EFEITO DE DEFICIÊNCIAS MINERAIS NA ABSORÇÃO DE FÓSFORO PELO ARROZ
(Oryza sativa L.)

JANICE GUEDES DE CARVALHO
Engenheiro Agrônomo

Orientador: Prof. Dr. EURÍPEDES MALAVOLTA

Tese apresentada à Escola Superior de
Agricultura "Luiz de Queiroz", da Uni-
versidade de São Paulo, para obtenção
do título de Doutor em Agronomia.
Área de Concentração: Solos e Nutri-
ção de Plantas.

P I R A C I C A B A
Estado de São Paulo - Brasil
Novembro, 1987

C331e Carvalho, Janice Guedes de
Efeito de deficiências minerais na absorção
de fósforo pelo arroz (Oryza sativa L.)
88p. ilustr.

Tese - ESALQ
Bibliografia

1. Arroz - Absorção de fósforo 2. Arroz -
Deficiências minerais I. Escola Superior de
Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.

CDD 633.18

EFEITO DE DEFICIÊNCIAS MINERAIS NA ABSORÇÃO DE FÓSFORO PELO ARROZ
(Oryza sativa L.)

JANICE GUEDES DE CARVALHO

Aprovada em: 18.12.1987

Comissão julgadora:

Prof. Dr. Eurípedes Malavolta	ESALQ/USP
Prof. Dr. Takashi Muraoka	CENA/USP
Prof. Dr. Morel Pereira Barbosa Filho	CNPAF/EMBRAPA
Prof. Dr. Alfredo Scheid Lopes	ESAL/ANDA
Prof. Dr. Francisco de Assis Ferraz de Mello	ESALQ/USP

Prof. Dr. EURÍPEDES MALAVOLTA

Orientador

Ao meu avô Olegário

À minha tia Valdete

D E D I C O

AGRADECIMENTOS

À Escola Superior de Agricultura de Lavras - ESAL, pela oportunidade oferecida.

À Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" - ESALQ, pelos ensinamentos ministrados.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior, CAPES-PICD pela bolsa concedida durante a realização do curso.

Ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura pelo apoio na execução do experimento da tese.

À Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fósforo - POTAFOS, à Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz, FEALQ e FINEP pelo apoio financeiro na execução da pesquisa.

À Fundação de Apoio ao Ensino, Pesquisa e Extensão - FAEPE pelo apoio financeiro nos serviços gráficos.

Ao Dr. Eurípedes Malavolta pela orientação, amizade e apoio constante.

Ao Dr. Takashi Muraoka pelo auxílio na determinação do ³²P e pela colaboração e amizade.

À Cleusa Pereira Cabral e Maria Lígia Malavolta pelo auxílio na realização da pesquisa, pelo incentivo e pela amizade.

Ao Engenheiro Agrônomo Carlos Henrique Mاتيolli pelo apoio durante as análises estatísticas e na utilização do computador.

À Celi Daghlían, Ana Gama e Maria Aparecida Schiavuzzo pelo convívio, apoio e amizade.

Ao Luis C. Veríssimo, funcionário da Biblioteca Central da ESALQ.

A todos que de uma forma ou outra, contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABELAS	xi
RESUMO	xiii
SUMMARY	xvi
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
3. MATERIAL E MÉTODOS	13
3.1. Experimento 1 (Deficiência incipiente)	13
3.2. Experimento 2 (Deficiência acentuada)	16
3.3. Cinética de absorção	16
3.4. Análise estatística	17
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
4.1. Deficiência incipiente	19
4.1.1. Considerações gerais	19
4.1.2. Deficiência de nitrogênio	24
4.1.3. Deficiência de fósforo	30
4.1.4. Deficiência de potássio	31
4.1.5. Deficiência de cálcio	32
4.1.6. Deficiência de magnésio	34
4.1.7. Deficiência de enxofre	36

	Página
4.2. Deficiência acentuada	36
4.2.1. Considerações gerais	36
4.2.2. Deficiência de nitrogênio	43
4.2.3. Deficiência de fósforo	48
4.2.4. Deficiência de potássio	53
4.2.5. Deficiência de cálcio	54
4.2.6. Deficiência de magnésio	59
4.2.7. Deficiência de enxofre	69
5. CONCLUSÕES	75
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	76

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Efeito da deficiência incipiente de macronutrientes na absorção de P pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P	26
2	Efeito da deficiência incipiente de macronutrientes na absorção de P pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P.....	27
3	Efeito da deficiência incipiente de macronutrientes na absorção de P pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P	28
4	Efeito da deficiência incipiente de macronutrientes na absorção de P pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P	29
5	Efeito da deficiência acentuada de nitrogênio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P	44
6	Efeito da deficiência acentuada de nitrogênio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P.....	45
7	Efeito da deficiência acentuada de nitrogênio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P	46
8	Efeito da deficiência acentuada de nitrogênio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P	47

Figura		Página
9	Efeito da deficiência acentuada de fósforo na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P	49
10	Efeito da deficiência acentuada de fósforo na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P	50
11	Efeito da deficiência acentuada de fósforo na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P	51
12	Efeito da deficiência acentuada de fósforo na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P	52
13	Efeito da deficiência acentuada de potássio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P	55
14	Efeito da deficiência acentuada de potássio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P	56
15	Efeito da deficiência acentuada de potássio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P	57
16	Efeito da deficiência acentuada de potássio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P	58

Figura		Página
17	Efeito da deficiência acentuada de cálcio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa concen - tração externa de P	60
18	Efeito da deficiência acentuada de cálcio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta concen - tração externa de P	61
19	Efeito da deficiência acentuada de cálcio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa concen - tração externa de P	62
20	Efeito da deficiência acentuada de cálcio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta concen - tração externa de P	63
21	Efeito da deficiência acentuada de magnésio na absor - ção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa con - centração externa de P	65
22	Efeito da deficiência acentuada de magnésio na absor - ção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta con - centração externa de P	66
23	Efeito da deficiência acentuada de magnésio na absor - ção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa con - centração externa de P	67
24	Efeito da deficiência acentuada de magnésio na absor - ção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta con - centração externa de P	68

Figura		Página
25	Efeito da deficiência acentuada de enxofre na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P	70
26	Efeito da deficiência acentuada de enxofre na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P	71
27	Efeito da deficiência acentuada de enxofre na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P	72
28	Efeito da deficiência acentuada de enxofre na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P	73

LISTA DE TABELAS

Tabela		Página
1	Composição das soluções nutritivas (ml/l) - deficiência de macronutrientes	14
2	Concentração das soluções de KH_2PO_4 usadas no ensaio de cinética	15
3	Efeito da deficiência incipiente de macronutriente na absorção de fósforo por duas variedades de arroz em μg de P por grama de matéria seca de raiz por hora..	20
4	Resumo da análise de variância do Experimento 1	21
5	Parâmetros de cinética de absorção radicular de fósforo em arroz em função da deficiência incipiente de macronutrientes (baixa concentração externa de P)	22
6	Parâmetros de cinética radicular de fósforo em arroz em função da deficiência incipiente de macronutrientes (alta concentração externa de P)	23
7	Parâmetros de cinética de absorção radicular de fósforo em arroz segundo vários autores	25
8	Efeito da deficiência acentuada de macronutrientes na absorção de fósforo por duas variedades de arroz (μg de P por grama de matéria seca de raiz por hora)	38
9	Resumo da análise de variância do Experimento 2	39
10	Parâmetros de cinética de absorção radicular de fósforo em arroz sob deficiência acentuada de macronutrientes (baixa concentração externa de P)	41

Tabela

Página

11	Parâmetros de cinética de absorção radicular de fósforo em arroz sob deficiência acentuada de macronutrientes (alta concentração externa de P)	42
----	--	----

EFEITO DE DEFICIÊNCIAS MINERAIS NA ABSORÇÃO DE FÓSFORO
PELO ARROZ (Oryza sativa L.)

Autora: JANICE GUEDES DE CARVALHO

Orientador: Prof. Dr. EURÍPEDES MALAVOLTA

RESUMO

Foram feitos ensaios de cinética de absorção de ^{32}P em duas variedades de arroz (IAC 164 e IAC 899) que sofreram deficiência incipiente (da germinação até 12 dias) e deficiência acentuada (até o aparecimento de sintoma) de N, P, K, Ca, Mg e S.

Diferenças significativas foram observadas na velocidade de absorção de P pelas plantas de arroz em função da variedade, do tratamento de deficiência e da concentração externa de fósforo.

As deficiências incipientes de P e Mg promoveram aumento na absorção de P pelas duas variedades e as deficiências de K e Ca promoveram aumento na absorção pela variedade IAC 164, não afetando a absorção pela variedade IAC 899.

As deficiências acentuadas de N, P e K promoveram aumento na absorção de P pelas duas variedades e as deficiências de Ca e Mg promoveram aumento na absorção de P pela variedade IAC 164, não afetando a absorção pela variedade IAC 899. A deficiência acentuada de S promoveu redução na absorção de P pelas duas variedades.

A análise cinética mostrou as seguintes variações nos parâmetros de absorção de fósforo.

No caso de deficiência incipiente e baixa concentração externa de fósforo:

- Aumentos nos valores de Vmax pela deficiência de N na variedade IAC 164, e deficiência de P, K, Ca, Mg e S nas duas variedades; redução nesses valores pela deficiência de N na variedade IAC 899.

- Aumento nos valores de Km pela deficiência de P nas duas variedades, pela deficiência de K, Ca e S na variedade IAC 899; redução nesses valores pela deficiência de N e Mg nas duas variedades, pela deficiência de K, Ca e S na variedade IAC 164.

No caso de deficiência incipiente e alta concentração externa de fósforo:

- Aumento nos valores de Vmax pela deficiência de N, P e Mg nas duas variedades, e redução nesses valores pela deficiência de K, Ca e S.

- Aumento nos valores de Km pela deficiência de N nas duas variedades e pela deficiência de Mg na variedade IAC 164; redução nesses valores pela deficiência de P, K, Ca e S nas duas variedades e pela deficiência de Mg na variedade IAC 899.

No caso de deficiência acentuada e baixa concentração externa de fósforo:

- Aumento nos valores de Vmax pela deficiência de N, P e K nas duas variedades, pela deficiência de Ca e S na variedade IAC 164 e deficiência de K na variedade IAC 899; redução nesses valores pela deficiência de Mg nas duas variedades, pela deficiência de Ca e S na variedade IAC 899 e pela deficiência de K na variedade IAC 164.

- Aumento nos valores de Km pela deficiência de N e K nas duas variedades, e pela deficiência de Ca e S na variedade IAC 164; redução nesses valores pela deficiência de P e Mg nas duas variedades e pela deficiência de Ca e S na variedade IAC 899.

No caso de deficiência acentuada e alta concentração externa de fósforo:

- Aumento nos valores de V_{max} pela deficiência de N, P e K nas duas variedades, e pela deficiência de Ca, Mg e S na variedade IAC 899; redução nesses valores pela deficiência de Ca, Mg e S na variedade IAC 164.

- Aumento nos valores de K_m pela deficiência de K nas duas variedades pela deficiência de N na variedade IAC 164 e pela deficiência de Ca, Mg e S na variedade IAC 899; redução nesses valores pela deficiência de P nas duas variedades, deficiência de N na variedade IAC 899 e pela deficiência de Ca, Mg e S na variedade IAC 164.

O teor de carboidratos solúveis deve ser um dos principais fatores que afetam a absorção iônica pois a mesma foi aumentada sob condições que promovem maiores teores de açúcares (deficiências de N, P, K, Ca e Mg) e reduzida sob condições que promovem menores teores de açúcares (deficiência de S). Além desse, outros fatores também afetaram a absorção porém de modo menos acentuado.

THE EFFECT OF MINERAL DEFICIENCIES ON THE
UPTAKE OF PHOSPHORUS BY RICE
(Oryza sativa L.)

Author: JANICE GUEDES DE CARVALHO

Adviser: Prof. Dr. EURÍPEDES MALAVOLTA

SUMMARY

This paper deals with the effects of both incipient and accentuated deficiency of macronutrients on the uptake of ^{32}P labelled phosphate by two rice cultivars IAC 164 and IAC 899.

Incipient deficiencies (omission of the element from the nutrient solutions until the plants were 12 days old) of P and Mg increased absorption of P by the two cultivars. The same effect was observed when K and Ca were left out in the case of IAC 164; uptake by IAC 899 was unaffected.

Accentuated deficiency (visual symptoms evident) of N, P and K promoted absorption, whereas those of Ca and Mg had the same effect only in the case of IAC 164. S deficiency decreased P uptake.

Kinetic analysis has shown the following variations in the parameters of phosphate uptake.

In case of incipient deficiency and low external concentration of phosphate:

- Increases in the values of V_{max} by N deficiency in the variety IAC 164 and deficiency of P, K, Ca, Mg and S in both varieties; reduction in those values by N deficiency in the variety IAC 899.

- Increases in the values of K_m by P deficiency in both varieties, by K and Ca deficiencies in the variety IAC 899; reduction in those values by N and Mg deficiencies in both varieties, by K, Ca and S deficiencies in the variety IAC 164.

In case of incipient deficiency and high external concentration of phosphate:

- Increases in the values of V_{max} by N, P, and Mg deficiencies in both varieties, and reduction in those values by K, Ca and S deficiencies.

- Increases in the values of K_m by N deficiency in both varieties and by Mg deficiency in the variety IAC 164; reduction in those values by P, K, Ca, and S deficiencies in both varieties and by Mg deficiency in the variety IAC 899.

In case of accentuated deficiency and low external concentration of phosphate:

- Increases in the values of V_{max} by N, P, and K deficiencies in both varieties, by Ca and S deficiencies in the variety IAC 164, and by K deficiency in the variety IAC 899; reduction in those values by Mg deficiency in both varieties, by Ca and S deficiencies in the variety IAC 899 and by K deficiency in the variety IAC 164.

- Increases in the values of K_m by N and K deficiencies in both varieties and by Ca and S deficiencies in the variety IAC 164; reduction in those values by P and Mg deficiencies in both varieties and by Ca and S deficiencies in the variety IAC 899.

In case of accentuated deficiency and high external concentration of phosphate:

- Increases in the values of V_{max} by N, P, and K deficiencies in both varieties, and by Ca, Mg, and S deficiencies in the

variety IAC 899; reduction in those values by Ca, Mg, and S deficiencies in the variety IAC 164.

Increases in the values of Km by K deficiency in both varieties, by N deficiency in the variety IAC 164 and by Ca, Mg, and S deficiencies in the variety IAC 899; reduction in those values by P deficiency in both varieties, by N deficiency in the variety IAC 899 and by Ca, Mg, and S deficiencies in the variety IAC 164.

It is suggested that increase in absorption observed under deficient conditions was due to the buildup of soluble carbohydrates, a respiratory substrate not used in yield formation.

1. INTRODUÇÃO

O arroz é importante cultura alimentar para a população mundial. Estima-se que 70% da população do mundo usam o arroz como principal alimento. No Brasil ele faz parte da dieta básica e em 1983/1984 ocupou uma área de aproximadamente 5 milhões de ha com uma produção em torno de 10 milhões de toneladas de arroz em casca (IBGE, 1985).

Dada a importância dessa cultura no mundo no geral e no Brasil em particular é necessário aumentar a produtividade e qualidade da mesma.

O papel da adubação e da nutrição mineral na determinação do crescimento da planta é indiscutível. Depois da água, a adubação ocupa o primeiro lugar entre os fatores que propiciam uma produção ótima (FAGERIA, 1984).

O fósforo é o nutriente cuja deficiência mais tem limitado a produção agrícola na região tropical e cuja aplicação nos ensaios de adubação apresenta respostas mais frequentes. Dentre os vários fatores que afetam sua absorção pela planta tem-se o uso de cultivares diferentes, a idade da planta e o estado iônico da mesma (MALAVOLTA, 1980).

Quando as plantas são cultivadas em baixo nível de nutrientes ocorre uma maior concentração de carboidratos solúveis nas raízes e uma correlação positiva entre teores de açúcares nas raízes e absorção de nutrientes tem sido verificada.

Os experimentos que demonstraram esse fato foram feitos com plantas submetidas a baixo nível de nutrientes por um curto espaço de tempo, isto é, plantas com deficiência leve de nutrientes.

No entanto, deficiência acentuada de nutrientes provoca alterações no metabolismo das plantas e o comportamento das mesmas nesse caso deve diferir do comportamento em caso de deficiência incipiente.

O objetivo desse trabalho é estudar o efeito da deficiência incipiente e acentuada de macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg e S) na absorção de fósforo por duas cultivares de arroz (IAC 164 e IAC 899).

2. REVISÃO DE LITERATURA

A manutenção do crescimento e desenvolvimento das plantas superiores requer luz, CO₂, água e nutrientes minerais. Um dos problemas mais fundamentais do desenvolvimento das plantas é como os íons inorgânicos penetram nas células da raiz e se movem através da mesma até a parte aérea. É bem conhecido o fato de que as plantas verdes convertem a energia da luz em energia química pela fotossíntese e fornecem às raízes um suprimento de energia na forma de compostos de carbono reduzido. Certamente função vital das mais importantes da raiz é a utilização dessa energia na absorção de íons inorgânicos essenciais. Embora as raízes tenham outras funções importantes, como sustentação, absorção e translocação de água e nutrientes para a parte aérea, metabolismo para o seu próprio crescimento, síntese de reguladores de crescimento, sua capacidade singular de extrair e concentrar seletivamente íons inorgânicos surge como uma das suas funções mais essenciais (HODGES, 1973).

Durante os últimos 60 anos vários trabalhos de pesquisa visando explicar os mecanismos de absorção iônica pelas raízes têm sido realizados. Por muito tempo a absorção de nutrientes pelas plantas a partir da solução do solo foi considerada como simples processo de difusão, na qual os elementos penetrariam na planta espontaneamente. Entretanto, HOAGLAND e seus colaboradores, entre 1920 e 1930 mostraram através de vários ensaios, que o suco celular de Nitella clavata, uma alga de água doce, continha cátions e ânions em concentrações muito mais al-

tas do que na água em que viviam, e que esses íons estavam em solução na célula e não ligados a constituintes orgânicos. Estes resultados demonstraram então que a absorção salina não poderia ser espontânea, uma vez que ela se dá contra o gradiente de concentração, necessitando gasto de uma energia que seria provida do metabolismo ativo do tecido (EPSTEIN, 1975 e MALAVOLTA, 1980).

Segundo MALAVOLTA (1980), HOAGLAND & BROYER (1936) desenvolveram a metodologia clássica para estudo de absorção iônica pelas raízes utilizando plântulas de cevada. O uso de raízes destacadas apresentou vantagens ao invés de plantas inteiras, em ensaios de curta duração, por não haver transporte do elemento para a parte aérea, ficando o mesmo acumulado no sistema radicular. Estes estudos comprovaram as evidências anteriores de que os elementos são absorvidos em um processo "morro acima" e que há a necessidade de energia metabólica.

Segundo EPSTEIN (1975) várias provas levam à conclusão de que o transporte iônico é um processo metabolicamente ativo, sendo a mais evidente o fato de que o sal pode atingir concentrações dentro da célula muito mais altas que a externa. Além disso, o efeito da temperatura, do suprimento de oxigênio, carboidratos e luz e de inibidores levam à mesma comprovação.

A composição lipo-proteica das membranas celulares, em especial a natureza lipídica, torna-as uma barreira aos solutos polares, inclusive os íons inorgânicos. Não obstante, eles entram na célula. Esse mecanismo é dependente do metabolismo celular e é seletivo: ele discrimina entre íons de diferentes elementos. Para explicar esta e outras características do transporte iônico foi elaborada a hipótese do "carregador", subunidades da membrana que apanham o íon na face externa formando um complexo ion-carregador. Esse complexo atravessa a membrana e libera o íon no interior da célula. Por outro lado, o íon não pode se di-

fundir para fora da célula devido à impermeabilidade da membrana aos íons livres e à configuração do carregador na superfície interna. A natureza química do carregador no entanto, não é conhecida ainda, havendo apenas algumas alternativas (EPSTEIN, 1975 e MALAVOLTA, 1980).

Esta hipótese do carregador, ou seja, de que os íons não são absorvidos sozinhos, é antiga, mas muitas evidências experimentais lhe dão suporte. Trabalhando com absorção iônica por raízes destacadas de cevada, EPSTEIN e HAGEN (1952) concluíram que este processo é análogo à cinética enzimática, ou seja, a cinética do transporte por meio do carregador e a da catálise enzimática são semelhantes. HODGES (1973) relacionou a atividade da ATPase como o processo de absorção iônica, envolvendo síntese e quebra de ATP e a separação de cargas. FISHER et alii (1970) também observaram experimentalmente, que existe alta correlação positiva entre a atividade da ATPase e a absorção de íons, concluindo que o ATP é a fonte de energia para a absorção e o transporte de íons nas raízes e que a ATPase é a enzima responsável pelas transformações de energia. Citando resultados de FISHER e HODGES (1969) FISHER et alii (1970) sugerem que a ATPase atua ao nível da membrana e a sua atividade varia de espécie para espécie, de acordo com a variação na taxa de transporte de íons.

Considerando a cinética e a seletividade da absorção de íons, HODGES (1973) constatou que as taxas de absorção de íons inorgânicos pelas raízes cresce com aumento da concentração externa até que ocorra uma aparente saturação. Esta saturação, além da natureza seletiva do processo de absorção, serviram como base para comprovar o conceito do "ion-carregador", e reforçam os trabalhos de EPSTEIN e HAGEN (1952) que empregaram a análise da cinética enzimática de Michaelis e Menten para descrever quantitativamente a absorção de íons por raízes de cevada. Entretanto, segundo HODGES (1973), foi logo reconhecido de que a absorção

de íons não pode ser descrita de forma simples pela função de Michaelis-Menten pois este mecanismo não satura em uma faixa ampla de concentração. Porém, usando a transformação de Hofstee, a função se torna linear e torna possível interpretar mecanismos duplos de absorção, ou seja, de que um mesmo íon pode ter dois carregadores; um primeiro carregador tem alta afinidade com os íons e é atuante quando a concentração externa é baixa e um segundo carregador tem baixa afinidade com os íons e atua em concentrações externas elevadas. Os dois mecanismos de absorção de íons foram constatados experimentalmente para potássio em raízes de cevada e foram denominados de mecanismo I, o qual satura em baixa concentração e de uma isoterma adequadamente descrita pela cinética de Michaelis-Menten e mecanismo II que corresponde a uma segunda isoterma para altas concentrações.

Para o caso particular do fósforo, inicialmente pensou-se que HPO_4^{-2} e H_2PO_4^- seriam absorvidos por meio de sítios de diferentes afinidades, o que explicaria a existência de mais de uma isoterma na análise cinética (HAGEN e HOPKINS, 1955). Posteriormente, foi sugerido que a absorção de H_2PO_4^- se daria por duplo mecanismo, através de dois sítios de absorção distintos, com afinidades e K_m (constantes de Michaelis) diferentes (ALGARSWAMY et alii, 1972). Segundo EPSTEIN (1975) o padrão duplo de absorção de H_2PO_4^- já foi observado em raízes de cevada, milho e trigo e folhas de Elodea densa. Segundo notas do tradutor (E. MALAVOLTA) em EPSTEIN (1975), o mecanismo duplo de absorção do fósforo foi muito estudado, entre outros, por LOURENÇO et alii (1968) na E.S.A. "Luiz de Queiroz". Dessa maneira, o ajustamento de mais de uma hipérbole, cada uma correspondente a uma faixa limitada de concentração, permite uma descrição significativamente melhor da cinética de absorção em presença de padrões duplos ou múltiplos, para os quais a equação de Michaelis-Menten não é adequada (HARRISON et alii, 1981).

O mecanismo duplo de absorção de fósforo em arroz foi observado por FAGERIA (1974) em concentrações externas que variaram de 0,16 a 161 μM de fósforo. A saturação do primeiro mecanismo foi alcançada praticamente a 3 μM , e as concentrações mais elevadas começaram a operar o mecanismo II (3,22 a 161 μM). As constantes de cinética dos mecanismos I e II foram calculadas pelo método gráfico de Lineweaver-Burk e os resultados obtidos foram semelhantes aos observados por HAI & LAUDELOUT (1966). MALAVOLTA et alii (1982), ACOSTA et alii (1983), SANTOS et alii (1984) e BARAIBAR et alii (1985) também observaram mecanismo duplo de absorção de fósforo nessa cultura.

A utilização de plantas inteiras e de raízes destacadas em estudos de absorção de nutrientes conduzem, normalmente a resultados diferentes (ACOSTA et alii, 1983). Em experimentos com as variedades Dourado Precoces, L-45 e Penatle os autores obtiveram resultados diferentes, quando foram comparadas raízes destacadas e plantas inteiras, com alterações nos valores calculados de Km. A absorção de P em função do tempo de contacto também diferiu das plantas inteiras para raízes destacadas.

Outros fatores internos e externos interferem e interagem na velocidade e no padrão de absorção dos elementos minerais. O uso de cultivares diferentes dentro de uma mesma espécie é um fator de variação na absorção conforme foi verificado por MALAVOLTA et alii (1977) em três cultivares de sorgo sacarino. Para a cultura do arroz tem sido observado resultados semelhantes.

Em condições de campo, SINHA et alii (1980) observaram diferenças na capacidade de absorção de P por diferentes cultivares. Estes autores observaram que geralmente os cultivares que absorveram mais fósforo eram também os mais produtivos.

Em estudos de cinética de absorção usando radiofósforo, MALAVOLTA et alii (1982) observaram diferenças na velocidade de absor-

ção de fósforo em diferentes cultivares de arroz utilizando raízes destacadas. Posteriormente em estudos com raízes destacadas e plantas inteiras essa diferença entre cultivares foi também observada (ACOSTA et alii, 1983).

A variação na absorção de um nutriente em função da idade tem sido observada em diversos trabalhos de marcha de absorção de nutrientes em diferentes culturas. Alterações na cinética de absorção de P em função da idade foram observadas por JUNCK & BARBER (1975) em milho e EDWARDS & BARBER (1976) em soja. No caso do milho, foi observado um decréscimo de quatro vezes em V_{max} entre 12 e 56 dias de idade e para a soja um decréscimo de 2 vezes foi observado dos 18 aos 70 dias. Com o aumento da idade da planta foram observados acréscimos nos valores de K_m para ambas as espécies. Entretanto, nos primeiros dias de crescimento foi observado um acréscimo no V_{max} e um decréscimo no K_m em trigo (ANGHINONI et alii, 1981). NISSEN et alii (1980) analisando dados de FAGERIA (1976) observou padrões diferentes de absorção de fósforo em arroz.

Segundo MALAVOLTA (1980) o estado iônico interno da planta é um outro fator que afeta o mecanismo de absorção de nutrientes pelas plantas. Da técnica experimental que usa raízes "low salt, high carbohydrate" se conclui que a quantidade do elemento absorvida depende do acumulado no tecido previamente: dentro de limites deve-se esperar que quanto menor a quantidade de elemento já acumulada, maior deverá ser a absorvida, havendo dados que confirmam isso.

Raízes de plantas cultivadas sob condições de "low salt" são caracteristicamente ricas em açúcares (HOAGLAND e BROYER, 1936; PITMAN et alii, 1971) e a diminuição de certos nutrientes é frequentemente acompanhada por uma maior concentração de carboidratos solúveis nas raízes. Isto é particularmente notado durante a deficiência de nitrogênio (por exemplo, raízes de algodão: EATON e RIGLER, 1945; raízes de cevada:

HUMPHRIES, 1951; raízes de azevem: VOSE e BREESE, 1964; MINOTTI e JACKSON, 1970; LEE, 1978) e ocorre também durante a deficiência de fósforo (raízes de milho: ALBERDA, 1948; raízes de algodão: ERGLE e EATON, 1951; menta: SING e SING, 1971). Embora uma conexão direta entre o suprimento de carboidrato e a absorção iônica tenha sido questionada (CRAM, 1976), esse processo indubitavelmente necessita de uma fonte de energia, e uma correlação positiva entre absorção na raiz e teor de açúcares (particularmente açúcares redutores) tem sido notada sob certas circunstâncias. Como carboidrato adicional representaria um suprimento extra de energia para todos os processos metabólicos, pode-se logicamente perguntar se há um aumento geral na capacidade de absorção de íons da raiz após um período de deficiência de nutriente ou se a maior capacidade de absorção é restrita ao nutriente que está em deficiência. Parece que somente HUMPHRIES (1951) examinou em detalhe a especificidade da maior absorção de nutrientes por plantas previamente deficientes, e seus resultados foram obtidos por análises químicas convencionais de raízes que tinham sido destacadas por até 24 horas. Durante esse tempo as reservas de carboidratos no tecido podem ter diminuído, e além disso, esse método permitiu apenas a medida de acumulação líquida de nutrientes na raiz, enquanto que pelo menos para o fósforo, mudanças no transporte para a parte aérea pode ser uma característica importante. LEE (1982) reexaminou a especificidade dessa resposta em plantas intactas e comparou alguns parâmetros cinéticos de absorção iônica por plantas deficientes e não deficientes.

Segundo LEE (1982), o propósito dos experimentos cinéticos foi examinar como a taxa máxima calculada de absorção iônica por unidade de raiz, e a concentração iônica externa dando metade dessa dose máxima. A escolha desses dois atributos como medida de performance da raiz implica alguma analogia matemática com a equação de Michaelis-Menten, na qual eles correspondem ao V_{max} e K_m , respectivamente; nenhuma consideração como para o mecanismo de absorção iônica é feita nesse for-

malismo, entretanto V_{max} e K_m derivados dessa forma são em muitos aspectos medidas arbitrárias da performance da raiz: testes práticos têm mostrado que para uma dada amostra de tecido, suas magnitudes dependem da distribuição e taxa de concentração iônica externa, da equação às quais as medidas são tomadas (que é, se uma hipérbole simples é escolhida, ou uma hipérbole dupla em cujo caso haverá 2 valores de V_{max} e 2 de K_m), e no processo estatístico usado para fazer a curva.

A velocidade de agitação pode ser importante, (WINNE, 1973), como também pode ser a exclusão parcial de ânions do espaço livre negativamente carregado, já que isto decresceria a concentração efetiva do substrato abaixo de seu valor assumido (SHONE, 1966). Porém V_{max} e K_m são úteis para comparações, embora essas limitações sejam consideradas.

Quase sem exceção, V_{max} para a absorção de um nutriente mineral particular é fortemente e inequivocamente influenciado pelo nível de suprimento daquele nutriente durante o crescimento da planta. Entretanto, há grandes variações na extensão a qual o K_m é afetado pela nutrição prévia, e considerando as dificuldades experimentais em avaliar os parâmetros cinéticos para absorção iônica (K_m parece particularmente sensível) sua resposta é frequentemente menos clara. Portanto houve grandes diferenças em V_{max} porém quase nenhuma em K_m para absorção de cá-tions alcalinos por segmentos de raízes destacadas de milho (LEIGH e WYNJONES, 1973) e para absorção de sulfato por Riccia (THOIRON et alii, 1970), Penicillium e Aspergillus (BRADFELD et alii, 1970) e células de fumo (SMITH, 1975). A absorção de sulfato por plantas de cevada intac-tas (LEE, 1982) também seguiu esse modelo. Para o fosfato, apesar de uma clara dependência de V_{max} do status de fósforo, houve apenas uma pequena mudança no K_m . Isto concorda com resultados anteriores de raízes destacadas de cevada (BARBER, 1972) embora em outros experimentos com ma

terial similar onde as medidas foram ajustadas a uma hipérbole dupla, mudanças substanciais nos valores de K_m porém não em V_{max} foram observadas (CARTWRIGHT, 1972). Diferenças menores no V_{max} para absorção de fosfato entre plantas deficientes em fósforo e controle observadas por LEE (1982) podem ser atribuídas à idade menor e conseqüente menor severidade do stress de fósforo das plantas usadas no experimento de cinética.

Mudanças em V_{max} podem mais facilmente ser explicadas como conseqüências do aumento ou decréscimo no número de sítios funcionais de transporte de um íon por unidade de peso de raiz. Isto pode ocorrer através de taxas diferenciais de quebra e síntese dos sítios, um processo provável de causar mudanças relativamente lentas na capacidade máxima de transporte da raiz. Também, uma proporção variável dos sítios pode ser inativado alostericamente por um "effector" no citoplasma para o K_m permanecer inalterado, a inativação de cada sítio deve ser nula ou total. Alterações no valor de K_m com ou sem mudanças em V_{max} pode indicar o desenvolvimento de um outro tipo de sítio de transporte com uma afinidade diferente para o íon em questão, um processo presumivelmente envolvendo biossíntese. Alternativamente, mudanças em K_m , podem ser devidas à regulação alostérica progressiva da taxa na qual os sítios de transporte existentes operam, a uma determinada concentração do íon, pela concentração de um "effector" dentro das células (GLASS, 1976a; JENSEN e PETERSSON, 1978; SANDERS, 1980). O controle alostérico, considera-se que envolve somente mudanças conformacionais nos sítios de transporte já existentes, e é rápido (PETERSSON e JANSEN, 1978) e insensível a inibidores de RNA na síntese de proteína (GLASS, 1976b). Entretanto os resultados obtidos por LEE (1982) não permitem distinguir regulação alostérica e mudanças no número ou estrutura dos sítios de transporte. A natureza dos "effectors" que controlam a absorção iônica é também desconhecida, embora algumas evidências sugiram que formas inorgânicas dos macronutrientes possam estar envolvidas. Em Espirodela, Lemma e várias espécies

de plantas terrestres, as concentrações intracelulares de fosfato inorgânico e sulfato variaram mais que as concentrações de P e S orgânicos com mudanças no suprimento externo de P e S (BIELESKI, 1968; NASSERY , 1971; DATKO et alii, 1978). Porém enquanto em raízes de cevada recuperando-se do estresse de fósforo a taxa de absorção cai rapidamente à medida que o fósforo inorgânico se acumula nas células, durante os períodos iniciais de fome de fósforo não houve correlação aparente entre a concentração intracelular de ortofosfato e o desenvolvimento lento de uma maior capacidade de absorção de fósforo (LEFEBVRE e GLASS, 1982).

Com relação a absorção de fósforo LEE (1982) observou que a deficiência de enxofre provocou um decréscimo na absorção de P pelas raízes e a translocação do mesmo para a parte aérea e a deficiência de cloro provocou um acréscimo na absorção e não alterou a translocação.

Trabalhos referentes ao efeito de deficiências dos demais nutrientes sobre a absorção de fosfato são raros na literatura. Outro aspecto pouco estudado é o efeito dessas deficiências em estádios avancados do ciclo da planta no mecanismo de absorção de nutrientes.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Toda a parte experimental do trabalho foi conduzida em casa de vegetação e no laboratório de Nutrição Mineral de Plantas do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) em Piracicaba, SP.

Foram utilizados 2 cultivares de arroz, sendo uma de sequeiro, IAC 164 e outra irrigado, IAC 899. O delineamento foi inteiramente ao acaso com 3 repetições.

As sementes foram previamente desinfectadas com QBoa a 10% e colocadas em vermiculita umedecida com CaSO_4 10^{-4} M numa bandeja plástica e recobertas com 1 cm do mesmo substrato, para obtenção das mudas. Uma semana após, as plântulas foram transferidas para as bandejas e submetidas aos tratamentos.

3.1. Experimento 1 (Deficiência incipiente)

As plântulas logo após a germinação foram transplantadas para bandejas contendo solução nutritiva cuja composição correspondente a cada tratamento de deficiência está mostrada na Tabela 1.

Após 12 dias foi feito o ensaio de cinética de absorção utilizando plantas inteiras. O teste de absorção foi feito em frascos

TABELA 1 - Composição das soluções nutritivas (ml/l) - deficiência de macronutrientes.

Solução estoque	Completa	-N	-P	-K	-Ca	-Mg	-S
$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ M (115 g/l)	1	0,1	0,1	1	1	1	1
KNO_3 M (101 g/l)	6	0,6	6	0,6	6	6	5
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ M (236 g/l)	4	0,4	3	4	0,4	4	3
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ M (246 g/l)	2	2	2	2	2	0,1	0
K_2SO_4 0,5 M (87 g/l)	0	3	0	0	0	1	0
$\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 0,05 M (12,6 g/l)	0	10	0	0	0	0	0
$\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 0,01 M (1,7 g/l)	0	200	0	0	0	0	0
$\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ M (256 g/l)	0	0	0	0	0	0	2
NH_4NO_3 M (80 g/l)	0	0	1	3	4	0	0
Solução a (1)	1	1	1	1	1	1	1
Solução Fe-EDTA (2)	1	1	1	1	1	1	1

(1) Dissolver e completar a 1 litro: 2,86 g H_3BO_3 ; 1,81 g MnCl_2 ; 0,22 g $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0,08 g $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$; 0,02 g $\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$.

(2) Em 700 ml H_2O destilada dissolver: 26,1 g EDTA (ou quantidade correspondente ao sal sódico do ácido etileno diaminotetraacético), 268 ml NaOH N (40 g/l) e 24,9 g $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; arejar uma noite protegendo da luz; completar a 1 litro; frasco escuro; e geladeira.

de 200 ml contendo 100 ml de solução de KH_2PO_4 nas concentrações mostradas na tabela 2. Em todos os tratamentos adicionou-se 1 ml de $\text{MgSO}_4 \cdot 2 \times 10^{-2}$ M e 1 ml de $\text{KH}_2^{32}\text{PO}_4$ livre de carregador. As plantas foram deixadas em contacto com a solução por 120 minutos.

Após esse período as plantas foram retiradas da solução e separadas em raiz e parte aérea. As raízes foram lavadas 3 vezes com água destilada e em agitação de 1 minuto cada e ainda no frasco levadas para secagem em estufa a $70-80^\circ\text{C}$.

Depois de secas as amostras de raiz e parte aérea foram pesadas, moídas em almofariz e digeridas em solução nítrico-perclórica. O volume do extrato foi completada a 10 ml e alíquotas foram tomadas e levadas ao cintilador onde, por efeito Cerenkov, foram feitas as contagens de ^{32}P . As amostras cujo extrato apresentava "quenching" de cor tiveram sua contagem corrigida através do método de padronização interna descrito por NASCIMENTO F^o (1977). As amostras de referência foram obtidas utilizando-se alíquotas das diferentes soluções de KH_2PO_4 usadas no ensaio de cinética de absorção.

TABELA 2 - Concentração das soluções de KH_2PO_4 usadas no ensaio de cinética.

Baixa concentração externa	Alta concentração externa
$7,5 \times 10^{-7}$ M	$5,0 \times 10^{-4}$ M
10^{-6} M	10^{-3} M
$2,5 \times 10^{-6}$ M	$5,0 \times 10^{-3}$ M
$5,0 \times 10^{-6}$ M	10^{-2} M
$7,5 \times 10^{-6}$ M	$5,0 \times 10^{-2}$ M

Os resultados obtidos em cpm (contagem por minuto) foram convertidos em micromoles de P por grama de matéria de raiz.

3.2. Experimento 2 (Deficiência acentuada)

As plântulas de arroz, após a germinação foram transplantedas para bandejas plásticas contendo 30 litros de solução nº 2 de HOAGLAND & ARNON (1950) diluída 5 vezes, onde ficaram por uma semana. Em seguida foram transferidas para bandejas contendo 30 litros de solução correspondente aos tratamentos de deficiência (tabela 1). Para cada tratamento de deficiência havia um tratamento completo correspondente pois a época do ensaio de cinética foi variada para cada elemento. A deficiência de nitrogênio ocorreu aos 34 dias após o transplante, a de potássio aos 40 dias, a de fósforo aos 65 dias, a de cálcio e magnésio aos 70 dias e a de enxofre aos 60 dias.

Quando as plantas mostraram sintomas de deficiência, foi feito o ensaio de cinética de absorção de maneira similar ao experimento 1. Nesse caso os frascos utilizados eram de 1000 ml de capacidade e continham 400 ml de solução de KH_2PO_4 .

3.3. Cinética de absorção

A cinética de absorção de fósforo por raízes de plantas inteiras dos 2 cultivares de arroz nas diferentes concentrações iônicas externas foi interpretada utilizando-se a equação de Lineweaver e Burk (1934) que é uma transformação da equação de Michaelis Menten (1913).

Equação de Michaelis-Menten:

$$v = \frac{V_{\max} [M]}{[M] + K_m} \quad (1)$$

onde:

v = velocidade de absorção

$V_{\max}$ = velocidade máxima de absorção

$[M]$ = concentração iônica externa

K_m = constante de Michaelis-Menten

Tomando-se a recíproca dos dois membros da equação (1) obtém-se a equação linear de Lineweaver e Burk.

$$\frac{1}{v} = \frac{1}{V_{\max}} + \frac{K_m}{V_{\max}} \cdot \frac{1}{[M]}$$

Fazendo-se a regressão linear, considerando-se $x = \frac{1}{[M]}$ e $y = \frac{1}{v}$ obtém-se os valores de $V_{\max}$ e K_m na equação $y = a + bx$ pela fórmula:

$$V_{\max} = \frac{1}{a} \quad \text{e} \quad K_m = \frac{b}{a}$$

3.4. Análise estatística

As análises estatísticas foram feitas com o auxílio de computador do Centro de Processamento de Dados do CENA.

Para se avaliar o efeito de cultivar, deficiência e concentração externa de P na absorção desse nutriente foi adotado o esquema de sub-subparcela, sendo que na parcela a causa de variação foi o culti-

var, na subparcela o pré-tratamento de deficiência e na sub-subparcela as concentrações externas de P.

Foram feitas também as correlações entre a absorção de P e a concentração externa da solução de P para obtenção dos parâmetros K_m e V_{max} segundo Lineweaver e Burk (1934).

As análises de variância e as regressões foram feitas separadamente para baixa e alta concentração externa de P.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Deficiência incipiente

4.1.1. Considerações gerais

O efeito da deficiência incipiente dos macronutrientes na absorção de fósforo pelas duas variedades de arroz está mostrado na tabela 3.

A análise de variância cujo resumo está mostrado na tabela 4 mostrou efeitos altamente significativos da variedade, da deficiência de macronutrientes e da concentração externa de P na absorção desse nutriente tanto sob alta como sob baixa concentração externa. Além disso as variedades se comportaram diferentemente dentro das deficiências.

Os resultados de absorção de P em função da concentração externa, mostrados nas figuras 1 a 4, foram usados para calcular as constantes de cinética de absorção iônica. Os valores dessas constantes obtidos pela equação transformada de Lineweaver & Burk (1934) bem como os valores de r estão mostrados nas tabelas 5 e 6. Os valores de K_m variaram tanto em função da variedade como em função do deficit de nutriente a que foram submetidas as plantas.

Os parâmetros de cinética de absorção de P em arroz observados no tratamento completo em comparação com os observados na lite-

TABELA 3 - Efeito da deficiência incipiente de macronutriente na absorção de fósforo por duas variedades de arroz em μg de P por grama de matéria seca de raiz por hora.

Concentração externa de P	Tratamento de deficiência	Variedades		
		IAC 899	IAC 164	Média
Baixa	Completo	0,49890 bA	0,50586 dA	0,50238 c
	- N	0,46716 bA	0,56720 cdA	0,51718 c
	- P	2,10334 abB	3,76904 aA	2,93619 a
	- K	0,57534 bB	1,07810 bA	0,82672 b
	- Ca	0,55629 bB	1,11429 bA	0,83529 b
	- Mg	0,50288 bB	0,85028 bcA	0,67658 bc
	- S	0,52255 bB	0,81910 bcdA	0,67082 bc
		0,7466 B	1,2434 A	
Alta	Completo	60,25187 bcA	44,55857 cB	52,40522 c
	- N	45,23250 bcA	53,39349 cA	49,31299 c
	- P	108,89583 aA	107,93500 aA	108,41542 a
	- K	57,10583 bcA	44,58583 cB	50,84583 c
	- Ca	41,69833 cA	41,7197 cA	41,70902 c
	- Mg	100,99166 aA	93,09833 bB	92,04500 b
	- S	64,22000 bA	45,13033 cB	54,67516 c
		68,3422 A	60,0601 B	

Valores seguidos pela mesma letra não diferem entre si ao nível de 5% de probabilidade. Letras maiúsculas correspondem a comparação entre variedades e minúsculas entre tratamentos de deficiência.

TABELA 4 – Resumo da análise de variância do Experimento 1.

Causas de variação	Valor F	
	Alta concentração	Baixa concentração
Variedade	22,82**	343,36**
Deficiência	65,43**	269,93**
Concentração	787,72**	182,40**
Variedade dent. cpto	6,69*	0,00ns
Variedade den. def. N	1,81ns	0,97ns
Variedade den. def. P	0,02ns	271,01**
Variedade den. def. K	4,26*	24,68**
Variedade den. def. Ca	0,00ns	30,41**
Variedade den. def. Mg	8,70**	11,78**
Variedade den. def. S	9,91**	8,58**
Def. den. IAC 899	35,23**	64,65**
Def. den. IAC 164	33,05**	232,72**

** significativo ao nível de 1% de probabilidade

* significativo ao nível de 5% de probabilidade

ns não significativo

TABELA 5 - Parâmetros de cinética de absorção radicular de fósforo em arroz em função da deficiência incipiente de macronutrientes (baixa concentração externa de P).

Pré- tratamento	Variedade	μgPXg^{-1}	Vmax ms raiz $\times \text{h}^{-1}$	Km M	r
Completo	IAC 899	1,9107	$7,91 \times 10^{-6}$	0,9884**	
	IAC 164	1,0135	$9,71 \times 10^{-6}$	0,8873**	
-N	IAC 899	0,7501	$3,49 \times 10^{-6}$	0,7450**	
	IAC 164	1,4590	$1,50 \times 10^{-6}$	0,7397**	
-P	IAC 899	18,6168	$24,76 \times 10^{-6}$	0,9420**	
	IAC 164	26,2016	$19,71 \times 10^{-6}$	0,9067**	
-K	IAC 899	4,2801	$19,22 \times 10^{-6}$	0,9570**	
	IAC 164	2,6146	$4,26 \times 10^{-6}$	0,8908**	
-Ca	IAC 899	2,8742	$13,77 \times 10^{-6}$	0,9087**	
	IAC 164	1,2593	$3,84 \times 10^{-6}$	0,8829**	
-Mg	IAC 899	2,0250	$7,82 \times 10^{-6}$	0,8659**	
	IAC 164	3,9920	$8,64 \times 10^{-6}$	0,9222**	
-S	IAC 899	3,3591	$13,14 \times 10^{-6}$	0,8335**	
	IAC 164	2,5847	$5,62 \times 10^{-6}$	0,9389**	

** Significativo ao nível de 1% de probabilidade.

TABELA 6 - Parâmetros de cinética de absorção radicular de fósforo em arroz em função da deficiência incipiente de macronutrientes (alta concentração externa de P).

Pré- tratamento	Variedade	Vmax $\mu\text{gP} \times \text{g}^{-1} \text{ ms raiz} \times \text{h}^{-1}$	Km M	r
Completo	IAC 899	263,4445	$11,07 \times 10^{-3}$	0,8829**
	IAC 164	91,0855	$3,86 \times 10^{-3}$	0,9730**
-N	IAC 899	918,6140	$49,74 \times 10^{-3}$	0,9455**
	IAC 164	771,3050	$53,21 \times 10^{-3}$	0,9463**
-P	IAC 899	295,3099	$4,01 \times 10^{-3}$	0,8917**
	IAC 164	131,8669	$0,99 \times 10^{-3}$	0,7893**
-K	IAC 899	108,9929	$2,71 \times 10^{-3}$	0,8731**
	IAC 164	70,8369	$2,08 \times 10^{-3}$	0,9675**
-Ca	IAC 899	104,8530	$4,78 \times 10^{-3}$	0,9571**
	IAC 164	53,2761	$1,27 \times 10^{-3}$	0,8829**
-Mg	IAC 899	332,5925	$9,53 \times 10^{-3}$	0,9564**
	IAC 164	261,4927	$7,20 \times 10^{-3}$	0,9587**
-S	IAC 899	149,2113	$4,75 \times 10^{-3}$	0,9699**
	IAC 164	71,8886	$2,81 \times 10^{-3}$	0,8872**

** Significativo ao nível de 1% de probabilidade.

ratura estão mostrados na tabela 7, onde se observa que os valores obtidos estão semelhantes aos observados por outros autores.

4.1.2. Deficiência de nitrogênio

A deficiência de nitrogênio não provocou alteração significativa na absorção de fósforo quando comparada com o tratamento completo.

Também não foram observadas diferenças entre as variedades no caso dessa deficiência tanto sob alta concentração externa de fósforo como sob baixa.

Os valores de V_{max} e K_m nas duas variedades foram semelhantes nas duas variedades com deficiência de nitrogênio e sob alta concentração externa de P. Quando comparados com o tratamento completo, a deficiência de nitrogênio provocou um aumento em V_{max} e K_m nas duas variedades. Embora a deficiência tenha provocado uma redução na afinidade do carregador pelo fósforo (maior K_m) o aumento em V_{max} compensou essa diferença não provocando alteração na absorção média comparada como o tratamento completo. Sob baixa concentração externa de fósforo foi observada uma redução no valor de K_m nas duas variedades e um aumento em V_{max} para a variedade IAC 164 e uma redução para a variedade IAC 899.

TABELA 7 - Parâmetros de cinética de absorção radicular de fósforo em arroz segundo vários autores.

Tipo de raiz	Faixa de concentração (M)	Km		Vmax		Referência
		A baixa concentração	A alta concentração	A baixa concentração	A alta concentração	
Rp	$0,16 \times 10^{-6}$ a 48×10^{-6}	$2,5 \times 10^{-6}$	$0,15 \times 10^{-4}$			HAI & LAUDELOUT (1966)
Rp	$0,1 \times 10^{-6}$ a $1,61 \times 10^{-4}$	$2,5 \times 10^{-6}$	$0,13 \times 20^{-4}$	3,29*	7,94*	FAGERIA (1974)
Rp	10^{-6} a 10^{-2}	$3,5 \times 10^{-6}$	$6,22 \times 10^{-4}$			ACOSTA et alii (1983)
Rd	10^{-6} a 10^{-2}	$3,6 \times 10^{-6}$	$5,09 \times 10^{-4}$			ACOSTA et alii (1983)
Rd	10^{-7} a 5×10^{-2}	$4,46 \times 10^{-6}$	$5,51 \times 10^{-3}$	0,50	86,45	SILVA et alii (1984)
Rd	10^{-7} a 5×10^{-2}	$6,17 \times 10^{-6}$	$16,4 \times 10^{-3}$	1,519	596,6	SANTOS et alii (1984)
Rd	10^{-7} a 10^{-2}	$1,5 \times 10^{-6}$	$1,9 \times 10^{-3}$	0,47	29,11	PREVEDELLO et alii (1985)
Rp	$7,5 \times 10^{-7}$ a 10^{-2}	$7,91 \times 10^{-6}$	$11,07 \times 10^{-3}$	1,9107	263,4	presente var. IAC 899
		$9,71 \times 10^{-6}$	$3,86 \times 10^{-3}$	1,0135	91,08	trabalho var. IAC 164

Rd - raízes destacadas

Rp - raízes de plantas inteiras

* - calculado para grama de matéria fresca de raiz

FIGURA 1 - Efeito da deficiência incipiente de macronutrientes na absorção de P pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 2 - Efeito da deficiência incipiente de macronutrientes na absorção de P pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P.

FIGURA 3 - Efeito da deficiência incipiente de macronutrientes na absorção de P pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 4 - Efeito da deficiência incipiente de macronutrientes na absorção de P pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P.

4.1.3. Deficiência de fósforo

A deficiência de fósforo foi o tratamento que mais afetou a absorção desse nutriente tanto sob alta como sob baixa concentração externa do mesmo. Sob baixa concentração externa de P, a variedade IAC 164 apresentou maior aumento na absorção de fósforo.

Aumento na absorção de fósforo após deficiência do mesmo tem sido observados por diversos autores em diferentes culturas: BOUMA (1967) em trevo subterrâneo; CARTWRIGHT (1972), CLARKSON et alii (1978) e LEFEBVRE & GLASS (1982), em cevada, e EDWARDS & BARBER (1972) em soja.

McLACHLAN (1980a) observou o aumento de atividade de fosfatase em raízes de trigo de plantas submetidas a deficiências de fósforo. Posteriormente McLACHLAN e de MARCO (1982) observaram uma correlação negativa e altamente significativa entre atividade de fosfatase em raízes de trigo e teor total de fósforo nas plantas McLACHLAN (1980b). Observou também diferenças entre cultivares em relação à atividade de fosfatase e correlacionou essa atividade com a capacidade de absorção de fósforo por essas plantas.

O papel da fosfatase de raízes ainda não está bem esclarecido. Segundo BIELESKI (1973) a atividade pode estar ligada ao transporte de fósforo inorgânico ou associado com a conversão de formas orgânicas para inorgânicas. Segundo MENGEL & KIRKBY (1982) a liberação do íon do complexo com o carregador ativado após atravessar o plasmalema exige a ação de uma fosfatase. Essa fosfatase separa o grupo fosfato do complexo carregador. Dessa maneira, o carregador perde a afinidade pelo íon que é liberado no citoplasma.

Além disso o transporte iônico através da membrana é controlado pela atividade de enzimas do grupo das ATPases sendo a atividade dessas enzimas ativadas por baixo nível de fósforo no interior da célula. Dessa maneira, plantas deficientes em fósforo absorvem esse nutriente de modo mais acentuado quando o suprimento do mesmo é restabelecido.

Com relação aos parâmetros de cinética de absorção observou-se um aumento no valor de K_m e de V_{max} sob baixa concentração externa de P, concordando com as observações de VILELA & ANGHINONI (1980) e ANGHINONI & BARBER (1980). Sob alta concentração externa de P foram observados aumentos em V_{max} e redução no valor de K_m para as duas variedades. Segundo CARTWRIGHT (1982) o efeito mais importante da deficiência de fósforo na cinética de absorção de P é um decréscimo na constante de dissociação ion carregador, provendo em consequência, maiores sítios de absorção.

4.1.4. Deficiência de potássio

A deficiência de potássio promoveu um aumento na absorção de fósforo apenas na variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P embora esse aumento não tenha sido tão acentuado como no caso da deficiência de fósforo. Sob alta concentração externa de P não foram verificadas diferenças significativas na absorção de P pelas duas variedades quando comparadas com o tratamento completo, porém, ao se comparar as duas variedades, a IAC 899 se mostrou superior à variedade IAC 164.

HUMPHRIES (1951) observou uma maior absorção de P por raízes destacadas de cevada mantidas por seis semanas em baixo nível de potássio quando comparadas com plantas mantidas com suprimento normal.

Uma correlação negativa entre concentração salina e níveis de carboidratos na planta foi observada por HOAGLAND & BROYER (1936) e PITMAN et alii (1971). NAIDO & STEINKE (1978) observaram menor absorção e translocação de P em Eragrostis curvula desprovidas de carboidratos pela desfolha e escuridão contínua, em relação à testemunha. A absorção de ^{32}P foi medida a 3, 6, 9, 12, 15 e 21 dias após o tratamento de desfolha e o aumento na absorção foi relacionado a maiores teores de carboidratos de reserva. No presente trabalho, a maior absorção de P pode ser uma consequência de maiores teores de carboidratos nas plantas de arroz provocados pela deficiência de K.

Com relação aos efeitos da deficiência nos parâmetros cinéticos, foram observadas reduções nos valores de V_{max} e K_m para as duas variedades sob alta concentração externa de P. Sob baixa concentração externa de P foram observados aumentos em V_{max} nas duas variedades e aumento em K_m para a variedade IAC 899 e diminuição em K_m para a variedade IAC 164.

Essa redução no valor de K_m da variedade IAC 164 explica a maior absorção de P pela mesma, uma vez que quanto menor o K_m maior a afinidade do carregador pelo ion fosfato.

4.1.5. Deficiência de cálcio

A deficiência de cálcio de modo semelhante a deficiência de potássio promoveu um aumento na absorção de fósforo apenas na variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P. Como no caso da deficiência de potássio ao se comparar as duas variedades sob deficiência de cálcio a variedade IAC 164 se mostrou superior à variedade IAC 899 em relação a absorção de P.

Sob alta concentração externa de P as duas variedades não diferiram entre si e em relação ao tratamento completo.

Diferenças entre variedades de arroz com relação à capacidade de absorção de fósforo tem sido observadas por diversos autores: MALAVOLTA et alii (1982); MALAVOLTA et alii (1983); SINHA et alii (1980) e FAGÉRIA & BARBOSA FILHO (1981).

A semelhança de comportamento entre deficiência de potássio e deficiência de cálcio pode ser explicada pelo efeito VIETS (1944). Segundo esse autor a presença de cálcio promove uma maior absorção de potássio. Portanto, plantas deficientes em cálcio apresentam menores teores de potássio. Esse efeito foi comprovado por EPSTEIN (1961), JACOBSON et alii (1960) e KAHN & HANSON (1957). Em arroz, MALAVOLTA et alii (1981) verificaram menores teores relativos de potássio em raiz, colmo e folhas de plantas deficientes em cálcio quando comparadas com o tratamento completo.

LEGGET et alii (1965) observaram que a adição de cloreto de cálcio à solução de fosfato promoveu um aumento da taxa de absorção de P por raízes de cevada. Esse efeito foi mais acentuado na absorção de P em baixas concentrações externas de P. CARTER & LATHWELL (1967) verificaram duas fases na absorção de fosfato respondendo a duas reações diferentes ao invés de duas formas de absorção. Em baixas concentrações estaria ligada à fosforilação do ADP na superfície do plasmalema, sendo altamente dependente de cálcio; em altas concentrações envolveria fosforilação da glicose e posterior hidrólise na superfície interna do plasmalema. Conclui-se daí que a deficiência de cálcio pode provocar decréscimo na absorção de fósforo e portanto plantas deficientes em cálcio absorvem mais fósforo quando apenas esse nutriente é fornecido em comparação com plantas bem supridas com cálcio.

Com relação aos parâmetros de cinética de absorção de fósforo foram observados menores valores de K_m e V_{max} sob alta concentração externa de P quando comparadas com os valores das plantas bem supridas com cálcio. Sob baixa concentração externa de P foram observados aumentos em V_{max} nas duas variedades, diminuição no valor de K_m para a variedade IAC 164 e aumento em K_m para a variedade IAC 899. Esses efeitos foram semelhantes aos da deficiência de potássio.

4.1.6. Deficiência de magnésio

A deficiência de magnésio promoveu um aumento na absorção de fósforo pelas duas variedades quando sob alta concentração externa de P. Sob baixa concentração externa de P apenas a variedade IAC 164 mostrou maior absorção sob deficiência de magnésio. Comparando-se as variedades entre si no caso da deficiência de Mg, a variedade IAC 164 foi superior sob baixa concentração externa de P e a variedade IAC 899 foi superior sob alta concentração externa de P.

Diferenças entre variedades de arroz com relação à capacidade de absorção de fósforo foram observadas por MALAVOLTA et alii (1982), MALAVOLTA et alii (1983) em estudos de cinética de absorção iônica e por SINHA et alii (1980) e FAGERIA & BARBOSA FILHO (1981) em condições de campo.

MALAVOLTA (1980) cita entre as funções do magnésio na planta a de ativação enzimática (o magnésio é cofator de quase todas as enzimas fosforilativas, formando uma ponte entre o pirofosfato do ATP ou ADP e a molécula da enzima. A transferência de energia desses dois compostos é fundamental nos processos de fotossíntese, respiração, reações de síntese de compostos orgânicos, absorção iônica e trabalho mecâ-

nico executado pela planta.

Outra função do magnésio seria de "carregador" de fósforo. O efeito do magnésio na absorção de fósforo tem sido estudado por LOURENÇO (1967), LOURENÇO et alii (1968), EMMERT (1982 e 1984), HAAG & MALAVOLTA (1960) e CRÓCOMO & MALAVOLTA (1964).

EMMERT (1982 e 1984) e LOURENÇO et alii (1968) observaram que o magnésio incrementava a passagem centrípeta do fosfato, refletindo em maiores teores de P na parte aérea da planta. HAAG e MALAVOLTA (1960) constataram uma diminuição do teor de P em folhas de cafeeiro cultivado em solução nutritiva sem magnésio. CRÓCOMO & MALAVOLTA (1964) e LOURENÇO (1967) observaram aumento na absorção de fósforo em raízes destacadas de cevada em presença de doses crescentes de magnésio até o nível de 5×10^{-5} M.

Por conseguinte as plantas que sofreram deficiência de magnésio, apresentaram também deficiência de fósforo. Sabe-se que plantas deficientes em um determinado nutriente, no caso o fósforo, absorvem esse nutriente mais rapidamente que as plantas bem supridas. Além do mais as soluções usadas no ensaio de absorção de fósforo continham também magnésio.

Com relação aos parâmetros de cinética de absorção foram observados maiores valores de Vmax nas duas variedades sob deficiência de magnésio e alta concentração externa de P. Nessas condições foi observada também uma redução no valor de Km para a variedade IAC 899 coincidindo com maior absorção de P (menor Km, maior afinidade, maior absorção). Sob baixa concentração externa de P, a deficiência de magnésio provocou aumento nos valores de Vmax e redução nos valores de Km para as duas variedades, sendo que a redução de Km foi mais acentuada na variedade IAC 164 que apresentou maior absorção de P nessas condições.

4.1.7. Deficiência de enxofre

A deficiência de enxofre não alterou a absorção de fósforo tanto sob alta como sob baixa concentração externa de P. Esse resultado não concorda com as observações de LEE (1982) que observou redução na absorção de fosfato em plantas de cevada deficientes de enxofre.

Por outro lado, a deficiência de enxofre provocou redução nos valores de K_m e V_{max} nas duas variedades de arroz quando submetidas a alta concentração externa de P. Sob baixa concentração externa de P houve aumento nos valores de V_{max} nas duas variedades e redução no valor de K_m para a variedade IAC 164. A absorção de P por essa variedade sob baixa concentração externa de P tendeu a ser maior que no tratamento completo.

4.2. Deficiência acentuada

4.2.1. Considerações gerais

O efeito da deficiência acentuada dos macronutrientes na absorção de fósforo pelas duas variedades de arroz está mostrado na tabela 8.

A análise de variância cujo resumo está mostrado na tabela 9 mostrou efeitos altamente significativos da variedade, da deficiência e da concentração externa de P na absorção desses nutrientes pelo arroz.

Os resultados de absorção de P em função da concentração externa de P estão mostrados nas figuras 5 a 28.

As constantes cinética de absorção de P pelas duas variedades, calculadas usando a transformação de Lineweaver e Burk, estão mostradas nas tabelas 10 e 11 e variaram em função dos tratamentos.

Mudanças em V_{max} podem na maioria das vezes ser explicadas de um aumento ou decréscimo no número de sítios de transporte de um ion determinado por unidade de peso de raiz. Isto pode ocorrer através de diferentes velocidades de síntese e quebra dos sítios, um processo capaz de provocar mudanças relativamente lentas na capacidade máxima de transporte da raiz. Além disso, uma proporção variável dos sítios pode ser inativada alostericamente por um "effector" no citoplasma. Alterações no valor de K_m com ou sem alterações em V_{max} , podem indicar o desenvolvimento de um outro tipo de sítio de transporte com uma afinidade diferente pelo ion em questão, um processo envolvendo presumivelmente biossíntese. As mudanças em K_m podem, também, ser devidas a regulação alostérica progressiva da taxa de operação do sítio de transporte a uma determinada concentração externa do ion, pela concentração de um "effector" dentro das células (GLASS, 1976; JENSEN & PETTERSSON, 1978). Para PETTERSSON & JENSEN (1978) o controle alostérico envolve somente mudanças na forma dos sítios de transporte já existentes. No entanto, os resultados obtidos nesse experimento como os de LEE (1982) não permitem distinguir entre regulação alostérica e mudanças no número ou estrutura dos sítios de transporte.

TABELA 8 - Efeito da deficiência acentuada de macronutrientes na absorção de fósforo por duas variedades de arroz (μg de P por grama de matéria seca de raiz por hora).

Concentração externa de P	Tratamento de deficiência	Variedade		
		IAC 899	IAC 164	
Baixa	Completo	0,0317 bB	0,0737 bA	0,0527 a
	-N	0,4495 aA	0,3547 aB	0,4021 b
	Completo	0,0850 bA	0,0694 bA	0,0772 b
	-P	1,3915 aA	0,4686 aB	0,9301 a
	Completo	0,0317 bB	0,0739 bA	0,0528 b
	-K	0,1756 aA	0,1387 aA	0,1571 a
	Completo	0,0801 aB	0,1685 bA	0,1243 b
	-Ca	0,1065 aB	0,2030 aA	0,1547 a
	Completo	0,1073 aB	0,2173 bA	0,1623 b
	-Mg	0,0881 aB	0,3161 aA	0,2021 a
	Completo	0,1292 aB	0,2747 aA	0,2019 a
	-S	0,0342 bB	0,2195 bA	0,1268 b
Alta	Completo	11,5744 bB	20,9191 bA	16,2467 b
	-N	36,0887 aB	76,3946 aA	56,2416 a
	Completo	4,6870 bB	19,6600 bA	12,1740 b
	-P	85,0310 aA	34,6630 aB	59,8470 a
	Completo	11,5744 bB	20,9192 aA	16,2468 b
	-K	26,3105 aA	19,6118 aB	22,9612 a
	Completo	7,1258 aA	5,6552 bB	6,3890 b
	-Ca	7,8506 aA	7,2528 aA	7,5517 a
	Completo	29,0756 aA	5,6522 aB	17,3639 a
	-Mg	29,1768 aA	5,8986 aB	17,5377 a
	Completo	4,7221 aB	39,6271 aA	22,1746 a
	-S	8,6402 aA	6,0609 bB	7,3505 b

Valores seguidos pela mesma letra não diferem entre si ao nível de 5% de probabilidade. Letras maiúsculas correspondem a comparação entre variedades e minúsculas entre tratamentos de deficiência.

TABELA 9 - Resumo da análise de variância do Experimento 2.

	Causa de Variação	F	
		Baixa concentração	Alta concentração
-N	Variedade	3,32ns	148,79**
	Stress	27,28**	174,73**
	Concentração	80,61**	302,50**
	Var. den. cpto.	370,80**	41,73**
	Var. den. -N	273,95**	762,09**
	Stress den. IAC 164	230,05**	1121,92**
	Stress den. IAC 899	508,70**	219,08**
-P	Variedade	1449,87**	25,89**
	Stress	3972,61**	216,50**
	Concentração	15,39**	64,31**
	Var. den. cpto.	0,72ns	9,92*
	Var. den. -P	2542,51**	112,29**
	Stress den. IAC 164	435,29**	10,72*
	Stress den. IAC 899	4661,12**	307,46**
-K	Variedade	159,53**	80,15**
	Stress	104,16**	7,03ns
	Concentração	70,22**	257,94**
	Var. den. cpto.	281,09**	39,26**
	Var. den. -K	3,66ns	7,65*
	Stress den. IAC 164	20,68*	0,19ns
	Stress den. IAC 899	360,33**	10,94*

TABELA 9 - Resumo da análise de variância do Experimento 2.

	Causa de Variação	F	
		Baixa concentração	Alta concentração
-Ca	Variedade	385,14**	9,57**
	Stress	12,01**	8,48**
	Concentração	186,80**	180,97**
	Var. den. cpto.	78,72**	8,00*
	Var. den. -Ca	93,78**	1,31ns
	Stress den. IAC 164	7,71*	8,03*
	Stress den. IAC 899	4,51ns	1,64ns
-Mg	Variedade	692,44**	130,34**
	Stress	22,16**	0,06ns
	Concentração	203,62**	93,10**
	Var. den. cpto.	107,36**	118,38**
	Var. den. -Mg	461,58**	116,92**
	Stress den. IAC 164	68,37**	0,96ns
	Stress den. IAC 899	2,59ns	0,01ns
-S	Variedade	1576,11**	50,66**
	Stress	624,99**	43,35**
	Concentração	528,97**	76,83**
	Var. den. cpto.	802,35**	119,16**
	Var. den. -S	1301,09**	0,65ns
	Stress den. IAC 164	168,91**	111,15**
	Stress den. IAC 899	499,88**	1,51ns

** significativo ao nível de 1% de probabilidade

* significativo ao nível de 5% de probabilidade

ns não significativo

TABELA 10 - Parâmetros de cinética de absorção radicular de fósforo em arroz sob deficiência acentuada de macronutrientes (baixa concentração externa de P).

Variedade	Pré-tratamento (deficiência)	Vmax ($\mu\text{gP} \times \text{g}^{-1} \text{ ms raiz} \times \text{h}^{-1}$)	Km (M)	r
IAC 164	Completo	0,2457	$4,89 \times 10^{-6}$	0,9253**
	-N	1,2534	$21,75 \times 10^{-6}$	0,9368**
IAC 899	Completo	0,0850	$5,21 \times 10^{-6}$	0,9481**
	-N	1,8633	$8,63 \times 10^{-6}$	0,9442**
IAC 164	Completo	0,2419	$5,19 \times 10^{-6}$	0,9022**
	-P	1,6380	$4,71 \times 10^{-6}$	0,9478**
IAC 899	Completo	0,7052	$13,99 \times 10^{-6}$	0,9828**
	-P	2,2831	$8,92 \times 10^{-7}$	0,8395**
IAC 164	Completo	0,2457	$4,89 \times 10^{-6}$	0,9253**
	-K	0,6072	$13,29 \times 10^{-6}$	0,8826**
IAC 899	Completo	0,0850	$5,21 \times 10^{-6}$	0,9481**
	-K	6,5070	$99,70 \times 10^{-6}$	0,8590**
IAC 164	Completo	1,1458	$12,21 \times 10^{-6}$	0,9671**
	-Ca	1,9649	$19,37 \times 10^{-6}$	0,9662**
IAC 899	Completo	1,2327	$33,05 \times 10^{-6}$	0,9824**
	-Ca	0,3881	$14,64 \times 10^{-6}$	0,9540**
IAC 164	Completo	1,1458	$12,21 \times 10^{-6}$	0,9671**
	-Mg	0,8150	$7,33 \times 10^{-6}$	0,8506**
IAC 899	Completo	0,6226	$16,66 \times 10^{-6}$	0,9649**
	-Mg	0,3081	$11,42 \times 10^{-6}$	0,9492**
IAC 164	Completo	0,6045	$2,81 \times 10^{-6}$	0,9555**
	-S	1,9164	$27,10 \times 10^{-6}$	0,9868**
IAC 899	Completo	0,7053	$13,99 \times 10^{-6}$	0,9828**
	-S	0,0616	$11,24 \times 10^{-6}$	0,9012**

** Significativo ao nível de 1% de probabilidade

TABELA 11 - Parâmetros de cinética de absorção radicular de fósforo em arroz sob deficiência acentuada de macronutrientes (alta concentração externa de P).

Variedade	Pré-tratamento (deficiência)	$\mu\text{g P x g}^{-1}$	Vmax ms raiz x h ⁻¹	Km (M)	r
IAC 164	Completo		34,2071	$1,96 \times 10^{-3}$	0,9512**
	-N		383,7883	$17,55 \times 10^{-3}$	0,9907**
IAC 899	Completo		41,0115	$9,85 \times 10^{-3}$	0,9850**
	-N		84,0843	$5,39 \times 10^{-3}$	0,9497**
IAC 164	Completo		32,3384	$1,82 \times 10^{-3}$	0,9532**
	-P		54,2665	$1,64 \times 10^{-3}$	0,9339**
IAC 899	Completo		9,1899	$3,79 \times 10^{-3}$	0,9460**
	-P		130,3220	$1,14 \times 10^{-3}$	0,9528**
IAC 164	Completo		34,2071	$1,96 \times 10^{-3}$	0,9512**
	-K		453,4452	$79,18 \times 10^{-3}$	0,9945**
IAC 899	Completo		41,0115	$9,85 \times 10^{-3}$	0,9850**
	-K		109,2129	$12,19 \times 10^{-3}$	0,9906**
IAC 164	Completo		41,6107	$16,34 \times 10^{-3}$	0,9321**
	-Ca		12,2676	$2,95 \times 10^{-3}$	0,9256**
IAC 899	Completo		14,9769	$5,82 \times 10^{-3}$	0,8889**
	-Ca		26,0190	$6,36 \times 10^{-3}$	0,9659**
IAC 164	Completo		41,6107	$16,34 \times 10^{-3}$	0,9321**
	-Mg		9,6360	$1,65 \times 10^{-3}$	0,9634**
IAC 899	Completo		72,7002	$5,31 \times 10^{-3}$	0,9847**
	-Mg		82,2242	$8,54 \times 10^{-3}$	0,9923**
IAC 164	Completo		75,5938	$4,00 \times 10^{-3}$	0,9689**
	-S		10,6808	$2,24 \times 10^{-3}$	0,9772**
IAC 899	Completo		8,3114	$3,14 \times 10^{-3}$	0,9059**
	-S		48,8599	$21,90 \times 10^{-3}$	0,9704**

** Significativo ao nível de 1% de probabilidade

4.2.2. Deficiência de nitrogênio

A deficiência de nitrogênio provocou um aumento na absorção de fósforo por ambas as variedades tanto sob baixa como sob alta concentração externa de P.

HUMPHRIES (1956) observou uma correlação positiva entre a absorção de N, P e K com os teores de açúcares redutores em raiz de cevada analisando dados de trabalho anterior (HUMPHRIES, 1951). Esses resultados foram confirmados em um experimento com absorção de potássio onde os teores de açúcar das raízes diferiram através da variação no suprimento de N para as plantas, pelo sombreamento e pela adição de sacarose à solução. O autor obteve maiores teores de carboidratos na raiz e conseqüentemente maior absorção iônica através da redução do nível de N na planta. Maiores teores de carboidratos na raiz devido à deficiência de nitrogênio também foram notados por EATON & RIGLER (1945) em raízes de algodão, por VOSE & BREESE (1964), MINOTTI & JACKSON (1970) e LEE (1978) em raízes de milho. NAIDO & STEINKE (1978) observaram correlação entre os teores de carboidratos em absorção de P em Eragrostis curvula.

Por outro lado, há evidências que revelam uma relação entre absorção e translocação de fósforo com a adubação nitrogenada (COLE et alii, 1963 e RILEY & BARBER, 1971) embora o mecanismo responsável por esse fato não tenha ainda sido compreendido. Nos últimos anos tem-se acentuado o consenso de que essa relação se deve a um aumento na síntese de metabólitos nitrogenados, com conseqüente aumento no giro de NADH e ATP acoplados às reações de absorção de fósforo (THIEN & McFEE, 1970 e TABER & McFEE, 1972 e 1974). Em arroz, FORNASIERI FILHO (1982) observou menores teores foliares de P na variedade IAC 47 com aplicação de doses crescentes de nitrogênio. Portanto a deficiência de nitrogênio

FIGURA 5 - Efeito da deficiência acentuada de nitrogênio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P. (A).

FIGURA 6 - Efeito da deficiência acentuada de nitrogênio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P.

FIGURA 7 - Efeito da deficiência acentuada de nitrogênio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 8 - Efeito da deficiência acentuada de nitrogênio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P.

pode induzir deficiência de fósforo e conseqüentemente maior absorção desse nutriente quando apenas esse nutriente é fornecido.

Com relação aos parâmetros de cinética de absorção foram observados sob baixa concentração externa de P aumentos em K_m e V_{max} nas plantas que sofreram deficiência de nitrogênio. Sob alta concentração externa de P foram observados aumentos em V_{max} e K_m na variedade IAC 899.

Embora o aumento no valor de K_m implique em menor afinidade do carregador pelo ion e conseqüentemente menor absorção, nos casos em que o valor de K_m aumentou, houve aumentos maiores em V_{max} provocando dessa forma uma maior absorção de P.

4.2.3. Deficiência de fósforo

A deficiência de fósforo provocou um aumento na absorção do mesmo em ambas as variedades tanto sob baixa como sob alta concentração externa de P.

Quando o suprimento de fósforo é restabelecido as plantas deficientes absorvem esse nutriente mais rapidamente que as plantas controle, bem supridas em P. Esse fato tem sido confirmado por diversos autores em diferentes culturas: BOUMA (1967) em trevo subterrâneo; BARBER (1972), CARTWRIGHT (1972), CLARKSON et alii (1978) e LEFEBVRE & GLASS (1982) em cevada e EDWARDS & BARBER (1972) em soja.

McLACHLAN (1980a) observou o aumento de atividade de fosfatase em raízes de plantas de trigo submetidas à deficiência de fósforo e McLACHLAN & DE MARCO (1982) observaram uma correlação negativa entre atividade de fosfatase em raízes e teor total de P na planta. McLACHLAN (1980b) observou também diferenças entre cultivares em relação à ativi -

FIGURA 9 - Efeito da deficiência acentuada de fósforo na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 10 - Efeito da deficiência acentuada de fósforo na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P.

FIGURA 11 - Efeito da deficiência acentuada de fósforo na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 12 - Efeito da deficiência acentuada de fósforo na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P.

dade de fosfatase e correlacionou essa atividade com a capacidade de absorção de fósforo por essas plantas.

Segundo MENGEL & KIRKBY (1982) as fosfatases participam do processo de absorção iônica através da liberação do ion do complexo com o carregador ativado após atravessar a membrana vegetal. A fosfatase separa o grupo fosfato do complexo com o carregador e dessa maneira o carregador perde a afinidade pelo ion que é liberado no citoplasma.

Além disso o transporte iônico através da membrana é controlado pela atividade de enzimas do grupo das ATPases sendo a atividade dessas enzimas ativada pelo baixo nível de fósforo no interior da célula entre outros fatores. Por conseguinte, plantas deficientes em P, absorvem esse nutriente mais rapidamente quando o suprimento do mesmo é restabelecido.

Com relação aos parâmetros de cinética de absorção as plantas deficientes em P mostraram maiores valores de V_{max} e menores de K_m quando comparadas com as plantas do tratamento completo. Isto ocorreu tanto sob alta como sob baixa concentração externa de P. Redução nos valores de K_m devida à deficiência de P foi observada em cevada por CARTWRIGHT (1972) e LEE (1982). Aumento nos valores de V_{max} nessa situação foram observados por BARBER (1972) e LEE (1982) em cevada, por ANGHINONI & BARBER (1980) em milho e EDWARDS & BARBER (1976) e VILELA & ANGHINONI (1984) em soja.

4.2.4. Deficiência de potássio

A deficiência de potássio promoveu um aumento na absorção de fósforo nas duas variedades quando submetidas a baixa concentração

externa de P. Sob alta concentração externa de P esse aumento foi verificado apenas na variedade IAC 899.

HUMPHRIES (1951) observou maior absorção de P em plantas de cevada submetidas a baixo nível de potássio. Segundo o autor essa maior absorção está ligada a maiores níveis de açúcares redutores nas plantas deficientes.

Com relação aos parâmetros cinéticos de absorção de P foram verificados aumentos nos valores de V_{max} e de K_m nas plantas deficientes de K quando comparadas com as do tratamento completo.

Segundo NIELSEN & BARBER (1978) qualquer aumento no valor de K_m significa redução na eficiência de absorção de nutrientes. Entretanto as mudanças em V_{max} tiveram maior efeito na taxa de absorção de P que aumentou nessa situação. Segundo VILELA & ANGHINONI (1984) as mudanças em V_{max} têm maior efeito na taxa de absorção. No entanto para a variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P o aumento em K_m foi tão acentuado que atenuou o efeito do aumento em V_{max} não ocorrendo nesse caso aumento na absorção de P.

4.2.5. Deficiência de cálcio

A deficiência de cálcio não provocou alteração na absorção de P pela variedade IAC 899 e promoveu um aumento na absorção de P pela variedade IAC 164 tanto sob alta como sob baixa concentração externa de P.

Deficiência de cálcio pode induzir deficiência de K. Isto foi demonstrado por VIETS (1944), KAHN & HANSON (1957), JACOBSON et alii (1960) e EPSTEIN (1961). Embora o efeito da deficiência de cálcio

FIGURA 13 - Efeito da deficiência acentuada de potássio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 14 - Efeito da deficiência acentuada de potássio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P.

FIGURA 15 - Efeito da deficiência acentuada de potássio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 16 - Efeito da deficiência acentuada de potássio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P.

na absorção de fósforo não tenha sido tão acentuado como no caso da deficiência de potássio, esse aumento pode ser explicado pelo menor teor de açúcares nas raízes de plantas deficientes. Segundo PITMAN et alii (1971) plantas com baixo teor salino contêm altos níveis de açúcares. Devido a esses altos níveis de açúcares as plantas com baixo teor salino apresentam maior absorção iônica que as demais.

Por outro lado, LEGGET et alii (1965) observaram que a adição de cloreto de cálcio à solução de fosfato promoveu um aumento da taxa de absorção de fósforo por raízes de cevada.

Conclui-se daí que a deficiência de cálcio pode provocar um decréscimo na absorção de fósforo e portanto plantas deficientes em cálcio absorvem mais fósforo quando apenas esse nutriente é fornecido, quando comparadas com plantas supridas com cálcio.

Com relação aos parâmetros de cinética de absorção a variedade IAC 164 apresentou maiores valores de V_{max} e K_m em plantas deficientes de cálcio e sob baixa concentração externa de P. Sob alta concentração externa de P embora tenha havido redução no valor de V_{max} houve uma redução mais acentuada no valor de K_m resultando em ambos os casos maior absorção de P.

A variedade IAC 899 apresentou sob baixa concentração externa de P redução nos valores de V_{max} e K_m e sob alta concentração externa de P efeito inverso não resultando em alterações na absorção de P.

4.2.6. Deficiência de magnésio

A deficiência de magnésio promoveu um aumento na absorção de fósforo apenas na variedade IAC 164 sob baixa concentração externa

FIGURA 17 - Efeito da deficiência acentuada de cálcio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 18 - Efeito da deficiência acentuada de cálcio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P.

FIGURA 19 - Efeito da deficiência acentuada de cálcio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 20 - Efeito da deficiência acentuada de cálcio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P.

de P. Nos demais casos a absorção foi semelhante à do tratamento completo.

Sob baixa concentração externa de P, a variedade IAC 164 apresentou maior capacidade de absorção desse nutriente enquanto que sob alta concentração externa de P, a variedade IAC 899 se sobressaiu.

Diferenças entre variedades com relação à capacidade de absorção de fósforo tem sido observada por diversos autores: MALAVOLTA et alii (1982); MALAVOLTA et alii (1983), SINHA et alii (1980) e FAGERIA & BARBOSA FILHO (1981) e FORNASIERI FILHO (1982).

A função do magnésio como "carregador" de fósforo tem sido citada por vários autores: LOURENÇO (1967), LOURENÇO et alii (1968), EMMERT (1982 e 1984), CROCOMO & MALAVOLTA (1964). O magnésio atua como ativador de ATPase de membrana, enzima envolvida no processo de absorção iônica. Portanto, plantas deficientes de magnésio apresentam também deficiência de fósforo. A presença desses dois nutrientes P e Mg na solução usada para medir a absorção de P resultou em maior absorção de P em plantas com deficiência de magnésio.

Com relação aos parâmetros de cinética de absorção foram observadas reduções nos valores de V_{max} e K_m nas duas variedades sob baixa concentração externa de P e deficiência de magnésio. Embora a redução em K_m provoque aumento na absorção iônica a redução no valor de V_{max} na variedade IAC 899 mascarou esse efeito.

Sob alta concentração externa de P a deficiência de magnésio provocou redução em K_m e V_{max} na variedade IAC 164 e aumento nos valores desses parâmetros na variedade IAC 899, não resultando em alteração na absorção de fósforo quando comparada com o tratamento completo.

FIGURA 21 - Efeito da deficiência acentuada de magnésio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 22 - Efeito da deficiência acentuada de magnésio na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P.

FIGURA 23 - Efeito da deficiência acentuada de magnésio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 24 - Efeito da deficiência acentuada de magnésio na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P.

4.2.7. Deficiência de enxofre

A deficiência de enxofre provocou redução na absorção de fósforo pelas duas variedades quando submetidas a baixa concentração externa de P. Sob alta concentração externa de P, apenas a variedade IAC 164 mostrou redução na absorção.

Redução na absorção de P provocada por deficiência de enxofre foi observada também por LEE (1982). A deficiência de enxofre provoca decréscimo na concentração de carboidratos solúveis que seriam a principal fonte de energia para a absorção do ânion fosfato. EAGLE & EATON (1951) observaram menores teores de carboidratos solúveis em plantas de algodão deficientes de enxofre. Resultados semelhantes foram observados por RENDIG et alii (1976) em milho. Embora esse decréscimo seja mais acentuado na parte aérea, ele ocorre também na raiz (RENDIG & McCOMB, 1959).

Com relação aos parâmetros de cinética de absorção de fósforo foram observados aumentos nos valores de K_m e V_{max} na variedade IAC 164 e decréscimos em V_{max} e K_m na variedade IAC 899, sob baixa concentração externa de P. Na variedade IAC 164 o aumento em K_m foi bem mais acentuado que o aumento em V_{max} provocando portanto decréscimo na absorção de P. Já na variedade IAC 899 o decréscimo em V_{max} foi bem mais acentuado que o decréscimo em K_m resultando também em menor absorção iônica.

Sob alta concentração externa de P a variedade IAC 164, quando deficiente de S, mostrou valores menores de K_m e V_{max} não resultando em alteração na absorção. Já para a variedade IAC 899 apesar do acréscimo em V_{max} pela deficiência de S o decréscimo na afinidade do ion pelo carregador (maior K_m) resultou em menor absorção iônica.

FIGURA 25 - Efeito da deficiência acentuada de enxofre na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 26 - Efeito da deficiência acentuada de enxofre na absorção de fósforo pela variedade IAC 164 sob alta concentração externa de P.

FIGURA 27 - Efeito da deficiência acentuada de enxofre na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob baixa concentração externa de P.

FIGURA 28 - Efeito da deficiência acentuada de enxofre na absorção de fósforo pela variedade IAC 899 sob alta concentração externa de P.

O teor de carboidratos solúveis parece ser um dos principais fatores que afetam a absorção iônica pois a mesma foi aumentada sob condições que propiciam maiores teores de açúcares (deficiência de N, P, K, Ca e Mg). Na deficiência de S, que provoca redução no teor de carboidratos da planta, a absorção de P foi diminuída. Além desses, outros fatores também afetaram a absorção porém de modo menos acentuado.

5. CONCLUSÕES

Foram observadas diferenças significativas na absorção de fósforo pelas duas variedades de arroz, uma de sequeiro e outra irrigada, quando submetidas a dois pré-tratamentos (deficiência incipiente e acentuada) e depois colocadas na presença de várias concentrações do elemento em questão.

A deficiência incipiente causou menor alteração nos parâmetros cinéticos (K_m e V_m) que a carência acentuada.

A resposta aos pré-tratamentos não foi sempre a mesma quando as plantas absorviam P fornecido em baixa e alta concentração.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACOSTA, A.V.R.; CARNAUBA, B.A.A.; CIARELLI, D.M.; FRAZÃO, D.A.C.; PRADO, H. do; BERGAMASCHI, O.; MORTATTI, J.; ROSSETO, R. & MALAVOLTA, E. Estudos sobre a nutrição mineral do arroz. XXIV. Absorção e redistribuição do radiofósforo nas variedades L-45, Dourado Precoce e Penatie. An. Esc. Supr. Agric. "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 40:945-983, 1983.
- ALGARSWAMY, G.; TANG, V.R.; FRISSEL, M.J.; LANDELOOT, H. & RINGDET, A. Analysis of response curves increase phosphate concentration in groundnut plants. In: IAEA - Isotopes and radiation in soil plant relationship including forestry. Anais, Vienna, IAEA. p.87-94, 1972.
- ALBERDA, T. The influence of some external factors on growth and phosphate uptake of maize plants of different salt conditions. Rec. Trav. bot. neerl., Amsterdam, 41:541-601, 1948.
- ANGHINONI, I.; BALIGAR, V.C. & BARBER, S.A. Growth and uptake rates of P, K, Ca and Mg in Wheat. Journal of Plant Nutrition, Washington, 3 (9):923-933, 1981.
- ANGHINONI, I. & BARBER, S.A. Phosphorus influx and growth characteristic of corn roots as influenced by phosphorus supply. Agron. J., Madison, 72:685-688, 1980.

ANUÁRIO ESTATÍSTICO DO BRASIL - 1985. Rio de Janeiro, IBGE, v.46, 1986.

BARAIBAR, A.; VILAMIL, J.; FIORI, M.F. & MARCONDES, R.F. Cinética de absorção de radiofósforo em arroz (*Oryza sativa* L.) e feijão (*Phaseolus vulgaris*): efeito das concentrações de fósforo e da presença de outros íons na solução de absorção. Piracicaba, CENA, ESALQ, 1985. 72p. (Relatório apresentado à disciplina "Avaliação da fertilidade do solo e do estado nutricional" ao curso de Pós-Graduação em Energia Nuclear Aplicada à Agricultura).

BARBER, D.A. Dual isotherms for the absorption of ions by the plant tissues. New Phytol., Oxford, 71:255-62, 1972.

BIELESKI, R.L. Effect of phosphorus deficiency on levels of phosphorus compound in *Spirodela*. Pl. Physiol., Lancaster, 43:1309-16, 1968.

BIELESKY, R.L. Phosphate pools, phosphate transport and phosphate availability. Annu. Rev. Plant Physiol., Palo Alto, 24:225-252, 1973.

BOUMA, D. Nutrient uptake and distribution in subterranean clover during recovery from nutritional stresses. 1- Experiment with phosphorus. Aust. J. Biol. Sci., Melbourne, 20:601-612, 1967.

BRADFIELD, G.; SOMERFIELD, P. MEYN; T. HOLBY; M. BABCOCK, D.; BRADLEY, D. and SEGEL, I.H. Regulation of sulfate transport in filamentous fungi. Pl. Physiol., Lancaster, 46:720-27, 1970.

BROYER, T.C. and HOAGLAND, D.R. Metabolic activities of roots and their bearing on the relation of upward movement of salts and water in plants. Am. J. Bot., Miami, 30:261-73, 1943.

- CARTER, O.G. & LATHWELL, D.J. Effects of temperature on orthophosphate absorption by excised roots. Plant Physiology, Lancaster, 42:1407-12, 1967.
- CARTWRIGHT, B. The effect of phosphate deficiency on the kinetics of phosphate by sterile excised barley roots, and some factors affecting the ion uptake efficiency of roots. Comm. Soil Sci. Pl. Anal., New York, 3:313-22, 1972.
- CLARKSON, D.T.; SANDERSON, J. & SCATTERGOOD, C.B. Influence of Phosphate-stress on phosphate absorption and translocation by various part of the root system of Hordeum vulgare L. (Barley). Planta, New York, 139:47-53, 1978.
- COLE, C.V.; GRUNES, D.L.; PORTER, L.K. & OLSEN, S.R. The effects of nitrogen on short-term phosphorus absorption and translocation in corn (Zea mays L.). Proc. Soil Sci. Soc. Am., Madison, 27:671-674, 1963.
- CRAM, W.J. Negative feedback regulation of transport in cells. The maintenance of turgor, volume and nutrient supply. In: LUTTGE, U. & PITMAN, M.G., ed. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Berlin, Springer-Verlag, 1976. Vol.2, part A, p.284-316.
- CROCOMO, O.J. & MALAVOLTA, E. The uptake of radiophosphorus by barley plant as influenced by magnesium. Anais da E.S.A. "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 21:43-9, 1964.

- DATKO, A.H.; MUDD, S.H.; GIOVANELLI, J. & Mac NICOL, P.K. Sulfur containing compounds in Lemma perpusilla 6746 grown at a range of sulfate concentrations. Pl. Physiol., Lancaster, 62:629-36, 1978.
- EATON, F.M. & RIGLER, N.E. Effect of high intensity, nitrogen supply and fruiting on carbohydrate utilization by the cotton plant. Pl. Physiol., Lancaster, 20:380-411, 1945.
- EDWARDS, J.H. & BARBER, S.A. Phosphorus uptake rate of soybean roots as influenced by plant age, root trimming and solution P concentration. Agron. J., Madison, 68:973-975, 1976.
- EMMERT, F.H. Interactions of various cations on centripetal passage of phosphorus across intact roots. Jour. Plant Nut., Washington, 7(9): 1303-09, 1984.
- EMMERT, F.H. The steicheometry of interactions between phosphorus and nutrient cations. Jour. Plant Nut., Washington, 5(9):1171-76, 1982.
- EPSTEIN, E. Nutrição mineral de plantas. São Paulo, Ed. da Universidade de São Paulo, 1975. 344p.
- EPSTEIN, E. & C.E. HAGEN. A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. Pl. Physiol., Lancaster, 27:457-74, 1952.
- EPSTEIN, E. The essencial role of calcium in selective transport by plant cells. Plant Physiol., Lancaster, 36:437-44, 1961.
- ERGLE, D.R. & EATON, F.M. Sulphur nutrition of cotton. Pl. Physiol., Lancaster, 26:639-54, 1951.

- FAGERIA, N.K. Adubação e nutrição mineral da cultura de arroz. Goiânia, EMBRAPA/CNPAP, 1984. 341p.
- FAGERIA, N.K. & BARBOSA FILHO, M.P. Avaliação de cultivares de arroz para maior eficiência na absorção de fósforo. Pesq. Agropec. Bras., Brasília, 16(6):777-82, 1981.
- FAGERIA, N.K. Kinetics of phosphate absorption by intact rice plants. Aust. J. Agric. Res., East Melbourne, 25:395-400, 1974.
- FISHER, J.D.; D. HANSEN & T.K. HODGES. Correlation between ion fluxes and ion-stimulated adenosine triphosphate activity in plant roots. Pl. Physiol., Lancaster, 46:812-4, 1970.
- FORNASIERI FILHO, D. Efeito de N, P, K, S e Zn no desenvolvimento e composição mineral do arroz (Oryza sativa L.) cv. IAC 47 e 435. Piracicaba, ESALQ, 1982. 157p. (Tese de Doutorado).
- GLASS, A.D.M. Regulation of potassium absorption in barley roots. An allosteric model. Pl. Physiol., Lancaster, 58:33-7, 1976a.
- GLASS, A.D.M. The regulation of potassium influx into barley: an allosteric model. In: WARDLAW, I.F. & PASSIQUERA, J.B., Transport and transfer process in plants. New York, Academic Press, 1976. p.137 - 43.
- HAAG, H.P. & MALAVOLTA, E. Efeito de deficiências de macronutrientes no crescimento e composição química do cafeeiro cultivado em solução nutritiva. Rev. Cafe. Port., Lisboa, R 019, 1960.

- HAGEN, C.E. & H.T. HOPKINS. Ionic species in orthophosphate absorption by barley roots. Pl. Physiol., Lancaster, 30:193-9, 1955.
- HAI, T.V. & LAUDELOUT, H. Phosphate uptake by intact rice plants by the continuous flow method at low phosphat concentrations. Soil Sci., Madison, 101:408-17, 1966.
- HARRISON, S.J.; N.W. LEEP & D.A. PHIPPS. Calculation of kinetic constants for ion uptake studies: a comparison of methods in relation to their effects on data interpretation. Journal of Plant Nutrition, New York, 3(1/4):181-92, 1981.
- HOAGLAND, D.R. & D.I. ARNON. The water culture method for growing plants without soil. Calif. Agric. Expt. Sta. Cir., 1950.
- HOAGLAND, D.R. & T.C. BROYER. General nature of the process of salt accumulation by roots with description of experimental methods. Pl. Physiol., Lancaster, 11:471-507, 1936.
- HODGES, T.K. Ion absorption by plant roots. Adv. in Agron., New York, 25:163-207, 1973.
- HUMPHRIES, E.C. The absorption of ions by excised root systems. II. Observation on roots of barley grown in solutions deficient in phosphorus, nitrogen or potassium. J. Exp. Bot., Oxford, 2:344-79, 1951.
- HUMPHRIES, E.C. The relation between the rate of nutrient uptake by excised barley roots and their content of sucrose and reducing sugars. Ann. Bot., London, 20:411-7, 1956.

- JACOBSON, L.D.; MOORE, D.P. & HANNAPEL, J. Role of calcium in absorption of monovalent cations. Pl. Physiol., Lancaster, 35:352-58, 1960.
- JENSEN, P. and PETTERSSON, S. Allosteric regulation of potassium uptake in plant roots. Pl. Physiol., Lancaster, 42:207-13, 1978.
- JUNK, A. & BARBER, S.A. Plant age and the phosphorus uptake characteristics of trimmed and untrimmed corn root systems. Pl. Soil, Hague, 42:227-39, 1975.
- KAHN, J.S. & HANSON, J.B. The effect of calcium on potassium accumulation in corn and soybean root. Pl. Physiol., Lancaster, 32:312-17, 1957.
- LEE, R.B. Inorganic nitrogen metabolism in barley roots under poorly aerated conditions. J. Exp. Bot., Oxford, 29:693-708, 1978.
- LEE, R.B. Selectivity and kinetic of ion uptake by barley plants following nutrient deficiency. Ann. Bot., London, 50:429-444, 1982.
- LEFEBVRE, D.D. and GLASS, A.D.M. Regulation of phosphate influx in barley roots: effects of phosphate deprivation and reduction of influx with provision of orthophosphate. Pl. Physiol., Lancaster, 54:199 - 206, 1982.
- LEGGET, J.E.; GALLOWAY, R.A. & GAUCH, H.G. Calcium activation of orthophosphate absorption by barley roots. Pl. Physiol., Lancaster, 40: 897-902, 1965.

- LEIGH, R.A. and WINJONES, R.G. The effect of increased internal ion concentration on the ion uptake isotherms of excised maize root segments. J. Exp. Bot., Oxford, 24:787-95, 1973.
- LEONARD, R. & T.K. HODGES. Characterization of plasma membrane-association adenosine tri-phosphate activity of oat roots. Pl. Physiol. Lancaster, 52:6-12, 1973.
- LINEWEAVER, H. & BURK, D. The determination of enzyme dissociation constants. J. Amer. Chem. Soc., Easton, 56:658-66, 1934.
- MALAVOLTA, E.; VECCHIATO, A.F.; TAKAHASHI, H.W.; KLIEMAN, H.J.; AZEVEDO, J.A.; THOMAZI, M.D.; CARVALHO GENU, P.J. & LEÃO, S.R.F. Estudos sobre a nutrição mineral do arroz. XVI. Absorção radicular e foliar de radiofósforo por diversas variedades. An. Esc. Sup. Agric. "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 39:373-409, 1982.
- McLACHLAN, K.D. Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants. I. Assay Conditions and Phosphatase Activity. Aust. J. Agric. Res., East Melbourne, 31:429-40, 1980a.
- McLACHLAN, K.D. Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants. II. Variations Among Wheat Roots. Aust. J. Agric. Res., East Melbourne, 31:441-8, 1980b.
- McLACHLAN, K.D. Leaf acid phosphatase activity and the phosphorus status of field grown wheat. Aust. J. Agric. Res., East Melbourne, 33:453-64, 1982.

- McLACHLAN, K.D. & DE MARCO, D.G. Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants. III. Its relation to phosphorus garnering by wheat and a comparison with leaf activity as a measure of phosphorus status. Aust. J. Agric. Res., East Melbourne, 33:1-11, 1982.
- MENGEL, K. & KIRKBY, E.A. Principles of Plant Nutrition. 3rd. Edition. International Potash Institute, Berne, 1982. 655p.
- MINOTTI, P.I. & JACKSON, W. Nitrate reduction in the roots and shoots of wheat seedling. Planta, New York, 95:36-44, 1970.
- NASCIMENTO FILHO, V.F. Métodos de Determinação de Eficiência de Detecção em Cintilação Líquida e Efeito Cerenkov. Piracicaba, Centro de Energia Nuclear na Agricultura, 1977. 35p. (Boletim Didático).
- LOURENÇO, S. Absorção de fósforo por raízes destacadas de cevada (Hordeum vulgare) em presença de magnésio. Tese de mestrado. ESALQ, Piracicaba. 29p, 1967.
- LOURENÇO, S.; O.J. CROCOMO; I.R. NOGUEIRA & E. MALAVOLTA. Kinetics studies of phosphorus uptake by excised roots of barley in the presence of magnesium. An. Acad. Brasil. Ciênc., Rio de Janeiro, 40(2):171-179, 1968.
- MALAVOLTA, E.; FREIRE, F.M.; CASAGRANDE, J.C.; CARRETERO & STOLF, R.; PEDRAS, J.F.; DEMATTÉ, M.E.S.P.; PITELLI & POLITANO, W. Estudos sobre a nutrição mineral de sorgo granífero. VI. Absorção de fosfato por raízes destacadas de plantas de três variedades comerciais. Anais da E.S.A. "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 34:383-406, 1977.

- MALAVOLTA, E. Elementos de Nutrição Mineral de Plantas. São Paulo, Agrônômica Ceres, 1980. 251p.
- MALAVOLTA, E.; JOENCH, A.; SANSIGOLD, C.A.; MARTINS, D.; COSTA, E.F. ; GUERRINI, I.A.; FERREIRA, J.H.; PESSENDA, L.C.R.; TRIVELIN, R.C.O. ; OMAE, S. & CARVALHO, S.L.C. Estudos sobre a nutrição mineral de sorgo sacarino (Sorghum bicolor (L.) Moench) cv. Brands. II. Absorção e redistribuição do radiofósforo. Anais da E.S.A. "Luiz de Queiroz" , Piracicaba, 36:203-29, 1979.
- MALAVOLTA, E.; NOBREGA, C.; AZEREDO, D.F.; PEREIRA, H.H.G.; CARNEIRO, I. F.; LEITE, J.S.T.; CHAVES, J.C.D.; DANIEL, L.A.; BERTO, P.N.A.; RUFINO, L.; STIPP, S.R.C.; RAMOS, J.V.; CABRAL, C.P.; PAVAN, L.H.S.; DARRIO, L.A.; ANTONIOLLI, F.C. Estudos sobre a nutrição mineral do arroz. Efeitos das deficiências de macronutrientes nas variedades IAC 25 e IAC 47. Anais da E.S.A. "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 38:643 - 68, 1981.
- NAIDOO, G.; STEINKE, T.D. Effect of varying carbohydrate levels on the uptake and translocation of ^{32}P in Eragrostis curvula (Schrad.) Nees. Journal of South African Botany, Cape Tow, 45(3):231-41, 1978.
- NASSERY, H. Phosphate absorption by plants from habitats of different phosphate status. III. Phosphate fractions in the roots of intact plants. New Physiol., London, 70:949-51, 1971.
- NISSEN, P.; FAGERIA, N.K.; RAYAR, A.J.; HASSAN, M.M. & HAI, T.V. Multi-phasic accumulation of nutrients by plants. Physiol. Plant, Lancas - ter, 49:222-40, 1980.

- PITMAN, M.G.; MOWAT, J. & NAIR, H. Interactions of processes for accumulation of salt and sugar in barley plants. Aust. J. Biol. Sci., East Melbourne, 24:619-31, 1971.
- PREVEDELO, B.M.S.; COLMENAREZ, F.O.V.; FONTOURA, J.U.G.; VASCONCELLOS, L.A.B.C. Influência da concentração externa de fósforo e outros íons na absorção de radiofósforo pelo arroz (Oryza sativa L.) e feijoeiro (Phaseolus vulgaris L.). Piracicaba, ESALQ, 1985. 26 (Trabalho apresentado à disciplina "Avaliação da Fertilidade do Solo e Estado Nutricional" do Curso de Pós-Graduação em Energia Nuclear Aplicada à Agricultura).
- RENDIG, V.V. & McCOMB, E.A. Effect of nutritional stress on plant composition. I. The interaction of added nitrogen with varying sulfur supply. Proc. Am. Soc. Soil Sci., Madison, 23:377-80, 1959.
- RENDIG, V.V.; OPUTA, C. & McCOMB, E.A. Effects of sulphur deficiency on non protein nitrogen, soluble sugar and N/S ratios in young corn (Zea mays L.) plants. Pl. Soil, Hagues, 44:423-37, 1976.
- RILEY, D. & BARBER, S.A. Effect of ammonium and nitrate fertilization on phosphorus uptake as related to root-induced pH changes at the root-soil interface. Proc. Soil Sci. Soc. Am., Madison, 35:301-06, 1971.
- SANDERS, D. Control of Cl^- influx in Chara by cytoplasmic Cl^- concentration. J. Membrane Biol., New York, 52:51-60, 1980.

- SANTOS, A.J.R. dos; FRANÇA, A.F. de S.; FACHINELO, J.C. & BARBOSA FILHO, M.P. Absorção de radiofósforo por raízes destacadas de arroz (*Oryza sativa* L.). Piracicaba, ESALQ, 1984. 33p. (Trabalho apresentado à disciplina Nutrição Mineral de Plantas do Curso de Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas).
- SHONE, M.G.T. The initial uptake of ions by barley roots. II. Application of measurements on sorption of anions to elucidate the structure of the free space. J. Exp. Bot., Oxford, 17:89-95, 1966.
- SILVA, G.R. da; VIEGAS, I. de J.M.; BUENO, N.; LOPES, O.M.N. & BRINGEL, S.R.B. Absorção de radiofósforo (^{32}P) em arroz (*Oryza sativa* L.) variedade IAC 164. Piracicaba, ESALQ, 1984. 50p. (Trabalho apresentado à disciplina Nutrição Mineral de Plantas, do Curso de Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas).
- SING, D.P. & SING, J.N. Nitrogen and carbohydrate metabolism of Japanese mint as affected by phosphorus deficiency and seasonal variations. Pl. Physiol., Lancaster, 24:126-9, 1971.
- SINHA, S.B.; A.K. RASTOGI & J.P. MAHAJAN. Uptake of fertilizer phosphorus by three rice varieties in a vertisol. J. Nuclear Agric. Biol., New Delhi, 9:139-140.
- SMITH, I.K. Sulfate transport in cultured tobacco cells. Pl. Physiol., Lancaster, 55:303-7, 1975.
- TABER, H.G. & McFEE, W.W. Kinetic analysis of nitrogen influence on phosphate absorption by excised roots of monterrey pine seedlings. Forest Sci., Washington, 29:279-282, 1974.

- TABER, H.G. & McFEE, W.W. Nitrogen influence on phosphorus uptake by Pinus radiata seedlings. Forest Sci., Washington, 18:126-132, 1972.
- THIEN, S.J. & McFEE, W.W. Effect of nitrogen on phosphorus absorption and translocation in Zea mays. Proc. Soil Sci. Soc. Am., Madison, 34:87-90, 1970.
- THOIRON, A.; THOIRON, B. & THELLIER, M. Absorption du sulfate par la Riccia fluitans: effet des conditions antérieures de nutrition en sulfate. C.r. Acad. Sci., Paris, ser. D, 270:328-30, 1970.
- VIETS, F.G. Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. Pl. Physiol., Lancaster, 19:466-80, 1944.
- VILELA, L. & ANGHINONI, I. Morfologia do sistema radicular e cinética de absorção de fósforo em cultivares de soja afetados pela interação alumínio-fósforo. Rev. Bras. Ci. Solo, Campinas, 8:91-6, 1980.
- VOSE, P.B. & BREESE, E.L. Genetic variation in the utilization of nitrogen by ryegrass species Lolium perenne and Lolium multiflorum. Ann. Bot., London, 28:251-70, 1964.
- WINNE, D. Unstirred layer, source of biased Michaelis constant in membrane transport. Biochim. Biophys. Acta, New York, 298:27-31, 1973.