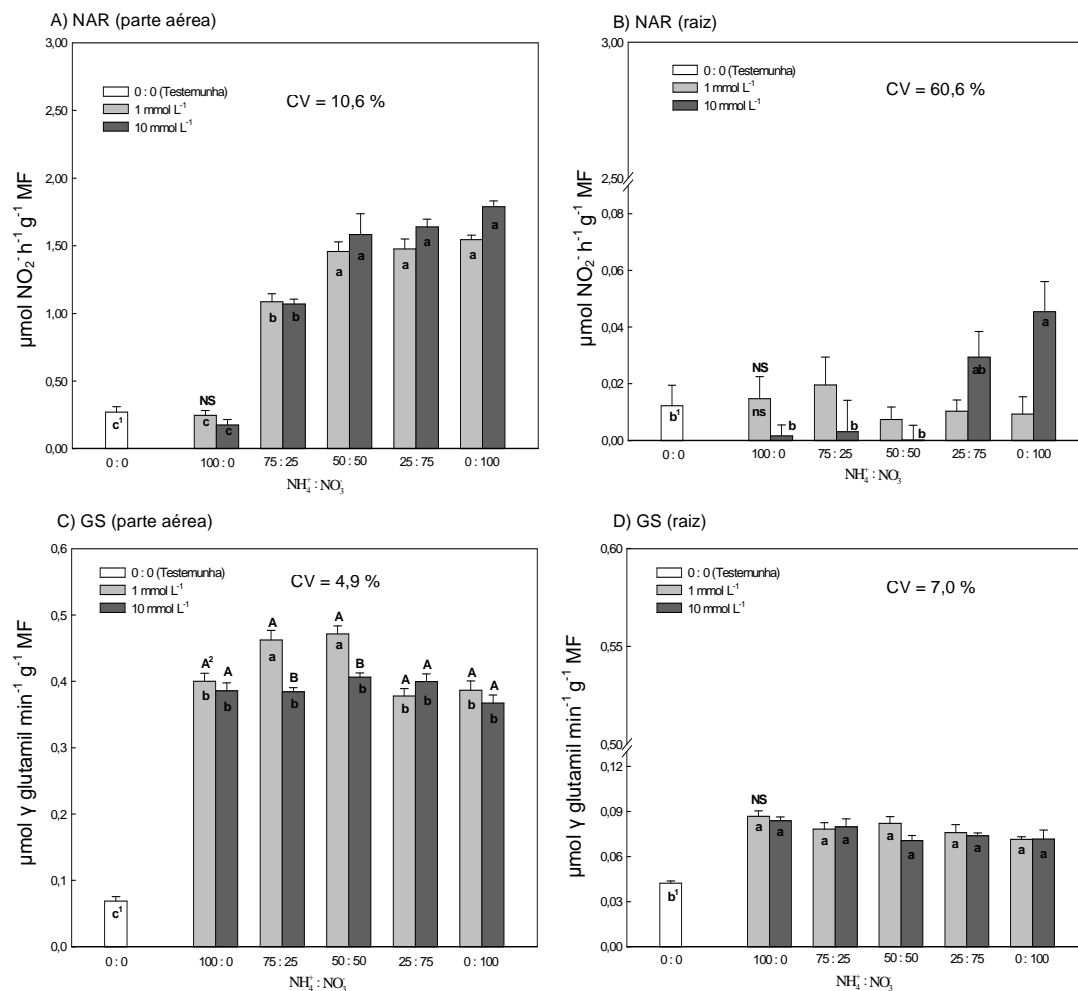


FIGURA 19. Atividade das enzimas NAR ($\mu\text{mol NO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{MF}$) e GS ($\mu\text{mol y glutamil min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{MF}$) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (1 e 10 mmol L^{-1}) de N e proporções (0:0 (testemunha), 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100) dos íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ em solução nutritiva sem aeração, aos 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2007.

¹ Médias seguidas de letras minúsculas (comparam a testemunha com as demais proporções dos íons NH_4^+ e NO_3^- em cada concentração de N) não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias seguidas de letras maiúsculas (comparam concentrações de N dentro de cada proporção) não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{ns} Médias comparando proporções de N não diferem entre si a 5% de significância.

^{NS} Médias comparando concentrações de N não diferem entre si a 5% de significância.

As raízes mostraram maior atividade de GS nos tratamentos com suprimento de N, quando comparados com a testemunha (0:0) (Figura 19 D) porém, entre proporções e concentrações de N não foram detectadas diferenças significativas.

Os maiores valores de atividade das enzimas NAR e GS foram observados na parte aérea das plantas de cevada e de arroz (Figuras 18 e 19). A atividade da GS, na média entre os tratamentos, foi maior em arroz tanto na parte aérea quanto nas raízes quando comparada com a cevada (Tabela 16). Já a atividade da NAR não diferiu significativamente entre arroz e cevada na parte aérea, e foi maior nas raízes de cevada quando comparada com a atividade nas raízes de arroz (Tabela 16).

TABELA 16. Média da atividade das enzimas GS ($\mu\text{mol } \gamma \text{ glutamil min}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ MF}$) e NAR ($\mu\text{mol NO}_2^- \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ MF}$) em plantas de arroz e de cevada. Porto Alegre, RS. 2007

Culturas	GS		NAR	
	Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz
Arroz	0,37 a ¹	0,07 a ¹	1,12 ^{ns}	0,01 b ¹
Cevada	0,11 b	0,02 b	1,13	0,19 a

¹ Médias seguidas pela mesma letra, na coluna, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{ns} Diferença entre médias não significativas a 5%.

4.4 Crescimento e desenvolvimento das plantas de arroz e de cevada em resposta a alteração da solução inicial (reversão)

A recuperação do crescimento e do desenvolvimento das plantas de cevada e de arroz, quando submetidas a concentrações e proporções de NH_4^+ e NO_3^- foi estudada em experimentos de reversibilidade. Nesse estudo, as plantas cultivadas, inicialmente, com concentrações e proporções de N que causaram efeitos negativos no crescimento e desenvolvimento em plantas de

experimentos anteriores foram, após a observação das primeiras alterações, cultivadas com soluções que resultaram no melhor desempenho. As plantas foram cultivadas com tratamentos controle positivo (5, 10 e 20 mmol L⁻¹ de N na proporção NH₄⁺:NO₃⁻ de 25:75), negativo (5, 10 e 20 mmol L⁻¹ de N na proporção de NH₄⁺:NO₃⁻ de 100:0) e tratamentos que tiveram a solução modificada (solução inicial de 5, 10 e 20 mmol L⁻¹ de N na proporção NH₄⁺:NO₃⁻ de 100:0 alterada para 5, 10 e 20 mmol L⁻¹ de N na proporção NH₄⁺:NO₃⁻ de 25:75).

A caracterização do efeito da reversão da solução foi feita através de: 1º) desenvolvimento foliar do colmo principal; 2º) avaliação da frequência e sincronismo dos afilhos emitidos com o colmo principal; e 3º) determinação do rendimento de biomassa e do acúmulo de N na parte aérea e raízes.

4.4.1 Desenvolvimento foliar do colmo principal

A taxa de emissão de folhas pelo CP e o número total de folhas avaliadas durante e ao final do período experimental mostrou que, as plantas do tratamento testemunha (sem N) emitiram menor número de folhas quando comparada às plantas dos demais tratamentos tanto em cevada (Figuras 20 A, B, C, D, E e F) quanto em arroz (Figuras 21 A, B, C, D, E e F).

Em cevada, a similaridade na taxa de emissão (Figuras 20 A, C e E) e no número total de folhas emitidas (Figuras 20 B, D e F) aos 17 dias de cultivo entre plantas dos tratamentos com reversão da solução e aquelas do tratamento controle negativo, mostrou que a alteração da solução não foi eficiente para a recuperação do desenvolvimento foliar do CP. As plantas cultivadas com o tratamento controle positivo foram aquelas que apresentaram

a maior taxa de emissão e o maior número de folhas (Figuras 20 A, B, C, D, E e F).

Em arroz, a taxa de emissão e o número de folhas desenvolvidas ao final do experimento foram similares entre os tratamentos (controle positivo, negativo e com a solução alterada) quando o suprimento de N inicial foi de 5 mmol L⁻¹ (Figuras 21 A e B). A menor taxa de emissão de folhas e o menor número de folhas emitidas no tratamento controle negativo nas concentrações de 10 e 20 mmol L⁻¹ de N fornecidas (Figuras 21 C, D, E e F), quando comparado aos demais tratamentos com suprimento de N, mostrou que a reversão na solução promoveu incremento no desenvolvimento foliar.

As folhas das plantas do tratamento controle positivo e as novas folhas emitidas pelas plantas após a reversão da solução não apresentavam os sintomas de queima foliar visto nas folhas das plantas cultivadas com o tratamento controle negativo suprido com 10 e 20 mmol L⁻¹ de NH₄⁺ (Apêndice 6 A, B e C).

4.4.2 Freqüência e sincronismo dos afilhos emitidos com o colmo principal

O percentual de plantas que emitiram afilhos e o sincronismo dos afilhos primários A₁, A₂ e A₃ (originados na base da primeira, segunda e terceira folhas do CP, respectivamente) com o CP não foram determinados no tratamento testemunha (sem N). A percentagem de plantas com afilhos e o sincronismo dos afilhos A₁ e A₂ emitidos aos 16 (antes da reversão da solução) e 22 (5 dias após a reversão da solução) dias de cultivo foi maior no tratamento controle positivo quando comparado aos demais tratamentos (Tabelas 17 e 18).

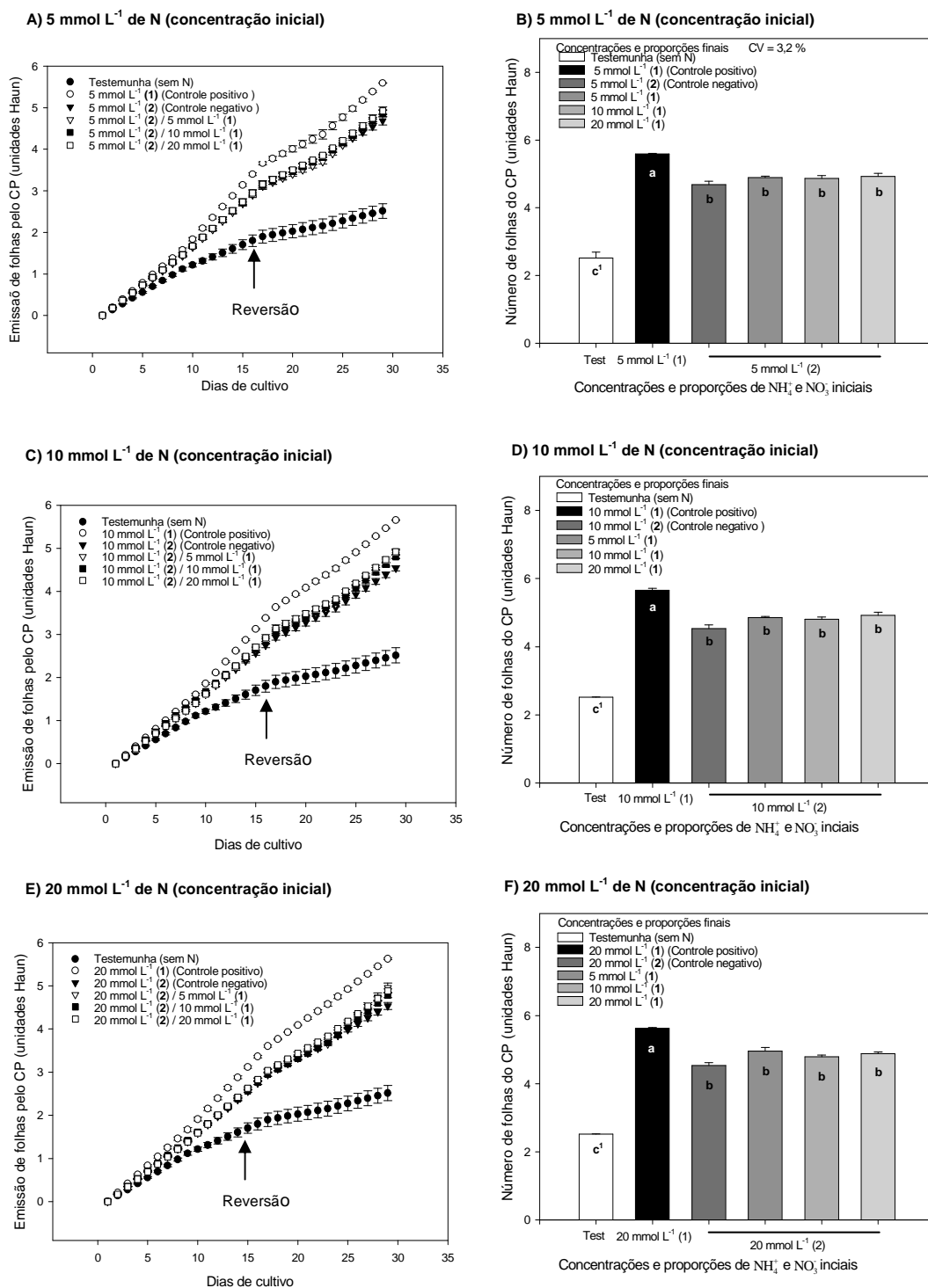


FIGURA 20. Emissão de folhas (antes e após a reversão) e número total de folhas emitidas pelo CP (unidades Haun) (após reversão) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) e proporções 1 (NH₄⁺:NO₃⁻ de 25:75) e 2 (NH₄⁺:NO₃⁻ de 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva, durante 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS, 2006.

¹ Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

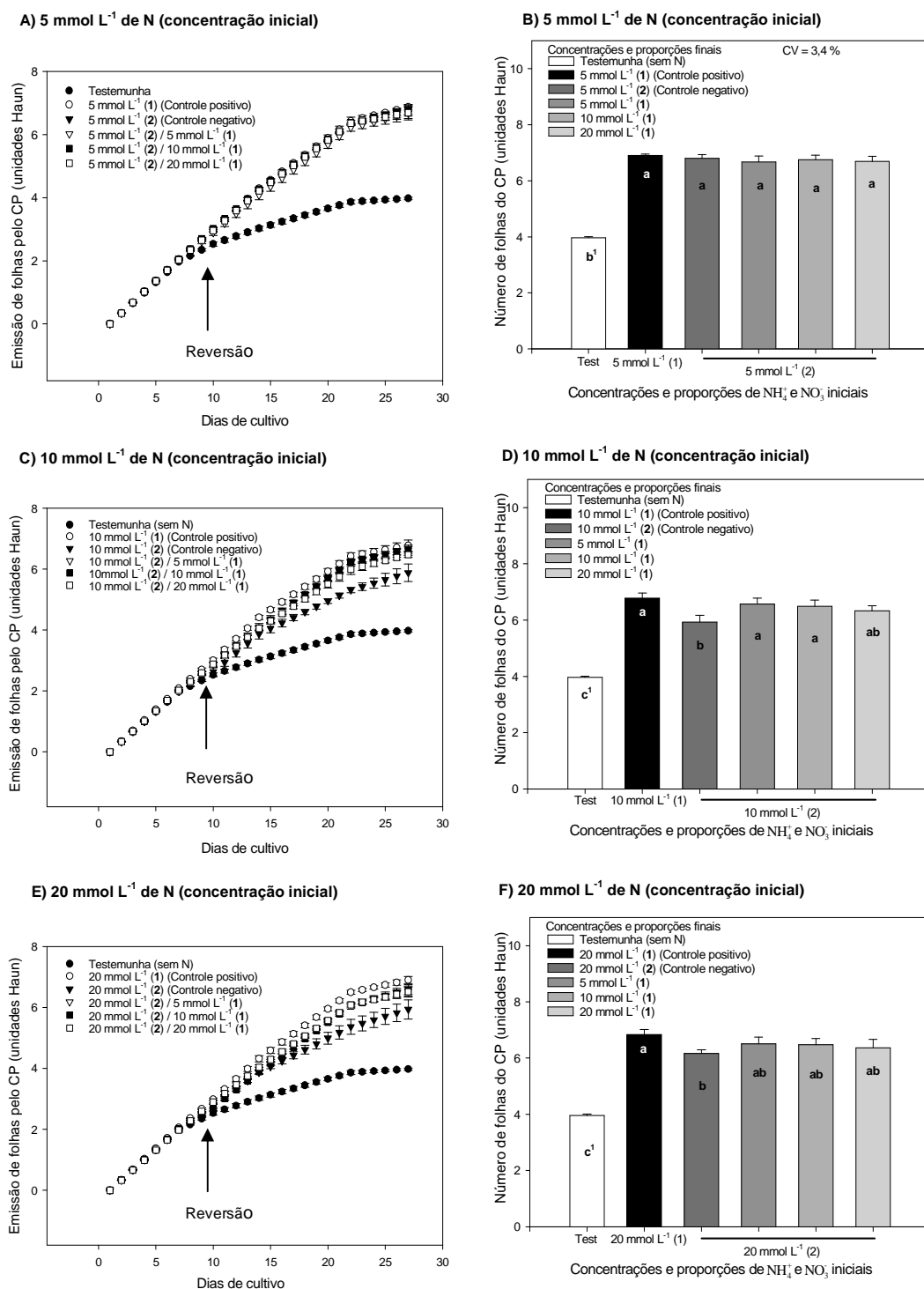


FIGURA 21. Emissão de folhas (antes e após a reversão) e número total de folhas emitidas pelo CP (unidades Haun) (após a reversão) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) e proporções 1 (NH₄⁺:NO₃⁻ de 25:75) e 2 (NH₄⁺:NO₃⁻ de 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva sem aeração, durante 26 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.

¹ Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

Já na avaliação feita aos 27 dias de cultivo (10 dias após a reversão da solução) o menor percentual dos afilhos A_1 , A_2 e A_3 emitidos e sincronizados nos tratamentos controle negativo quando comparados aos tratamentos controle positivo e aqueles com modificação da solução inicial (Tabela 17 e 18), evidenciou que a alteração na solução promoveu maior emissão e desenvolvimento dos afilhos.

O maior percentual de afilhos emitidos e sincronizados nos tratamentos controle positivo e naqueles com modificação na solução inicial (Tabelas 17 e 18) resultou em maior número de afilhos por planta (média de 3 afilhos) e maior número de colmos potencialmente produtivos/bandeja (média de 30) quando comparados aos tratamentos controle negativo, que apresentaram, em média, 2 afilhos por planta e menos de 25 colmos com potencial para produção de espigas (Tabela 19). A testemunha (sem N) não apresentou afilhos e dentre os tratamentos avaliados foi aquele que apresentou o menor número de colmos potencialmente produtivos/bandeja (Tabela 19).

Em arroz, o percentual de afilhos emitidos A_1 , A_2 e A_3 avaliado aos 13 (3 dias após a reversão), 21 e 26 dias de cultivo foi maior nos tratamentos controle positivo quando comparado aos tratamentos controle negativo e aqueles com alteração da solução (revertidos), exceto quando o suprimento inicial de N foi de 5 mmol L^{-1} (Tabela 20). A emissão do A_4 foi observada, principalmente, nos tratamentos controle positivo e naqueles cuja solução foi alterada (reversão) (Tabela 20).

TABELA 17. Percentagem de plantas da cultivar de cevada MN 698 que emitiram os afilhos A₁, A₂ e A₃ quando submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) e proporções 1 (NH₄⁺:NO₃⁻ 25:75) e 2 (NH₄⁺:NO₃⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva, aos 16, 22 e 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.

Concentrações e proporções de N		(%)					
Iniciais	Finais	A ₁			A ₂		A ₃
		16	22	27	22	27	27
5 mmol L ⁻¹ (1)	5 mmol L ⁻¹ (1) ²	97 a ¹	97 a ¹	100 a ¹	100 a ¹	100 a ¹	100 a ¹
	5 mmol L ⁻¹ (2) ³	50 b	50 b	83 b	8 c	83 b	0 c
5 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	58 b	58 b	100 a	8 c	100 a	50 b
	10 mmol L ⁻¹ (1)	53 b	53 b	100 a	33 b	100 a	67 b
	20 mmol L ⁻¹ (1)	42 b	42 b	97 ab	50 b	100 a	64 b
10 mmol L ⁻¹ (1)	10 mmol L ⁻¹ (1) ²	97 a ¹	97 a ¹	100 ^{ns}	94 a ¹	100 a ¹	100 a ¹
	10 mmol L ⁻¹ (2) ³	25 b	25 b	89	19 c	75 b	0 c
10 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	33 b	33 b	100	11 c	100 a	61 b
	10 mmol L ⁻¹ (1)	47 b	47 b	97	39 b	100 a	55 b
	20 mmol L ⁻¹ (1)	39 b	39 b	94	64 b	100 a	69 b
20 mmol L ⁻¹ (1)	20 mmol L ⁻¹ (1) ²	100 a ¹	100 a ¹	100 ^{ns}	94 a ¹	100 a ¹	97 a ¹
	20 mmol L ⁻¹ (2) ³	28 b	28 b	94	6 c	86 b	0 c
20 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	33 b	33 b	100	5 c	100 a	47b
	10 mmol L ⁻¹ (1)	25 b	25 b	100	8 c	100 a	39 b
	20 mmol L ⁻¹ (1)	33 b	33 b	100	47 b	100 a	39 b
CV (%)		29,3	9,6	4,0	30,0	4,0	22,5

¹ Médias seguidas pela mesma letra na coluna, dentro de cada concentração inicial, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Controle positivo.

³ Controle negativo.

^{ns} Diferença entre médias, dentro de cada concentração inicial, não significativa a 5%.

TABELA 18. Sincronismo (%) dos afilhos emitidos A₁, A₂ e A₃ em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) e proporções 1 (NH₄⁺:NO₃⁻ 25:75) e 2 (NH₄⁺:NO₃⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva, aos 16, 22 e 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.

Concentrações e proporções de N		Sincronismo (%)					
Iniciais	Finais	A ₁			A ₂		A ₃
		16	22	27	22	27	27
5 mmol L ⁻¹ (1)	5 mmol L ⁻¹ (1) ²	95 a ¹	95 a ¹	75 ab ¹	64 a ¹	75 b ¹	61 a ¹
	5 mmol L ⁻¹ (2) ³	7 b	5 b	63 b	1 c	70 b	0 c
5 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	23 b	83 a	100 a	1 c	100 a	20 bc
	10 mmol L ⁻¹ (1)	23 b	76 a	94 ab	12 c	100 a	40 b
	20 mmol L ⁻¹ (1)	12 b	89 a	92 ab	28 b	100 a	38 b
10 mmol L ⁻¹ (1)	10 mmol L ⁻¹ (1) ²	92 a ¹	100 a ¹	100 ^{ns}	82 a ¹	100 a ¹	89 a ¹
	10 mmol L ⁻¹ (2) ³	5 c	24 c	75	6 c	56 b	0 c
10 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	9 c	56 b	97	2 c	100 a	31 b
	10 mmol L ⁻¹ (1)	30 b	60 b	95	17 bc	100 a	29 b
	20 mmol L ⁻¹ (1)	10 c	78 b	86	41 b	100 a	45 b
20 mmol L ⁻¹ (1)	20 mmol L ⁻¹ (1) ²	97 a ¹	97 a ¹	100 a ¹	73 a ¹	100 a ¹	84 a ¹
	20 mmol L ⁻¹ (2) ³	0 b	25 c	70 b	1 b	65 b	0 b
20 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	7 b	59 b	94 a	1 b	100 a	16 b
	10 mmol L ⁻¹ (1)	2 b	53 b	100 a	1 b	100 a	14 b
	20 mmol L ⁻¹ (1)	5 b	89 a	100 a	25 b	100 a	16 b
CV (%)		43,6	19,6	8,4	40,2	4,8	30,2

¹ Médias seguidas pela mesma letra na coluna, dentro de cada concentração inicial, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Controle positivo.

³ Controle negativo.

^{ns} Diferença entre médias, dentro de cada concentração inicial, não significativa a 5%.

TABELA 19. Número de afilhos por planta e número de colmos potencialmente produtivos/bandeja em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas às concentrações (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) e proporções 1 (NH₄⁺:NO₃⁻ 25:75) e 2 (NH₄⁺:NO₃⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva, aos 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.

Concentrações de N		Nº de afilhos planta ⁻¹	Nº de colmos potencialmente produtivos/bandeja
Iniciais	Finais		
Testemunha (sem N)		0 c ¹	9 b ¹
5 mmol L ⁻¹ (1)	5 mmol L ⁻¹ (1) ²	2,9 a	31 a
	5 mmol L ⁻¹ (2) ³	1,6 b	23 a
5 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	3,0 a	30 a
	10 mmol L ⁻¹ (1)	3,0 a	32 a
	20 mmol L ⁻¹ (1)	3,0 a	31 a
Testemunha (sem N)		0 c ¹	9 c ¹
10 mmol L ⁻¹ (1)	10 mmol L ⁻¹ (1) ²	3,0 a	35 a
	10 mmol L ⁻¹ (2) ³	1,6 b	23 b
10 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	3,0 a	31 ab
	10 mmol L ⁻¹ (1)	2,9 a	31 ab
	20 mmol L ⁻¹ (1)	2,8 ab	32 ab
Testemunha (sem N)		0 c ¹	9 c ¹
20 mmol L ⁻¹ (1)	20 mmol L ⁻¹ (1) ²	3,0 a	35 a
	20 mmol L ⁻¹ (2) ³	1,8 b	22 b
20 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	2,7 ab	29 ab
	10 mmol L ⁻¹ (1)	2,8 ab	30 ab
	20 mmol L ⁻¹ (1)	2,8 ab	30 ab
CV (%)		8,1	5,8

¹ Médias seguidas pela mesma letra na coluna, dentro de cada concentração inicial, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Controle positivo.

³ Controle negativo.

TABELA 20. Percentagem de plantas da cultivar de arroz IRGA 417 que emitiram os afilhos A₁, A₂, A₃ e A₄ quando submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) e proporções 1 (NH₄⁺:NO₃⁻ 25:75) e 2 (NH₄⁺:NO₃⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva sem aeração, aos 10, 14 e 26 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.

Concentrações e proporções de N		(%)							
Iniciais	Finais	A ₁			A ₂		A ₃		A ₄
		13	21	26	21	26	21	26	26
5 mmol L ⁻¹ (1)	5 mmol L ⁻¹ (1) ²	67 a ¹	92 a ¹	92 a ¹	0 b ¹	0 b ¹	75 a ¹	94 a ¹	47 a ¹
	5 mmol L ⁻¹ (2) ³	33 b	64 a	78 a	86 a	94 a	67 a	86 a	8 b
5 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	67a	80 a	83 a	83 a	86 a	67 a	86 a	39 a
	10 mmol L ⁻¹ (1)	61 a	92 a	86 a	86 a	86 a	83 a	89 a	8 b
	20 mmol L ⁻¹ (1)	55 ab	78 a	69 a	94 a	97 a	78 a	83 a	11 b
10 mmol L ⁻¹ (1)	10 mmol L ⁻¹ (1) ²	64 a ¹	89 a ¹	86 a ¹	94 a ¹	94 a ¹	92 a ¹	94 a ¹	42 a ¹
	10 mmol L ⁻¹ (2) ³	8 b	17 c	11 c	22 c	14 c	0 c	8 c	0 d
10 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	5 b	55 b	67 ab	80 ab	92 ab	47 b	67 b	22 bc
	10 mmol L ⁻¹ (1)	11 b	55 b	64 b	72 b	75 ab	67 b	75 b	39 ab
	20 mmol L ⁻¹ (1)	17 b	39 bc	42 b	61 b	72 b	47 b	61 b	5 cd
20 mmol L ⁻¹ (1)	20 mmol L ⁻¹ (1) ²	67 a ¹	92 a ¹	83 a ¹	92 a ¹	92 a ¹	83 a ¹	89 a ¹	36 a ¹
	20 mmol L ⁻¹ (2) ³	5 b	0 c	0 c	3 c	0 c	0 c	0 c	0 b
20 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	11 b	50 b	55 b	61 b	65 b	39 b	58 b	8 b
	10 mmol L ⁻¹ (1)	11 b	44 b	61 b	58 b	69 b	39 b	53 b	3 b
	20 mmol L ⁻¹ (1)	19 b	53 b	55 b	67 b	67 b	50 b	69 b	11 b
CV (%)		23,2	10,6	10,4	9,3	8,7	9,6	9,4	31,4

¹ Médias seguidas pela mesma letra na coluna, dentro de cada concentração inicial, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Controle positivo.

³ Controle negativo.

O sincronismo dos afilhos emitidos com o CP também foi distinto entre os tratamentos, sendo os menores percentuais de afilhos sincronizados observados em plantas dos tratamentos controle negativo quando comparado às plantas tanto dos tratamentos controle positivo quanto daqueles com alteração da solução (Tabela 21). Apesar da recuperação do desenvolvimento dos afilhos quando da alteração da solução, na maioria das vezes, os percentuais de sincronismo nos tratamentos alterados foram menores do que aqueles observados nos tratamentos controle positivo e similares aos percentuais observados nos tratamentos controle negativo (Tabela 21).

A emissão e o desenvolvimento dos afilhos pôde ser observada quando da contagem do número de afilhos por planta (Tabela 22). O maior número de afilhos por planta observado nos tratamentos controle positivo e com alteração da solução (média entre 2 e 3 afilhos) resultou em maior número de colmos com potencial para formar panículas quando comparados com os tratamentos controle negativo (Tabela 22).

4.4.3 Rendimento de biomassa e acúmulo de N na parte aérea e raízes

O crescimento das plantas de cevada foi avaliado através do rendimento de biomassa e acúmulo de N (Figuras 22 A, B, C, D, E e F). As plantas cultivadas com o tratamento controle positivo acumularam maior quantidade de biomassa (Figuras 22 A, C e E) e N (Figuras 22 B, D e F) (raiz + parte aérea) quando comparada com aquelas dos tratamentos testemunha, controle negativo e com a solução alterada (Figura 22).

TABELA 21. Sincronismo (%) dos afilhos emitidos A₁, A₂, A₃ e A₄ em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) e proporções 1 (NH₄⁺:NO₃⁻ 25:75) e 2 (NH₄⁺:NO₃⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva sem aeração, aos 10, 14 e 26 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.

Concentrações e proporções de N		Sincronismo (%)							
Iniciais	Finais	A ₁			A ₂		A ₃		A ₄
		13	21	26	21	26	21	26	26
5 mmol L ⁻¹ (1)	5 mmol L ⁻¹ (1) ²	0 ^{ns}	61 a ¹	73 a ¹	48 a ¹	81 a ¹	35 a ¹	79 a ¹	13 a ¹
	5 mmol L ⁻¹ (2) ³	0	4 b	15 c	21 b	44 b	10 c	48 b	1 b
5 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	9	8 b	45 b	36 ab	56 b	13 bc	63 ab	12 a
	10 mmol L ⁻¹ (1)	3	5 b	34 bc	53 a	73 ab	34 a	60 ab	0 b
	20 mmol L ⁻¹ (1)	0	9 b	19 bc	44 a	59 b	32 ab	47 b	1 b
10 mmol L ⁻¹ (1)	10 mmol L ⁻¹ (1) ²	4 ^{ns}	49 a ¹	68 a ¹	57 a ¹	70 a ¹	56 a ¹	82 a ¹	14 a ¹
	10 mmol L ⁻¹ (2) ³	0	0 a	0 c	1 c	0 c	0 c	1 c	0 b
10 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	0	0 b	0 c	36 b	49 b	10 bc	34 b	3 b
	10 mmol L ⁻¹ (1)	0	0 b	9 c	28 b	40 b	22 b	50 b	15 a
	20 mmol L ⁻¹ (1)	0	0 b	25 b	21 b	48 b	8 bc	34 b	1 b
20 mmol L ⁻¹ (1)	20 mmol L ⁻¹ (1) ²	3 ^{ns}	58 a ¹	69 a ¹	58 a ¹	77 a ¹	56 a ¹	65 a ¹	10 a ¹
	20 mmol L ⁻¹ (2) ³	0	0 b	0 b	0 c	0 c	0 b	0 c	0 b
20 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	0	4 b	8 b	22 b	38 b	11 b	28 b	1 ab
	10 mmol L ⁻¹ (1)	0	2 b	10 b	14 bc	24 b	10 b	20 bc	0 b
	20 mmol L ⁻¹ (1)	0	1 b	16 b	28 b	41 b	8 b	40 ab	2 ab
CV (%)		60,0	35,3	21,5	13,8	15,3	20,8	13,4	27,7

¹ Médias seguidas pela mesma letra na coluna, dentro de cada concentração inicial, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Controle positivo.

³ Controle negativo.

^{ns} Diferença entre médias, dentro de cada concentração inicial, não significativa a 5%.

TABELA 22. Número de afilhos por planta e número de colmos potencialmente produtivos/bandeja em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas às concentrações (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) e proporções 1 (NH₄⁺:NO₃⁻ 25:75) e 2 (NH₄⁺:NO₃⁻ 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva sem aeração, aos 26 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.

Concentrações de N		Nº de afilhos planta ⁻¹	Nº de colmos potencialmente produtivos/bandeja
Iniciais	Finais		
Testemunha (sem N)		0 c ¹	9 d ¹
5 mmol L ⁻¹ (1)	5 mmol L ⁻¹ (1) ²	3,8 a	34 a
	5 mmol L ⁻¹ (2) ³	2,8 b	20 c
5 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	3,1 ab	28 ab
	10 mmol L ⁻¹ (1)	3,0 b	25 bc
	20 mmol L ⁻¹ (1)	2,7 b	22 c
Testemunha (sem N)		0 c ¹	9 d ¹
10 mmol L ⁻¹ (1)	10 mmol L ⁻¹ (1) ²	3,5 a	33 a
	10 mmol L ⁻¹ (2) ³	0,3 c	5 d
10 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	2,6 b	20 c
	10 mmol L ⁻¹ (1)	2,6 b	26 b
	20 mmol L ⁻¹ (1)	2,0 b	20 c
Testemunha (sem N)		0 c ¹	9 d ¹
20 mmol L ⁻¹ (1)	20 mmol L ⁻¹ (1) ²	3,3 a	33 a
	20 mmol L ⁻¹ (2) ³	0 c	4 d
20 mmol L ⁻¹ (2)	5 mmol L ⁻¹ (1)	2,0 b	19 b
	10 mmol L ⁻¹ (1)	2,0 b	15 c
	20 mmol L ⁻¹ (1)	2,0 b	21 b
CV (%)		13,7	10,6

¹ Médias seguidas pela mesma letra na coluna, dentro de cada concentração inicial, não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Controle positivo.

³ Controle negativo.

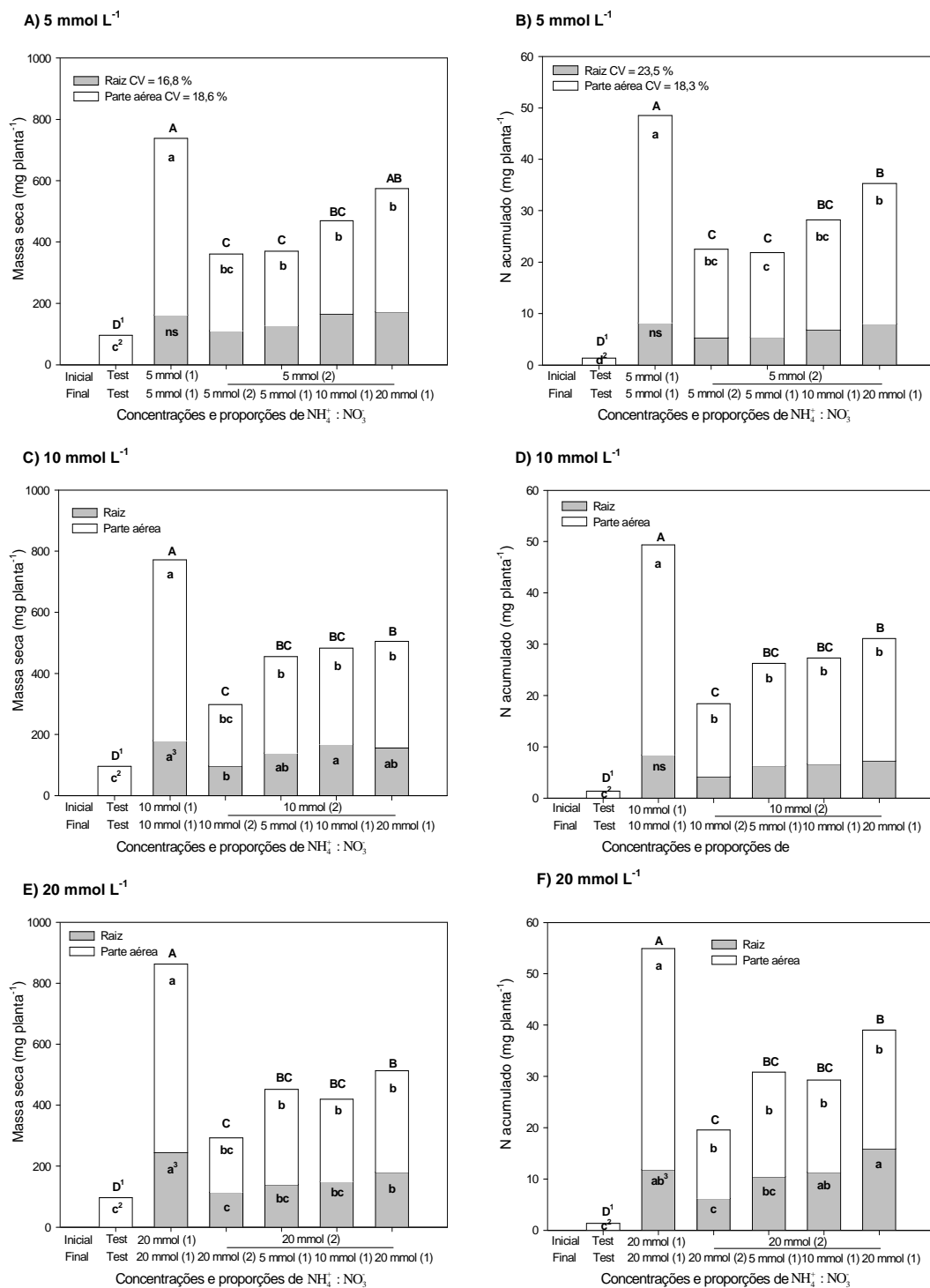


FIGURA 22. Rendimento de biomassa e N acumulado (mg planta⁻¹) em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) e proporções 1 (NH₄⁺:NO₃⁻ de 25:75) e 2 (NH₄⁺:NO₃⁻ de 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva, aos 27 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.

¹ Médias (raiz + parte aérea) seguidas pela mesma letra (maiúscula) não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias (parte aérea) seguidas pela mesma letra (minúscula) não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

³ Médias (raiz) seguidas pela mesma letra (minúscula) não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

^{ns} Diferença entre médias (raiz) não significativa a 5%.

O acúmulo de biomassa e de N pelas raízes foi inferior a $300 \text{ mg planta}^{-1}$ e $15 \text{ mg planta}^{-1}$, respectivamente, e foi distinto entre tratamentos quando o suprimento inicial de N foi de 10 e 20 mmol L^{-1} . O acúmulo de biomassa e de N pelas plantas dos tratamentos cuja solução foi alterada (reversão) foi similar àqueles valores observados em plantas do tratamento controle negativo, com exceção do tratamento com suprimento de 20 mmol L^{-1} de N (Figuras 22 A, B, C, D, E e F) indicando que o suprimento de N também na forma de NO_3^- favoreceu o crescimento das plantas.

Em arroz, o rendimento de biomassa e acúmulo de N pela parte aérea e raízes foi superior em plantas cultivadas com tratamentos controle positivo quando comparadas com as plantas dos demais tratamentos (Figuras 23 A, B, C, D, E e F). As plantas cuja solução foi alterada (reversão) apresentaram ao final do experimento, na maioria dos tratamentos revertidos, maior rendimento de biomassa (Figuras 23 A, C e E) e maior acúmulo de N (Figuras 23 B, D e F) na parte aérea e raízes quando comparadas às plantas dos tratamentos controle negativo. Isso indicou que a alteração da solução com fornecimento de N também sob a forma de NO_3^- possibilitou a recuperação do crescimento das plantas de arroz.

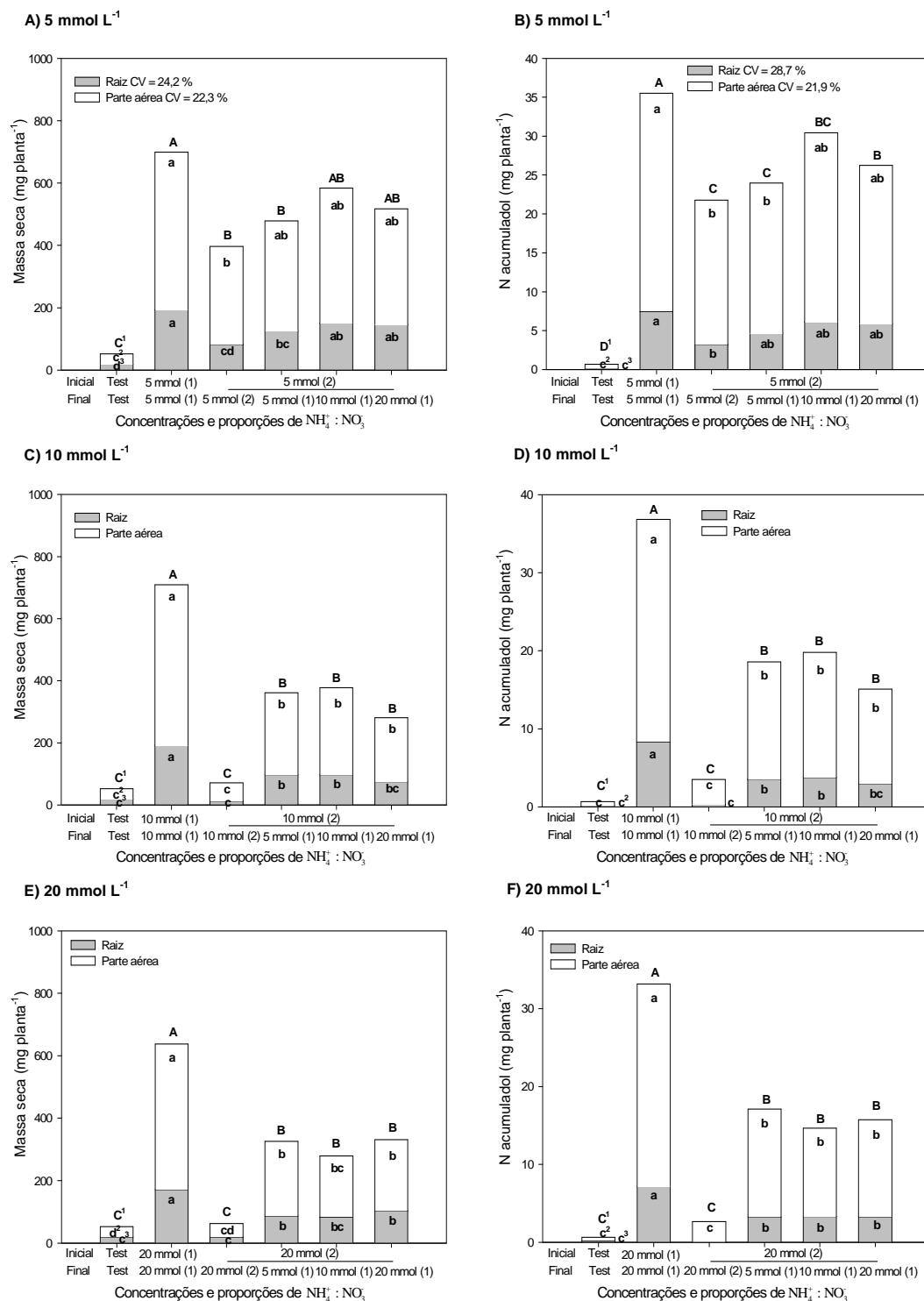


FIGURA 23. Rendimento de biomassa e N acumulado (mg planta⁻¹) em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações (5, 10 e 20 mmol L⁻¹) e proporções 1 (NH₄⁺:NO₃⁻ de 25:75) e 2 (NH₄⁺:NO₃⁻ de 100:0) iniciais e finais de N em solução nutritiva sem aeração, aos 26 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.

¹ Médias (raiz + parte aérea) seguidas pela mesma letra (maiúscula) não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

² Médias (parte aérea) seguidas pela mesma letra (minúscula) não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

³ Médias (raiz) seguidas pela mesma letra (minúscula) não diferem pelo teste de Tukey, a 5% de significância.

5 DISCUSSÃO

A magnitude do processo de assimilação do N pelas raízes e parte aérea das plantas de cevada e de arroz e os reflexos deste processo sobre o crescimento e desenvolvimento destas culturas variaram quando o suprimento de N foi feito em distintas concentrações e proporções de NH_4^+ e NO_3^- em solução nutritiva. A discussão dos efeitos dos diferentes tratamentos será feita com base no processo de assimilação e metabolismo do N nas células e tecidos da parte aérea e raízes da cevada e do arroz. Estes processos são descritos de forma sumária logo a seguir e as abordagens serão feitas quando o N não foi suprido ou foi suprido com distintas concentrações e proporções dos íons NH_4^+ e NO_3^- .

A absorção e a assimilação do NH_4^+ e NO_3^- suprido em solução nutritiva estão representadas de forma resumida no esquema da Figura 24. A passagem do NO_3^- (através de transportadores específicos) e do NH_4^+ (através de transportadores (específicos) e canais (específicos ou não a esta forma de N)) pela membrana plasmática das raízes induz a síntese e atividade de enzimas específicas (GS/GOGAT, NIR e NAR) da rota de assimilação do N em folhas e raízes (Forde & Clarkson, 1999; Bredemeier & Mundstock, 2000; Forde, 2002). O NO_3^- é reduzido a NO_2^- no citosol pela ação da NAR e, posteriormente à NH_4^+ pela NIR no plastídio. O NH_4^+ é, então, incorporado em aminoácidos pela

rota GS/GOGAT (no citosol e plastídio). Alternativamente, o NH_4^+ e o NO_3^- podem ser armazenados no vacúolo para, posteriormente, serem reduzidos no citosol da célula radical ou translocados via xilema, juntamente com os produtos GLN e GLU, para serem assimilados na parte aérea das plantas.

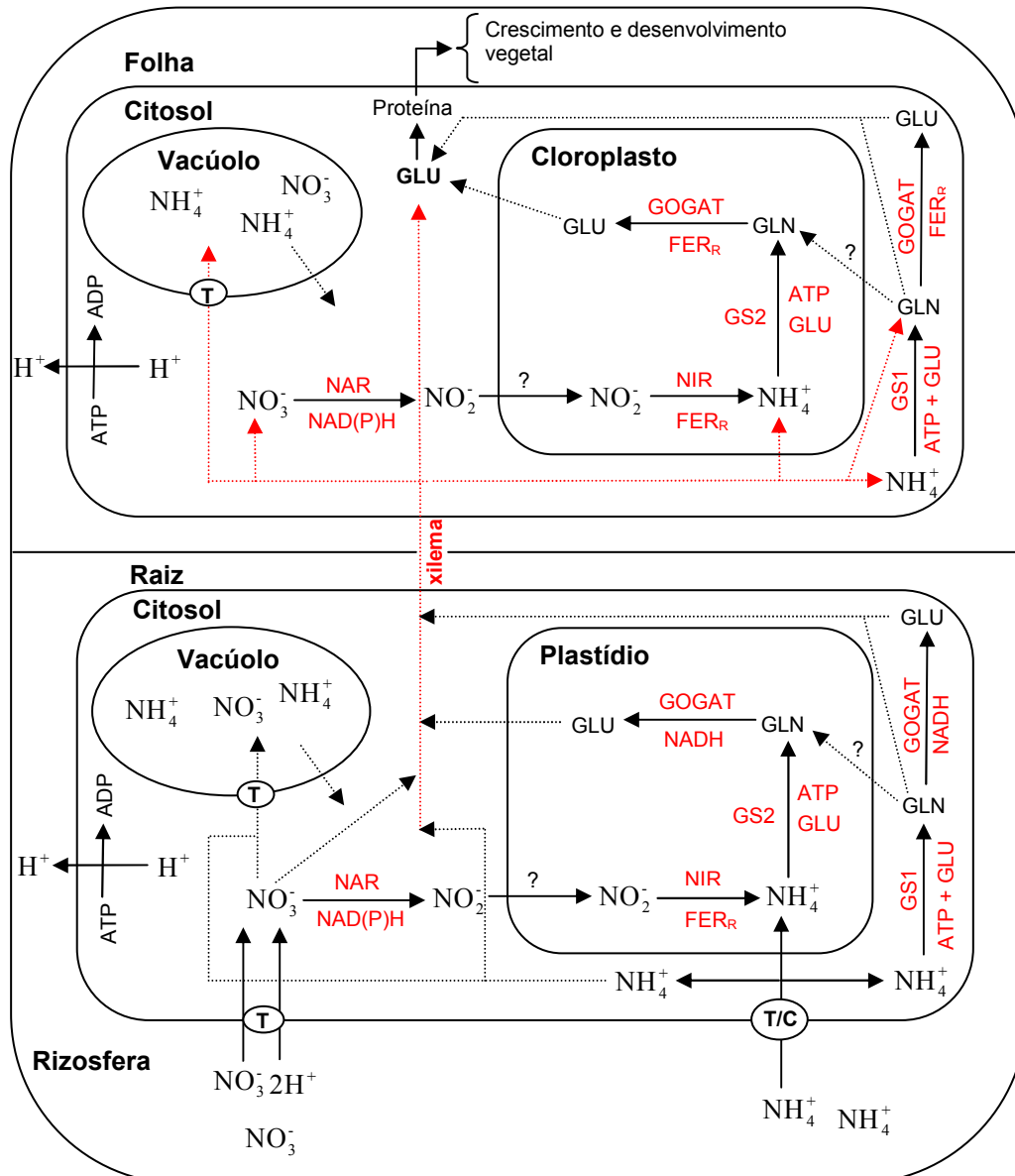


FIGURA 24. Representação do padrão de absorção e assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas supridas com essas duas formas de N. GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS1: sintetase da glutamina citosólica; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintase do glutamato; T: transportador; C: canal.

O NH_4^+ e o NO_3^- translocados para a parte aérea seguem a mesma rota metabólica descrita para as raízes, formando GLN e GLU que constituem a base para a síntese de outros aminoácidos, proteínas e seus derivados metabólitos (Bredemeier & Mundstock, 2000; Tobin & Yamaya, 2001) indispensáveis à formação da estrutura vegetal (biomassa).

5.1 Efeitos da ausência dos íons NH_4^+ e NO_3^- na solução nutritiva

A ausência de suprimento nitrogenado ocasionou baixa atividade das enzimas NAR e GS na parte aérea e raízes das plantas de cevada e de arroz (Figuras 18 e 19) e baixa quantidade de N estrutural acumulado na biomassa (Figuras 12 e 13). A síntese e atividade das enzimas NAR e GS apesar de ser induzida pela quantidade de substrato disponível (NO_3^- e NH_4^+) (Touraine *et al.*, 2001) foi detectada na raiz e parte aérea de plantas cultivadas sem suprimento externo de NO_3^- e NH_4^+ (Figuras 18 e 19). Esse fato demonstra que o suprimento externo de N, possivelmente, não foi pré-requisito para a indução da síntese e atividade de NAR e GS em arroz e cevada, provavelmente, devido à presença de formas constitutivas (independente da presença dos íons) dessas enzimas na raiz e parte aérea das plantas (Figura 25) como encontrada em estudos com leguminosas (Andrews *et al.*, 1990). Entretanto, Chen *et al.* (1997) não mencionaram a ocorrência de formas constitutivas de GS quando observada atividade dessa enzima em folhas de plantas de arroz cultivadas sem N, o que torna evidente a necessidade de estudos para elucidar a ocorrência de formas constitutivas de NAR e GS em arroz e cevada.

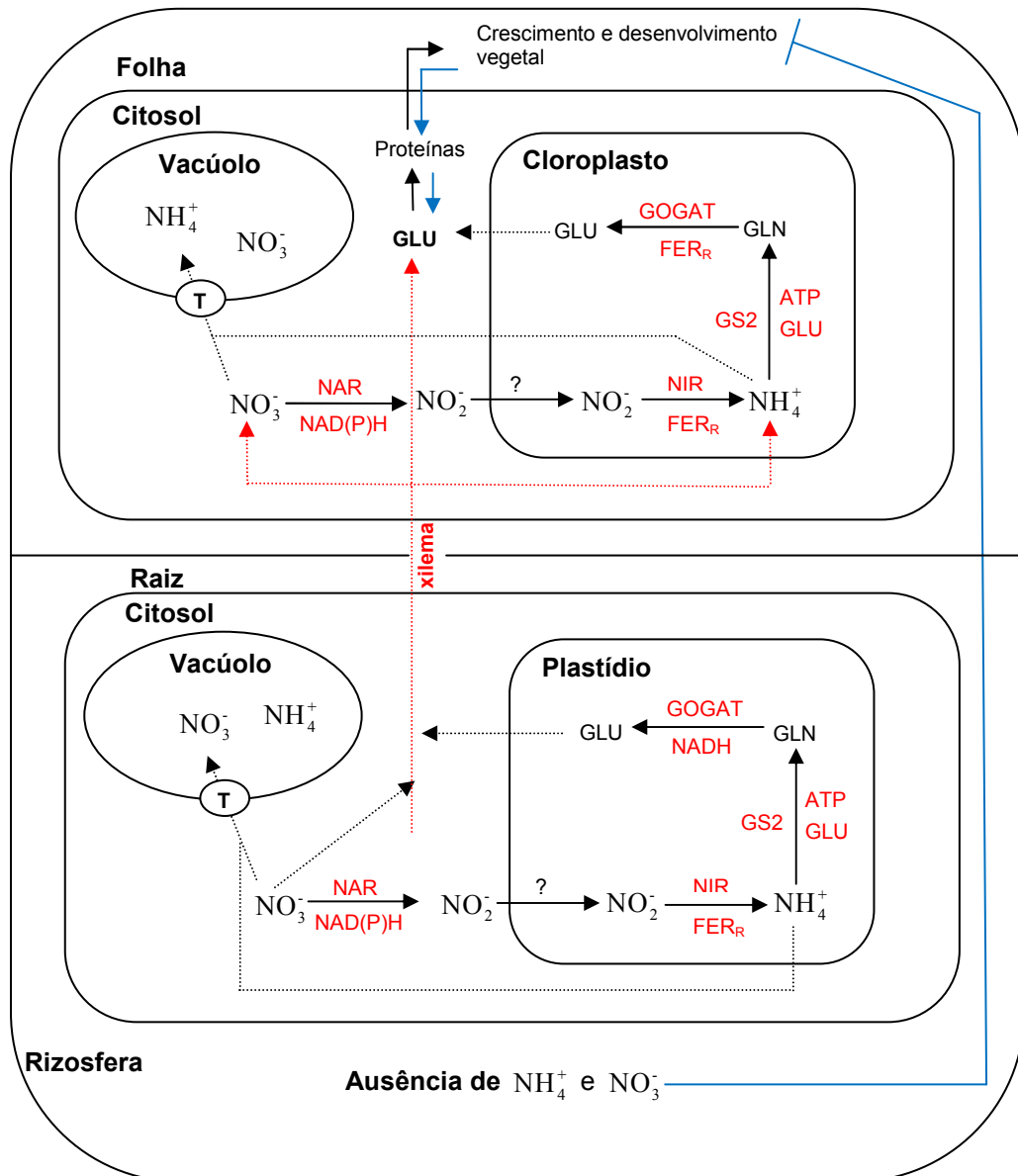


FIGURA 25. Representação do padrão de assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas sem suprimento de N. GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintetase do glutamato.

Além disso, a ciclagem do N caracterizada pela degradação de proteínas em aminoácidos (Figura 25) e a posterior remobilização do N de folhas velhas em senescência e a reassimilação nos tecidos em formação, comum em condições de deficiência de N (Lea & Morot-Gaudry, 2001), mesmo que em taxas bastante baixas, pode ter contribuído para a manutenção do metabolismo de compostos nitrogenados e a atividade das enzimas, pois a senescência de folhas mais velhas (1^a e 2^a folhas) também foi observada nas plantas de cevada e de arroz cultivadas sem suprimento nitrogenado.

Apesar das plantas terem sido cultivadas na ausência de N foi possível detectar, em baixas concentrações, a presença de NH_4^+ e NO_3^- livres (Figuras 14, 15, 16 e 17), provavelmente, armazenados no vacúolo de células radicais e foliares de cevada e de arroz como representado na Figura 25. A origem desses íons na parte aérea e raízes das plantas, provavelmente foi devida à presença de N mineral (NH_4^+ e NO_3^-) na semente de cevada e de arroz (Tabela 12). Nutrientes como Mg^{2+} , K^+ , Ca^{2+} e NO_3^- , além de fitatos (armazenados principalmente no vacúolo e no retículo endoplasmático), carboidratos, lipídios e amido constituem o material de reserva da semente e garantem o estabelecimento inicial das plântulas, (Otegui *et al.*, 2002; Chopin *et al.*, 2007) como pode ser observado pela emissão de folhas mesmo sem suprimento nitrogenado externo (Figuras 1, 2, 3, 4 e 5).

Outra possibilidade é que logo após a emissão da primeira folha tenha iniciado, juntamente com o processo de fixação fotossintética de CO_2 , os eventos de fotorrespiração, decorrentes, provavelmente do incremento na temperatura do ar no interior da casa de vegetação durante o cultivo da cevada e do arroz. Durante o ciclo fotorrespiratório, a etapa de oxidação da glicina em serina libera NH_4^+ no mesófilo foliar (Tobin & Yamaya, 2001) o que pode ter

contribuído para a ocorrência de NH_4^+ livre na parte aérea das plantas (Figuras 15 e 17).

A ausência de suprimento nitrogenado, como esperado, limitou o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Figura 25). Isso foi observado pelo baixo número de folhas emitidas pelas plantas de cevada (média de 3 folhas) (Figuras 1 e 2) e de arroz (média de 4 folhas) (Figuras 3, 4 e 5) que, associado à ausência de afilhos (Tabelas 3, 4, 5 e 6 e Figuras 6 e 7), contribuiu para o baixo número de colmos potencialmente produtivos/bandeja (Figuras 8 e 9), baixo acúmulo de biomassa (Figuras 10, 11 e Tabela 11) e de N estrutural (Figuras 12 e 13) pela parte aérea e raízes das plantas ao final do período experimental. O N é considerado um dos principais constituinte de biomoléculas como ATP, NADH, NADPH, clorofila, aminoácidos, proteínas e enzimas que atuam no metabolismo e na formação da estrutura vegetal (Marschner, 1995). Portanto, a deficiência de N rapidamente limita a emissão de folhas e afilhos e a sobrevivência destas estruturas em cereais (Mundstock & Bredemeier, 2001; Wamser, 2002) ocasionando significativa redução no rendimento de biomassa e acúmulo de N estrutural (Woolhouse & Hardwick, 1966; Chaillou *et al.*, 1986) como observado no presente estudo com plantas de cevada e de arroz cultivadas sem o fornecimento de N em solução nutritiva.

5.2 Efeitos do suprimento de N na forma amoniacal na solução nutritiva

A magnitude dos efeitos do suprimento, absorção e assimilação do NH_4^+ sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas será discutida para as culturas de cevada e de arroz considerando o comportamento das plantas quando cultivadas em baixa concentração (1 mmol L^{-1}) e em concentrações

crescentes de NH_4^+ (5 a 30 mmol L^{-1}) em relação àquelas sem suprimento de N.

5.2.1 Efeitos da baixa concentração de NH_4^+ (1 mmol L^{-1})

A absorção do NH_4^+ , quando disponível em baixa concentração (≤ 1 mmol L^{-1}) similar àquela encontrada na grande maioria dos solos (Crawford & Glass, 1998; Owen & Jones, 2001; Yoneyama *et al.*, 2001) é mediada por transportadores de alta afinidade (HATs) que regulam a entrada do NH_4^+ via membrana (Crawford & Forde, 2002), favorecendo o sincronismo entre a absorção e assimilação desse íon (Figura 26). O sincronismo entre a absorção e a assimilação do NH_4^+ pelas raízes e parte aérea das plantas de cevada e de arroz (Figura 26), pôde ser observada pela baixa quantidade de NH_4^+ detectada nas células radicais e foliares destas culturas (ao redor de 400 mg kg^{-1} MS), similar ao observado em plantas cultivadas sem suprimento nitrogenado (Figuras 14 A, 15 A, 16 A e 17 A). Níveis de NH_4^+ ao redor de 500 mg kg^{-1} MS são considerados baixos e comumente encontrados na parte aérea de plantas de arroz (Chen *et al.*, 1997). O conteúdo de NH_4^+ livre no interior das células radicais e foliares foi semelhante entre as culturas de cevada e de arroz (valores entre 90 e 150 mg kg^{-1} MS), mesmo as plantas de cevada tendo apresentado menor taxa de assimilação do NH_4^+ na parte aérea e raízes quando comparado com aquelas de arroz (Figuras 18 C, 18 D, 19 C, 19 D e Tabela 16). Esse comportamento pode ser devido ao fato de que a absorção do NH_4^+ suprido em baixa concentração, provavelmente, ocorreu de forma sincronizada com o mecanismo de assimilação, não resultando em acúmulo desse íon intracelularmente.

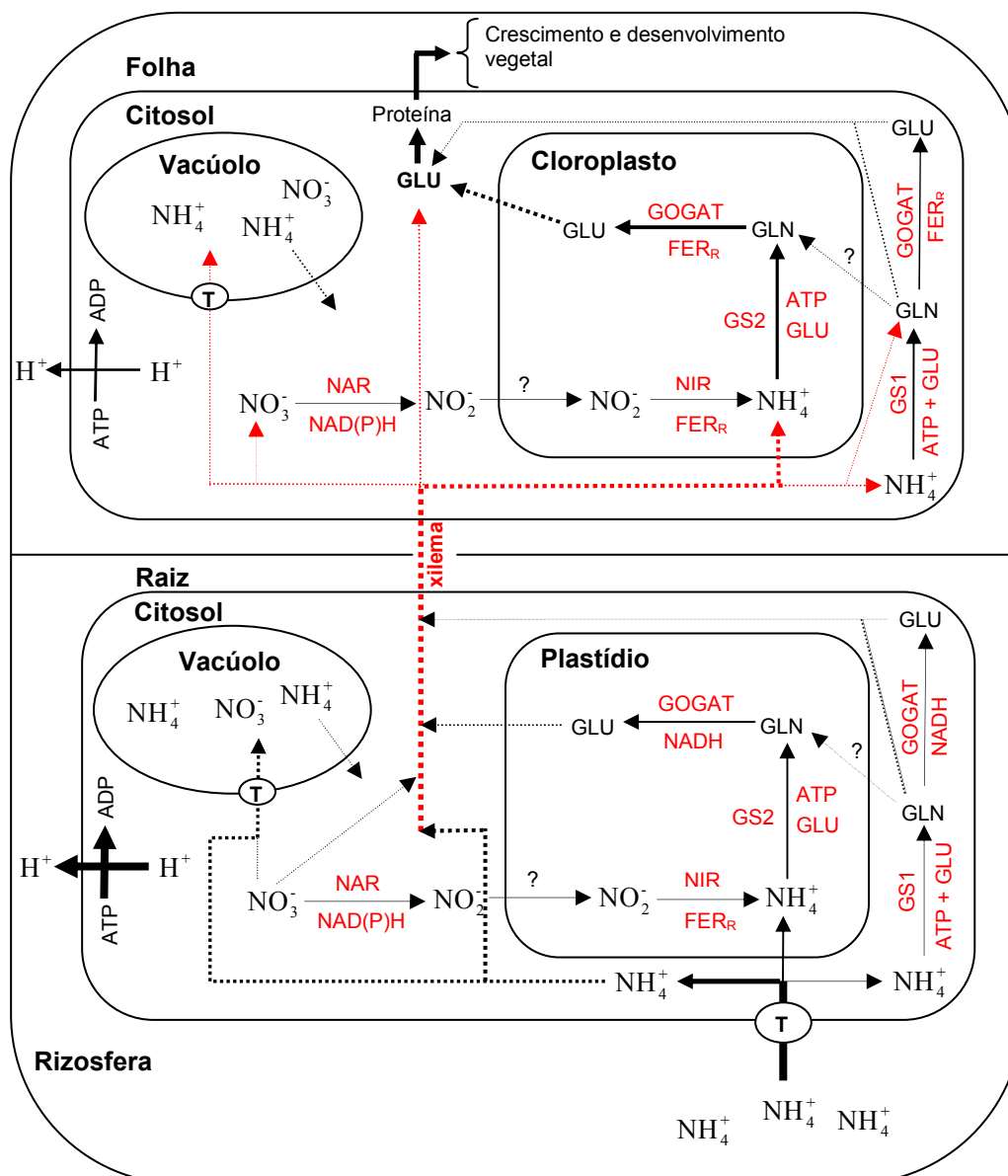


FIGURA 26. Representação do padrão de absorção do NH_4^+ e assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas com suprimento de 1 mmol L^{-1} de NH_4^+ . GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS1: sintetase da glutamina citosólica; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintase do glutamato; T: transportador.

A variação observada na atividade de GS entre as duas culturas (Tabela 16), pode ser em razão das plantas de arroz possuírem maior quantidade da enzima GS e maior afinidade desta pelo substrato (Cruz *et al.*, 2006). Além disso, a baixa luminosidade do horário de coleta das plantas (entre 6 e 8 horas

da manhã) pode ter influenciado a atividade da GS em cevada já que o período de maior assimilação do NH_4^+ coincide com aquele de maior luminosidade e maior taxa fotossintética (Cruz *et al.*, 2006). Dessa forma, a baixa luminosidade associada à baixa disponibilidade de NH_4^+ pode ter limitado a atividade da GS, por ocasião da análise, em plantas de cevada, como observado pela similaridade na quantidade de N acumulado e na atividade dessa enzima em plantas supridas com NH_4^+ e sem N (Figuras 12 A, 18 C e 18 D).

Embora as plantas tenham sido cultivadas apenas com NH_4^+ foi possível detectar também a atividade da enzima NAR em cevada e arroz, representada na Figura 26, similar ao observado em plantas cultivadas sem N (Figuras 18 A, 18 B, 19 A e 19 B), provavelmente, devido à presença de formas constitutivas (independente da presença de NO_3^-) dessa enzima na raiz e parte aérea das plantas como encontrada em estudos com leguminosas (Andrews *et al.*, 1990).

O sincronismo entre a absorção e assimilação do NH_4^+ suprido em baixa concentração também pôde ser detectado através do incremento na taxa de emissão de folhas pelo CP (principalmente, a partir da primeira semana de cultivo) e do número de folhas emitidas pelas plantas (Figuras 1 A, 2, 3 A e 5) em relação aquelas cultivadas sem N. O fornecimento de 1 mmol L^{-1} de N na forma de NH_4^+ , mesmo considerado baixo para a expressão do máximo potencial produtivo da maioria das culturas (Wiesler, 1997) não inibiu a emissão de afilhos pelas plantas de cevada (Tabelas 3 e 4 e Figura 6) e de arroz (Tabela 5 e 6 e Figura 7). A recuperação do sincronismo entre o desenvolvimento dos afilhos e do CP entre os 14 e 24 dias de cultivo da cevada (Tabelas 7 e 8) e a manutenção deste processo ao longo do desenvolvimento das plantas de arroz (Tabelas 9 e 10) incrementou o número de colmos

potencialmente produtivos/bandeja em relação às plantas cultivadas sem N (Figuras 8 e 9).

A evolução no crescimento das plantas de cevada e arroz supridas com 1 mmol L^{-1} de NH_4^+ em relação àquelas cultivadas sem N foi detectada através do acúmulo de biomassa pela parte aérea (CP e afilhos) e raízes (Figuras 10 A e 11 A).

Assim, a avaliação do crescimento e desenvolvimento das plantas de cevada e de arroz permite inferir que ambas as culturas absorveram e assimilaram o NH_4^+ suprido, promovendo aumento no número de folhas e afilhos mesmo não sendo observado incremento significativo no N acumulado pela biomassa (raiz + parte aérea) quando comparado com plantas cultivadas sem N (Figuras 12 A e 13 A).

5.2.2 Efeitos das concentrações crescentes de NH_4^+ (5 a 30 mmol L^{-1})

A absorção do NH_4^+ quando disponível em concentrações acima de 1 mmol L^{-1} , ocorre de forma passiva, principalmente através de canais (seletivos ou não ao NH_4^+) e transportadores de baixa afinidade na membrana (LATs), que absorvem o NH_4^+ continuamente, independente da concentração interna desse íon na célula (Crawford & Forde, 2002) como representado pelas Figuras 27 A e B para as culturas de cevada e de arroz, respectivamente.

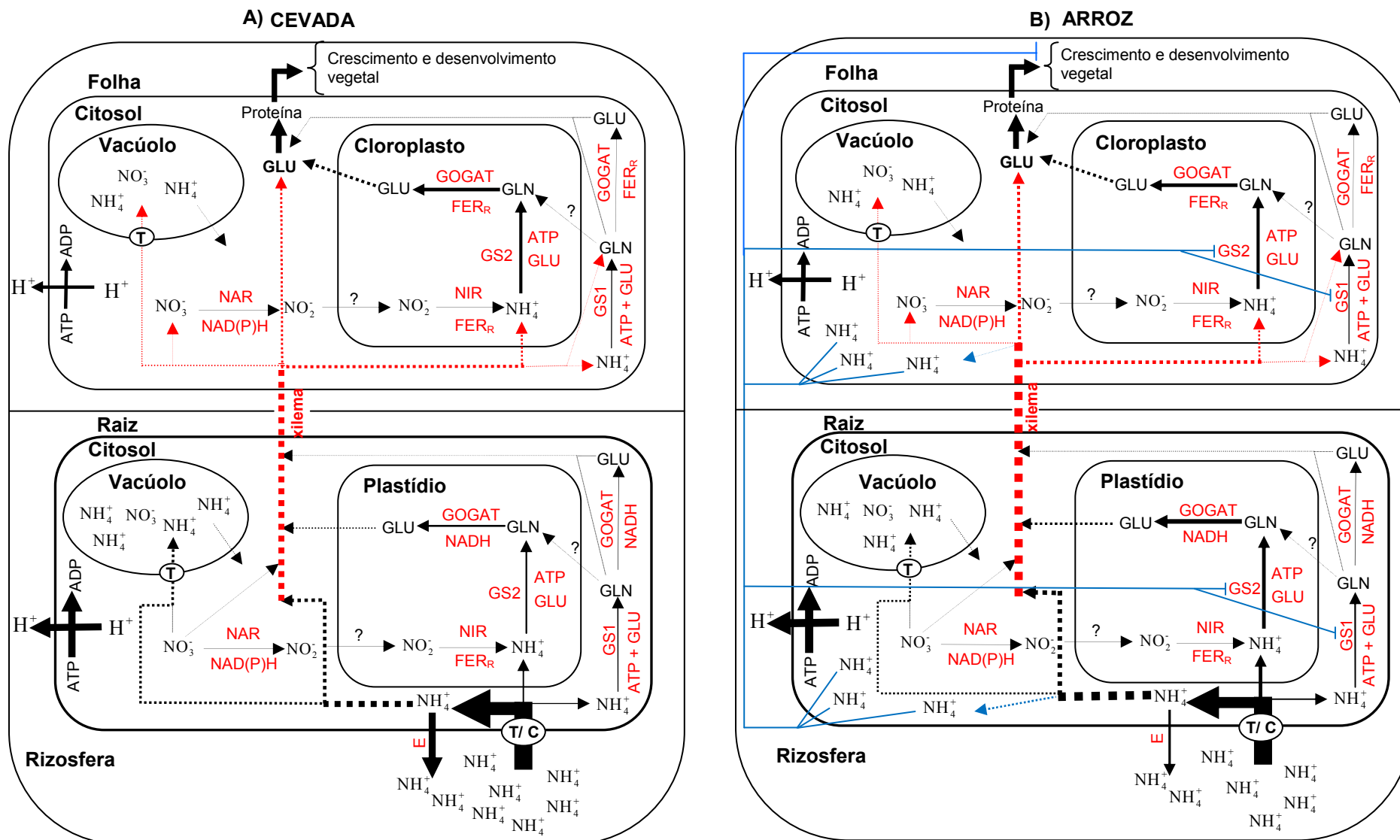


FIGURA 27. Representação do padrão de absorção do NH_4^+ e assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas de cevada (A) e de arroz (B) com alto suprimento de NH_4^+ (10 mmol L^{-1}). GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS1: sintetase da glutamina citosólica; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintase do glutamato; T: transportador; C: canal; E: efluxo.

A absorção contínua do NH_4^+ associado à baixa atividade da GS nas raízes tanto da cevada quanto do arroz (Figuras 18 D, 19 D, 27 A e 27 B), em média, três a quatro vezes menor do que a atividade de GS observada em raízes de lúpulo, tomate e arroz analisada em período de baixa luminosidade (similar às condições de análise neste estudo) (Chen *et al.*, 1997; Cruz *et al.*, 2006), resultaram em incremento na quantidade de NH_4^+ nas raízes (Figuras 14 B, 14 C, 14 D, 14 E, 16 B e 16 C). O maior conteúdo de NH_4^+ observado nas raízes de cevada ($1900 \text{ mg kg}^{-1} \text{ MS}$) e de arroz ($1200 \text{ mg kg}^{-1} \text{ MS}$) é considerado alto quando comparado ao conteúdo desse íon em raízes de alface e tomate supridas com 6 mmol L^{-1} de NH_4^+ que oscilou entre valores de 800 e $1300 \text{ mg kg}^{-1} \text{ MS}$ (Cruz *et al.*, 2006).

Apesar do acúmulo no conteúdo de NH_4^+ nas raízes de cevada (Figuras 14 B, 14 C, 14 D e 14 E) com o aumento na quantidade de NH_4^+ em solução, as plantas mantiveram a taxa de emissão e desenvolvimento de folhas e afilhos e o número de colmos potencialmente produtivos similar ao observado em plantas cultivadas com 1 mmol de NH_4^+ (Figuras 1 A, 1 B, 1 C, 1 D, 1 E, 2, 6, 8 e Tabelas 3 e 4). Esse padrão de resposta em cevada permite inferir que o NH_4^+ absorvido acima da capacidade de assimilação em plantas de cevada, provavelmente, está sendo armazenado no vacúolo e/ou excretado para a rizosfera através do mecanismo de efluxo, evitando, com isso, o acúmulo de NH_4^+ no citosol das células radicais (Figura 27 A). A capacidade das espécies em armazenar o NH_4^+ no vacúolo é variável e, quantidades entre 5 e 20 mmol L^{-1} de NH_4^+ tem sido encontradas no vacúolo de espécies como espinafre, milho e trigo, enquanto que espécies tolerantes ao NH_4^+ armazenam até 40 mmol L^{-1}

de NH_4^+ no vacúolo (Miller *et al.*, 2001). Ao mesmo tempo em que as plantas de cevada compartimentalizam parte do NH_4^+ absorvido no vacúolo, o mecanismo de efluxo desse íon do citosol para a rizosfera também é induzido na tentativa de diminuir a concentração interna desse íon na célula (Britto & Kronzucker, 2002; Loqué & Wirén, 2004). A indução do mecanismo de efluxo para a rizosfera associado à compartimentalização de parte do NH_4^+ no vacúolo pode ter ocorrido nas plantas de cevada (Figura 27 A), pois o incremento de 3 vezes na concentração de NH_4^+ em solução nutritiva (10 a 30 mmol L^{-1} de NH_4^+), não promoveu incremento de mesma magnitude (1,9 vezes) nos teores de NH_4^+ livre nas raízes (1000 a 1900 mg kg^{-1} MS) (Figuras 14 C, 14 D e 14 E).

O alto conteúdo de NH_4^+ detectado nas raízes de cevada pode ter contribuído para a translocação desse íon via xilema e incrementado a quantidade de NH_4^+ na parte aérea (Figuras 15 B, 15 C, 15 D, 15) (Figura 27 A), como descrito em estudos prévios avaliando o transporte e acúmulo de NH_4^+ na parte aérea em trigo e tomate (Mattsson & Schjoerring, 1996; Schjoerring *et al.*, 2002). Além disso, o suprimento somente com NH_4^+ aumenta a fotorrespiração (Guo *et al.*, 2007) o que pode ter contribuído para o incremento no conteúdo de NH_4^+ livre na parte aérea e com isso, a ocorrência de lesões na borda das folhas (Apêndice 1 A).

O incremento na atividade da GS em folhas de plantas supridas com 10 mmol L^{-1} de NH_4^+ em relação àquelas supridas com 1 mmol L^{-1} de NH_4^+ (Figura 18 C) foi baixo quando comparado aos valores de atividade de GS obtidos por Cruz *et al.* (2006) em folhas de espinafre e lúpulo ($> 6 \mu\text{mol GS min}^{-1} \text{g}^{-1}$ MF determinada entre as 6 e 8 horas da manhã. A baixa atividade de GS foliar,

insuficiente para assimilar todo o NH_4^+ translocado via xilema para a parte aérea (Figura 27 A), contribuiu para que o padrão de crescimento e desenvolvimento das plantas ocorresse de forma similar ao observado quando o NH_4^+ foi suprido em baixa concentração. Isso pôde ser constatado pela similaridade na emissão e desenvolvimento de folhas e afixos entre concentrações de NH_4^+ (Figuras 1 A, 1 B, 1 C, 1 D, 1 E, 2, 6 e 8 e Tabelas 3 e 4), pelo rendimento de biomassa (entre 400 e 580 mg planta⁻¹ (parte aérea + raízes)) e N acumulado na biomassa (entre 18 e 30 mg planta⁻¹) (Figuras 10 A, 10 B, 10 C, 10 D, 10 E, 12 A, 12 B, 12 C, 12 D e 12 E).

O arroz, embora tenha apresentado maior assimilação do NH_4^+ (folhas e raízes) quando comparado com a cevada (Figuras 18 C, 18 D, 19 C, 19 D e Tabela 16) acumulou, aproximadamente, 23 vezes mais NH_4^+ na parte aérea em relação à cevada quando ambas foram supridas com 10 mmol L⁻¹ de NH_4^+ (Figuras 15 C e 17 C). O alto conteúdo de NH_4^+ observado na parte aérea das plantas de arroz (Figuras 17 B e 17 C) pode ter sido, em grande parte, ocasionado pela translocação do NH_4^+ acumulado nas raízes, já que em arroz ao contrário do observado em cevada, o mecanismo de efluxo do NH_4^+ para a rizosfera e a compartimentalização no vacúolo é pouco eficiente (Figura 27 B) (Britto & Kronzucker, 2002; Loqué & Von Wirén, 2004). Além disso, a baixa atividade da GS nas folhas e raízes do arroz (Figuras 19 C e 19 D) quando comparada àquela observada em folhas de espinafre, lúpulo, arroz e alface (Chen *et al.*, 1997; Cruz *et al.*, 2006) associada aos processos de produção de NH_4^+ pela fotorrespiração e síntese de lignina (Tobin & Yamaya, 2001) pode ter contribuído para o incremento no conteúdo de NH_4^+ foliar. Também é possível

que a absorção contínua de NH_4^+ para o interior do citosol das células possa ter inibido a atividade da GS nas raízes e folhas (Figura 27 B) pela similaridade entre a atividade dessa enzima em plantas supridas com 1 e 10 mmol L^{-1} de NH_4^+ (Figuras 19 C e 19 D) como relatado por Cruz *et al.* (2006).

A manutenção da alta atividade da GS foliar ($> 6 \mu\text{mol GS min}^{-1} \text{g}^{-1} \text{MF}$) mesmo no escuro é uma estratégia observada em espécies tolerantes para evitar o acúmulo de NH_4^+ , principalmente no citosol das folhas (Schjoerring *et al.*, 2002; Cruz *et al.*, 2006). O acúmulo de NH_4^+ livre no citosol de células radicais e foliares é considerado uma das principais causas da toxicidade em plantas, pois contribui para o incremento na produção de ROS que danificam a membrana celular causando necrose e morte foliar (Poleskaya *et al.*, 2004). Assim, o alto conteúdo de NH_4^+ livre, detectado nas raízes e na parte aérea das plantas de arroz (Figuras 16 B, 16 C, 17 B, 17 C e 27 B), pode ter sido a causa da necrose e morte foliar (Apêndices 2 A, 3 A e 6 A) e do decréscimo acentuado no crescimento e desenvolvimento das plantas de arroz submetidas ao suprimento crescente de NH_4^+ . As plantas de arroz além de não incrementarem a taxa de emissão de folhas (Figuras 3 B, C, D e E), foram incapazes de manter o desenvolvimento normal, observado através da redução significativa no número de folhas emitidas (Figura 5 e Apêndices 2 e 3), principalmente com a concentração de NH_4^+ disponível em solução $> 5 \text{ mmol de } \text{NH}_4^+ \text{ L}^{-1}$. A estabilização na emissão e desenvolvimento foliar ocasionou decréscimo na emissão e número de afilhos desenvolvidos (Tabelas 5 e 6 e Figura 7). A análise da seqüência de eventos como baixo sincronismo no desenvolvimento de afilhos em relação ao CP (Tabelas 9 e 10), baixo número de colmos potencialmente produtivos (Figura 9), baixo rendimento de biomassa

(raiz e parte aérea) (Figuras 11 B, 11 C, 11 D e 11 E) e baixo acúmulo de N estrutural (Figuras 13 B e 13 C) em relação ao observado em plantas de arroz supridas com 1 mmol L de NH_4^+ contradiz o pressuposto de que o arroz tolera altas concentrações de NH_4^+ na rizosfera (Britto *et al.*, 2001; Tobin & Yamaya, 2001; Ishiyama *et al.*, 2004.).

A menor taxa de emissão foliar em plantas de arroz cultivadas com alta disponibilidade de NH_4^+ em solução com aeração (Figura 4) e a similaridade entre o rendimento de biomassa (Tabela 11) e o acúmulo de N mineral (Tabela 13) entre plantas de arroz cultivadas com e sem aeração evidencia que o efeito prejudicial do NH_4^+ sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas de arroz não esteve associado à ausência de suprimento externo de ar. Portanto, pode-se dizer que o suprimento de O_2 para as raízes através do aerênquima de plantas de arroz, neste caso, não foi limitante para o metabolismo respiratório, produção de ATP (fosforilação oxidativa) e síntese de ácidos orgânicos (ciclo de Krebs).

Outro ponto relevante a ser considerado é quanto à demanda de carboidratos para a assimilação de altas quantidades de NH_4^+ nas raízes. O aumento na concentração interna de NH_4^+ nas células, normalmente ocasiona a migração de carboidratos para a assimilação do NH_4^+ nas raízes e, conseqüentemente, aumento na atividade de GS em espécies tolerantes a essa forma de N (Cruz *et al.*, 2006). Em cevada, o aumento na concentração interna de NH_4^+ nas raízes com o incremento na concentração de 1 para 10 mmol de NH_4^+ L⁻¹ (Figuras 14 A, 14 C, 16 A e 16 C) embora tenha incrementado a atividade da GS em raízes de plantas de cevada (Figura 18 D), a magnitude do incremento permaneceu inferior ao observado em arroz (Tabela 16) e a

atividade da GS observada nas raízes destas duas culturas permaneceu muito inferior daquela observada em estudos similares com arroz, lúpulo e tomate (Chen *et al.*, 1997; Cruz *et al.*, 2006). A partir dessas constatações, pode-se inferir que, provavelmente, não foi a migração de carboidratos para a assimilação do NH_4^+ nas raízes a principal causa da redução no crescimento e desenvolvimento das plantas de cevada e de arroz (Figuras 2, 5, 6, 7, 10 B, 10 C, 10 D, 10 E, 11 B, 11 C, 11 D e 11 E) diferente do observado por Cramer & Lewis (1993) em que o baixo acúmulo de biomassa pela parte aérea e raízes de trigo e milho foi atribuído ao desvio de carboidratos para a assimilação do NH_4^+ nas raízes.

A toxidez por NH_4^+ também não pôde ser atribuída ao decréscimo no pH da rizosfera pela excreção contínua de H^+ durante a absorção do NH_4^+ como relatado por Schubert *et al.* (1990) em ervilha, pois neste caso, o pH da solução nutritiva durante o cultivo das plantas de cevada e de arroz foi monitorado, corrigido e mantido, diariamente, entre 5,5 e 6,5, considerado adequado para o desenvolvimento destas culturas.

As evidências de que o acúmulo de NH_4^+ intracelular pode ter sido a principal causa da redução no crescimento e desenvolvimento das plantas de cevada e de arroz, discutidos anteriormente tornam-se mais relevantes a partir da constatação de que a toxidez por NH_4^+ não foi causada pela demanda de carboidratos para as raízes e tão pouco pela acidificação da rizosfera durante a absorção de NH_4^+ .

5.3 Efeitos do suprimento de NH_4^+ e NO_3^- na solução nutritiva

A magnitude dos efeitos do suprimento, absorção e assimilação de distintas proporções dos íons NH_4^+ e NO_3^- sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas de cevada e de arroz será discutida considerando o suprimento de N em baixa concentração (1 mmol L^{-1}) e em concentrações crescentes (5 a 30 mmol L^{-1}) em relação àquelas supridas apenas com NH_4^+ .

5.3.1 Efeitos da baixa concentração de NH_4^+ e NO_3^- (1 mmol L^{-1})

O suprimento de NH_4^+ e NO_3^- quando comparado ao suprimento apenas do NH_4^+ em baixa concentração (1 mmol L^{-1}) incrementou a atividade das enzimas NAR e GS em plantas de cevada (incremento da GS na raiz e da NAR na raiz e parte aérea) (Figuras 18 A, B, C e D) e de arroz (incremento da GS e NAR na parte aérea) (Figuras 19 A, B, C e D). A indução da NAR e GS era esperada em plantas de cevada supridas com NO_3^- , (Figura 24), pois o NO_3^- além de ser a forma preferencial de absorção de N por essa cultura (Britto *et al.*, 2001), se constitui em umas das principais moléculas sinalizadores para a expressão das enzimas envolvidas na redução do NO_3^- e assimilação do NH_4^+ (Stitt, 1999; Wang *et al.*, 2000). Em arroz, a indução tanto da GS quanto da NAR em presença dos íons NH_4^+ e NO_3^- como observada por Li *et al* (2007), permite inferir que a cultivar de arroz estudada é capaz de absorver e assimilar o N suprido na forma nítrica.

O incremento na atividade das enzimas NAR e GS em arroz e cevada não refletiu em alterações na quantidade de N estrutural e no conteúdo de N mineral livre na raiz e parte aérea das plantas de cevada e de arroz (Figuras 12 A, 13 A, 14 A, 15 A, 16 A e 17 A). Provavelmente, a baixa disponibilidade de N

associada a absorção regulada através dos HATs para o NH_4^+ e o NO_3^- quando em baixa concentração ($\leq 1 \text{ mmol L}^{-1}$) (Crawford & Forde, 2002), mascarou o efeito do N suprido em distintas proporções entre os íons $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ (100:0, 75:25, 50:50 e 25:75) sobre o N acumulado (mineral e estrutural). Essa também pode ter sido a causa para a falta de resposta do N suprido em distintas proporções entre os íons NH_4^+ e NO_3^- sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas de cevada e arroz. Isso foi constatado pela similaridade da taxa de emissão de folhas e afilhos (Figuras 1 A, 3 A, Tabelas 3, 4, 5, 6), do número de folhas e afilhos desenvolvidos (Figuras 2, 5, 6, 7, 8, 9, Tabelas 7, 8, 9 e 10) e do rendimento de biomassa da raiz e parte aérea (Figuras 10 A e 11 A) entre as distintas proporções de $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ (100:0, 75:25, 50:50 e 25:75) suprido para as plantas de cevada e de arroz.

5.3.2 Efeitos das concentrações crescentes de NH_4^+ e NO_3^- (5 a 30 mmol L^{-1})

O suprimento de 10 mmol L^{-1} de N em distintas proporções entre os íons NH_4^+ e NO_3^- manteve o incremento na atividade das enzimas NAR e GS em plantas de cevada (incremento da GS na parte aérea e da NAR na raiz e parte aérea) (Figuras 18 A, B, C e D) e de arroz (incremento da GS e NAR na parte aérea) (Figuras 19 A, B, C e D) (Figura 28). Entretanto, o incremento no suprimento nitrogenado de 1 para 10 mmol L^{-1} em distintas proporções de N, ao contrário do esperado, não resultou em aumento significativo na atividade da NAR e GS (exceto para a GS em folhas de cevada) (Figuras 18 A, 18 B, 18 C, 18 D, 19 A, 19 B, 19 C e 19 D). Esse fato, pode ter ocorrido em razão da baixa luminosidade do horário de coleta (entre 6 e 8 horas da manhã) que, apesar da

disponibilidade de substrato (NH_4^+ e NO_3^-), limitou a atividade tanto da GS, (discutido no tópico 5.2.2) como da NAR.

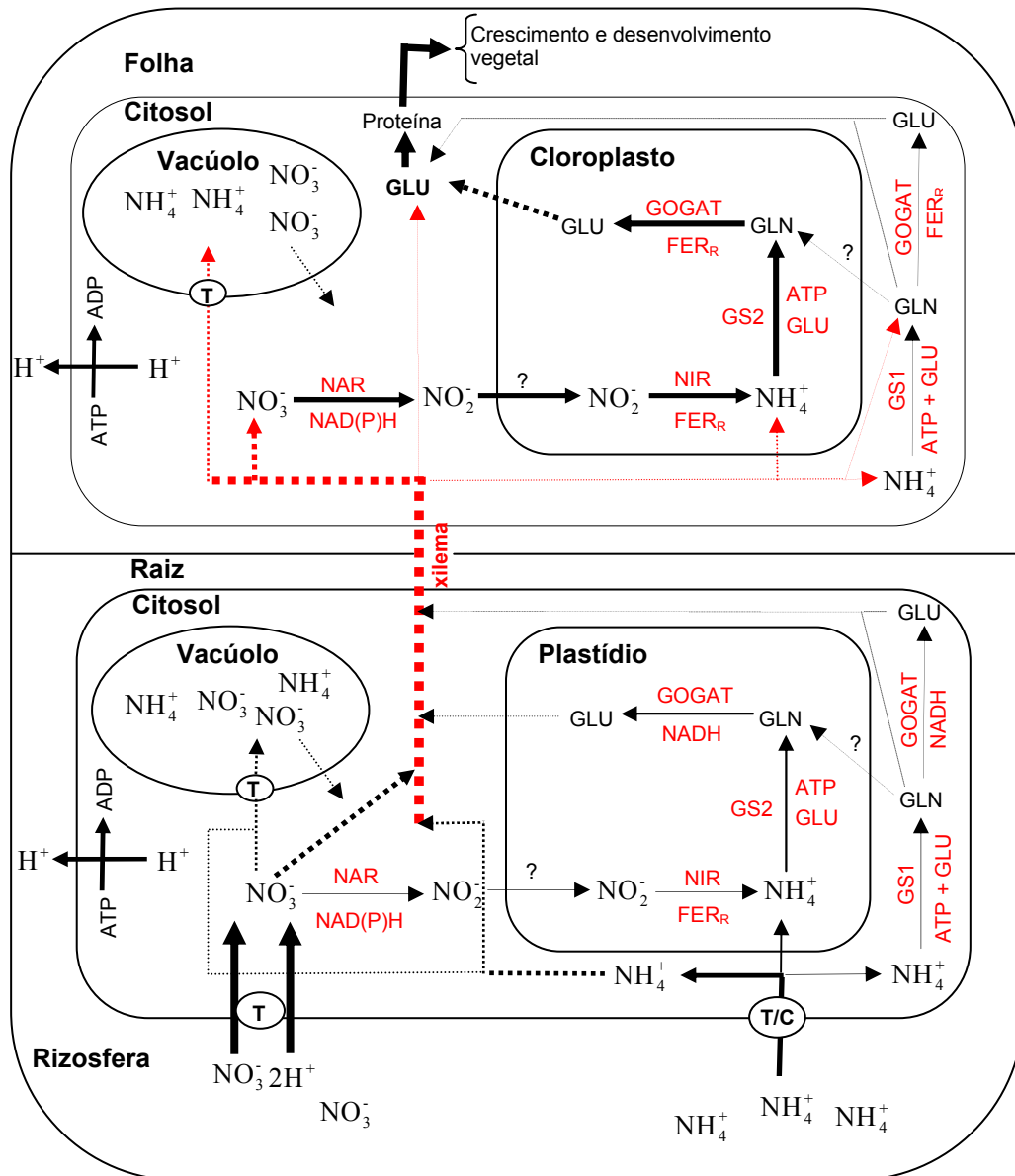


FIGURA 28. Representação do padrão de absorção e assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas supridas com essas duas formas de N. GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS1: sintetase da glutamina citosólica; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintase do glutamato; T: transportador; C: canal.

A luz e o suprimento nítrico e amoniacal constituem os principais fatores que modulam a atividade das enzimas NAR e GS em plantas, sendo que, a limitação imposta por um deles implica em estabilização e redução na assimilação do N (Crawford & Forde, 2002). Apesar de não ter sido detectado incremento na atividade das enzimas GS e NAR, na ocasião da avaliação (entre 6 e 8 horas), quando o suprimento de N passou de 1 para 10 mmol L⁻¹, as plantas de cevada e de arroz absorveram e assimilaram maior quantidade de N, quando este foi suprido em concentrações crescentes em distintas proporções entre as formas NH₄⁺ e NO₃⁻ em solução (Figura 28).

Em cevada, o efeito benéfico do suprimento concomitante de NO₃⁻ e NH₄⁺ sobre a absorção e assimilação do N foi detectado pelo incremento entre 25 e 47 mg planta⁻¹ na quantidade de N acumulado pela biomassa (raiz + parte aérea) e pela ausência de lesões foliares em relação ao suprimento apenas na forma amoniacal em uma mesma concentração (Figuras 12 B, 12 C, 12 D, 12 E e Apêndice 1 C). Além disso, o incremento do NO₃⁻ em mistura com NH₄⁺, apesar de ter ocasionado incremento no conteúdo interno de NO₃⁻ livre na raiz e parte aérea da cevada, contribuiu para a redução no conteúdo de NH₄⁺ livre (Figuras 14 B, 14 C, 14 D, 14 E, 15 B, 15 C, 15 D e 15 E). O maior acúmulo de N estrutural associado ao incremento no conteúdo intracelular do NO₃⁻ (Figura 28) e decréscimo do NH₄⁺ livre na raiz e parte aérea podem ter contribuído para o incremento no rendimento de biomassa (raiz + parte aérea) em plantas de cevada supridas com NO₃⁻ e NH₄⁺ (Figuras 10 B, 10 C, 10 D e 10 E). O íon NO₃⁻ atua como osmoregulador no interior de células e tecidos vegetais e, portanto, a absorção e acúmulo desse ânion pelas plantas incrementam o

conteúdo de osmólitos (NO_3^- , açúcares, carboxilatos e cátions) que promovem o turgor e expansão celular (Wiesler, 1997) resultando em incremento da biomassa em plantas supridas com as duas formas de N (Weissman, 1964; Cramer & Lewis, 1993; Britto *et al.*, 2001).

A análise seqüencial do desenvolvimento das plantas de cevada através da taxa de emissão de folhas e afilhos pelo CP (Figuras 1 B, 1 C, 1 D, 1 E, e Tabelas 3 e 4) e do número de folhas e afilhos desenvolvidos (Figuras 2, 6, 8, Tabelas 7 e 8) permite inferir que o suprimento do NO_3^- em mistura com o NH_4^+ em relação ao suprimento apenas amoniacal além de promover o desenvolvimento foliar do CP, contribuiu para a emissão precoce dos afilhos (Tabela 3) resultando, em média, três afilhos por planta ao final do período de cultivo (Tabela 4 e Figura 6). A emissão precoce de folhas e afilhos em plantas supridas com NO_3^- pode estar relacionado ao incremento na síntese e translocação de citocinina, pois o NO_3^- *per se* atua na translocação para a parte aérea da citocinina sintetizada nas raízes e também regula a síntese do ABA (inibidor da síntese de citocinina) (Walch-Liu *et al.*, 2005). A síntese e translocação de citocinina são essenciais para a iniciação da divisão celular e o crescimento de gemas axilares (Taiz & Zeiger, 2004). Além disso, a associação entre o aumento da biossíntese e translocação de citocinina e o incremento na emissão de afilhos em trigo suprido com NH_4^+ e NO_3^- descrito por Wang & Below (1996) permite caracterizar a citocinina como o principal hormônio envolvido na emissão e desenvolvimento de folhas e afilhos.

Em arroz, o efeito sinérgico do suprimento concomitante de NO_3^- e NH_4^+ sobre a absorção e assimilação do N (Figura 28) pôde ser constatado pelo incremento na quantidade de N acumulado na biomassa (raiz + parte aérea)

(entre 17 e 28 mg planta⁻¹) (Figuras 13 B e 13 C), pelo rendimento de biomassa (Figuras 11 B, 11 C, 11 D e 11 E) e pela ausência de lesões foliares (Apêndices 2 C, 3 C e 6 C) em relação ao suprimento apenas amoniacal. Na medida em que o NO₃⁻ era incrementado na mistura com o NH₄⁺, principalmente nas concentrações mais elevadas (10, 20 e 30 mmol L⁻¹) o efeito prejudicial do suprimento ocasionado pelo NH₄⁺ sobre o crescimento das plantas era amenizado, e isso refletiu em incremento no acúmulo de N estrutural e no rendimento de biomassa pelas plantas (Figuras 11 B, 11 C, 11 D, 11 E, 13 D e 13 E). O suprimento de NO₃⁻ em mistura com NH₄⁺, apesar de promover incremento no conteúdo de NO₃⁻ livre, como descrito para a cevada, pode ter amenizado a toxidez por NH₄⁺ pelo decréscimo no conteúdo de NH₄⁺ livre na raiz e parte aérea das plantas (16 B, 16 C, 16 D, 16 E, 17 B, 17 B, 17 C, 17 D e 17 E). O fato do NO₃⁻ intracelular induzir a atividade das enzimas responsáveis pela assimilação do N em culturas como trigo, cevada e soja (Stitt, 1999; Wang *et al.*, 2000) e atuar sobre a regulação da absorção do NH₄⁺ (Redinbaugh & Campbell, 1993; Britto & Kronzucker, 2002) sugere que mecanismos similares a estes também podem estar ocorrendo em plantas de arroz cultivadas com as formas nítrica e amoniacal.

O efeito do suprimento do NH₄⁺ e do NO₃⁻ em relação ao suprimento apenas amoniacal também foi avaliado sobre o desenvolvimento das plantas de arroz. A avaliação da taxa de emissão de folhas e afilhos pelo CP (Figuras 3 B, 3 C, 3 D, 3 E, e Tabelas 5 e 6) e do número de folhas e afilhos desenvolvidos (Figuras 5, 7, 9, Tabelas 9 e 10) permite inferir que o suprimento em maior proporção do NO₃⁻, ao contrário do esperado para o arroz, potencializou o desenvolvimento de folhas e afilhos pelo CP (Tabela 5), resultando em maior

número de afilhos emitidos e sincronizados com o desenvolvimento do CP (ao redor de quatro) (Tabela 10 e Figuras 7) e maior número de colmos com potencial para produzir panículas ao final do período de cultivo das plantas (Figura 9).

Além disso, a correspondência observada em plantas de arroz entre os resultados em solução nutritiva e em meio de cultura estéril permite inferir que as formas de N disponibilizadas em solução eram as mesmas daquelas absorvidas pelas plantas. Esse fato pôde ser constatado pela maior emissão e desenvolvimento de folhas pelas plantas de arroz (Tabela 15 e Apêndices 5 A, 4 B e 4 C) cultivadas em meio de cultura estéril com suprimento de NH_4^+ e NO_3^- em relação aquelas cultivadas nessa mesma condição sem N ou com suprimento amoniacal. Entretanto, em cevada, provavelmente, o lento desenvolvimento das plantas em meio estéril associado ao curto espaço de tempo entre a instalação e a coleta das plantas (17 dias) impossibilitou a detecção de diferenças entre as formas de N suprida (Tabela 14 e Apêndices 4 A, 4 B e 4 C).

O incremento no crescimento e desenvolvimento em resposta a absorção e assimilação do NO_3^- pelas plantas de arroz no presente estudo (Figuras 5, 7, 9, 11 B, 11 C, 11 D, 11 E, 13 B, 13 C, 13 D, 13 E e Tabelas 9 e 10) também foi observado em estudos similares (Kronzucker *et al.*, 2000; Duan *et al.*, 2005; Lin *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2007). A identificação recente de transportadores de NO_3^- em raiz e de enzimas (NAR e NIR) com alta afinidade para a redução deste ânion, principalmente em cultivares de arroz do grupo Indica (Kronzucker *et al.*, 2000; Lin *et al.*, 2005; Duan *et al.*, 2005; Duan *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2007), como é o caso da cultivar IRGA 417 utilizada neste estudo, suportam as constatações de que o arroz absorve e assimila também a

forma nítrica. Apesar da predominância do NH_4^+ em áreas alagadas com o cultivo de arroz o transporte de O_2 da parte aérea para a superfície das raízes pode promover a oxigenação da rizosfera estimulando o processo de nitrificação do NH_4^+ e a formação de NO_3^- na superfície radical das plantas de arroz (Duan *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2007) o que pode estar potencializando a absorção e assimilação do NO_3^- por esta cultura.

A capacidade das plantas de cevada e de arroz retomarem o crescimento e desenvolvimento com o suprimento de NH_4^+ e NO_3^- (nas concentrações 5, 10 e 20 mmol L^{-1}) após o cultivo inicial das plantas apenas com NH_4^+ (alteração da solução) (Apêndice 6 A e 6 B) permite inferir que a absorção exclusiva do NH_4^+ , independente da concentração em que foi suprido (5, 10 ou 20 mmol L^{-1}) não afetou o aparato de absorção e assimilação do N. Esse fato pôde ser constatado pela superioridade na quantidade de N absorvido e assimilado e no rendimento de biomassa em plantas de cevada e de arroz cuja solução foi alterada para o suprimento de NH_4^+ e NO_3^- , em relação àquelas cultivadas em presença apenas do NH_4^+ (controle negativo) (Figuras 22 A, 22 B, 22 C, 22 D, 22 E, 22 F, 23 A, 23 B, 23 C, 23 D, 23 E, 23 F e Apêndice 6 C). A avaliação da emissão de folhas e afilhos e do posterior desenvolvimento destas estruturas ao longo do período de cultivo (Figuras 20 A, 20 B, 20 C, 20 D, 20 E, 20 F, 21 A, 21 B, 21 C, 21 D, 21 E, 21 F, Tabelas 17, 18, 19, 20 e 21) mostrou que o suprimento de NO_3^- foi essencial para aliviar os sintomas da toxidez causados pelo suprimento exclusivo com NH_4^+ (Wang *et al.*, 1993; Britto *et al.*, 2001; Britto & Kronzucker, 2002) e para reativar os eventos de emissão e desenvolvimento de afilhos.

5.4 Efeitos do suprimento da forma nítrica na solução nutritiva

O suprimento exclusivo do NO_3^- induziu a atividade das enzimas NAR e GS em plantas de cevada (incremento da GS na parte aérea e da NAR na raiz e parte aérea) (Figuras 18 A, B, C e D) e de arroz (incremento da GS na parte aérea e NAR na raiz e parte aérea) (Figuras 19 A, B, C e D) assim como observado para as demais proporções de N suprido (Figura 29). Apesar do incremento na atividade das enzimas NAR e GS em plantas de cevada e de arroz supridas com NO_3^- ter ocorrido em similar magnitude daquele observado em plantas supridas com NO_3^- e NH_4^+ , a quantidade de N acumulado pela biomassa não seguiu este padrão de comportamento. As plantas de cevada e de arroz supridas exclusivamente com NO_3^- , em geral, assimilaram menor quantidade de N, apresentaram menor rendimento de biomassa e menor número de afilhos emitidos em relação às plantas supridas com NO_3^- e NH_4^+ (Figuras 6, 7, 10 B, 10 C, 11 B, 11 C, 11 D, 12 C, 12 E, 13 B, 13 C, 13 D e 13 E). A base fisiológica da toxicidade decorrente do suprimento nítrico sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas não está bem caracterizada (Reddy & Menary, 1990; Britto & Kronzucker, 2005) e há indícios de que o acúmulo desse ânion no interior das células ocasiona clorose foliar (Reddy & Menary, 1990; Harper, 1994) e redução do crescimento das plantas.

O alto conteúdo de NO_3^- detectado na raiz e parte aérea de plantas de cevada (até $1200 \text{ mg kg}^{-1} \text{ MS}$) e de arroz (até $7.800 \text{ mg kg}^{-1} \text{ MS}$) supridas com concentrações crescentes desse ânion (Figuras 14 B, 14 C, 14 D, 14 E, 15 B, 15 C, 15 D, 15 E, 16 B, 16 C, 16 D, 16 E, 17 B, 17 C, 17 D e 17 E) assim como observado por Reddy & Menary (1990) pode ter sido a causa da ocorrência de

clorose (arroz e cevada) e de pontos marrons (cevada) na folha das duas culturas (Apêndices 1 B, 2 B e 3 B).

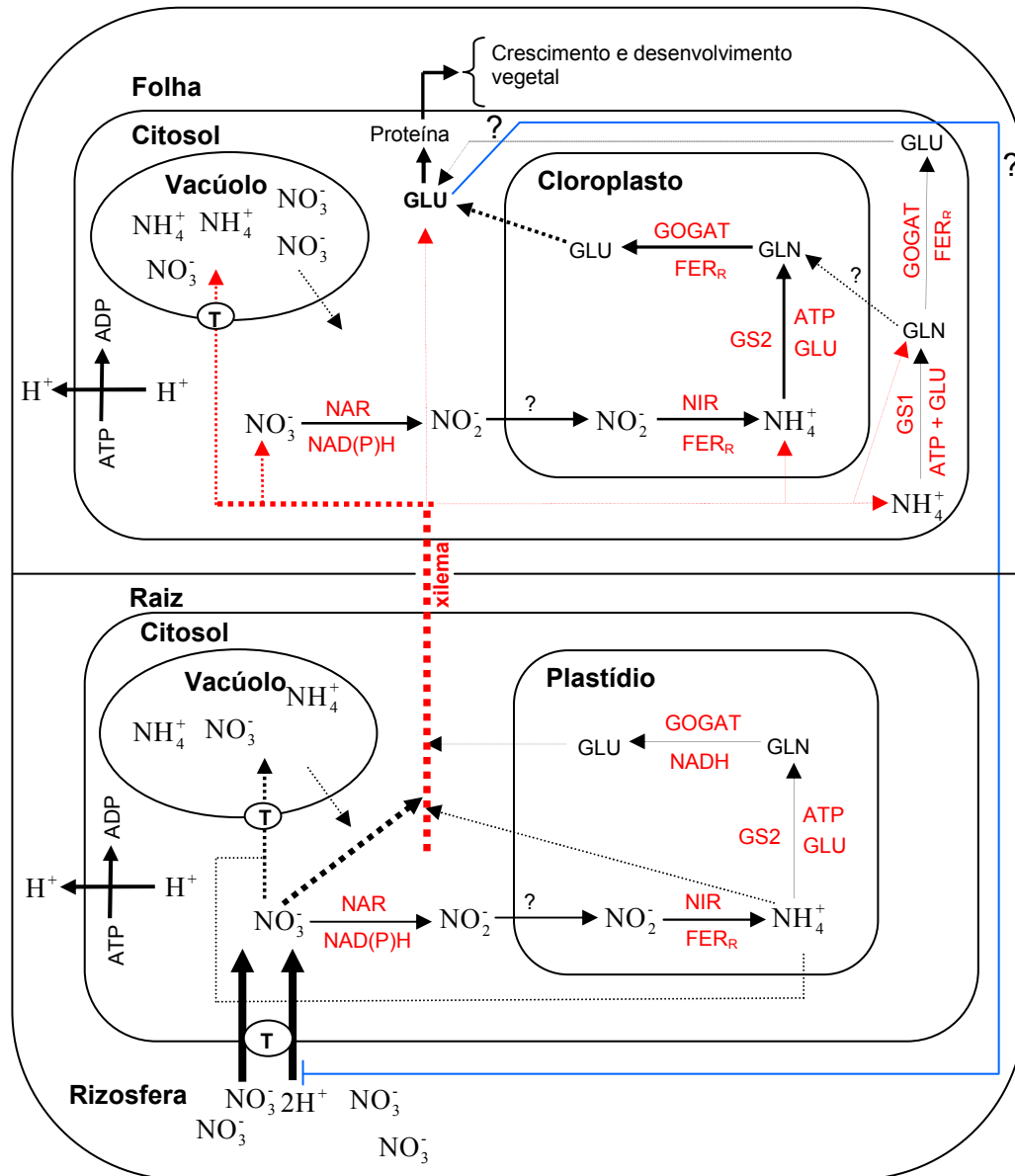


FIGURA 29. Representação do padrão de absorção do NO_3^- e assimilação dos íons NH_4^+ e NO_3^- nas raízes e folhas de plantas supridas com NO_3^- . GLU: glutamato; GLN: glutamina; NAR: redutase do nitrato; NIR: redutase do nitrito; GS1: sintetase da glutamina citosólica; GS2: sintetase da glutamina presente no plastídio e cloroplasto; GOGAT: sintase do glutamato; T: transportador.

É importante ressaltar que a exsudação de ácidos orgânicos (principalmente malato) e a alcalinização da rizosfera causada pelo consumo de H^+ durante a absorção do NO_3^- (Figura 29) (Lea & Morot-Gaudry, 2001), reduzem a disponibilidade de ferro (Fe^{2+} e Fe^{3+}) podendo ocasionar clorose foliar. Entretanto, a deficiência de Fe^{2+} , provavelmente, não foi o fator causador de clorose foliar em arroz e em cevada, pois o pH era corrigido e mantido diariamente entre 5,5 e 6,5, indicando que pode ter sido o acúmulo intracelular de NO_3^- a causa desse efeito. Além disso, os mecanismos de regulação da absorção de NO_3^- pelo nível de aminoácidos no interior das células (Figura 29) e pela quantidade de NO_3^- livre intracelular (Touraine, 2004; Lea & Morot-Gaudry, 2001) não foram eficientes em regular a entrada do NO_3^- pela raiz ocasionando acúmulo desse ânion nas raízes e parte aérea (Figuras 14 B, 14 C, 14 D, 14 E, 15 B, 15 C, 15 D, 15 E, 16 B, 16 C, 16 D, 16 E, 17 B, 17 C, 17 D e 17 E). A baixa eficiência dos mecanismos que regulam a absorção do NO_3^- em cevada e arroz cultivados em condições de alta disponibilidade do NO_3^- pode estar relacionada ao fato das plantas normalmente se desenvolverem em condições de baixo suprimento de NO_3^- e, nesta situação, o desenvolvimento de mecanismos capazes de capturar o NO_3^- disponível em baixa quantidade seria bem mais relevante.

6 CONCLUSÕES

As variáveis de crescimento e desenvolvimento de planta foram eficientes em caracterizar as variações no suprimento dos íons NH_4^+ e NO_3^- e seus efeitos sobre a absorção e assimilação do N nas culturas de arroz e de cevada.

Em condições de baixa concentração de N o desbalanço entre as proporções de NH_4^+ e NO_3^- supridas não afetou o crescimento e desenvolvimento das plantas de cevada e de arroz.

A falta de sincronismo entre a absorção e assimilação do N em condições de disponibilidade crescente de NH_4^+ interferiu sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas. As plantas de arroz mostraram ser mais sensíveis ao suprimento crescente de NH_4^+ em relação às de cevada.

A cultivar de arroz utilizada mostrou ser eficiente em absorver e assimilar a forma nítrica, sendo o suprimento desta forma de N juntamente com o NH_4^+ importante para amenizar os efeitos prejudiciais do NH_4^+ quando suprido de forma isolada.

Em ambas as culturas, a parte aérea das plantas foi o local preferencial de assimilação do NH_4^+ e do NO_3^- .

A atividade pontual das enzimas NAR e GS não foi um bom indicador da quantidade de N assimilado pela biomassa. A variação na atividade enzimática

na parte aérea e raízes das plantas, em geral, não correspondeu à magnitude da variação na quantidade de N assimilado.

O suprimento exclusivo do NH_4^+ no início do desenvolvimento das plantas de cevada e de arroz não afetou a absorção e a assimilação de N pois as mesmas retomaram o crescimento e o desenvolvimento quando o N foi suprido com as formas de NH_4^+ e NO_3^- .

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADHYA, T.K.; PATNAIK P.; RAO, V.R. et al. Nitrification of ammonium in different components of a flooded rice soil system. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v.23, n.3, p.321-326, 1996.

ADRIAANSE, F.G.; HUMAN, J.J. Effect of time of application and nitrate: ammonium ratio on maize grain yield, grain nitrogen concentration and soil mineral nitrogen concentration in a semi-arid region. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.34, n.1, p.57-70, 1993.

ALLEN, S.; SMITH, J.A.C. Ammonium nutrition in *Ricinus communis*: Its effect on plant growth and the chemical composition of the whole plant, xylem and phloem saps. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.184, n.184, p.1599-1610, 1986.

ANDREWS, M.; DEFARIA, S.M.; MCNROY, S.G. et al. Constitutive nitrate reductase activity in the leguminosae. **Phytochemistry**, Oxford, v.29, n.1, p.49-54, 1990.

ARMSTRONG, W. Waterlogged soils. In: ETHERINGTON, J.R. (Ed). **Environment and plant ecology**. 2 ed. London: J.Wiley&Sons, 1982. p.290-30.

ARNOZIS, P.A.; NELEMANS, J.A.; FINDENEGG, G.R. Phosphoenolpyruvate carboxylase activity in plants grown with either NO_3^- or NH_4^+ as inorganic nitrogen source. **Journal of Plant Physiology**, Villengang, v.132, n.1, p.23-27, 1988.

ATKINSON, C.J. Nitrogen acquisition in four coexisting species from an upland acidic grassland. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.63, n.4, p.375-387, 1985.

BARTA, A.L. Transport and distribution of $^{14}\text{CO}_2$ assimilate in *Lolium perenne* in response to varying nitrogen supply to halves of a divided root system. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.38, n.1, p.48-52, 1976.

BAUER, G.A.; BERNTSON, G.M. Ammonium and nitrate acquisition by plants in response to elevated CO_2 concentration: The roles of root physiology and architecture. **Tree Physiology**, Victoria, v.21, n.2-3, p.137-144, 1999.

BELOW, F.E.; GENTRY, L.E. Effect of mixed N nutrition on nutrient accumulation, partitioning, and productivity of corn. **Journal of Fertilizer Issues**, Manchester, v.4, n.3, p.79–85, 1987.

BIJLSMA, R.J.; LAMBERS, H.; KOOIJMAN, S.A.L.M. A dynamic whole-plant model of integrated metabolism of nitrogen and carbon. 1. Comparative ecological implications of ammonium-nitrate interactions. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.220, n.1-2, p.49–69, 2000.

BLACQUIERE, T.; VOORTMAN, E.; STULEN, I. Ammonium and nitrate nutrition in *Plantago lanceolata* L. and *Plantago major* L. ssp. *major*. 3. Nitrogen metabolism. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.106, n.1, p.23-34, 1988.

BLIGNY, R.; GOUT, E.; KAISER, W. et al. pH regulation in acid-stressed leaves of pea plants grown in the presence of nitrate or ammonium salts: Studies involving P-31-NMR spectroscopy and chlorophyll fluorescence. **Biochimica Et Biophysica Acta-Bioenergetics**, Amsterdam, v.1320, n.2, p.142-152, 1997.

BLOOM, A.J.; SUKRAPANNA, S.S.; WARNER, R.L. Root respiration associated with ammonium and nitrate absorption and assimilation by barley. **Plant Physiology**, Rockville, v.99, n.4, p.1294-1301, 1992.

BOWSHER, C.G.; HUCKLESBY, D.P.; EMES, M.J. Induction of ferredoxin-NADP⁺ oxidoreductase and ferredoxin synthesis in pea root plastids during nitrate assimilation. **The Plant Journal**, Oxford, v.3, n.3, p.463-467, 1993.

BOXMAN, A.W.; KRABBENDAM, H.; BELLEMAKERS, M.J.S. et al. Effects of ammonium and aluminum on the development and nutrition of *Pinus nigra* in hydroculture. **Environmental Pollution**, Oxford, v.73, n.2, p.119–136, 1991.

BREDEMEIER, C.; MUNDSTOCK, C.M. Regulação da absorção e assimilação do nitrogênio em plantas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.30, n.2, p.365-372, 2000.

BRETELER, H. A comparison between ammonium and nitrate nutrition of young sugar beet plants grown in nutrient solutions at constant acidity. 2. Effect of light and carbohydrate supply. **Netherlands Journal Agricultural Science**, Wageningen, v.21, n.3, p. 297–307, 1973.

BRITTO, D.T.; KRONZUCKER, H.J. NH₄⁺ toxicity in higher plants: a critical review. **Journal of Plant Physiology**, Villengang, v.159, n.6, p.567-584, 2002.

BRITTO, D.T.; KRONZUCKER, H.J. Plant nitrogen transport and its regulation in changing soil environments. **Journal of Crop Improvement**, Binghamton, v.15, n.1, p. 1-23, 2005.

BRITTO, D.T.; SIDDIQI, M.Y.; GLASS, A.D.M. et al. Futile transmembrane NH₄⁺ cycling: A cellular hypothesis to explain ammonium toxicity in plants. **Proceedings**

of the National Academy of Sciences of the United States of America, Washington, v.98, n.7, p.4255–4258, 2001.

BRIX, H.; DYHR-JENSEN, K.; LORENZEN, B. Root-zone acidity and nitrogen source affects *Typha latifolia* L. Growth and uptake kinetics of ammonium and nitrate. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.53, n.379, p.2441-2450, 2002.

CAO, W.; TIBBITS, T.W. Response of potatoes to nitrogen concentrations differ with nitrogen forms. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 21, n.4, p. 615–623, 1998.

CHAILLOU, S.; MOROTGAUDRY, J.F.; SALSAC, L. et al. Compared effects of NO_3^- or NH_4^+ on growth and metabolism of french bean. **Physiologie Vegetale**, Paris, v.24, n.6, p.679–687, 1986.

CHAILLOU, S.; RIDEOUT, J.W.; RAPER Jr, C..D. et al. Responses of soybean to ammonium and nitrate supplied in combination to the whole root system or separately in a split-root system. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.90, n.2, p.259-268, 1994.

CHAILLOU, S.; VESSEY, J.K.; MOROT-GAUDARY, J-F. et al. Expression of characteristics of ammonium nutrition as affected by pH of the root medium. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.42, n.235, p.189-196, 1991.

CHEN S.J.; HUNG, K.T.; KAO, C.H. Ammonium accumulation is associated with senescence of rice leaves. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v.21, n.3, p.195-201, 1997.

CHEN, C.M.; ERTL, J.R.; LEISNER, S.M. et al. Localization of cytokinin biosynthetic sites in pea plants and carrot roots. **Plant Physiology**, Rockville, v.78, n.3, p.510-513, 1985.

CHEN, J.G.; CHENG, S.H.; CAO, W.X. et al. Involvement of endogenous plant hormones in the effect of mixed nitrogen source on growth and tillering of wheat. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.21, n.1, p.87–97, 1998.

CHOPIN, F.; ORSEL, M.; DORBE, M-F. et al. The Arabidopsis ATNRT2.7 nitrate transporter controls nitrate content in seeds. **Plant Cell**, Rockville, v.19, n.5, p.1590-1602, 2007.

CLAASSEN, M.E.; WILCOX, G.E. Effect of nitrogen form on growth and composition of tomato and pea tissue. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.99, n.1, p. 171-174, 1974.

CLAUSSEN, W.; LENZ, F. Effect of ammonium or nitrate nutrition on net photosynthesis, growth, and activity of the enzymes nitrate reductase and glutamine synthetase in blueberry, raspberry and strawberry. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.208, n.2, p.95–102, 1999.

COLLIER, M.D.; FOTELLI, M.N.; NAHM, M. et al. Regulation of nitrogen uptake by *Fagus sylvatica* on a whole plant level: interactions between cytokinins and soluble N compounds. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v.26, n.9, p.1549-1560, 2003.

COX, W.J.; REISENAUER, H.M. Growth and ion uptake by wheat supplied with nitrogen as nitrate, or ammonium, or both. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.38, n.2, p.363-380, 1973.

CRAMER, M.D.; LEWIS, O.A.M. The influence of nitrate and ammonium nutrition on the growth of wheat (*Triticum aestivum*) and maize (*Zea mays*) plants. **Annals of Botany**, London, v.72, n.4, p.359-365, 1993.

CRAWFORD, N.M. Nitrate: nutrient and signal for plant growth. **Plant and Cell**, Rockville, v.7, n.7, p.859-868, 1995.

CRAWFORD, N.M.; FORDE, B.G. Molecular and developmental biology of inorganic nitrogen nutrition. In: THE ARABIDOPSIS Book. American Society of Plant Biologists. Disponível em: www.aspb.org/publications/arabidopsis/toc.cfm. Acesso em: abril de 2008.

CRAWFORD, N.M.; GLASS, A.D.M. Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants. **Trends in Plant Science**, London, v.3, n.10, p.389-395, 1998.

CRUZ, C. Bio, A.F.M.; DOMINGUEZ-VALDIVIA, M.D. et al. How does glutamine synthetase activity determine plant tolerance to ammonium? **Planta**, New York, v.223, n.5, p.1068-1080, 2006.

CRUZ, C.; LIPS, S.H.; MARTINS-LOUCAO, M.A. Growth and nutrition of carob plants as affected by nitrogen sources. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.16, n.1, p.1-15, 1993.

DE GRAAF, M.C.C.; BOBBINK, R.; ROELOFS, J.G.M. et al. Differential effects of ammonium and nitrate on three heathland species. **Plant Ecology**, Dordrecht, v.135, n.2, p.185-196, 1998.

DEIGNAN, M.T.; LEWIS, O.A.M. The inhibition of ammonium uptake by nitrate in wheat. **New Phytologist**, New York, v.110, n.1, p.1-3, 1988.

DOMÍNGUEZ-VALDIVIA, M.D.; TEJO-APARICIO, P.M.; LAMSFUS, C. et al. Nitrogen nutrition and antioxidant metabolism in ammonium-tolerant and -sensitive plants. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.132, n.3, p.359-369, 2008.

DOU, H.; ALVA, A.K.; BONDADA, B.R. Growth and chloroplast ultrastructure of two citrus rootstock seedlings in response to ammonium and nitrate nutrition. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.22, n.11, p.1731-1744, 1999.

DUAN, Y.H.; YIN, X.M.; ZHANG, Y.L. et al. Mechanisms of enhanced rice growth and nitrogen uptake by nitrate. **Pedosphere**, Beijing, v.17, n.6, p.697-705, 2007.

DUAN, Y.H.; ZHANG, Y.L.; SHEN, Q.R. et al. Effect of partial replacement of NH_4^+ by NO_3^- on nitrogen uptake and utilization by different genotypes of rice at the seedling stage. **Plant Nutrition and Fertilizer Science**, Beijing, v.11, n.1, p.160-165, 2005.

DYHR-JENSEN, K.; BRIX, H. Effects of pH on ammonium uptake by *Typha latifolia* L. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v.19, n.12, p.1431-1436, 1996.

FALKENGREN-GRERUP, U.; MANSSON, K.F.; OLSSON, M.O. Uptake capacity of amino acids by ten grasses and forbs in relation to soil acidity and nitrogen availability. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v.44, n.3, p.207-219. 2000.

FAN, X.R.; GORDON-WEEKS, R.; SHEN, Q. et al. Glutamine transport and feedback regulation of cellular nitrate pools in barley roots. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.57, n.6, p.1333-1340, 2006.

FARNDEN, K.J.S.; ROBERTSON, J.G. Methods for studying enzyme involved in metabolism related to nitrogenase. In: BERGERSEN, F.J. (Ed.). **Methods for evaluating biological nitrogen fixation**. Chichester: John Wiley & Sons, 1980. p.279-286. 702 p.

FEIL, B. Growth and ammonium:nitrate uptake ratio of spring wheat cultivars under a homogeneous and spatially separated supply of ammonium and nitrate. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.17, n.5, p.717-728, 1994.

FENG, J.; BARKER, A.V. Ethylene evolution and ammonium accumulation by nutrient-stressed tomato plants. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.15, n.1, p.137-153, 1992.

FERNANDES, M.S.; ROSSIELO, R.O.P. Mineral nitrogen in plant physiology and plant nutrition. **Critical Reviews in Plant Sciences**, Boca Raton, v.14, n.2, p.111-118, 1995.

FORDE, B.G. Local and long-range signaling pathways regulating plant responses to nitrate. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v.53, n.1, p.203-224, 2002.

FORDE, B.G.; CLARKSON, D.T. Nitrate and ammonium nutrition of plants: physiological and molecular perspectives. **Advances in Botanical Research Incorporating Advances in Plant Pathology**, San Diego, v.30, n.1, p.1-90, 1999.

FUKUMORITA, T.; CHINO, M. Sugar, amino acid, and inorganic contents in rice phloem sap. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v.23, n.2, p.273-283, 1982.

GASHAW, L.; MUGWIRA, L.M. Ammonium-N and nitrate-N effects on the growth and mineral compositions of triticale, wheat, and rye. **Agronomy Journal**, Madison, v.73, n.1, p.47-51, 1981.

GERENDAS, J.; SCHURR, U. Physicochemical aspects of ion relations and pH regulation in plants – a quantitative approach. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.50, n.336, p.1101-1114, 1999.

GERENDAS, J.; ZHU, Z.J.; BENDIXEN, R. et al. Physiological and biochemical processes related to ammonium toxicity in higher plants. **Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde**, Deerfield Beach, v.160, n.3, p.239-251, 1997.

GIGON, A.; RORISON, I.H. Response of some ecologically distinct plant species to nitrate-nitrogen and to ammonium-nitrogen. **Journal of Ecology**, Oxford, v.60, n.1, p.93-102, 1972.

GILL, M.A.; REISENAUER, H.M. Nature and characterization of ammonium effects on wheat and tomato. **Agronomy Journal**, Madison, v.85, n.4, p.874–879, 1993.

GOLVANO, M.P.; FELIPE, M.R.; CINTAS, A.M. Influence of nitrogen sources on chloroplast development in wheat seedlings. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.56, n.3, p.353-360, 1982.

GOYAL, S.S.; HUFFAKER, R.C.; LORENZ, O.A. Inhibitory effects of ammoniacal nitrogen on growth of radish plants. 2. Investigation on the possible causes of ammonium toxicity to radish plants and its reversal by nitrate. **Journal of American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.107, n.1, p.130-135, 1982.

GRANATO, T.C.; RAPER Jr, C.D. Proliferation of maize (*Zea mays* L.) roots in response to localized supply of nitrate. **Journal of Experimental Botany**, New York, v.40, n.211, p.263-275, 1989.

GUO, S.; ZHOU, Y.; SHEN, Q. et al. Effect of ammonium and nitrate nutrition on some physiological processes in higher plants – growth, photosynthesis, photorespiration, and water relations. **Plant Biology**, Stuttgart, v.9, n.1, p.21-29, 2007.

HAGIN, J.; OLSON, S.R.; SHAVIV, A. Review of interaction of ammonium-nitrate and potassium nutrition of crops. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.13, n.10, p.1211-1226, 1990.

HARADA, T.; TAKAKI, H.; YAMADA, Y. Effect of nitrogen sources on the chemical components in young plants. **Soil Science of Plant Nutrition**, New York, v.14, n.1, p.47-55, 1968.

HARPER, J.E. Nitrogen metabolism. In: BOOTE, K.J. et al. (Ed.). **Physiology and determination of crop yield**. Madison: American Society of Agronomy, 1994. P.285-302. 601p.

- HAUN, J.R. Visual quantification of wheat development. **Agronomy Journal**, Madison, v.65, n.1, p.116-119, 1973.
- HAYASHI, H.; CHINO, M. Chemical composition of phloem sap from the upper most internode of the rice plant. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v.31, n.2, p.247-251, 1990.
- HECHT, U.; MOHR, H. Factors controlling nitrate and ammonium accumulation in mustard (*Sinapis alba*) seedlings. **Plant Physiology**, Rockville, v.78, n.2, p.379-387, 1990.
- HERNANDEZ, J.A.; OLMOS, E.; CORPAS, F.J. et al., Salt-induced oxidative stress in chloroplast of pea plants. **Plant Science**, Clare, v.105, n.2, p.151-167, 1995.
- HIROSE, N.; HAYAKAWA, T.; YAMAYA, T. Inducible accumulation of mRNA for NADH-dependent glutamate synthase in rice roots in response to ammonium ions. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v.38, n.11, p.1295-1297, 1997.
- HOAGLAND, D.R.; ARNON, D.I. The water culture method of growing plants without soil. Berkeley, **University of California-Agricultural Experiment Station**, circular 347, 1938. 39p.
- HOLLDAMPF, B.; BARKER, A.V.; SMITH, G. Mineral element composition of declining and healthy stands of red spruce in western Massachusetts. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v.24, n.15-16, p.1937-1944, 1993.
- HOWITT, S.M.; UDVARDI, M.K. Structure, function and regulation of ammonium transporters in plants. **Biochimica et Biophysica Acta-Biomembranes**, Amsterdam, v.1465, n.1-2, p.152-170, 2000.
- HUSTED, S.; HEBBERN, C.A.; MATTSSON, M. et al. A critical experimental evaluation of methods for determination of NH_4^+ in plant tissue, xylem sap and apoplastic fluid. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.109, n.2, p.167-179, 2000.
- ISHIYAMA, K.; INOUE, E.; TABUCHI, M. et al. Biochemical background and compartmentalized functions of cytosolic glutamine synthetase for active ammonium assimilation in rice roots. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v.45, n.11, p.1640-1647, 2004.
- JAWORSKI, E.G. Nitrate reductase assay in intact plant tissues. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, San Diego, v.43, n.6, p.1274-1279, 1971.

KIRKBY, E.A. Influence of ammonium and nitrate nutrition on the cation-anion balance and nitrogen and carbohydrate metabolism of white mustard plants grown in dilute nutrient solutions. **Soil Science**, Philadelphia, v.105, n.3, p.133-41, 1968.

KLEINER, D. The transport of NH_3 and NH_4^+ across biological membranes. **Biochimica et Biophysica Acta**, Amsterdam, v.639, n.1, p.41-52, 1981.

KLEPPER, B.; RICKMAN, R.W.; PETERSON, C.M. Quantitative characterization of vegetative development in small cereal grains. **Agronomy Journal**, Madison, v.74, n.5, p.353-356, 1982.

KRONZUCKER, H.J.; BRITTO, D.T.; DAVENPORT, R.J. et al. Ammonium toxicity and the real cost of transport. **Trends in Plant Science**, London, v.6, n.8, p.335-337, 2001.

KRONZUCKER, H.J.; GLASS, A.D.M.; SIDDIQI, M.Y. et al. Comparative kinetic analysis of ammonium and nitrate acquisition by tropical lowland rice: implications for rice cultivation and yield potential. **New Phytologist**, New York, v.145, n.3, p.471-476, 2000.

KRONZUCKER, H.J.; SIDDIQI, M.Y.; GLASS, A.D.M. Analysis of $^{13}\text{NH}_4^+$ efflux in spruce roots: A test case for phase identification in compartmental analysis. **Plant Physiology**, Rockville, v.109, n.2, p.481-490, 1995.

KRONZUCKER, H.J.; SIDDIQI, M.Y.; GLASS, A.D.M. Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession. **Nature**, London, v.385, n.1, p.59-61, 1997.

KRONZUCKER, H.J.; SIDDIQI, M.Y.; GLASS, A.D.M. et al. Nitrate-ammonium synergism in rice: a subcellular flux analysis. **Plant Physiology**, Rockville, v.119, n.3, p.1041-1045, 1999.

LEA, P.J.; MOROT-GAUDRY, J-F. Ammonia Assimilation. In: HIREL, B.; LEA, P.J. (Ed.). **Plant Nitrogen**. Berlin: Springer-Verlag : INRA, 2001. p.79-99. 407p.

LEWIS, O.A.M.; CHADWICK, S. An ^{15}N investigation into nitrogen assimilation in hydroponically-grown barley (*Hordeum vulgare* L. Cv. Clipper) in response to nitrate, ammonium and mixed nitrate and ammonium nutrition. **New Phytologist**, New York, v.95, n.4, p.635-646, 1983.

LEWIS, O.A.M.; JAMES, D.M.; HEWITT, E.J. Nitrogen assimilation in barley (*Hordeum vulgare* L. Cv. Clipper) in response to nitrate, ammonium and mixed nitrate and ammonium nutrition. **Annals of Botany**, London, v.49, n.1, p.39-49, 1982.

LEWIS, O.A.M.; LEIDI, E.O.; LIPS, S.H. Effect of nitrogen source on growth response to salinity stress in maize and wheat. **New Phytologist**, New York, v.111, n.2, p.155-160, 1989.

LI, Y.L.; ZHANG, Y.L.; HU, J. et al. Contribution of nitrification happened in rhizospheric soil growing with different rice cultivars to N nutrition. **Biology and Fertility of Soils**, New York, v.43, n.4, p. 417-425, 2007.

LIAO, Z.W.; WOODARD, H.J.; HOSSNER, L.R. The relationship of soil and leaf nutrients to rice leaf orangeing. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.17, n.10, p.1781–1802, 1994.

LIN, S.; LI, J.; SATTELMACHER, B. et al. Response of lowland and aerobic rice to ammonium and nitrate supply during early growth stages. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v.28, n.9, p.1495-1510, 2005.

LOQUÉ, D.; VON WIRÉN, N. Regulatory levels for the transport of ammonium in plant roots. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.55, n.401, p.1293-1305, 2004.

MAGALHÃES, J.R.; HUBER, D.M. Ammonium assimilation in different plant species as affected by nitrogen form and pH control in solution culture. **Fertilizer Research**, Manchester, v.21, n.1, p.1-6, 1989.

MAGALHÃES, J.R.; HUBER, D.M.; TSAI, C.Y. Evidence of increased ¹⁵N - ammonium assimilation in tomato plants with exogenous α -ketoglutarate. **Plant Science**, Clare, v.85, n.2, p.135-141, 1992.

MAGALHÃES, J.R.; WILCOX, G.E. Tomato growth and mineral composition as influenced by nitrogen form and light intensity. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.6, n.11, p.847–862, 1983.

MALAGOLI, M.; DAL CANAL, A.; QUAGGIOTTI, S. et al. Differences in nitrate and ammonium uptake between Scots pine and European larch. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.221, n.1, p.1-3, 2000.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2. ed. London: Academic Press, 1995. 889p.

MATTSSON, M.; SCHJOERRING, J.K. Ammonia emission from young barley plants: influence of nitrogen source light/dark cycles and inhibition of glutamine synthetase. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.47, n.297, p. 477-484, 1996.

MEHRER, I.; MOHR, H. Ammonium toxicity: description of the syndrome in *Sinapis alba* and the search for its causation. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.77, n.4, p.545-554, 1989.

MILLER, A.J.; COOKSON S.J.; SMITH, S.J. et al. The use of microelectrodes to investigate compartmentation and the transport of metabolized inorganic ions in plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.52, n.356, p. 541-549, 2001.

MISTRİK, I.; ULLRICH, C.I. Mechanism of anion uptake in plant roots: Quantitative evaluation of H^+/NO_3^- and $H^+/H_2PO_4^-$ stoichiometries. **Physiology and Biochemistry**, Paris, v.34, n.5, p.629-636, 1996

MIYAWAKI, K.; MATSUMOTO-KITANNO, M.; KAKIMOTO, T. Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyl-transferase genes in *Arabidopsis*: tissue specificity and regulation by auxin cytokinin, and nitrate. **The Plant Journal**, Oxford, v.37, n.1, p.128-138, 2004.

MOREIRA, F.M.S.; SIQUEIRA, J.O. **Microbiologia e bioquímica do solo**. Lavras, UFLA, 2002. 625p.

MÜLLER, R.; BAIER, M.; KAISER, W.M. Differential stimulation of PEP-carboxylation in guard cells and mesophyll cells by ammonium or fusicoccin. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.42, n.235, p.215-220, 1991.

MUNDSTOCK, C.M.; BREDEMEYER, C. Disponibilidade de nitrogênio e sua relação com o afilamento e o rendimento de grãos de aveia. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.31, n.2, p.205-211, 2001.

MURPHY, A.T.; LEWIS, O.A.M. Effect of nitrogen feeding source on the supply of nitrogen from root to shoot and the site of nitrogen assimilation in maize (*Zea mays* L. cv. R 201). **New Phytologist**, New York, v.107, n.2, p.327-333, 1987.

NAMBIAR, P.T.C.; REGO, T.J.; RAO, B.S. Nitrate concentration and nitrate reductase activity in the leaves of three legumes and three cereals. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v.112, n.3, p.547-553, 1988.

NESDOLY, R.G.; VAN REES, K.C.J. Redistribution of extractable nutrients following disc trenching on Luvisols and Brunisols in Saskatchewan. **Canadian Journal of Soil Science**, Ottawa, v.78, n.2, p.367-375, 1998.

NINNEMANN, O.; JAUNIAUX, J.C.; FROMMER, W.B. Identification of high affinity NH_4^+ transporter from plants. **EMBO Journal**, Oxford, v.13, n.15, p.3464-3471, 1994.

OAKS, A. A re-evaluation of nitrogen assimilation in roots. **Bioscience**, Washington, v.42, n.2, p.103-111, 1992.

OLSSON, M.O.; FALKENGREN-GRERUP, U. Potential nitrification as an indicator of preferential uptake of ammonium or nitrate by plants in an oak woodland understorey. **Annals of Botany Company**, London, v.85, n.3, p.377-381, 2000.

OTEGUI, M.S.; CAPP, R.; STAEHELIN, L.A. Developing seeds of *Arabidopsis* store different minerals in two types of vacuoles and in the endoplasmic reticulum. **Plant Cell**, Rockville, v.14, n.6, p.1311-1327, 2002.

OWEN, A.G.; JONES, D.L. Competition for amino acids between wheat roots and rhizosphere microorganisms and the role of amino acids in plant N acquisition. **Soil Biology & Biochemistry**, Oxford, v.33, n.4-5, p. 651-657, 2001.

PEARSON, J.; STEWART, G.R. The deposition of atmospheric ammonia and its effects on plants. **New Phytologist**, New York, v.125, n.2, p.283-305, 1993.

PECKOL, P.; RIVERS, J.S. Physiological responses of the opportunistic macroalgae *Cladophora vagabunda* (L.) van den Hoek and *Gracilaria tikvahiae* (MacLachlan) to environmental disturbances associated with eutrophication. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, v.190, n.1, p.1-16, 1995.

PELTIER, G.; THIBAUT, P. Ammonia exchange and photorespiration in *Chlamydomonas*. **Plant Physiology**, Rockville, v.71, n.4, p.888-892, 1983.

POLESSKAYA, O.G.; KASHIRINA, E.I.; ALEKHINA, N.D. Changes in the activity of antioxidant enzymes in wheat leaves and roots as a function of nitrogen source and supply. **Russian Journal of Plant Physiology**, New York, v.51, n.5, p.615-620, 2004.

QUY, L.V.; CHAMPIGNY, M.L. NO₃⁻ enhances the kinase-activity for phosphorylation of phosphoenolpyruvate carboxylase and sucrose phosphate synthase proteins in wheat leaves - evidence from the effects of mannose and okadaic acid. **Plant Physiology**, Rockville, v.99, n.1, p.344-347, 1992.

RAMAN, D.R.; SPANSWICK, R.M.; WALKER L.P. The kinetics of nitrate uptake from flowing nutrient solutions by rice: influence of pretreatment and light. **Bioresource Technology**, Oxford, v.53, n.2, p. 125-132, 1995.

RAVEN, J.A. Biochemical disposal of excess H⁺ in growing plants? **New Phytologist**, New York, v.104, n.2, p.175-206, 1986.

RAVEN, J.A.; SMITH, F.A. Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants in relation to intracellular pH regulation. **New Phytologist**, New York, v.76, n.3, p.415-431, 1976.

REDINBAUGH, M.G.; CAMPBELL, W.H. Glutamine synthetase and ferredoxin-dependent glutamate synthase expression in the maize (*Zea mays*) root primary response to nitrate. Evidence for an organ-specific response. **Plant Physiology**, Rockville, v.101, n.4, p.1249-1255, 1993.

REDDY, K.S.; MENARY, R.C. Nitrate reductase and nitrate accumulation in relation to nitrate toxicity in *Boronia megastigma*. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.78, n.3, p.430-434, 1990.

SAKAKIBARA, H.; SUZUKI, M.; TAKEI, K. et al. Response-regulator homologue possibly involved in nitrogen signal transduction mediated by cytokinin in maize. **Plant Journal**, Oxford, v.14, n.3, p.337–344, 1998.

SALSAC, L.; CHAILLOU, S.; MOROT-GAUDRY, J.F. et al. Nitrate and ammonium nutrition in plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v.25, n.6, p.805–812, 1987.

SAMUELSON, M.E.; LARSSON, C.M. Nitrate regulation of zeatin riboside levels in barley roots – effects of inhibitors of N assimilation and comparison with ammonium. **Plant Science**, Clare, v.93, n.1-2, p.77-84, 1993.

SATTELMACHER, B.; GERENDAS, J.; THOMS, K. et al. Interaction between root growth and mineral nutrition. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v.33, n.1, p.63-73, 1993.

SCHEIBLE, W-R.; GONZÁLEZ-FONTES, A.; LAUERER, M. et al. Nitrate acts as a signal to induce organic acid metabolism and repress starch metabolism in tobacco. **Plant Cell**, Rockville, v.9, n.5, p.783-798, 1997.

SCHENK, M.; WEHRMANN, J. Influence of ammonium in nutrient solution on growth and metabolism of cucumber plants. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.52, n.3, p.403–414, 1979.

SCHJOERRING, J.K.; HUSTED, S.; MACK, G. et al. The regulation of ammonium translocation in plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.53, n.370, p.883-890, 2002.

SCHORTEMAYER, M.; FEIL, B. Root morphology and nitrogen uptake of maize under homogeneous or spatially separated supply of ammonium and nitrate at three concentration ratios. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.19, n.7, p.1083-1091, 1996.

SCHORTEMAYER, M.; STAMP, P.; FEIL, B. Ammonium tolerance and carbohydrate status in maize cultivars. **Annals of Botany**, London, v.79, n.1, p.25-30, 1997.

SCHUBERT, S.; SCHUBERT, E.; MENGEL, K. Effect of low pH of the root medium on proton release, growth and nutrient uptake of field beans (*Vicia faba*). **Plant and Soil**, Dordrecht, v.124, n.2, p.239-244, 1990.

SHIEH, Y.J.; LIAO, W.Y. Effect of nitrogen on growth and photosynthesis of rice plants (*Oryza sativa* L.). **Botanical Bulletin Academia Sinica**, Taiwan, v.26, n.1, p.127-146, 1985.

SINGH, S.T.; LETHAM, D.S.; ZHANG, X.D. et al. Cytokinin biochemistry in relation to leaf senescence. 6. Effect of nitrogenous nutrients on cytokinin levels and senescence of tobacco leaves. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.84, n.2, p.262–268, 1992.

SKOPELITIS D.S.; PARANYCHIANAKIS, N.V.; PASCHALIDIS, K.A. et al. Abiotic stress generates ROS that signal expression of anionic glutamate dehydrogenases to form glutamate for proline synthesis in tobacco and grapevine. **Plant Cell**, Rockville, v.18, n.10, p. 2767-2781, 2006.

SMICIKLAS, K.D.; BELOW, F.E. Role of cytokinin in enhanced productivity of maize supplied with NH_4^+ and NO_3^- . **Plant and Soil**, Dordrecht, v.142, n.2, p.307-313, 1992.

SPEER, M.; KAISER, W.M. Replacement of nitrate by ammonium as the nitrogen source increases the salt sensitivity of pea plants .2. Intercellular and intracellular solute compartmentation in leaflets. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v.17, n.11, p.1223-1231, 1994.

STADLER, J.; GEBAUER, G. Nitrate reduction and nitrate content in ash trees (*Fraxinus excelsior* L.): distribution between compartments, site comparison and seasonal variation. **Trees-Structure and Function**, New York, v.6, n.4, p.236-240, 1992.

STITT, M. Nitrate regulation of metabolism and growth. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v.2, n.3, p.178-186, 1999.

SUGIHARTO, B.; BURNELL, J.N.; SUGIYAMA, T. Cytokinin is required to induce the nitrogen-dependent accumulation of mRNAs for phosphoenolpyruvate carboxylase and carbonic anhydrase in detached maize leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v.100, n.4, p.153-156, 1992.

TABUCHI, M.; ABIKO, T.; YAMAYA, T. Assimilation of ammonium ions and reutilization of nitrogen in rice (*Oryza sativa* L.). **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.58, n.9, p.2319-2327, 2007.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3 ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. 719p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology**, Redwood City, California : The Benjamin/Cummings, 1991. 565p.

TAKEI, K.; SAKAKIBARA, H.; TANIGUCHI, M. et al. Nitrogen-dependent accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf: implication of cytokinin species that induces gene expression of maize response regulator. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v.42, n.1, p.85-93, 2001.

TAKEI, K.; TAKAHASHI, T.; SUGIYAMA, T. et al. Multiple routes communicating nitrogen availability from roots to shoots: a signal transduction pathway mediated by cytokinin. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.53, n.370, p.971-977, 2002.

- TEDESCO, M.J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C.A. et al. **Análises de solo, plantas e outros materiais**. 2. ed., Porto Alegre: Departamento de Solos da UFRGS, 1995. 174p. (Boletim Técnico de Solos, 5).
- TIAN, H.; JIANG, L.; LIU, E. et al. Dependence of nitrate-induced oxalate accumulation on nitrate reduction in rice leaves. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.133, n.1, p.180–189, 2008.
- TOBIN, A.K.; YAMAYA, T. Cellular compartmentation of ammonium assimilation in rice and barley. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.52, n.356, p.591-604, 2001.
- TOLLEYHENRY, L.; RAPER Jr, C.D. Utilization of ammonium as a nitrogen source - effects of ambient acidity on growth and nitrogen accumulation by soybean. **Plant Physiology**, Rockville, v.82, n.2, p.54-60, 1986.
- TOURAINÉ, B.; DANIEL-VEDELE, F.; FORDE, B.G. Nitrate uptake and its regulation. In: LEA, J.P.; MOROT-GAUDRY, J-F (Eds). **Plant Nitrogen**, Berlin: Springer-Verlag : INRA, 2001. p.1-36. 407p.
- VAN BEUSICHEM, M.L.; KIRKBY, E.A.; BAAS, R. Influence of nitrate and ammonium nutrition on the uptake, assimilation, and distribution of nutrients in *Ricinus communis*. **Plant Physiology**, Rockville, v.86, n.3, p. 914-921, 1988.
- VAN KATWIJK, M.M.; VERGEER, L.H.T.; SCHMIDTZ, G.H.W. et al. Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. **Marine Ecology-Progress Series**, Oldendorf Luhe, v.157, p.159-173, 1997.
- VAUGHN, K.C.; CAMPBELL, W.H. Immunogold localization of nitrate reductase in maize leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v.88, n.4, 1354-1357, 1988.
- VESSEY, J.K.; HENRY, L.T.; CHAILLOU, S. et al. Root-zone acidity affects relative uptake of nitrate and ammonium from mixed nitrogen sources. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.13, n.1, p.95-116, 1990.
- VOLLBRECHT, P.; KLEIN, E.; KASEMIR, H. Different effects of supplied ammonium on glutamine synthetase activity in mustard (*Sinapis alba*) and pine (*Pinus sylvestris*) seedlings. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.77, n.1, p.129-135, 1989.
- VON WIRÉN, N.; GAZZARRINI, S.; GOJON, A. et al. The molecular physiology of ammonium uptake and retrieval. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v.3, n.3, p.254-261, 2000.
- WAGNER, B.M.; BECK, E. Cytokinins in the perennial herb *Urtica dioica* L. as influenced by its nitrogen status. **Planta**, New York, v.190, n.4, p.511-518, 1993.

- WALCH-LIU, P.; FILLEUR, S.; GAN Y.B. et al. Signaling mechanisms integrating root and shoot responses to changes in the nitrogen supply. **Photosynthesis Research**, Dordrecht, v.83, n.2, p.239-250, 2005.
- WALCH-LIU, P.; NEUMANN, G.; BANGERTH, F. et al. Rapid effects of nitrogen form on leaf morphogenesis in tobacco. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.51, n.343, p.227-237, 2000.
- WAMSER, A. F. **Estádios críticos para suplementação nitrogenada em cevada**. 2002. 117f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2002.
- WANG, M.Y.; SIDDIQI, M.Y.; RUTH, T.J. et al. Ammonium uptake by rice roots .2. kinetics of $^{13}\text{NH}_4^+$ influx across the plasmalemma. **Plant Physiology**, Rockville, v.103, n.4, p.1259-1267, 1993.
- WANG, R.; GUEGLER, K.; LABRIE, S.T. et al. Genomic analysis of a nutrient response in *Arabidopsis* reveals diverse expression patterns and novel metabolic and potential regulatory genes induced by nitrate. **Plant Cell**, Rockville, v.12, n.8, p.1491-1509, 2000.
- WANG, X.T.; BELOW, F.E. Cytokinins in enhanced growth and tillering of wheat induced by mixed nitrogen source. **Crop Science**, Madison, v.36, n.1, p.121-126, 1996.
- WEISSMAN, G.S. Effect of ammonium and nitrate nutrition on protein level and exudate composition. **Plant Physiology**, Rockville, v.39, n.6, p.947-952, 1964.
- WIESLER, F. Agronomical and physiological aspects of ammonium and nitrate nutrition of plants. **Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde**, Deerfield Beach, v.160, n.3, p.227-238, 1997.
- WILLIAMS, L.E.; MILLER, A.J. Transporters responsible for the uptake and partitioning of nitrogenous solutes. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.52, n.1, p.659-688, 2001.
- WOOLHOUSE, H.W.; HARDWICK, K. The growth of tomato seedlings in relation to the form of the nitrogen supply. **New Phytologist**, New York, v.65, n.4, p.518-526, 1966.
- YAMAYA, T.; TANNO, H.; HIROSE, N. et al. A supply of nitrogen causes increase in the level of NADH-dependent glutamate synthase protein and in the activity of the enzyme in roots of rice seedlings. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v.36, n.7, p.1197-1204, 1995.

YAN, F.; SCHUBERT, S.; MENGEL, K. Effect of low root medium pH on net proton release, root respiration and root growth of corn (*Zea mays* L.) and broad bean (*Vicia faba* L.). **Plant Physiology**, Rockville, v.99, n.2, p.415-421, 1992.

YONEYAMA, T.; KUMUZAWUA, K. Kinetic study of the assimilation of ¹⁵N-labeled nitrate in rice seedlings. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v.16, n.1, p.21-26, 1975.

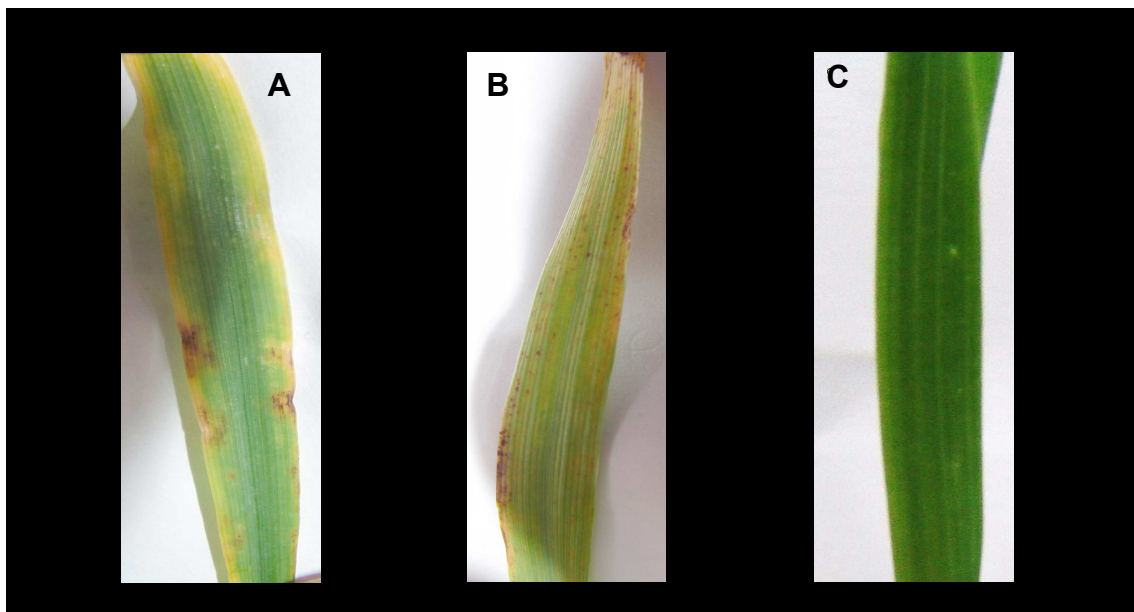
YONEYAMA, T.; MATSUMARU, T.; USUI, K. et al. Discrimination of nitrogen isotopes during absorption of ammonium and nitrate at different nitrogen concentrations by rice (*Oryza sativa* L.) plants. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v.24, n.1, p.133-139, 2001.

YOUNGDAHL, L.J.; PACHECO, R.; STREET, J.J. et al. The kinetics of ammonium and nitrate uptake by young rice plant. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.69, n.2, p.225-232, 1982.

ZHU, Z.; GERENDAS, J.; BENDIXEN, R. et al. Different tolerance to light stress in NO₃⁻ and NH₄⁺ grown *Phaseolus vulgaris* L. **Plant Biology**, Stuttgart, v.2, n.5, p.558-570, 2000.

8 APÉNDICE

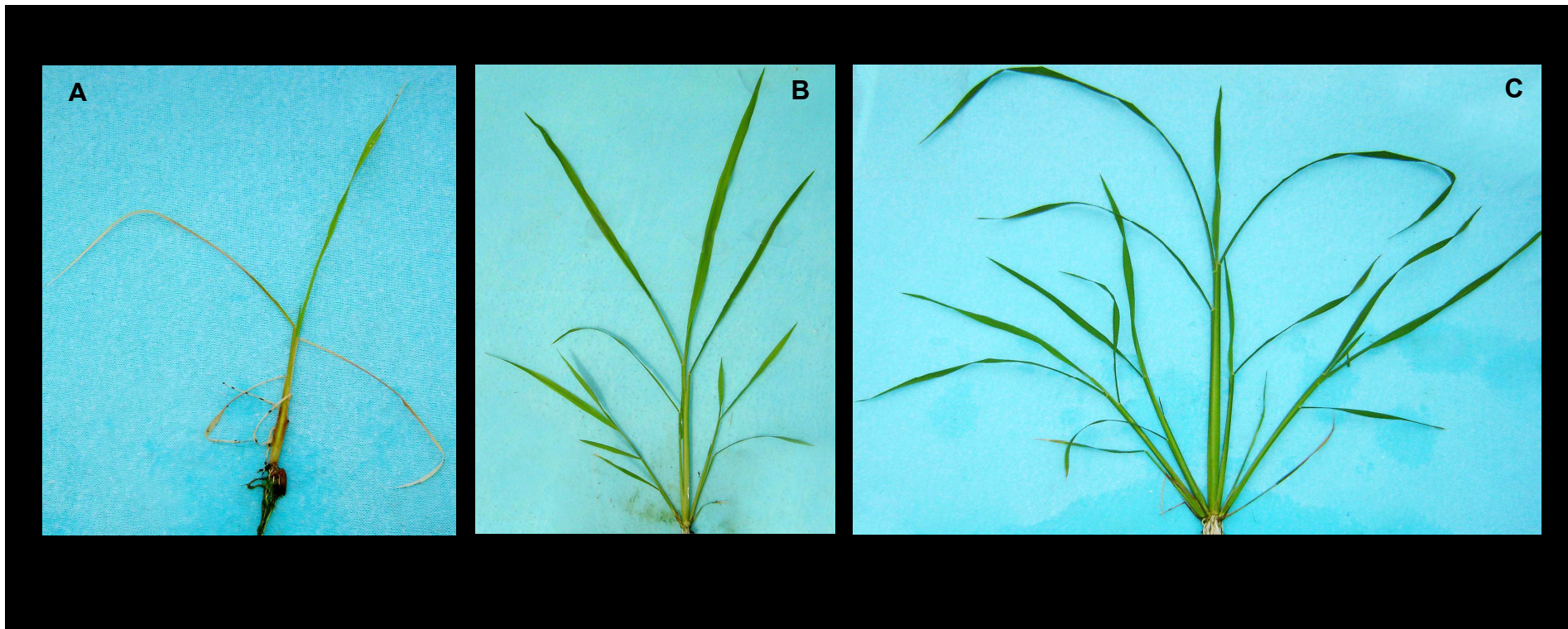
APÊNDICE 1. Características foliares observadas em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações e proporções de N em solução nutritiva: **A** (10, 20 e 30 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 100:0), **B** (10, 20 e 30 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 0:100) e **C** (10, 20 e 30 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 25:75, 50:50 e 75:25), aos 24 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.



APÊNDICE 2. Características foliares observadas em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações e proporções de N em solução nutritiva: **A** (10, 20 e 30 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 100:0), **B** (10, 20 e 30 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 0:100) e **C** (5, 10 e 20 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 50:50 e 25:75 e), aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.



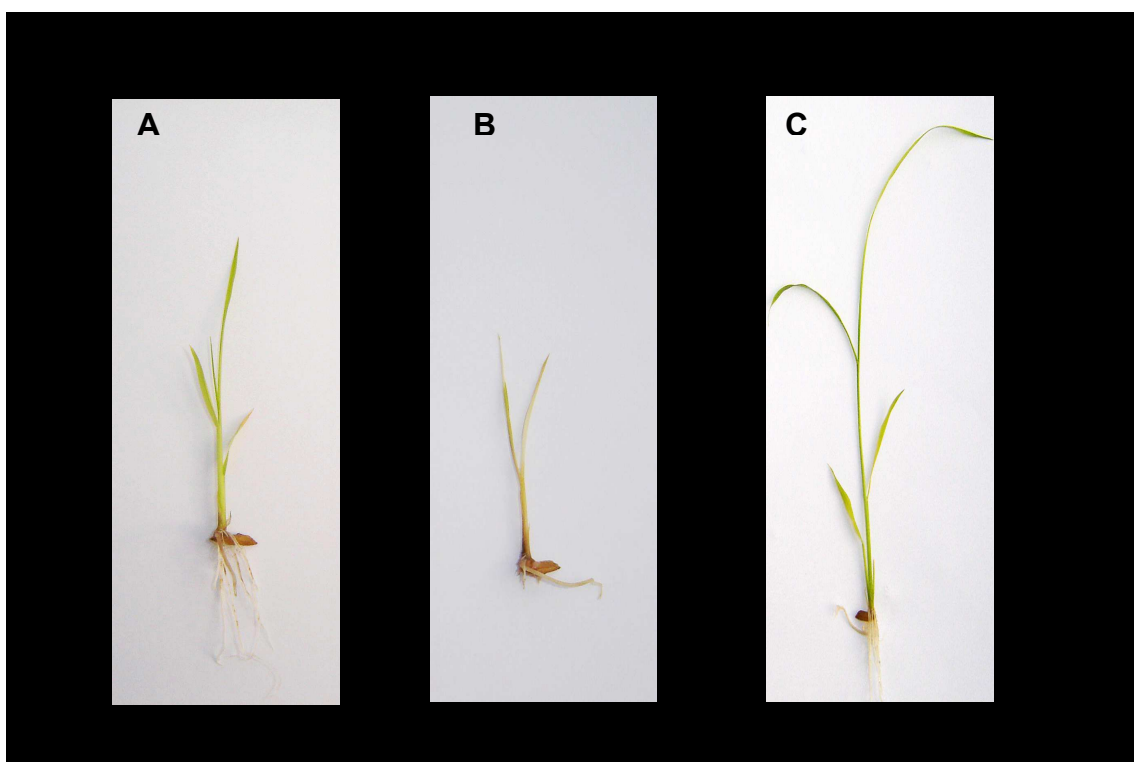
APÊNDICE 3. Características foliares observadas em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações e proporções de N em solução nutritiva: **A** (10, 20 e 30 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 100:0), **B** (5, 10, 20 e 30 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 0:100) e **C** (5, 10 e 20 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 25:75), aos 25 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2005.



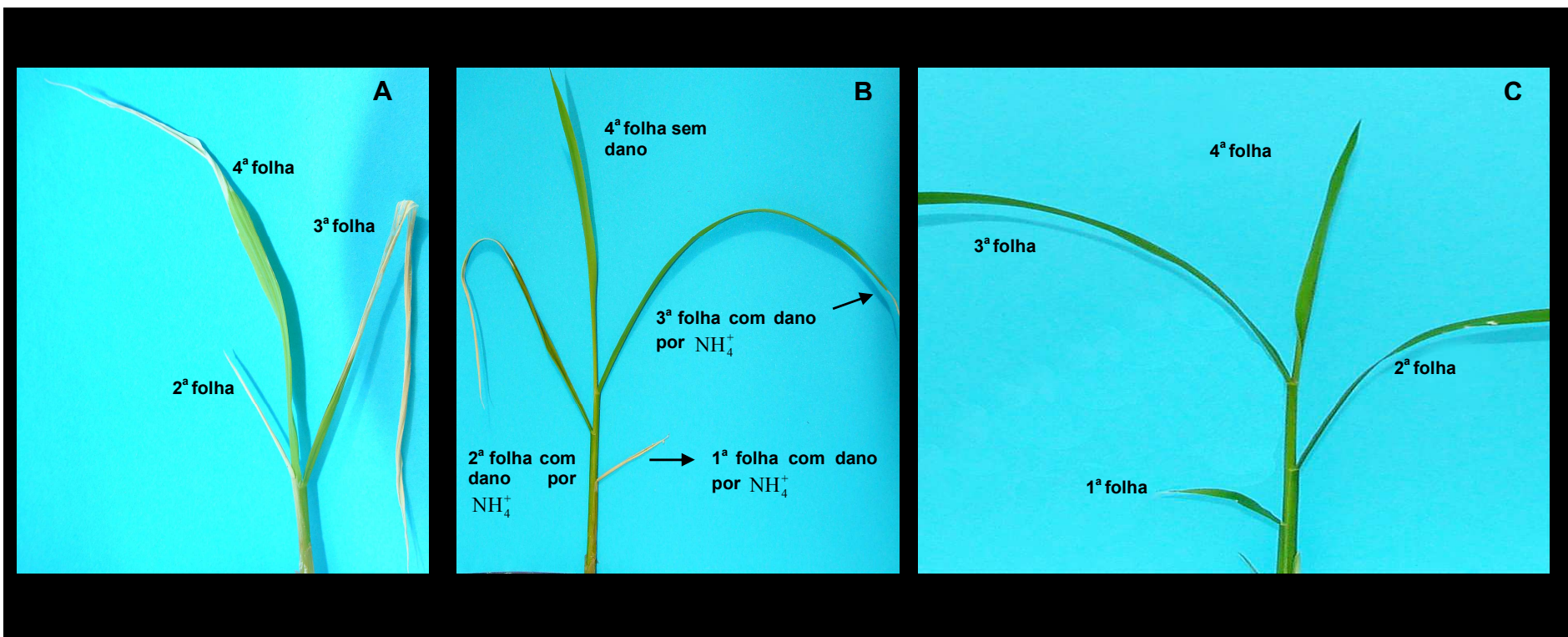
APÊNDICE 4. Características foliares observadas em plantas da cultivar de cevada MN 698 submetidas à concentrações e proporções de N em meio estéril: **A** (testemunha (sem N)), **B** (20 mmol L^{-1} de $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ 100:0) e **C** (5 mmol L^{-1} de $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ 25:75), aos 17 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2007.



APÊNDICE 5. Características foliares observadas em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas à concentrações e proporções de N em meio estéril: **A** (testemunha (sem N)), **B** (20 mmol L^{-1} $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ 100:0) e **C** (5 mmol L^{-1} de $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ 25:75), aos 21 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2007.



APÊNDICE 6. Características foliares observadas em plantas da cultivar de arroz IRGA 417 submetidas às concentrações e proporções de N em solução nutritiva: **A** (controle negativo com 10 e 20 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 100:0), **B** (reversão com 5, 10 e 20 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 25:75) e **C** (controle positivo com 5, 10 e 20 mmol L⁻¹ de NH₄⁺:NO₃⁻ 25:75), aos 14 dias de cultivo. Porto Alegre, RS. 2006.



9 VITA

Naracelis Poletto, filha de Edy Terezinha Poletto e Antonio Miguel Poletto, nasceu em 09 de agosto de 1978 em São José do Ouro, Rio Grande do Sul. Coursou o primeiro grau na Escola Estadual Adelino Bianchin e na Escola Estadual José Gelain, em São José do Ouro, Rio Grande do Sul. O segundo grau cursou na Escola Estadual José Gelain. Em 1997 ingressou no curso de Agronomia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), graduando-se Engenheira Agrônoma em 1º de março de 2002. Em março de 2002 ingressou no curso de Mestrado em Fitotecnia do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Manejo e Fisiologia de Plantas de Lavoura, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), onde obteve o grau de mestre em abril de 2004. Em agosto de 2004 ingressou no curso de Doutorado em Fitotecnia do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Manejo e Fisiologia de Plantas de Lavoura, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)