

CRESCIMENTO DO SISTEMA RADICULAR E CINÉTICA DA ABSORÇÃO DE FÓSFORO PELO TOMATEIRO AFETADOS POR CONCENTRAÇÕES DE FÓSFORO NA SOLUÇÃO NUTRITIVA¹

PAULO CEZAR REZENDE FONTES² e STANLEY A. BARBER³

RESUMO - Objetivou-se avaliar os efeitos de concentrações de P na solução nutritiva sobre o crescimento e características fisiológicas das raízes envolvidas na absorção de P pelo tomateiro *Lycopersicon esculentum* Mill. Cresceram-se seis plantas em solução nutritiva contendo concentrações iniciais de 48,5, 97, 194 e 388 μM de P até um dia antes da colheita, quando foram substituídas por outra contendo 20 ou 30 μM P. Com essas concentrações iniciais, estabeleceram-se as curvas de depleção de P, que foram utilizadas na determinação dos parâmetros de Michaelis-Menten. Com o aumento da concentração inicial de P, aumentaram-se o peso seco das plantas e a relação entre peso seco da parte aérea e da raiz. Os valores de I_{max} decresceram com o aumento da concentração de P nos tratamentos; entretanto, não foram significativamente afetados pela concentração de P na solução de depleção. Variações nos valores de K_M não foram estatisticamente significantes. O influxo líquido relativo de P aumentou com o decréscimo na concentração de P, principalmente em virtude do aumento nos valores de I_{max} . Conclui-se que, à medida que o suprimento de P é aumentado e as plantas contêm o suficiente P para o máximo desenvolvimento, a taxa de absorção de P tende a ser menor. Os resultados também indicam que a absorção de P depende da área de raiz exposta ao P.

Termos para indexação: parâmetros de Michaelis-Menten, *Lycopersicon esculentum*.

TOMATO ROOT GROWTH AND PHOSPHORUS ABSORPTION KINETICS BY TOMATO PLANTS AS AFFECTED BY PHOSPHORUS CONCENTRATION IN NUTRIENT SOLUTION

ABSTRACT - To evaluate the effects of P concentrations in nutrient solution on root growth and on root physiological characteristics involved in P uptake by tomato *Lycopersicon esculentum* Mill plants, six seedlings were grown in nutrient solution at initial concentrations of 48,5, 97, 194 and 388 μM P until one day before harvest. They were then transferred to solutions with P at 20 μM and 30 μM , and the depletion curves and Michaelis-Menten parameters were determined. Increases in the initial P concentration increased plant dry weight and shoot: root dry weight ratio. I_{max} values decreased with the increase in the concentration of P in the treatment solution; however, these were not significantly affected by P concentration in the depletion solution. Variation in K_M values were not statistically significant. The relative net P influx increased with decreased P concentrations in the nutrient solution, mainly due to increase I_{max} values. The conclusions were that as P supply increased and as the plant P contents are sufficient for maximum growth, the rate of P uptake tends to be lower. The results also indicate that total P uptake by tomato seedlings depends on the amount of root surface area exposed to P.

Index terms: phosphorus uptake, Michaelis-Menten parameters, *Lycopersicon esculentum*.

INTRODUÇÃO

Raízes de plantas crescidas com o mínimo suprimento de nutrientes absorveram, mais tarde, quando transferidas para um meio rico em K, maior quantidade de K do que plantas crescidas com generoso suprimento de nutrientes (Broyer & Hoagland 1943). Os autores teorizaram que a história nutricional da planta poderia afetar profundamente sua subsequente capacidade de absor-

ver fons. Desde então, diversos trabalhos têm sido publicados dando suporte àquelas observações, expandindo-as para a maioria dos outros nutrientes (Lee 1982). Há concordância nos trabalhos publicados por Cartwright (1972), Jungk (1974), Lefebvre & Glass (1982) de que, plantas crescidas em meio contendo P, têm reduzidas taxas de absorção de P, comparadas com as das plantas que tenham sido crescidas em ausência de P. Entretanto, razões de tal comportamento são divergentes entre os autores. Pitman (1976) e Anghinoni & Barber (1980) sugeriram que tal comportamento é devido a um aumento no número de sítios de absorção em plantas deficientes em P. É também possível, de acordo com Wild et al. (1979), que em

¹ Aceito para publicação em 4 de maio de 1984.

² Eng. - Agr., Ph.D., EPAMIG, Caixa Postal 216, CEP 36570 Viçosa, MG.

³ Professor de Agronomia, Purdue University, West Lafayette, In 47907.

plantas deficientes haja o mesmo número de sítios de absorção, porém, operando mais eficientemente. Um aumento na afinidade dos íons com os sítios de absorção, conforme indicado pelo decréscimo na constante de dissociação, é também citado como um importante efeito da deficiência de fósforo provocando uma mais alta taxa de absorção (Cartwright 1972 e Jungk 1974).

O objetivo do presente estudo foi o de avaliar os efeitos de concentração de P na solução nutritiva sobre o crescimento e subseqüentes efeitos sobre as características fisiológicas das raízes envolvidas na absorção de P pelo tomateiro.

MATERIAL E MÉTODOS

Sementes de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.), cultivar Knox, foram semeadas em vermiculita embebida com solução nutritiva de Hoagland sem P. Água deionizada foi adicionada ao meio, para manter adequado nível de umidade. Sete dias após a emergência, as plântulas foram transferidas para vasos contendo solução nutritiva. Seis plântulas uniformes foram transferidas para vasos contendo 2,5 litros de solução continuamente aerada e cuja composição encontra-se na Tabela 1. A fonte de P foi Ca (H₂PO₄)₂ · H₂O. A solução foi ajustada, diariamente, a pH 6.2 com NaOH ou HCl. Cada planta era suportada, nos vasos, por uma rolha de poliuretano em uma tampa de polietileno.

No primeiro experimento, a depleção foi conduzida com plântulas de 23 dias de idade as quais foram cresci-

das, durante 16 dias, em vasos contendo concentrações iniciais de 48,5, 97, 194 e 388 µM P. Um dia antes da colheita, as plantas foram transferidas para uma solução completa sem P. Vinte e quatro horas após, adicionou-se P às soluções. Metade do número de vasos recebeu P no nível 20 µM, e a outra metade, 30 µM. O experimento teve delineamento de blocos completamente casualizados e três repetições. Para determinar as curvas de depleção de P, retiraram-se amostras de solução, a cada 20 minutos, durante 10 horas. Após completar o período de depleção, as plantas foram colhidas e separadas em parte aérea e raízes. Determinou-se o peso das raízes frescas e o comprimento das mesmas (Tennant 1975). Em seguida, a parte aérea e raízes foram secas a 70°C e pesadas. Os tecidos foram moídos, digeridos em H₂SO₄-H₂O₂ e analisados para P (Jackson 1958).

Um segundo experimento foi conduzido com os mesmos quatro níveis de P, quatro repetições e somente 30 µM P na solução de depleção. A depleção de P nas soluções foi determinada como anteriormente. As concentrações de P em soluções, em ambos experimentos, foram determinadas colorimetricamente pelo método de Murphy & Riley (1962).

As curvas de depleção foram obtidas relacionando-se as concentrações de P na solução com o tempo. Os parâmetros envolvidos na absorção de P foram avaliados usando-se procedimento de Claassen & Barber (1974) modificado por Nielsen & Barber (1978), o qual permite determinar I_{max} , taxa máxima de influxo de P por unidade de raiz; K_m , a constante de Michaelis - Menten e C_{min} , a concentração de P na solução (C) quando o influxo = 0. O influxo de P (In), por área de raiz, por unidade de tempo, para cada concentração de P na solução, foi calculada pela equação: $In = I_{max} (C - C_{min}) / K_m +$

TABELA 1. Composição da solução nutritiva utilizada nos experimentos.

Sais	Solução estoque (g/litro)	ml da solução estoque/ litro da solução final
KNO ₃	101,1	5
Ca(NO ₃) ₂ · 4 H ₂ O	236,2	5
Mg SO ₄ · 7 H ₂ O	246,5	2
KCl	3,728	*
H ₃ BO ₃	1,546	
MnSO ₄ · H ₂ O	0,845	
ZnSO ₄ · 7 H ₂ O	0,575	
CuSO ₄ · 5 H ₂ O	0,125	
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ · 4 H ₂ O	0,0184	
Fe	**	

* 1 ml da solução estoque de micronutrientes foi adicionado a cada litro da solução final.

** Fe foi suprido adicionando-se 1 ml de uma solução estoque a cada litro da solução final. A solução estoque foi composta de 25 g de Fe NH₄(SO₄)₂ · H₂O mais 21,5 g de penta-acetato dietilenotriamino férrico de sódio (Sequestrene 330) por litro de água e continha 5 mg Fe/ml.

+ $(C - C_{\min})$. Calculou-se, também, o raio da raiz, r , utilizando-se a equação: $r = (PF/\pi L)^{1/2}$, onde PF foi o peso das raízes frescas, em grama, e L , o comprimento da raiz, em centímetro. Essa fórmula assume ser a gravidade específica da raiz igual à unidade, e que a raiz é cilíndrica na forma (Claassen & Barber 1974). A área de raiz, AR , foi calculada pela equação: $AR = 2\pi rL$.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Aumentando-se a concentração inicial de P na solução de 48,5 a 388 μM , aumentou-se o peso seco de planta (Tabela 2). O aumento foi mais acentuado entre 48,5 e 194 $\mu M P$. As plantas crescidas na solução, cuja concentração inicial era de 48,5 $\mu M P$, mostraram lesões necróticas, enquanto aquelas em 97 μM apresentaram folhas arroxeadas, típico sintoma de deficiência de P (Wilcox & Langston 1960). Não houve nenhum sintoma de deficiência de P nas soluções de 194 e 388 $\mu M P$. O peso seco das raízes aumentou com o aumento da concentração de P , sendo esse mais pronunciado de 48,5 a 97 $\mu M P$. A relação entre peso seco da parte aérea e o peso seco das raízes também aumentou com o incremento da concentração de fósforo, indicando que o crescimento da parte aérea responde mais a incrementos no suprimento de P do que o crescimento de raízes, ou que o crescimento de raízes é menos restringido por baixo teor de P do que o crescimento da parte aérea. Isso

concorda com observações de Locascio & Warren (1959) para o tomateiro e de Atkinson (1973) para diferentes espécies.

A área das raízes cresceu de 832 a 1890 cm^2 com o aumento na concentração de P , não havendo, contudo, diferenças significativas entre os níveis 194 e 388 $\mu M P$. Plantas que cresceram em altos níveis de P absorveram P da solução de depleção mais rápido do que as plantas que cresceram em baixos níveis (Fig. 1). Maior rapidez na absorção de P estava associada ao maior peso seco das plantas. Os valores de I_{\max} decresceram com o aumento na concentração de P na solução em que cresceram as plantas (Tabela 3); entretanto, eles não foram significativamente afetados pela concentração de P na solução de depleção. Aumento médio de 203% nos valores de I_{\max} foi observado para plantas crescidas em 48,5 $\mu M P$, comparado com o daquelas crescidas em 388 $\mu M P$. Concomitantemente, os valores da I_{\max} aumentaram e a concentração de P nos tecidos decresceu em 32% na parte aérea e 19% nas raízes (Tabela 2). Obtiveram-se relações lineares negativas quando se plotou I_{\max} contra as concentrações de P na parte aérea e raízes (Fig. 2). Estes resultados indicam que plantas deficientes em P podem absorver P numa mais alta taxa máxima do que plantas supridas com P .

TABELA 2. Efeito de concentrações de P nas soluções de crescimento e de depleção sobre as características da parte aérea e raízes do tomateiro.

Con. P na solução de crescimento	Conc. P. na solução de depleção	Peso seco		Conc. de P		Características da raiz		
		Parte aérea	Raiz	Parte aérea	Raiz	Raio	Compri- mento	Área
μM	μM	mg	mg	%	%	$cm \cdot 10^{-3}$	m	cm^2
48,5	20	1240	365	0,29	0,39	17,1	77,3	832
48,5	30	1140	371	0,32	0,42	17,0	82,8	884
97	20	2210	543	0,26	0,35	15,6	128,9	1268
97	30	2320	618	0,27	0,35	15,9	134,2	1345
194	20	3750	660	0,35	0,39	14,3	208,7	1876
194	30	3820	638	0,38	0,42	14,6	196,3	1769
388	20	3830	670	0,45	0,48	13,7	219,5	1890
388	30	3850	648	0,45	0,52	13,7	210,1	1828
DMS		0,71	70	0,035	0,054	1,57	12,7	152

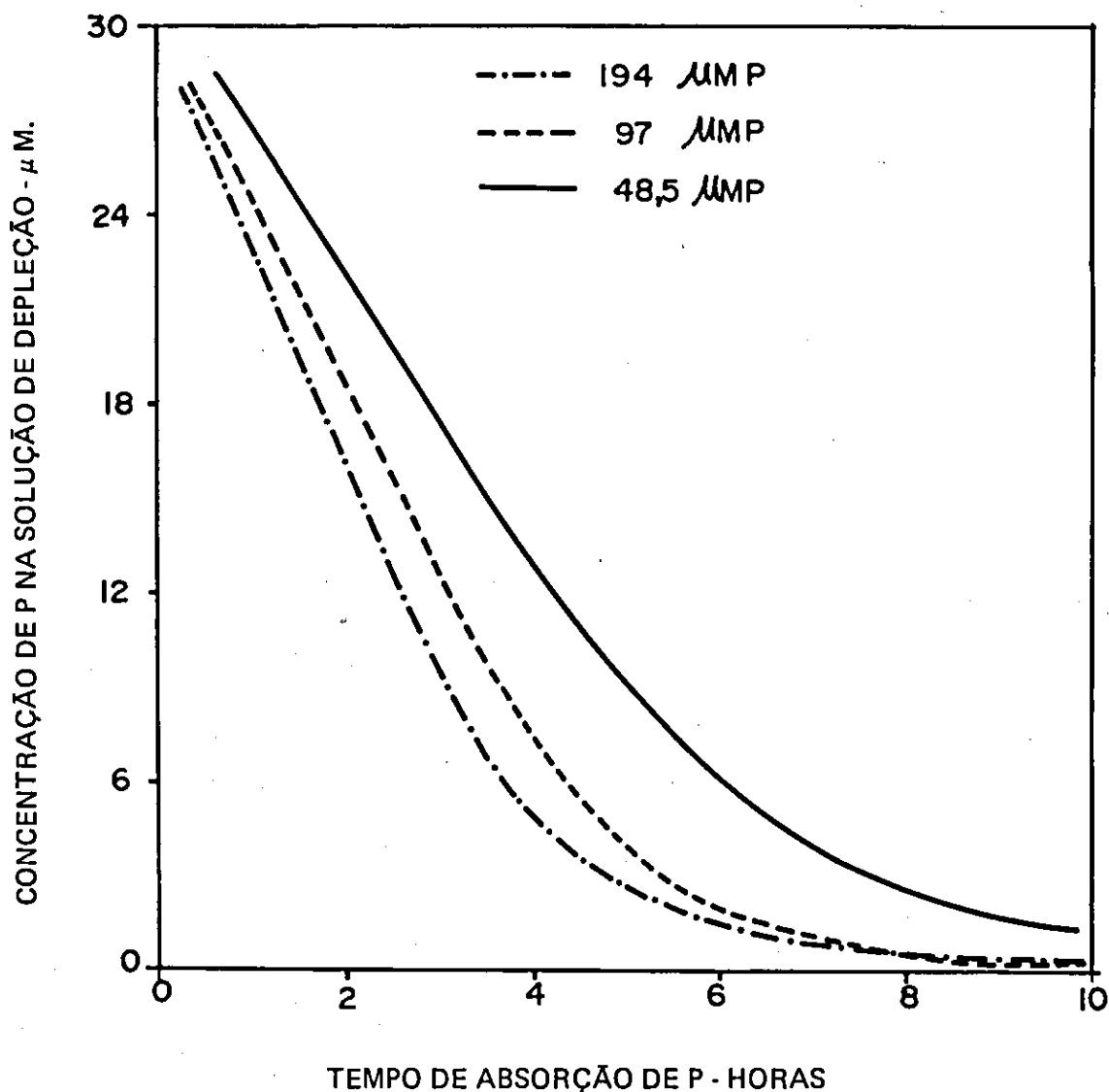


FIG. 1. Depleção de P por plantas de tomateiro crescidas anteriormente em diferentes concentrações de P.

TABELA 3. Efeito de concentrações de P nas soluções de crescimento e de depleção sobre os valores de I_{max} em picomoles $P \cdot cm^{-2} \cdot s^{-2}$.

Concentrações de P na solução de depleção	Concentração de P na solução de crescimento			
	48,5	97	194	388
	μM			
20	3,466 a	2,844 b	2,240 c	1,653 d*
30	3,601 a	2,850 b	2,277 c	1,820 c

* Médias na mesma linha seguidas por diferentes letras são significativamente diferentes ao nível de 5% de probabilidade.

CONCENTRAÇÃO DE P NA PARTE AÉREA - % (A)

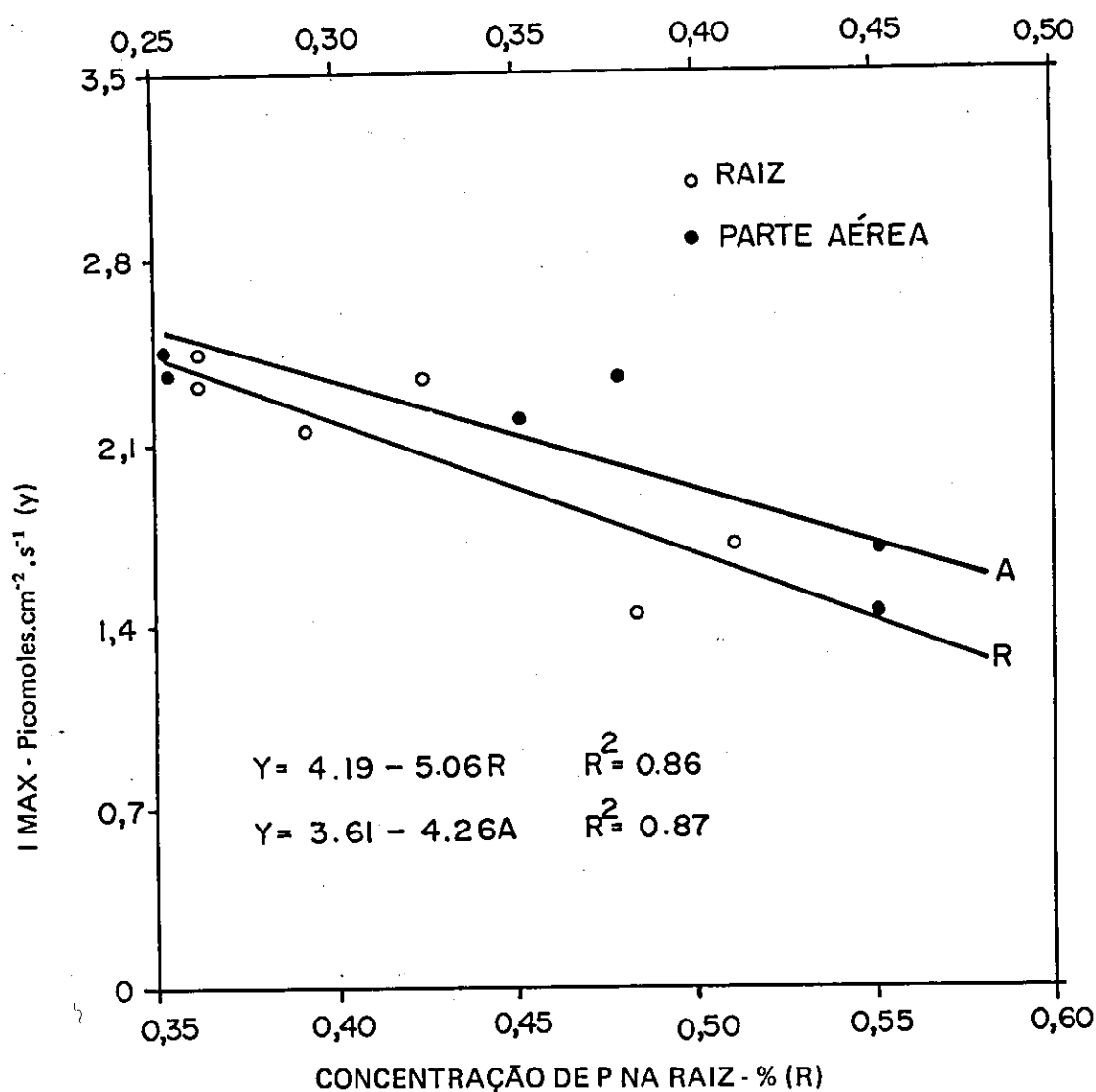


FIG. 2. Relação entre I_{\max} e concentrações de P na parte aérea e nas raízes de plantas de tomateiro.

Variações nos valores de K_M , 3,10 a 3,70 $\mu\text{M P}$, em virtude de diferentes concentrações iniciais de P na solução, não foram estatisticamente significativas. Isso leva à conclusão de que o teor de matéria seca e o estado nutricional do tomateiro em P não influenciaram a afinidade do carregador com os íons fosfato. Resultados de Lee (1982)

mostraram que I_{\max} foi fortemente influenciado pelo nível de suprimento de P, durante o crescimento das plantas com somente pequena variação nos valores de K_M . Modificações em I_{\max} puderam ser explicadas como conseqüências do aumento ou diminuição no número de sítios de transporte de P por unidade de peso de raízes. Isso pode

ter ocorrido através de taxas diferenciais de síntese e desintegração dos sítios de transporte, processos capazes de causarem relativamente lentas modificações na capacidade máxima de transporte das raízes. Poderia ser também atribuído à inativação alostérica, de variáveis proporções dos sítios de transporte, por um efector no citoplasma, com algumas evidências sugerindo que formas inorgânicas de P podem estar envolvidas (Lefebvre & Glass 1982).

Os valores de C_{min} foram baixos e não foram significativamente afetados pelos tratamentos; o valor médio de C_{min} foi $0,28 \mu\text{M P}$, variando de $0,20$ a $0,30 \mu\text{M P}$. Entretanto, o tempo para atingir C_{min} aumentou com o aumento da concentração de P na solução de depleção. Com $20 \mu\text{M P}$ foram necessárias, em média, 6 horas e 50 minutos para atingir C_{min} , enquanto, com $30 \mu\text{M P}$ na solução de depleção e $48,5, 97, 194$ e $388 \mu\text{M P}$ na solução de crescimento, C_{min} foi atingido em 10 horas e 10 minutos, 7 horas e 30 minutos, 8 horas e 20 minutos e 9 horas, respectivamente.

A combinação dos parâmetros I_{max} , K_M e C_{min} , obtidos para cada nível de P na solução, relacionada com a concentração de P na solução de depleção, forneceu o influxo de P por unidade de área de raiz por unidade de tempo, produzindo curvas do tipo de saturação cinética (Fig. 3). O influxo relativo de P aumentou com o decréscimo da concentração de P na solução. Em concordância com resultados de Cartwright (1972), Jungk (1974), Lefebvre & Glass (1982) e Lee (1982), é aparente que o contínuo crescimento de plantas em meio contendo P resultou em reduzidas taxas de absorção deste, comparadas com aquelas de plantas crescidas em meio não contendo esse íon. Pitman (1976), Anghinoni & Barber (1980) e Lee (1982) sugerem que tal comportamento é devido, em parte, a um aumento no número de sítios de absorção em plantas deficientes em fósforo. Também é possível que plantas deficientes em P apresentem o mesmo número de sítios de absorção, porém, operando mais eficientemente (Wild et al. 1979). Aumento na afinidade dos íons fosfato com os sítios de absorção, como indicado por um decréscimo na constante de dissociação aparente, é também um importante efeito da de-

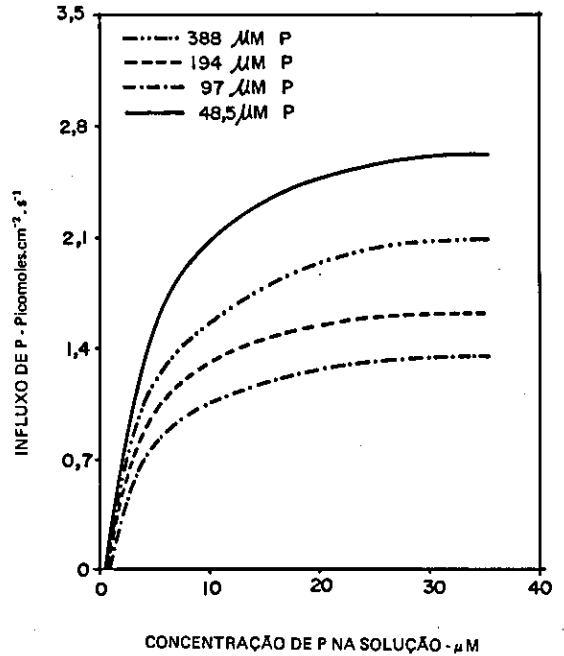


FIG. 3. Influxo de P em plantas de tomateiro crescidas em diferentes concentrações de P.

ficiência do P, acarretando altas taxas de absorção de P (Cartwright 1972, Jungk 1974). Nos presentes experimentos, o aumento na taxa de influxo de P, em plantas deficientes, foi relacionado com aumento do valor de I_{max} .

O maior influxo de P, por unidade de área de raiz, com decrescentes concentrações de P em solução, permitiu que plantas, crescendo em condições de baixo suprimento de P, acumulassem mais peso seco por unidade de P absorvido. Por exemplo, plantas crescendo em 97 a $388 \mu\text{M P}$ produziram 355 e 219 mg de peso por grama de P absorvido, respectivamente. A quantidade de P absorvida pelas plantas, neste estudo, foi positivamente correlacionada com a área da raiz (Fig. 4).

Dos resultados foi possível concluir que com o aumento do suprimento de P, sendo o conteúdo de P suficiente para o máximo desenvolvimento da planta, a taxa de absorção de P tende a decrescer. Os resultados também indicam que a absorção de P por plântulas de tomateiro depende da área da raiz recebendo P.

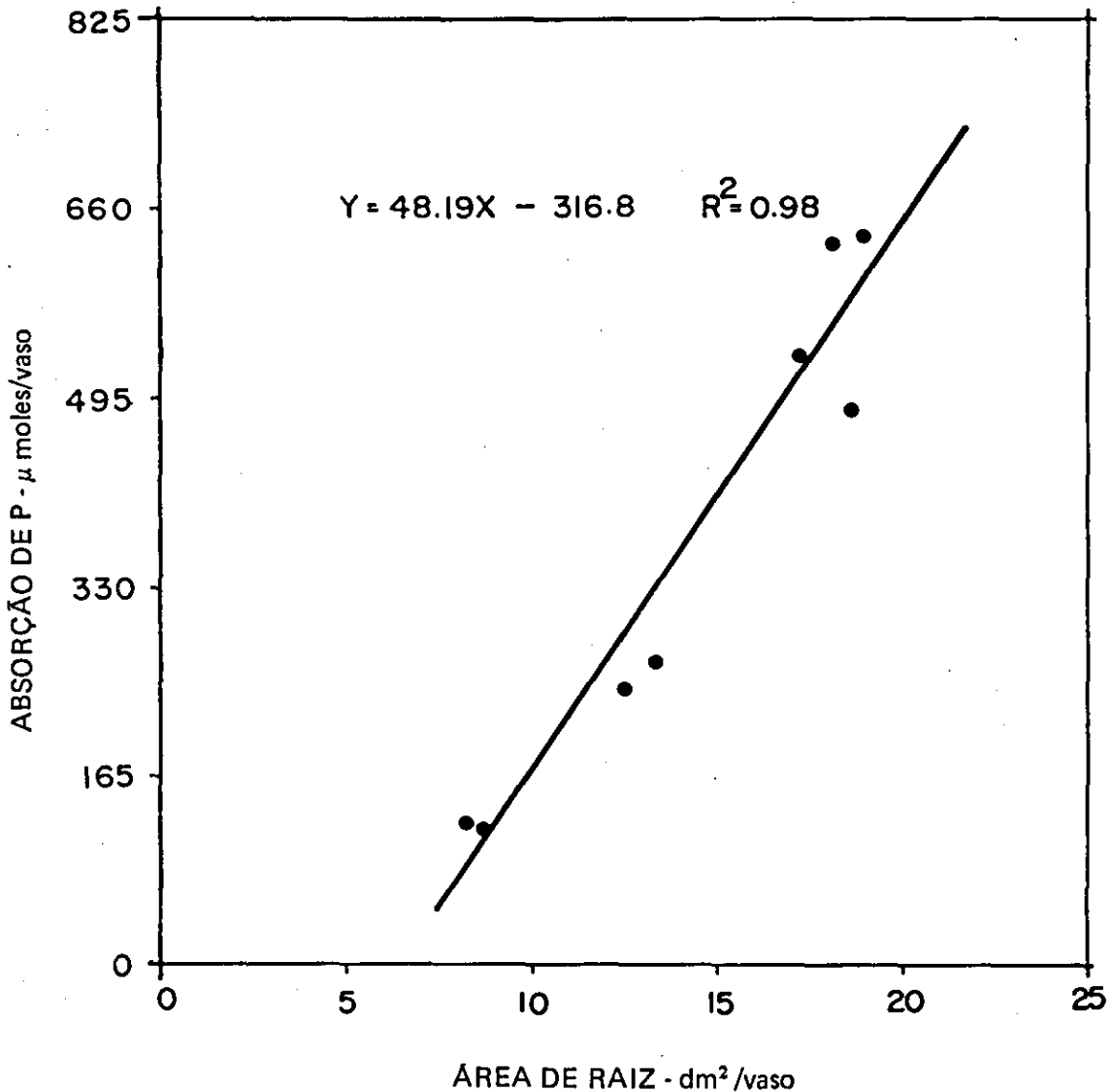


FIG. 4. Relação entre área de raiz e absorção de P por plantas de tomateiro.

REFERÊNCIAS

- ANGHINONI, I. & BARBER, S.A. Phosphorus influx and growth characteristics of corn root as influenced by P supply. *Agron. J.*, 72:685-8, 1980.
- ATKINSON, D. Some general effects of P deficiency on growth and development. *New Phytol.*, 72:101-11, 1973.
- BROYER, T.C. & 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.*, 30:261-73, 1943.
- CARTWRIGHT, B. The effect of phosphate deficiency on the kinetics of phosphate absorption by sterile excised barley roots, and some factors affecting the ion efficiency of roots. *Soil Sci. Plant Analysis*, 3: 313-22, 1972.
- CLAASSEN, N. & BARBER, S.A. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. *Plant Physiol.*, 54:564-68, 1974.
- JACKSON, M.L. *Soil Chemical Analysis*. New Jersey, Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, 1958.

- JUNGK, A. Phosphate uptake characteristics of intact root systems in nutrient solution as affected by plant species, age and P supply. In: INTERNATIONAL COLLOQUIUM IN PLANT ANALYSIS AND FERTILIZER PROBLEMS, 7, Hannover, Germany, 1974. Proceedings... p.185-96.
- LEE, R.B. Selectivity and kinetics of ions uptake by barley plants following nutrient deficiency. *Ann. Bot.*, 50:429-49, 1982.
- LEFEBVRE, D.D. & GLASS, A.D.M. Regulation of phosphate influx in barley roots: effects of phosphate deprivation and reduction of influx with provision of orthophosphate. *Physiol. Plant*, 54:199-206, 1982.
- LOCASCIO, S.J. & WARREN, G.F. Growth pattern of the roots of tomato seedlings. *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 74:494-9, 1959.
- MURPHY, J. & RILEY, J.D. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chem. Acta*, 27:31-6, 1962.
- NIELSEN, N.E. & BARBER, S.A. Differences between genotypes corn in the kinetics of P uptake. *Agron. J.*, 70:695-8, 1978.
- PITMAN, M.G. Ion uptake by plant roots. In: LUTTGE, U. & PITMAN, M.G. eds. *Encycl. Pl. Physiol. New Series*. Berlin, Verlag, 1976. v.2, part B, p.95-128.
- TENNANT, D. A test of a modified line intersect method of estimating root length. *J. Ecol.*, 63:995-1001, 1975.
- WILCOX, G.E. & LANGSTON, R. Effects of starter fertilization on early growth and nutrition of direct-seeded and transplanted tomatoes. *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 75:584-94, 1960.
- WILD, A.; WOODHOUSE, P.J. & HOPPER, M.J. A comparison between the uptake of K by plants from solution of constant potassium concentration and during depletion. *J. Exp. Bot.*, 30:697-704, 1979.