

ESTUDOS SOBRE A CINÉTICA DE ABSORÇÃO DO FÓSFORO PELO
ARROZ (*Oryza sativa* L.) E PELO FEIJOEIRO
(*Phaseolus vulgaris* L.)*

A. Baraibar**
J. Villamil**
M.F. Fiore**
R.F. Marcondes**
T. Muraoka***
C.P. Cabral***
M.L. Malavolta***
E. Malavolta***

RESUMO

Objetivando caracterizar os efeitos das diferentes concentrações de fósforo e da presença de outros íons na cinética de absorção de radiofósforo, foram conduzidos ensaios em solução nutritiva, em condições ambientais controladas. Foram empregadas raízes destacadas de ar-

* Recebido para publicação em 30/10/87.
Trabalho da disciplina LEN 807, Curso de Pós-Graduação em Energia Nuclear na Agricultura, ano 1985.
Parte do contrato FEALQ/FINEP.

** Estudantes de Pós-Graduação, CENA, USP, Piracicaba, SP.

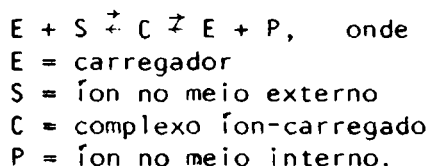
*** CENA, USP, Piracicaba, SP.

arroz e feijão para os estudos com diferentes concentrações de fósforo no meio (10^{-7} M até 5×10^{-2} M) e para avaliar as interações promovidas por Mg^{+2} , Al^{+3} , K^{+} , NH_4^{+} , $N-NO_3^{-}$, N-uréia no mecanismo de absorção por períodos de uma hora e meia a duas horas. Em plantas inteiras de arroz procurou-se avaliar os efeitos da presença de Mg e/ou alumínio na absorção e transporte de fósforo quando variava a concentração externa (1 ppm, 5 ppm, 10 ppm e 20 ppm) por um período de 17 horas.

Foi constatado um mecanismo duplo de absorção com as duas fases seguindo a cinética simples de Michaelis-Menten, e com ponto de transição entre $1-50 \times 10^{-5}$. A transformada de dados segundo Hofstee adaptou-se melhor à interpretação dos dados experimentais. Feijão foi mais eficiente na absorção que arroz para a primeira fase (maior V_{max}). Alumínio apresentou efeito estimulatório nítido na absorção de fósforo, promovendo porém, a fixação do ânion na raiz quando consideradas as concentrações mais baixas. Em concentrações altas de P, este último efeito não foi evidenciado. Magnésio não promoveu maior absorção, nem maior transporte do que K^{+} ; o mesmo aconteceu com as diferentes formas de nitrogênio. Ureia poderia ter um efeito depressivo maior, embora não significativo. Discutem-se os prováveis mecanismos envolvidos nestas respostas.

INTRODUÇÃO

A partir dos trabalhos de EPSTEIN (1953) tem tido aceitação bastante generalizada a teoria segundo a qual os íons seriam absorvidos com ajuda de íon carregado, o processo sendo semelhante à cinética da atividade enzimática proposta por Michaelis & Menten no início do século:



A relação entre concentração externa de íon e velocidade de absorção obedece à equação de uma hipérbole equilátera:

$$n = V_{\max} \frac{|s|}{|s| + K_m} \quad \text{em que}$$

v = velocidade de absorção

s = concentração iônica externa

V_{\max} = velocidade máxima de absorção

K_m = constante de Michaelis = medida da afinidade do íon pelo carugada.

Padrão p'c

Quando se tem uma ampla faixa de variação na concentração externa do íon é frequente observar-se graficamente a presença de duas isotermas (EPSTEIN & LEGGETT, 1954; MALAVOLTA et alii, 1977). A primeira corresponderia ao mecanismo I operando em baixas concentrações com valores baixos de K_m (= alta afinidade) e de V ; no mecanismo II há valores altas de K_m e V .

Para NISSEN (1971, 1974) o sistema seria multifá-

sico, correspondendo a várias fases de uma mesma isoterma. Uma única estrutura básica localizada no plasmalema estaria envolvida no processo, sofrendo variações de informação na função de concentração externa, mediante um mecanismo de regulações alostérica.

Com base nos conceitos de NISSEN (1971), HODGES (1973) e LEONARD & HODGES (1973) sugeriram um modelo cooperativo que admite que o carregador seja composto de subunidades de tal modo que quando o íon se liga a uma determinada subunidade, provocaria alterações conformacionais nas subunidades seguintes aumentando ou diminuindo suas afinidades sendo isto visualizado pela tendência sigmoidal ou hiperbólica do gráfico velocidade versus concentração do substrato. NISSEN (1977) rejeitou o modelo de absorção cooperativo tanto quanto o modelo duplo de absorção.

Fatores

Níveis altos de alumínio no meio precipitam o P no espaço livre aparente (CLARKSON, 1969) resumindo assim o processo ativo de absorção (RANDALL & VOSE, 1963; MALAVOLTA et alii (1976). Além disso diminui o transporte para a parte aérea. Por outro lado, níveis baixos de Al, neutralizando cargas negativas na parede celular, facilitam a absorção de H_2PO_4 (RAGLAND & CULEMAN, 1962, FRANKLIN, 1971)

O nitrogênio na forma de NH_4^+ e NO_2^- muitas vezes estimula a absorção do P (THIEN & McPÉE, 1970; LEONCE & MILLER, 1966; RIBEIRO, 1982). O transporte a longa distância e radial é facilitado pelo N amoniacal (EMMERT, 1984).

EMMERT (1984) não encontrou efeito de K nem na absorção e nem no transporte do P.

LOURENÇO (1969) mostrou que o Mg^{+2} até a concentração de 5×10^{-5} M aumentava a absorção do fósforo o qual caía com concentrações maiores. A concentração externa de magnésio aumentou V não influenciando Km.

Objetivos

No intento de esclarecer os mecanismos de absorção de fósforo em plantas de feijão e arroz, o presente trabalho propõe-se alcançar os seguintes objetivos:

Estudar a cinética de absorção do fósforo por raízes destacadas de arroz e feijão variando a concentração de fósforo na solução;

Conhecer os efeitos da presença de ions: Al^{3+} , Mg^{+2} , $N-NH_4^-$, $N-NO_3$, N-uréia, K^+ no meio, na absorção de fósforo por raízes destacadas de arroz e feijão;

Verificar as interações do Al^{3+} e Mg^{+2} na absorção e translocação de fósforo por plantas inteiras de arroz.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécies Utilizadas

Para todos os experimentos foram utilizadas plantas de feijão (*Phaseolus vulgaris*) da variedade Carioca e plantas de arroz (*Oryza sativa* L.) de sequeiro da variedade IAC 25 cultivadas em solução nutritiva.

Obtenção de Plantas e Raízes Destacadas

As sementes de feijão e arroz foram previamente desinfectadas com uma solução de hipoclorito de sódio diluído (10%) durante 5 minutos e seguidamente lavadas com água destilada. Posteriormente foram distribuídas em bandejas de plástico contendo uma camada de vermiculita de aproximadamente 5 cm de espessura umedecida com $\text{CaSO}_4 \cdot 10^{-4}$, usando-se uma bandeja para cada espécie e 300 sementes por bandeja.

Quando as plantinhas tinham 5-10 cm de altura foram transplantadas para bandejas de plástico com 30 litros de capacidade contendo a solução de Hoagland e Arnon (1950) nº 2 diluída 5 vezes, sendo mantidas em arejamento constante até uma altura aproximada aos 15 cm de altura, momento no qual foram utilizadas para os ensaios.

Procedimento para os Estudos de Absorção de Radiofósforo com Raízes Destacadas e Plantas Inteiras

Para os experimentos com raízes destacadas de arroz e feijão, foram colocadas as soluções indicadas nas Tabelas 1 e 2, em frascos de 200 ml, deixando por último a solução que contém p^{32} . Ligou-se o sistema de arejamento assegurando um borbulhamento lento e constante.

As plantinhas de arroz e feijão foram cortadas à altura do solo e a raiz, feita um novelo, colocada dentro de frascos com as diferentes soluções. Anotou-se o tempo de início contabilizando o tempo de absorção (90 ou 120 minutos dependendo do tipo de experimento).

Transcorrido o prazo pré-determinado desligou-se o arejamento e as raízes foram lavadas cuidadosamente com água destilada por três vezes.

Tabela 1. Soluções utilizadas no ensaio "cinética de absorção de fósforo em raízes destacadas de arroz e feijão".

Tratamento	Concentração M NaH ₂ PO ₅ (1)
1	10 ⁻⁷
2	5 × 10 ⁻⁷
3	10 ⁻⁶
4	2,5 × 10 ⁻⁶
5	5,0 × 10 ⁻⁶
6	7,5 × 10 ⁻⁶
7	10 ⁻⁵
8	5 × 10 ⁻⁴
9	1 × 10 ⁻³
10	5 × 10 ⁻³
11	10 ⁻²
12	5 × 10 ⁻²

100 ml solução indicada + 1 ml MgSO₄ 2 × 10⁻² M
+ 1 ml solução NaH₂ P³² O₄ livre de carregador.

Tabela 2. Soluções utilizadas no ensaio "Efeitos da presença de K^+ , Al^{+3} , Mg^{+2} e diferentes fontes de nitrogênio na solução, na absorção de fósforo por raízes destacadas de arroz e feijão"

Tratamento	Soluções
1	100 ml NaH_2PO_4 10^{-4} M 1 ml $MgSO_4$ 2×10^{-2} M 1 ml $NaH_2P_3O_6$
2	50 ml NaH_2PO_4 2×10^{-4} M 1 ml $MgSO_4$ 2×10^{-2} M 1 ml $NaH_2P_3O_6$ 1 ml uréia 10^{-1} M 47 ml água
3	50 ml NaH_2PO_4 2×10^{-4} M 1 ml $MgSO_4$ 2×10^{-2} M 1 ml $NaH_2P_3O_6$ 1 ml $(NH_4)_2SO_4$ 10^{-1} M 47 ml água
4	50 ml NaH_2PO_4 2×10^{-4} M 1 ml $MgSO_4$ 2×10^{-2} M 1 ml $NaH_2P_3O_6$ 1 ml NH_4NO_3 10^{-1} M 47 ml água
5	50 ml NaH_2PO_4 2×10^{-4} M 1 ml $MgSO_4$ 2×10^{-2} M 1 ml $NaH_2P_3O_6$ 1 ml KCl 10^{-1} M 47 ml água
6	50 ml NaH_2PO_4 2×10^{-4} M 1 ml $MgSO_4$ 2×10^{-2} M 1 ml $NaH_2P_3O_6$ 1 ml $AlCl_3$ 2×10^{-2} M 47 ml água
7	50 ml NaH_2PO_4 2×10^{-4} M 1 ml $NaH_2P_3O_6$ 1 ml $AlCl_3$ 2×10^{-2} M 48 ml água
8	50 ml NaH_2PO_4 2×10^{-4} M 1 ml $NaH_2P_3O_6$ 49 ml água

As raízes lavadas e dentro do frasco foram levadas a secar a estufa a 70-80°C, determinou-se o peso da matéria seca.

Para determinar a quantidade de fósforo (^{32}P) absorvida, foram preparados extratos nítrico-perclórico completando o volume de 10 ml com água destilada. Retirou-se uma amostra de 1 ml, depois de seco, foi levado a um contador Geiger-Müller com janela de mica para determinação da radioatividade.

A contagem de referência foi obtida transferindo-se uma alíquota a solução NaH_2PO_4 para cubetas que, após secar foram levadas ao contador Geiger-Müller.

Para os experimentos com plantas inteiras foram utilizados vasos de 1 litro de capacidade colocando primeiramente 500 ml de água destilada, posteriormente as soluções indicadas na Tabela 3 e completando finalmente o volume a um litro. Foram escolhidas plantas de arroz, inteiras, selecionadas por bom vigor e desenvolvimento, sendo que o procedimento de condução do experimento foi similar ao descrito para raízes destacadas, variando simplesmente o tempo de absorção que foi de 17 horas.

Cálculo para a Quantidade de Fósforo Absorvida

Para a estimativa de fósforo absorvido pelas raízes destacadas de feijão e arroz ou translocada para a parte aérea em plantas de arroz, assume-se que a quantidade total absorvida ($\mu\text{moles/g.m.s. do material}$) é proporcional à atividade de ^{32}P detectada após o período de absorção. A quantidade de fósforo absorvida é obtida pela fórmula:

$$P = \frac{\text{Cr P}}{\text{Mr As}} \quad (1)$$

onde P = quantidade de fósforo absorvida no tempo, considerado em μ moles de P/grama de matéria seca (μ moles P/g.m.s.);

Cr = número de cpm em Mr gramas de matéria seca de raízes ou parte aérea;

P = concentração total de fósforo da solução no início da absorção (μ moles de P/100 ml);

As = atividade específica da solução (cpm/ml).

Cr é obtido a partir das contagens dos extratos preparados corrigidos quanto à radiação de fundo (BG).

Cinética de Absorção de Fósforo em Função de Diferentes Concentrações Fornecidas

Neste experimento usaram-se raízes destacadas de arroz e feijão utilizando soluções de absorção com diferentes concentrações de NaH_2PO_4 (ver Tabela 1). O período de absorção foi de 120 minutos. Utilizaram-se quatro repetições por tratamento e por espécie. Os resultados deste experimento serviram para o estudo da cinética de absorção.

Foram feitas comparações entre as diferentes concentrações, assim como entre as espécies para cada concentração.

Para a interpretação do processo de absorção, os dados foram transformados segundo HOFSTEE (1952) e LINEWEAVER & BURK (1934) indicados pelas equações 2 e 3 respectivamente.

$$v = V_{\max} - K_m \frac{v}{S} \quad (2)$$

$$\frac{1}{v} = \frac{1}{V_{\max}} + \frac{K_m}{V_{\max}} \cdot \frac{1}{S} \quad (3)$$

sendo v = velocidade de absorção
 V_{max} = velocidade de absorção máxima
 K_m = constante de Michaelis & Mentem
 S = concentração de P da solução.

Tabela 3. Soluções utilizadas no ensaio "Efeito do Mg^{+2} e Al^{+3} na absorção e translocação de fósforo em plantas de arroz".

Tratamentos	ppm		
	P ¹	Mg ²	Al ³
1	1	0	0
2	5	0	0
3	10	0	0
4	20	0	0
5	1	24	0
6	5	24	0
7	10	24	0
8	20	24	0
9	1	0	12
10	5	0	12
11	10	0	12
12	20	0	12
13	1	24	12
14	5	24	12
15	10	24	12
16	20	24	12

¹ $NaH_2PO_4 \cdot H_2O$ 4.45 g/litro. Usou-se 1 ml - 5 ml - 10 ml - 20 ml/litro.

² $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ 2.46 g/100 ml. Usou-se 1 ml/litro.

³ $AlCl_3 \cdot 6H_2O$ 10.6 g/100 ml. Usou-se 1 ml/litro.

A equação 2 corresponde à equação linear tipo $Y = a + bx$, sendo que na equação (3) Y será igual a $1/v$ e x igual a $1/S$.

As constantes cinéticas V_{max} e K_m foram deduzidas da transformação que melhor estimou o comportamento dos dados.

Efeito do K^+ , Al^{+3} , Mg^{+2} e Diferentes Fontes de Nitrogênio na Solução, na Absorção de Fósforo por Raízes Destacadas de Arroz e Feijão

Neste experimento usaram-se raízes destacadas de arroz e feijão colocadas em soluções de absorção com inclusão de diferentes íons (Tabela 2), visando determinar as interações sinérgicas ou antagônicas que ocorrem no mecanismo de absorção do fósforo. O período de absorção foi de 120 minutos com quatro repetições por tratamento.

Os dados foram analisados segundo um esquema inteiramente casualizado, fazendo-se comparações entre as espécies.

Efeito do Mg^{+2} e Al^{+3} na Absorção e Translocação de Fósforo em Plantas de Arroz

Utilizaram-se plantas inteiras de arroz desenvolvidas e colocadas por um período de 17 horas em soluções de absorção com diferentes concentrações de Al^{+3} e Mg^{+2} (Tabela 3) visando determinar os efeitos destes cátions no mecanismo de absorção e translocação de fósforo.

Os dados foram analisados segundo um esquema fatorial $4 \times 2 \times 2$ com três repetições para raiz e parte aérea separadamente.

Com a informação obtida de planta inteira foram feitas determinações da velocidade de absorção em função das variáveis concentração e presença de cátions na solução.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Cinética de Absorção de Fósforo em Raízes Destacadas de Arroz e Feijão em Função da Concentração

Para as duas espécies estudadas, a absorção de fósforo de soluções em diversas concentrações de NaH_2PO_4 são apresentadas na Tabela 4 com respectiva análise estatística e resultado final na Tabela 5. Para estudo da cinética de absorção, os dados experimentais foram colocados em gráficos: a) $\mu\text{moles P}^{32}/\text{gms}/120'$ versus concentração de P ($\mu\text{moles}/100 \text{ ml}$) como indicados na Figura 1 e 2; e b) empregando-se a transformação de HOFSTEE (1952) nas Figuras 3 e 4.

Pelos dados apresentados na Tabela 5 verificou-se que, o feijão Carioca apresentou maior absorção de fósforo, significativa estatisticamente ao nível de 5%, para a maioria das concentrações empregadas, principalmente a referida nas baixas concentrações até 10^{-3} M . A partir de $5 \times 10^{-3} \text{ M}$ as duas espécies não diferem significativamente na absorção de fósforo.

MALAVOLTA *et alii* (1982) em variedades de arroz encontraram diferenças significativas na absorção de radiofósforo a partir de altas concentrações. NOGGLE & FRIED (1960) relatam maior taxa de absorção de fósforo nas gramíneas (painço e cevada) que nas leguminosas (alfafa).

Tabela 4. Micromoles de ^{32}P absorvidos por raízes destacadas de arroz e feijão em diversas concentrações de NaH_2PO_4 na solução externa. Tempo de absorção: 2 horas.

Espécies	Concentração (M)	Micromoles $^{32}\text{P/g.m.s.}$				Média
		R_1	R_2	R_3	R_4	
Arroz	10^{-7}	0,027	0,026	0,035	0,038	0,0315
	5×10^{-7}	0,067	0,091	0,105	0,134	0,0993
	10^{-6}	0,215	0,151	0,246	0,164	0,1940
	$2,5 \times 10^{-6}$	0,196	0,250	0,184	0,441	0,2680
	$5,0 \times 10^{-6}$	0,468	0,389	0,444	0,416	0,4290
	$7,5 \times 10^{-6}$	0,350	0,327	0,235	0,489	0,3510
	10^{-5}	0,398	0,398	0,440	0,506	0,4360
	$5,0 \times 10^{-4}$	6,990	6,597	6,353	5,968	6,4770
	10^{-3}	12,449	10,503	6,171	4,695	8,4550
	5×10^{-3}	27,577	18,250	22,943	19,822	22,1480
Feijão	10^{-2}	26,497	21,172	25,111	27,665	25,1110
	5×10^{-2}	176,918	145,380	73,412	47,754	110,8660
	10^{-7}	0,056	0,031	0,034	0,038	0,0448
	5×10^{-7}	0,347	0,179	0,281	0,280	0,2720
	10^{-6}	0,377	0,328	0,551	0,429	0,4220
	$2,5 \times 10^{-6}$	1,469	1,017	0,962	0,885	1,0830
	$5,0 \times 10^{-6}$	1,317	1,337	1,203	1,904	1,4400
	$7,5 \times 10^{-6}$	2,492	2,754	2,178	0,681	2,0260
	10^{-5}	1,778	1,449	0,624	2,028	1,0200
	5×10^{-4}	21,094	26,995	27,068	18,668	22,8060
Feijão	10^{-3}	17,834	15,894	7,863	6,264	11,9640
	5×10^{-3}	19,624	33,198	29,085	27,348	27,3140
	10^{-2}	34,778	27,218	24,136	41,056	31,7920
	5×10^{-2}	11,233	94,650	120,475	91,31	94,4680

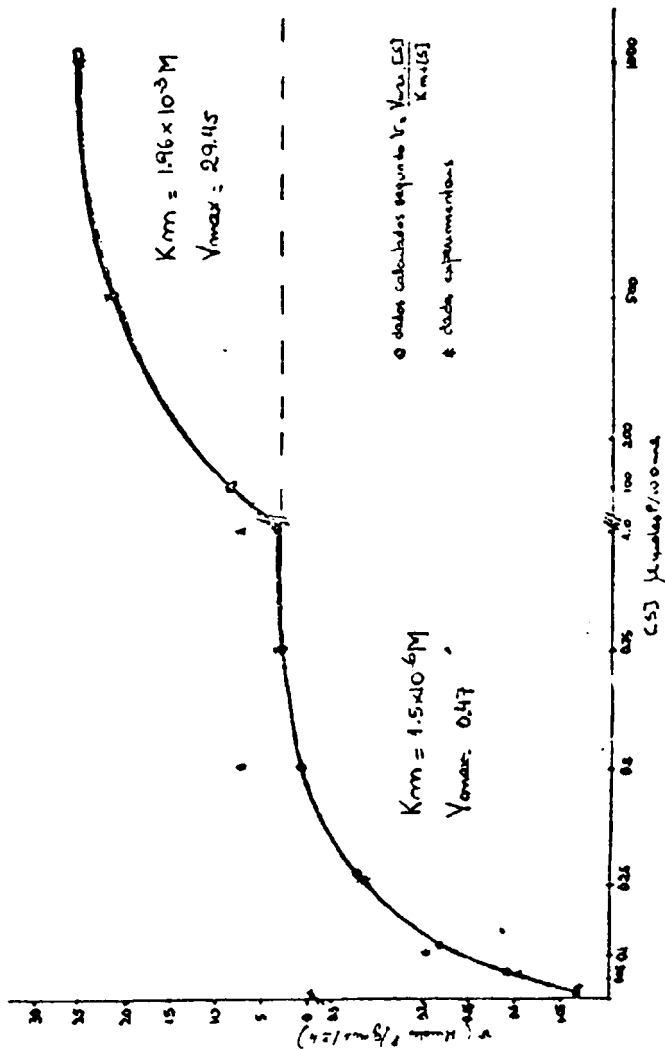


Figura 1. Velocidade de absorção, v, de fósforo pelas raízes destacadas de arroz (Oryza sativa, cv. IAC-25) em função da concentração de $H_2PO_4^-$ na solução

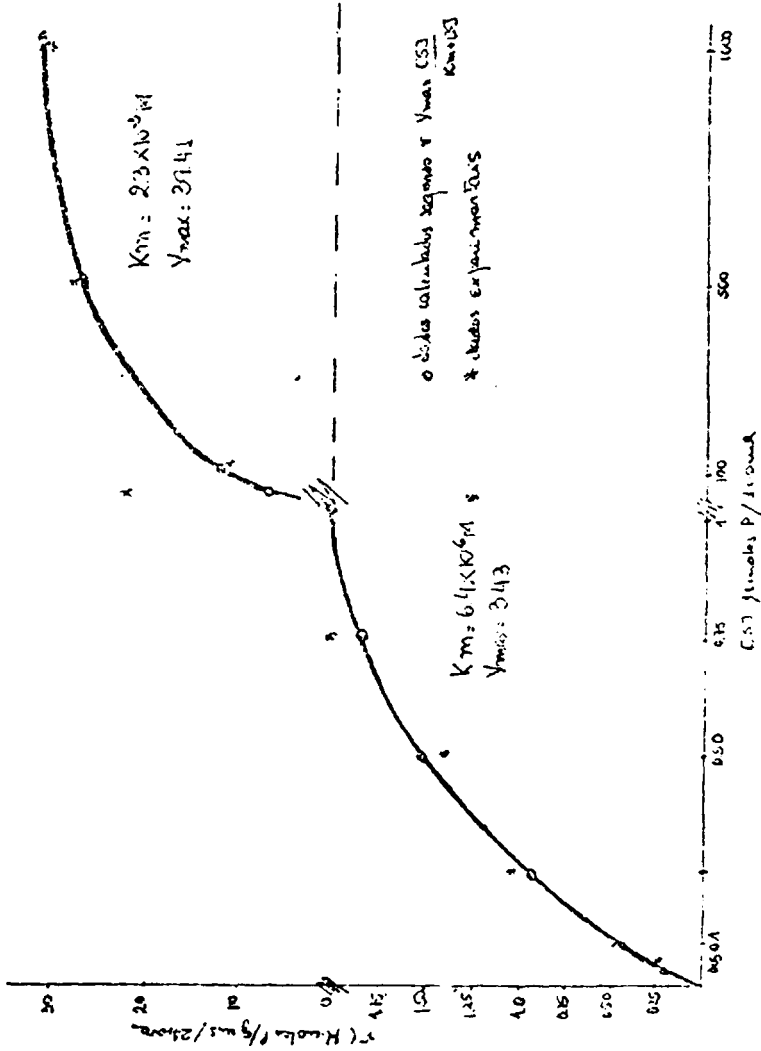


Figura 2. Velocidade de absorção, v, de fósforo pelas raízes destacadas de feijão (Phaseolus vulgaris, cv. carioca), em função da concentração de H_2PO_4 na solução.

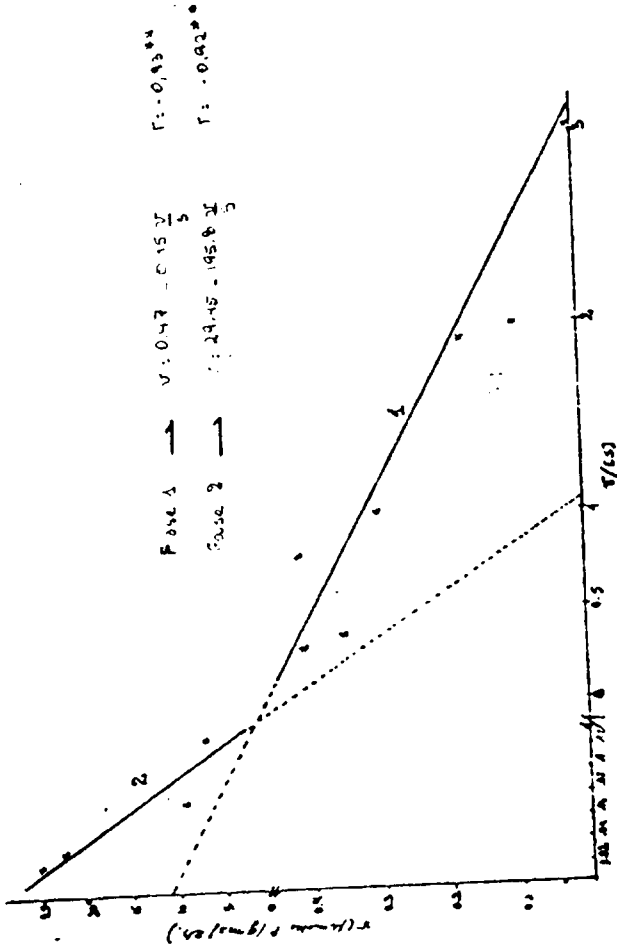


Figura 3. Velocidade de absorção (v) como uma função da concentração de H_2PO_4 (S) na transformação de Hofstee. Arroz (Oryza sativa) var. IAC-25.

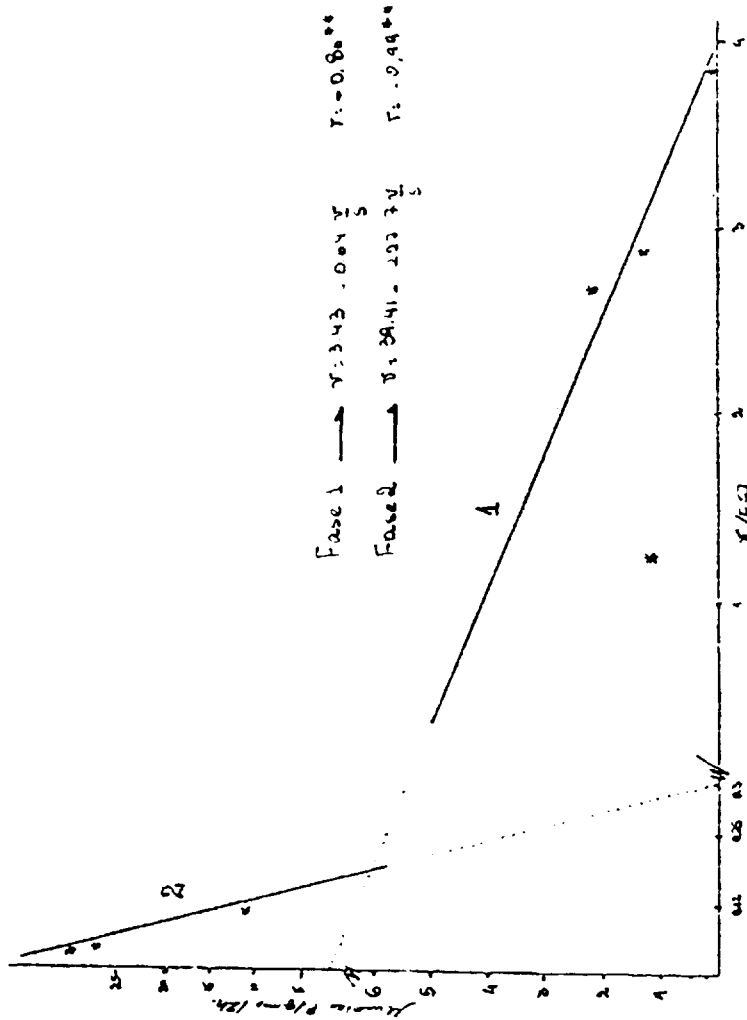


Figura 4 - Velocidade de absorção de fósforo (v) como uma função da concentração de H_2PO_4 (S) na transformação de Hofstee. Feijão (*Phaseolus vulgaris*) cv. Carioca. Os números 1 e 2 representam a fase do processo.

Tabela 5. Absorção ($\mu\text{moles/gms}$) em função da concentração de fosfato na solução, por raízes destacadas de arroz e feijão (dados médios de quatro repetições e tempo de absorção, 120 minutos).

$(M_2PO_4^-)$ (M)	Espécies		F	CV (%)
	Arroz ($\mu\text{moles P/gms}$)	Feijão		
10^{-7}	0,3150	0,0448	n.s.	28,60
5×10^{-7}	0,0993	0,2720	19,83**	29,60
10^{-6}	0,1940	0,4220	18,43**	24,36
$2,5 \times 10^{-6}$	0,2680	1,0830	31,96**	30,20
$5,0 \times 10^{-6}$	0,4290	1,4400	40,79**	24,00
$7,5 \times 10^{-6}$	0,3510	3,0260	12,90*	12,90
10^{-5}	0,4360	1,2200	11,36*	45,50
$5,0 \times 10^{-4}$	6,4770	22,2060	79,68**	17,40
10^{-3}	8,4550	11,9640	n.s.	47,10
5×10^{-3}	22,1480	27,3140	n.s.	20,10
10^{-2}	25,1110	31,7970	n.s.	20,10
5×10^{-2}	110,8660	94,4680	-	44,00
F	98,10**	47,61**		
dms	4,88	8,64		
CV	32%	39%		

* Não foram consideradas na análise estatística.

A absorção foi crescente a medida que incrementava a concentração de P no meio e linear até 10^{-4} em que dá um salto. MALAVOLTA *et alii* (1979) em sorgo sacarinao, MALAVOLTA *et alii* (1982) em arroz obtiveram as mesmas tendências, concordando com apreciações feitas por BAR-YOSEF (1971) e ADRIANO *et alii* (1972).

Quando se colocaram os dados de absorção de fósforo versus a concentração de fosfato num gráfico (Figuras 1 e 2) percebeu-se a presença de pelo menos duas fases bem definidas na cinética de absorção ocorrendo na faixa de concentração de 10^{-7} a 10^{-2} M com uma separação das fases entre 10^{-5} e 5×10^{-4} M (Tabela 6). Tanto para as raízes destacadas de arroz como para as de feijão, os valores correspondentes a 5×10^{-2} M foram considerados fora da segunda fase, indicando o início de uma terceira fase ou algum desvio no ensaio. MALAVOLTA *et alii* (1982) também relataram para diversas variedades de arroz, um mecanismo duplo de absorção de radiofósforo explicado pelo salto entre 10^{-4} e 10^{-2} M de concentração.

EDWARDS (1970) encontrou em milho três fases distintas, duas obedecendo à cinética de Michaelis-Menten (mecanismo 1) na faixa 10^{-7} - 5×10^{-2} , sendo a terceira a partir de 5×10^{-2} M. Os resultados do presente estudo concordaram com uma interpretação similar.

O ponto de saturação para a primeira fase de absorção foi de $7,5 \times 10^{-6}$ M para arroz e feijão respectivamente, para a segunda fase, 1×10^{-2} M. MALAVOLTA *et alii* (1982) em variedades de arroz (IAC 47 - IAC 435) relatam um brusco aumento na absorção na faixa 10^{-4} a 10^{-2} M e separação das fases, nessa faixa de concentração.

O emprego de dados experimentais nas transformações de HOFSTEE (1952) (Tabela 7 e Figuras 3 e 4) também ressaltou a existência de pelo menos duas fases de absorção bem definidas, fato não revelado pela transformação de LINEWEAVER & BURK (1934), onde os dados se comportaram linearmente com um $R = 0,99$ para as duas espécies.

Tabela 6. Faixas de concentração de fosfato ($H_2PO_4^-$) e das velocidades (μ moles/ $g^{11}hs$) para cada uma das fases definidas na absorção de P por raízes destacadas de arroz e feijão.

Fase	Faixa de concentração (M)		Faixa de velocidade de absorção	
	Arroz	Feijão	Arroz	Feijão
1	$1 \times 10^{-7} - 1 \times 10^{-5}$	$1 \times 10^{-7} - 1 \times 10^{-5}$	0,031 - 0,40	0,05 - 2,1
2	$5 \times 10^{-4} - 1 \times 10^{-2}$	$5 \times 10^{-4} - 1 \times 10^{-2}$	6,000 - 24,60	7,10 - 32,1

(μ mol P/gms/2h)

Tabela 7. Valores dos parâmetros para as transformações de Lineweaver e Burk e de Hofstee, referentes a absorção de fósforo por raízes destacadas de arroz e feijão (Médias de quatro repetições).

Espécie	v	$\frac{1}{v}$	S (µmoles/100 ml)	$\frac{1}{S}$	$\frac{v}{K}$
Arroz	0,0315	31,75	0,01	100	3,150
	0,0993	10,07	0,05	20	1,990
	0,1940	5,16	0,10	10	1,940
	0,2680	3,73	0,25	4	1,070
	0,4290	2,33	0,50	2	0,860
	0,3510	2,85	0,75	1,3300	0,470
	0,4360	2,29	1,00	1	0,436
	6,4770	0,15	50	0,0200	0,130
	7,4550	0,12	100	0,0100	0,080
	22,1480	0,05	500	0,0020	0,044
	25,1110	0,04	1000	0,0010	0,030
	110,8660	0,01	5000	0,0002	0,020
Feijão	0,0448	22,32	0,01	100	4,480
	0,2720	3,68	0,05	20	5,480
	0,4220	2,37	0,10	10	4,220
	1,0830	0,92	0,25	4	4,330
	1,4400	0,69	0,50	2	2,880
	2,0260	0,49	0,75	1,3300	2,700
	1,2200	0,82	1,00	1	1,220
	22,2060	0,05	50	0,0200	0,440
	11,9640	0,08	100	0,0100	0,120
	27,3140	0,04	500	0,0020	0,055
	31,7970	0,03	1000	0,0010	0,032
	94,4680	0,01	5000	0,0002	0,020

A conclusão estatisticamente significativa para as duas fases encontradas nas transformações de HOFSTEE (1952), indicam um bom ajuste dos dados experimentais à equação proposta (Figuras 3 e 4). Isto sugere que essa transformação foi mais conveniente para o estudo de absorção de fósforo em raízes destacadas de arroz e feijão do que a transformação de LINEWEAVER & BURK (1934). Observações semelhantes foram feitas por MALAVOLTA *et alii* (1977) em sorgo gramífero, entretanto, sugeriu como mais conveniente a transformação de LINEWEAVER & BURK (1934).

As constantes cinéticas estimadas a partir da equação de HOFSTEE (1952) (equação 2) para cada uma das fases definidas são referidas na Tabela 8. Na fase 1, feijão apresentou a maior velocidade (3,43 $\mu\text{m/g/2h}$). Na fase 2, os valores foram mais altos, e próximos para as duas espécies.

A constante de Michaelis e Menten (K_m) aumentou para as duas espécies, da fase 1 para a fase 2 indica que a afinidade do carregador pelo íon fosfato diminuiu com a concentração. Comparando as espécies, observa-se a mesma tendência na ordem de valores que a observada para V_{max} .

Valores de V_{max} para altas concentrações equivalentes a 101,7 moles de P/gms/ 3 horas e de $K_m = 8 \times 10^{-4}$ M foram relatadas por MALAVOLTA *et alii* (1982) em variedades de arroz, não sendo coincidentes com os indicados na Tabela 8. Deve-se salientar que os valores das constantes cinéticas V_{max} e K_m devem ser tomados somente como índice de caracterização geral das fases ou do carregador pelo fato de ser estimativa a partir de dados experimentais, adaptados a equações teóricas e extrapoladas. HARRISON *et alii* (1981) fazem uma discussão a respeito das variações obtidas nos valores dessas constantes simplesmente em função da metodologia utilizada, chamando a atenção sobre os perigos de determinados métodos que não são capazes de analisar erros experimentais encontrados nas pesquisas de absorção iônica.

Tabela 8. Constantes cinéticas (V_{max} e K_m) para a absorção de fósforo por raízes destacadas de arroz e feijão (transformação segundo HOFESTEE, 1954).

Fase	V_{max} ($\mu\text{m/g/2h}$)		K (M)		Ponto de transição (M)
	Arroz	Feijão	Arroz	Feijão	
1	0,47	3,43	$1,5 \times 10^{-6}$	$6,4 \times 10^{-6}$	$1-50 \times 10^{-5}$
2	29,45	39,41	$1,96 \times 10^{-3}$	$2,3 \times 10^{-3}$	

Pode-se concluir que ambas fases, seguem a cinética de Michaelis-Menten, estando dentro do que EPSTEIN (1975) denominou mecanismos I e II, e que EDWARDS (1970) e outros autores confirmaram para diversas espécies de plantas.

Os dados concordam também com NISSEN (1971) segundo o qual existem pelo menos duas fases separadas por pontos de inflexão definidos, sendo que cada fase obedece à cinética de Michaelis & Menten, e não se sobrepondo uma fase com a outra.

Efeito do Mg^{+2} , Al^{+3} , K^+ e Diferentes Fonte de N, na Absorção de Fósforo por Raízes Destacadas de Arroz e Feijão

As Tabelas de 9 a 13 dão a informação obtida.

A partir dos dados da Tabela 13, evidencia-se novamente que o feijão foi capaz de absorver mais fósforo que o arroz.

As tendências de comportamento observadas entre os tratamentos aplicados foram similares para cada uma das espécies. O alumínio incrementou a quantidade de P absorvido, existindo para o feijão, uma resposta similar no tratamento P + Mg + Al. Já no arroz a presença de Mg^{+2} inibiu a ação do alumínio. Alguns autores (LANCE & PEARSON, 1969; RAGLAND & COLEMAN, 1962) sugerem que existe um estímulo que poderia ser da mesma natureza que o efeito Viets ou neutralização de cargas negativas o que mobilizaria melhor os ânions. O poder neutralizante do alumínio, em presença do magnésio, seria menor que do alumínio isolado.

Tabela 4. Absorção de ^{32}P em raízes destacadas de arroz, em presença de Mg^{+2} , K^+ , Al^{+3} , e diferentes fontes de nitrogênio na solução de absorção. Tempo de absorção: 90 minutos.

Tratamentos	Micromoles P^{32} /gms				Média
	I	II	III	IV	
NaH_2PO_4 10^{-4} M MgSO_4 2×10^{-2} M	3,43	4,73	4,76	2,63	3,89
NaH_2PO_4 10^{-4} M MgSO_4 2×10^{-2} M Uréia 10^{-1} M	2,40	2,65	3,01	2,60	2,68
NaH_2PO_4 2×10^{-2} M MgSO_4 2×10^{-2} M $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 10^{-1} M	4,21	3,80	3,52	4,39	3,98
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M MgSO_4 2×10^{-2} M NH_4NO_3 10^{-1} M	4,91	3,85	3,83	3,96	4,14
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M MgSO_4 2×10^{-2} M KCl 10^{-1} M	3,56	3,26	4,00	3,90	3,68
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M MgSO_4 2×10^{-2} M AlCl_3 2×10^{-2} M	14,84	12,93	9,35	7,84	11,24
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M AlCl_3 2×10^{-2} M	15,46	23,98	19,26	18,41	19,28
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M	5,88	3,49	3,91	3,71	4,25

Tabela 10. Resultados da análise estatística para absorção de fósforo ($\mu\text{moles P/gms}$) por raízes destacadas de arroz em presença de Mg^{+2} , K^{+} , Al^{+3} , e por diferentes fontes de N na solução de absorção. Tempo de absorção, 90 minutos).

Causa da variação	G.L.	SQ	QM	F
Tratamentos	7	927,79	132,54	41,29
Resíduo	24	77,09	3,21	
Total	31	1044,88		

Tabela 11. Absorção de ^{32}P em raízes destacadas de feijão em presença de Mg^{+2} , K^+ , Al^{+3} e diferentes fontes de nitrogênio na solução de absorção. Tempo de absorção: 90 minutos.

Tratamentos	Micromoles $\text{P}^{32}/\text{g.m.s.}$				Média
	I	II	III	IV	
NaH_2PO_4 10^{-4} M MgSO_4 2×10^{-2} M	7,21	6,94	7,61	6,48	7,06
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M MgSO_4 2×10^{-2} M Ureia 10^{-1} M	4,28	4,95	2,90	4,31	4,11
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M MgSO_4 2×10^{-2} M $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 10^{-1} M	4,07	4,43	4,05	4,79	4,34
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M MgSO_4 2×10^{-2} M NH_4NO_3 10^{-1} M	7,34	7,34	6,57	5,85	6,78
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M MgSO_4 2×10^{-2} M KCl 10^{-1} M	5,16	4,30	5,10	5,65	5,05
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M MgSO_4 2×10^{-2} M AlCl_3 2×10^{-2} M	18,34	11,58	9,81	18,36	14,52
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M AlCl_3 2×10^{-2} M	18,74	17,50	13,66	12,01	15,48
NaH_2PO_4 2×10^{-4} M	6,32	6,72	7,27	20,07	7,60

Tabela 12. Resultados da análise estatística para absorção de fósforo ($\mu\text{moles P/gms}$) por raízes destacadas de feijão em presença de Mg^{+2} , K^{+} , Al^{+3} e fontes diferentes de N na solução de absorção. Tempora de absorção, 90 minutos.

Causa de variação	G.L.	SQ	QM	F
Tratamentos	7	552,46	78,92	19,10**
Resíduo	24	104,74	4,36	
Total	31	657,20		

Tabela 13. Absorção de ^{32}P em raízes destacadas de arroz e feijão em presença de Mg^{+2} , K^{+} , Al^{+3} e diferentes fontes de nitrogênio na solução de absorção (Média de quatro repetições e 90 minutos de absorção).

Tratamentos	Micromoles P^{32} /gms	
	Arroz	Feijão
$\text{H}_2\text{PO}_4^- + \text{Mg}^{++}$	3,89	7,06
$\text{H}_2\text{PO}_4^- + \text{Mg}^{++} + \text{urêia}$	3,68	4,11
$\text{H}_2\text{PO}_4^- + \text{Mg}^{++} + (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	3,98	4,34
$\text{H}_2\text{PO}_4^- + \text{Mg}^{++} + \text{NH}_4\text{NO}_3$	4,14	6,78
$\text{H}_2\text{PO}_4^- + \text{Mg}^{++} + \text{K}^{+}$	3,68	5,05
$\text{H}_2\text{PO}_4^- + \text{Mg}^{++} + \text{Al}^{+++}$	11,24	14,52
$\text{H}_2\text{PO}_4^- + \text{Al}^{+++}$	19,28	15,48
H_2PO_4^-	4,26	7,60
C.V.	27%	27%
d.m.s. (5%)	4,18	4,89
d.m.s. (1%)	5,09	5,93

FERREIRA HERNANDEZ (1978) em raízes destacadas de milho relatou um efeito estimulante do alumínio, em baixas concentrações, à absorção de fósforo, fazendo variar as concentrações de alumínio no meio (10^{-5} M até 10^{-3} M); este autor encontrou que valores de 10^{-4} M (AlCl_3) promovem o maior estímulo. No presente experimento, a concentração utilizada foi da ordem de 2×10^{-2} M (AlCl_3), portanto considerada alta.

A interpretação poderia ser dada sugerindo-se que o alumínio fixaria o fósforo nas raízes formando precipitados. Isto já foi evidenciado por vários autores (RANDALL & VOSE, 1963; MALAVOLTA *et alii*, 1976; McCORNICK & BORDEN, 1972). O fato de não ter sido medida a translocação para a parte aérea, não permite concluir com certeza efeitos estimulantes ou inibitórios do alumínio no aproveitamento do fósforo da solução pelas plantas.

O incremento na absorção de fósforo, pela presença de alumínio foi maior para o arroz, da ordem de quatro vezes (450%), que para o feijão (200%).

Diferenças entre espécies de plantas (cevada, feijão, trigo) foram reportadas por Foy & Brown (1964) cit. por FERREIRA HERNANDEZ (1978). Foi evidenciada uma relação direta entre tolerância ao alumínio e P^{32} acumulado nas raízes.

As variedades IAC-25 de arroz, utilizada no presente experimento, foram consideradas por MALAVOLTA *et alii* (1981) como tolerante ao alumínio e poderia dar uma explicação à magnitude do incremento observado.

Quanto ao magnésio, não foram observados efeitos positivos da sua presença na solução, nem para arroz, nem para feijão.

LOURENÇO *et alii* (1968), CRÓCOMO (1964), CROCOMO & MALAVOLTA (1964) fazem especial referência à concentração a usar, sugerindo que o maior estímulo para absorção

foi dado na faixa de 5×10^{-5} M. EMMERT (1984) conseguiu respostas crescentes, na absorção de P a de Mg até 5×10^{-3} M.

No presente trabalho, foram utilizadas soluções de 2×10^{-2} M (MgSO_4) o que poderia estar explicando a falta de efeito estimulante à absorção de fósforo causada pelas altas concentrações de Mg que não foram acompanhadas por concentrações maiores de P no meio.

Nenhuma das fontes de nitrogênio propiciou uma maior absorção de fósforo, observando-se até uma tendência, embora não estatisticamente significativa, a diminuí-la. MALAVOLTA et alii (1976) em soja var. IAC-2 evidenciaram um efeito depressivo do KNO_3 (10^{-2} M) na absorção de P^{32} . FRIED & BROESHART (1967) reportaram efeito estimulante do nitrato de cálcio na absorção de P. EMMERT (1982, 1984) conseguiu demonstrar efeito sinérgico para concentrações crescentes de até 3×10^{-2} M ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ou KNO_3). No presente experimento foram utilizadas soluções com 10^{-1} M para qualquer das três formas (NO_3^- , NH_4^+ , Uréia), muito mais altas que as acima referidas, podendo com isto, dar-se uma explicação à falta de respostas.

Quanto às formas de nitrogênio, embora sem significância estatística, poderia se dizer que uréia exerceu um efeito depressivo maior que NH_4^+ e NO_3^- , principalmente com referência a este último (Figura 5). Alguns autores não observaram diferenças de comportamento para o NH_4^+ e o NO_3^- no estímulo na absorção de P, outros, porém, CORDEIRO (1981) observaram maior acúmulo de P na raiz na presença de fontes amoniacais.

Com base na literatura consultada, são maiores as evidências de um efeito "simbiótico" entre NH_4^+ e P. Estas tendências não se encontram nos resultados do presente trabalho.

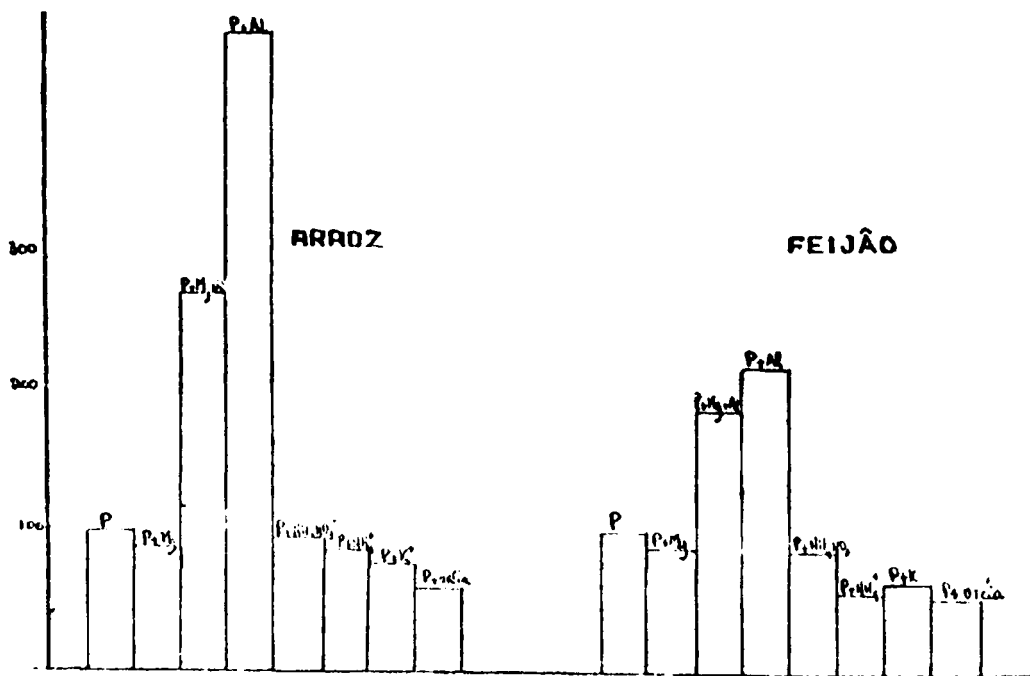


Figura 5. Efeito da presença de Mg^{+2} , Al^{+3} , K^+ , N ($N.NO_3^-$, $N-NH_4^+$, N-uréia) na solução, na absorção de fósforo por raízes destacadas de arroz (*Oryza sativa*) var. IAC-25 e feijão (*Phaseolus vulgaris*) cv. Carioca. Valores em porcentagem do tratamento P (NaH_2PO_4).

Quanto ao K, mostrou-se indiferente na absorção de fósforo, tanto para feijão como para arroz o que já fora sugerido primeiramente por EMMERT (1968) e confirmado em posteriores trabalhos do mesmo (EMMERT, 1982, 1984). Quando os dados experimentais foram dispostos em porcentagem do tratamento $\text{NaH}_2\text{PO}_4^-$ (Figura 5) para o caso específico do feijão, a presença de K^+ marcou um efeito depressivo (66%), porém não significativo, na absorção de P.

Efeito do Mg e/ou Alumínio na Absorção e Translocação de P^{32} em Concentrações Crescentes na Solução de Absorção

Em função dos valores calculados para planta inteira foi determinada a absorção de fósforo a partir de soluções com diversas concentrações (1 ppm - 5 ppm - 10 ppm - 20 ppm de P). Pelos dados apresentados nas Tabelas 14 e 15, verifica-se que:

. A absorção de fósforo cresce linearmente com o incremento da concentração no meio, fato já constatado em experimentos anteriores com raízes destacadas e confirmado experimentalmente por trabalhos de MALAVOLTA et alii (1979) em sorgo sacarino, MALAVOLTA et alii (1982) em variedade de arroz.

. O tratamento que inclui as mais altas concentrações de P (20 ppm), Mg (24 ppm) e alumínio (12 ppm) foi significativamente superior aos demais na quantidade de P absorvido pela planta. Estas tendências foram repetidas para concentrações menores de P (10 ppm). Pela análise dos resultados, pode-se apreciar um efeito marcadamente superior do alumínio frente ao magnésio já que, quando considerados separadamente os tratamentos que incluem Al^{+3} são significativamente superiores aos que não incluem magnésio.

Tabela 14. P^{32} (μ moles/gms) absorvido por plantas inteiras de arroz em quatro concentrações de fósforo na solução de absorção e com a presença de Mg^{+2} e/ou Al^{+3} no meio.

Concentração (ppm)			μ moles P^{32} /g.m.s.			Média
P	Mg	Al	R ₁	R ₂	R ₃	
1	0	0	0,95850	0,98000	0,61950	0,8190
1	0	12	1,12545	1,03830	0,83883	1,0000
1	24	0	1,89470	1,05500	0,73450	0,8950
1	24	12	1,09039	1,21342	1,24417	1,1830
5	0	0	2,20800	1,73750	1,78600	1,9110
5	0	12	6,24950	3,65070	6,02650	5,6420
5	24	0	1,59650	2,16690	1,62600	1,7960
5	24	12	0,24108	5,87620	5,39625	6,1710
10	0	0	2,30500	3,17400	2,18100	2,5530
10	0	12	6,47850	5,64095	6,33585	6,1520
10	24	0	2,30600	2,56640	2,53000	2,6340
10	24	12	11,44635	11,83495	12,20080	11,8270
20	0	0	4,14000	4,14500	4,22900	4,1710
20	0	12	8,39190	7,83425	6,79640	7,6740
20	24	0	2,02615	2,65860	2,16935	2,2850
20	24	12	16,65955	14,78942	17,12469	16,1930

Tabela 15. Absorção de fósforo ($\mu\text{moles/gms}$) em função da concentração de fosfato na solução, em plantas inteiras de arroz. Dados médios de quatro repetições e tempo de absorção, 17 horas.

H_2PO_4^- (ppm)	Mg^{+2} (ppm)	Al^{+3} (ppm)	$\mu\text{moles } ^{32}\text{P}/$ gm seca
1	0	0	0,819
1	0	12	1,000
1	24	0	0,895
1	24	12	1,183
5	0	0	1,911
5	0	12	5,642
5	24	0	1,796
5	24	12	6,171
10	0	0	2,553
10	0	12	6,152
10	24	0	2,634
10	24	12	11,827
20	0	0	4,171
20	0	12	7,674
20	24	0	2,285
20	24	12	16,193
F			11,0059
dms			1,54324
CV (%)			11

. O efeito estimulante do alumínio foi observado a partir das concentrações equivalentes a 5 ppm de P no meio.

. O efeito do magnésio em concentrações maiores a 1 ppm no meio, foi algo depressivo na quantidade de P absorvido se comparado estatisticamente com tratamento de P sem Mg^{+2} .

Quando se colocaram dados de absorção de fósforo versus concentração num gráfico (Figura 6), percebeu-se a presença de uma fase única de absorção com pontos de saturação que crescia em função do tratamento. Isto equivale a dizer que, no tratamento P e no tratamento P+Mg, a saturação ocorreu entre 5 e 10 ppm de P no meio, porém, quanto ao alumínio esse ponto de saturação foi deslocado para valores maiores que 10 ppm e, no tratamento P+Mg+Al, maiores que 15 ppm de P no meio.

O emprego de dados experimentais na transformação de LINEWEAVER & BURK (1934) (Tabela 16 e Figura 7) também ressaltou a existência de uma fase única, que segue a cinética simples de Michaelis e Menten obedecendo a equação de uma reta. A correlação foi estatisticamente significativa ao nível de 1% para as quatro retas indicando bom ajuste dos dados experimentais à equação proposta.

As constantes cinéticas V_{max} e K_m calculadas, são apresentadas na Tabela 17. Os valores mais altos de V_{max} corresponderam ao tratamento P+Mg+Al com valores 50 vezes maiores de K_m , os mais altos também correspondem ao mesmo tratamento indicando um mecanismo carregador com a finidade menor.

Quando analisados os tratamentos para absorção de fósforo nas raízes (Tabelas 18 a 20), o ordenamento dos dados foi exatamente igual ao de planta inteira, indicando portanto, um efeito positivo das concentrações altas de P, da presença de alumínio e interação positiva do alumínio e magnésio na absorção de fósforo.

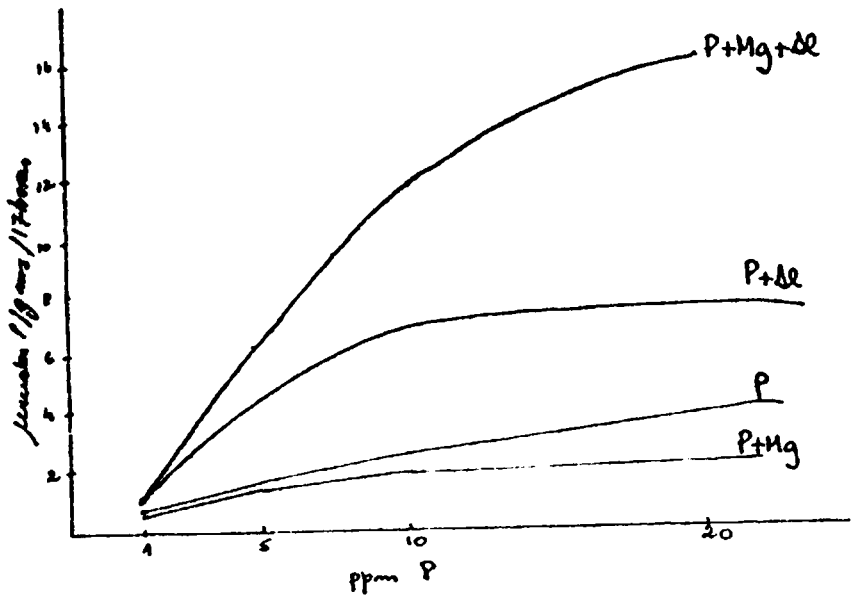


Figura 6. Velocidade de absorção de H_2PO_4^- pelas plantas de arroz na presença de Mg^{+2} e/ou Al^{+3} na solução de absorção.

Tabela 16. Valores dos parâmetros para a transformação de Lineweaver & Burk, referente à absorção de fósforo em plantas inteiras de arroz (Média de três repetições).

Tratamentos (ppm)			V	$\frac{1}{V}$	$\frac{1}{S}$
$H_2PO_4^-$	Mg^{+2}	Al^{+3}			
1	0	0	0,819	1,221	0,310
5	0	0	1,911	0,523	0,062
10	0	0	2,553	0,392	0,031
20	0	0	4,171	0,240	0,015
1	0	12	1,000	1,000	0,310
5	0	12	5,642	0,177	0,062
10	0	12	0,152	0,163	0,031
20	0	12	7,674	0,130	0,015
1	24	0	0,895	1,117	0,310
5	24	0	1,796	0,557	0,062
10	24	0	2,634	0,380	0,031
20	24	0	2,285	0,438	0,015
1	24	12	1,183	0,845	0,310
5	24	12	6,171	0,162	0,062
10	24	12	11,827	0,085	0,031
20	24	12	16,193	0,062	0,015

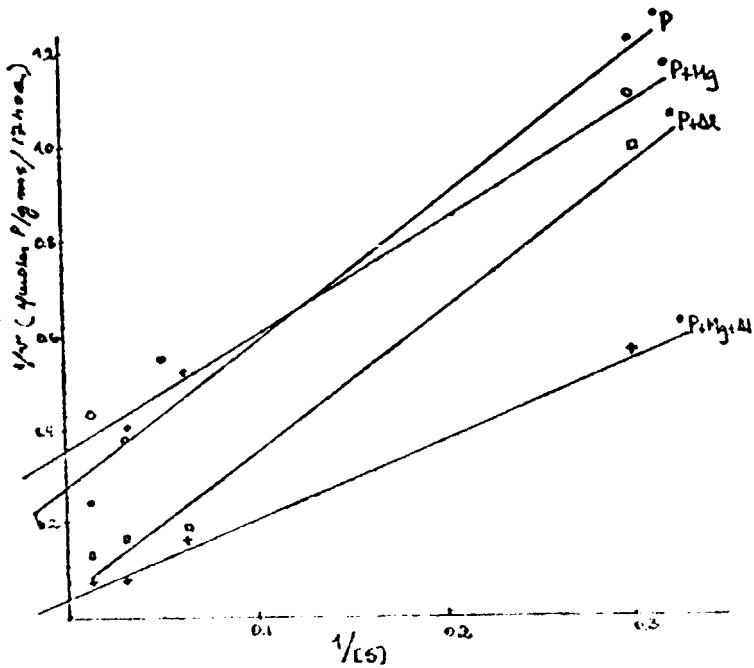


Figura 7. Velocidade de absorção de fósforo ($1/v$) como uma função da concentração de H_2PO_4^- ($1/s$) e da presença de Mg^+ e/ou Al^{+3} na solução com dados transformados segundo Lineweaver & Burk. Arroz (*Oryza sativa*) var. IAC-25.

Tabela 17. Constantes cinéticas (V_{max} e K_m) para a absorção de fósforo por plantas inteiras de arroz em diferentes concentrações de fosfato e na presença de Mg e Al na solução (transformação segundo LINEWEAVER & BURK, 1934).

	V_{max}	K_m (M)
P	3,717	$1,15 \times 10^{-4}$
P+Mg	2,698	$6,51 \times 10^{-5}$
P+Al	19,770	$6,07 \times 10^{-4}$
P+Mg+Al	153,850	$4,14 \times 10^{-3}$

Tabela 18. Absorção de fósforo por plantas de arroz em diferentes concentrações de fosfato e na presença de magnésio e alumínio na solução. I. Fósforo acumulado na raiz ($\mu\text{moles P}^{32}/\text{g.m.s. raiz}$).

Tratamentos			(umol $^{32}\text{P}/\text{g.m.s. raiz}$)			Média
H_2PO_4^-	Mg^{+2}	Al^{+3}	R_1	R_2	R_3	
1	0	0	0,900000	0,79100	0,54300	0,745
1	0	12	1,101500	1,00355	0,80245	0,971
1	24	0	0,802750	0,96800	0,63750	0,803
1	24	12	1,072800	1,19290	1,23380	1,167
5	0	0	1,913000	1,52500	1,64000	1,693
5	0	12	5,698950	4,27050	5,88350	5,284
5	24	0	1,424500	2,02700	1,46500	1,636
5	24	12	5,556125	5,26205	6,00785	5,609
10	0	0	1,955000	2,68300	1,79500	2,144
10	0	12	5,992400	5,16250	5,78535	5,647
10	24	0	2,382000	2,20700	2,11850	2,236
10	24	12	10,752500	10,95915	10,82905	10,847
20	0	0	3,625000	3,59500	3,47000	3,567
20	0	12	6,933000	7,13525	5,94050	6,670
20	24	0	1,749500	2,29200	1,80350	1,948
20	24	12	15,176500	13,32905	15,72310	14,743

Tabela 19. Resultados da análise estatística para concentração de fósforo nas raízes de plantas de arroz crescendo em presença de quatro concentrações de fósforo, Mg e Al na solução de absorção. Tempo de absorção 17 hs.

Causa da variação	G.L.	SQ	QM	F
Níveis de fósforo (P)	3	222,98	245,25	323,17**
Níveis de alumínio (Al)	1	28,24	28,24	122,78**
Níveis de magnésio (Mg)	1	245,25	245,25	1066,30**
P x Al	3	97,52	32,51	141,35**
P x Mg	3	24,11	8,04	34,96**
Mg x Al	1	44,00	44,00	191,30**
P x Al x Mg	3	46,14	15,38	66,57**
Resíduo	32	7,36	0,23	66,57**
Total	47	715,6		

Tabela 20. Absorção de fósforo por plantas de arroz em diferentes concentrações de fosfato e na presença de magnésio e alumínio na solução de absorção. I. Fósforo acumulado na raiz ($\mu\text{moles/gms raiz}$). Média de três repetições. Tempo de absorção, 17 horas.

Tratamentos			$\mu\text{moles } ^{32}\text{P/gms raiz/17 hs}$
H_2PO_4^-	Mg^{+2}	Al^{+3}	
1	0	0	0,745
1	0	12	0,971
1	24	0	0,803
1	24	12	1,167
5	0	0	1,693
5	0	12	5,289
5	24	0	1,636
5	24	12	5,609
10	0	0	2,144
10	0	12	5,647
10	24	0	2,236
10	24	12	10,847
20	0	0	3,567
20	0	12	6,670
20	24	0	1,948
20	24	12	14,743
F			210,98
dms			1,45624
CV (%)			11,531

O acúmulo de P nas raízes é linear com as concentrações crescentes de P de 1 até 20 ppm para os tratamentos P, e P+Mg+Al ($r = 0,99$ e $0,96$ respectivamente). No tratamento P+Al, a linearidade é mantida até 5 ppm ocorrendo saturação a partir desta concentração. Para o tratamento P+Mg esse incremento deixa de ser linear a partir de $P = 10$ ppm.

Com respeito ao P transportado para a parte aérea existe uma coincidência com aqueles tratamentos que registraram maior acúmulo na raiz, de tal forma que quanto maior a quantidade absorvida, também maior a quantidade transportada (Tabelas 21 a 23). Com alumínio no meio, a translocação também foi maior a partir de concentrações superiores a 1 ppm de P no meio.

Observa-se na Figura 8, que o tratamento P+Mg+Al, apresenta a maior quantidade de P transportada. Entretanto, quando os dados foram organizados em porcentagem (Tabela 24), esses valores foram mais baixos (8%), semelhantes aos tratamentos P+Al nas concentrações 1,5 e 10 ppm de P no meio. Isto poderia ter sua explicação numa "fixação" de P pelo alumínio, nas raízes, fato constatado por vários autores (FERREIRA HERNANDEZ, 1978; RANDALL & VOSE, 1963; MALAVOLTA *et alii*, 1976; McCORNICK & BORDEN, 1979a).

Os valores de P supostamente "fixado" nas raízes nos tratamentos que incluem alumínio significam entre 90 e 95% do total do P absorvido pelas plantas de arroz em 17 horas.

Os tratamentos que registraram maior porcentagem de translocação foram em ordem decrescente: $P_{10} = P_{10+Mg} = P_{20} = P_{20+Mg} > P_{20+Al} > P_5 = P_{1+Mg}$; com valores que não superaram 10-16% do P total absorvido pela planta (Tabela 24).

Tabela 21. Absorção de fósforo por plantas de arroz em diferentes concentrações de fosfato e na presença de Mg e Al na solução de absorção. Tempo: 17 horas. II. Fósforo translocado para a parte aérea ($\mu\text{moles } ^{32}\text{P/gms parte aérea}$).

Tratamentos			$\mu\text{moles } ^{32}\text{P/gms parte aérea}$			Média
H_2PO_4	Mg^{+2}	Al^{+3}	R_1	R_2	R_3	
1	0	0	0,05850	0,08900	0,076500	0,075
1	0	12	0,02395	0,03475	0,032375	0,030
1	24	0	0,09195	0,08700	0,097000	0,092
1	24	12	0,01759	0,02062	0,010374	0,016
5	0	0	0,29500	0,21250	0,148000	0,218
5	0	12	0,55055	0,28020	0,143000	0,358
5	24	0	0,17200	0,14985	0,161000	0,161
5	24	12	0,78495	0,61415	0,388400	0,596
10	0	0	0,35000	0,49100	0,386000	0,409
10	0	12	0,48510	0,47845	0,550500	0,505
10	24	0	0,42400	0,35935	0,411500	0,398
10	24	12	0,69385	0,37580	1,371750	0,980
20	0	0	0,50500	0,55000	0,759000	0,605
20	0	12	1,45890	0,69900	0,859900	1,006
20	24	0	0,27665	0,36600	0,365850	0,336
20	24	12	1,48395	1,46037	1,401580	1,448

Tabela 22. Resultados da análise estatística para concentração de fósforo na parte aérea da planta de arroz crescendo em presença de quatro concentrações de fosfato, Mg e/ou Al na solução de absorção. Tempo de absorção: 17 horas.

Causa da variação	G.L.	SQ	QM	F
Níveis de Fósforo (P)	3	4,140	1,380	55,20
Níveis de Alumínio (Al)	3	1,310	1,310	52,40
Níveis de Magnésio (Mg)	1	0,130	0,130	5,20
P x Al	3	1,010	0,340	13,60
P x Mg	3	0,080	0,030	n.s.
Mg x Al	1	0,400	0,400	16,00
P x Al x Mg	3	0,226	0,075	n.s.
Resíduo	32	0,800	0,025	
Total	47			

Tabela 23. Absorção de fósforo por planta de arroz em diferentes concentrações de fosfato e na presença de Mg^{+2} e/ou Al^{+3} na solução de absorção. II. Fósforo translocado para a parte aérea (μ moles P^{32} /g.m.s. parte aérea).

Tratamentos			μ moles ^{32}P /gms parte aérea média
$H_2PO_4^-$	Mg^{+2}	Al^{+3}	
1	0	0	0,075
1	0	12	0,030
1	24	0	0,092
1	24	12	0,016
5	0	0	0,218
5	0	12	0,358
5	24	0	0,161
5	24	12	0,596
10	0	0	0,409
10	0	12	0,505
10	24	0	0,398
10	24	12	0,980
20	0	0	0,605
20	0	12	1,006
20	24	0	0,336
20	24	12	1,448
F			19,31
dms			0,45
C. V.			35,08

Tabela 24. Absorção e translocação de radiofósforo em plantas inteiras de arroz (*Oryza sativa*), var. IAC-25, em presença de Mg^{+2} e/ou Al^{+3} na solução.

Tratamentos	% acumulado na raiz	% transportado na parte aérea
P1	30,9	9,1
P1 + Mg	90,0	10,0
P1 + Al	97,0	3,0
P1 + Mg + Al	98,0	2,0
P5	89,0	11,0
P5 + Mg	91,0	2,0
P5 + Al	94,0	6,0
P5 + Mg + Al	90,0	10,0
P10	83,5	16,5
P10 + Mg	84,8	15,2
P10 + Al	92,0	8,0
P10 + Mg + Al	92,0	8,0
P20	85,0	15,0
P20 + Mg	85,0	15,0
P20 + Al	87,0	13,0
P20 + Mg + Al	91,0	9,0

O magnésio comportou-se como indiferente na absorção e translocação de P na planta; no entanto, o alumínio, em termos porcentuais, teve atuação destacada na absorção radicular possivelmente por reações de absorção e precipitação (CLARKSON, 1967).

Quanto ao valor do Índice de translocação, sabe-se que varia entre variedades (MALAVOLTA *et alii*, 1982), e dados da literatura reportam entre 50 a 70% em 7 dias. Os valores apresentados neste trabalho referem a 17 horas de absorção e variaram nas melhores situações em torno de 15%.

CONCLUSÕES

A partir dos dados experimentais analisados no presente estudo, podem ser tiradas várias conclusões, como segue.

Cinética de Absorção de Radiofósforo

A absorção de P por raízes destacadas de arroz e feijão numa faixa de concentração de 10^{-7} M até 10^{-2} M apresentou um mecanismo duplo com uma separação das fases entre 10^{-5} e 5×10^{-4} . A partir de 5×10^{-2} M os valores de absorção registrados poderiam estar indicando o início de uma terceira fase.

A transformação de Hofstee confirmou a existência de pelo menos duas fases e demonstrou ser mais conveniente para os estudos de cinética nos experimentos com raízes destacadas.

A absorção foi crescente com os incrementos nas

concentrações. A primeira fase saturou a $7,5 \times 10^{-6}$ M e 10^{-5} M para arroz e feijão, respectivamente, enquanto a segunda o fez a 1×10^{-2} M.

As duas fases seguem a cinética simples de Michaelis-Menten, sendo calculados os valores seguintes das constantes.

para feijão: $K_{m1} = 6,4 \times 10^{-6}$ M $K_{m2} = 2,3 \times 10^{-3}$ M
 $V_{max} = 3,43$ $V_{max} = 39,41$

para arroz: $K_{m1} = 1,5 \times 10^{-6}$ M $K_{m2} = 1,96 \times 10^{-3}$ M
 $V_{max} = 0,47$ $V_{max} = 29,45$

Quando comparadas as duas espécies, o feijão apresentou maior eficiência de absorção na fase 1, evidenciado por uma V_{max} significativamente maior. Na fase 2 essas diferenças não foram substanciais.

Quando os experimentos consideraram planta inteira de arroz em concentrações de 1 até 20 ppm de P na solução, absorvendo por um período de 17 horas, foi evidenciada a existência de uma única fase, que segue a cinética simples de Michaelis-Menten. A transformada de Lineweaver e Burk adequou-se perfeitamente aos dados experimentais, sendo as constantes cinéticas determinadas as seguintes.

P	$V_{max} = 3,7$	$K_m = 1,15 \times 10^{-4}$ M
P+Mg	$V_{max} = 2,7$	$K_m = 4,5 \times 10^{-5}$ M
P+Al	$V_{max} = 19,8$	$K_m = 6,07 \times 10^{-4}$ M
P+Mg+Al	$V_{max} = 153,8$	$K_m = 4,14 \times 10^{-3}$ M

Interações Iônicas na Absorção de Fósforo por Raízes Destacadas e Planta Inteira

O alumínio incrementou a quantidade de P absorvido por raízes destacadas, sendo este incremento proporcionalmente maior para o arroz que para o feijão. Quando se trabalhou com plantas inteiras de arroz, esse efei-

to positivo do Al^{+3} se evidenciou a partir de concentrações maiores que 1 ppm de P na solução de absorção.

O magnésio não promoveu uma maior absorção de fósforo nem em raízes destacadas de arroz e feijão nem quando se utilizou planta inteira de arroz, provavelmente devido às concentrações mais altas que as exigidas para efeitos estimulantes.

Potássio mostrou-se indiferente à absorção de fósforo tanto para raízes destacadas de feijão como de arroz.

Nenhuma das fontes de nitrogênio provadas conseguiu facilitar a maior absorção de fósforo; entretanto a uréia, dentre elas, pareceu ter um efeito mais depressivo que o $N-NH_4^+$ e $N-NO_3^-$.

Quando considerado a translocação do fósforo absorvido para a parte aérea de plantas de arroz, o magnésio não superou os valores dos tratamentos sem Mg^{+2} e sem Al^{+3} ; no entanto, o alumínio em concentrações baixas de P no meio, promoveu fixação do fósforo na raiz.

Ao final do período de absorção de 17 horas, as plantas inteiras de arroz nos tratamentos em altas concentrações de P, tinham translocado para a parte aérea valores aproximados de 15% do total absorvido.

SUMMARY

STUDIES ON THE KINETICS OF ABSORPTION OF PHOSPHORUS BY RICE (*Oryza sativa* L.) AND BEANS (*Vigna unguiculata* L.)

Three experiments were conducted under controlled

conditions with the objectives of evaluating the effect of different concentrations of phosphorus and on the presence of other ions on the kinetic of absorption. Excised roots of rice and bean were placed in aerated solutions containing increasing concentrations of NaH_2PO_4 (10^{-7} M to 5×10^{-2} M) during 90 minutes. The rate of absorption ($v = \mu\text{mols P/g dry matter}$) and the kinetic constants V_{max} and K_m were determined. Similar procedure was used to evaluate the interaction of Mg^{+2} , Al^{+3} , K^+ , N-NH_4^+ , N-NO_3^- and N-ureia in the uptake of phosphorus during 120 minutes. In another experiment, the effect of the presence of Mg^{+2} and/or Al^{+3} in the uptake and redistribution of phosphorus, was evaluated by varying the external concentration (1 ppm, 5 ppm, 10 ppm and 20 ppm) during a period of 17 hours, and utilizing whole rice plants. It was observed a dual mechanism, with two phases following the Michaelis-Menten kinetics and with transition phase $1 - 50 \times 10^{-5}$ M. The best explanation of the experimental data was obtained, by transforming the data in accordance with HOFSTEE (1952). Bean was more efficient than rice in the first phase of uptake (higher V_{max}). Al^{+3} had a clear stimulatory effect on the uptake of phosphorus, promoting, however, the anion fixation in the root at lower concentrations. At the highest concentrations (20 ppm) of phosphorus this effect was not evident. No effect on the uptake was observed with Mg^{+2} , K^+ and different forms of nitrogen. Urea could have a depressive effect although, not significant. Possible mechanisms involved are discussed.

LITERATURA CITADA

ADRIANO, D.C.; PAULSEN, G.M., MURPHY, S., 1972. Analysis of response curve to increase P concentration in intact groundnut plants. Isotopes and Radiation in Soil Plants Relationship; IAEA, Vienna.

- BAR YOSELF, B., 1971. Fluxes of P and Ca into intact corn root and their dependence on solution concentration and rootage. **Plant and Soil**, **35**:589-600.
- CLARKSON, D.T., 1967. Interaction between aluminum and phosphorus on root surfaces and cell wall material. **Plant and Soil**, **27**:347-356.
- CORDEIRO, A.T., 1981. Efeitos de níveis de nitrato, amônio e alumínio sobre o crescimento e sobre a absorção de fósforo e de nitrogênio em *Stylosantes guianensis* e *Stylosantes macrocephala*. Viçosa, UFV, 53p. (Tese de Mestrado).
- CROCOMO, O.J., 1964. Sobre a absorção de fósforo pelas raízes das plantas. E.S.A. "Luiz de Queiroz", SP. Mimeograf. 13 pp.
- CROCOMO, O.J. & E.MALAVOLTA, 1964. The uptake of radiophosphato by barley plants as influenced by magnesium. **Anais da ESALQ**, Piracicaba, **21**:43-49.
- EDWARDS, D.G., 1970. Phosphate absorption and long distance transport in wheat seedlings. **Aust.J.Biol. Sci.**, **23**:255-264.
- EMMERT, F.H., 1968. A system for measuring penetration of radioactive ions across roots of intact plants. **Plant Physiology**, **41**:244-247.
- EMMERT, F.H., 1982. The stecheometry of interactions between phosphorus and nutrient cations. **Jour.Plant Nutr.**, **9**:1171-1176.
- EMMERT, F.H., 1984. Interactions of various cations on centripetal passage of phosphorus across intact roots. **Journal of Plant Nutrition**, **7**(9):1303-1309.
- EPSIEIN, E., 1953. Mechanism of ion absorption by roots. **Nature**, **171**:83-94.

- EPSTEIN, E. & I.LEGGETT, 1954. The absorption of alkaline cations by barley roots: kinetics and mechanisms. **Am.J.Bot.**, 41:785-791.
- EPSTEIN, E., 1975. Nutrição mineral de plantas. **Princípios e perspectivas**. Trad. e Notas. E. Malavolta. Livros Tec. Ed. e Editora da USP, S.Paulo.
- FERREIRA HERNANDEZ, F., 1978. Absorção de fósforo em raízes destacadas de milho (*Zea mays*) diferença entre híbridos e linhagens. Tese de Mestrado, 98 p. Piracicaba, SP.
- FRIED, M. & H.BROESHART, 1967. **The soil plant system**. Academic Press. Nova Iorque, Londres.
- HARRISON, S.J.; N.W.LEPP & D.A.PHILIPS, 1981. Calculation of kinetic constants for ion uptake studies - a comparison of methods in relation to their effects on data interpretation. **Jour.of Plant Nutrition**, 3(1-4): 181-182.
- HODGES, T.K., 1973. Ion absorption by plant roots. **Adr. Agron**, 25:163-167.
- HOFSTEE, B.H.J., 1952. On the evaluation of constants V_m and K_m in enzyme reactions. **Science**, 116:329-333.
- LANCE, J.C. & R.W.PEARSON, 1969. Effect of low concentration of aluminum on growth and water and nutrient uptake by cotton roots. **Soil Sci. Soc. Amer. Proc.**, 39:95-98.
- LEONARD, R.T. & T.K.HODGES, 1973. Characterization of plasma membrane. Associated adenosine triphosphatase activity by oat roots. **Plant Physiol.**, 52:6-12.
- LEONCE, F.S. & H.H.MILLER, 1966. A physiological effect of nitrogen on phosphorus absorption by corn. **Agron. J.**, 58:245-249.

- LINEWEAVER & D.BURK, 1934. The determination of enzyme dissociation constants. **J.Amer.Chem Soc.**, **56**:658-666.
- LOURENÇO, S., 1967. Absorção de fósforo por raízes destacadas de cavada (*Hordeum vulgare*) em presença de magnésio. Tese de Mestrado. ESALQ, Piracicaba, 1967. 29 p.
- MALAVOLTA, E. & A.F.SOUZA, **et alii**, 1976. Absorção de fósforo e cálcio por raízes destacadas de soja var. IAC-2. **Anais da ESALQ**, Vol. **33** p. 543.
- MALAVOLTA, E.; F.M.FREIRE, J.C.CASAGRANDE; V.M.CARRETERO & R.STOCK, 1977. Estudos sobre a nutrição mineral do sorgo granífero. VI. Absorção de fosfato por raízes destacadas de plantas de três variedades comerciais. **Anais da ESALQ**, vol. **34** p. 383.
- MALAVOLTA, E.; A.JOECHN **et alii**, 1979. Estudos sobre a nutrição mineral do sorgo sacarino. II. Absorção e redistribuição do radiofósforo. **Anais da ESALQ**, vol. **36**. p. 203.
- MALAVOLTA, E., **et alii**, 1981. Estudos sobre a nutrição mineral de arroz. XIV. Efeitos dos excessos de Al, Cl, e Mn nas variedades IAC-25 e IAC-47. **Anais da ESALQ**, vol. **38**, p. 687.
- MALAVOLTA, E.; A.F.VECHIATO; H.TAKAHASHI; J. KLIEMANN; J.A.AZEVEDO; M.D.THOMAZI; P.J.CARVALHO & S.R.F. LEÃO, 1982. Estudos sobre a nutrição mineral do arroz. Absorção radicular e foliar do radiofósforo por diversas variedades. **Anais da ESALQ**, vol. **39**, p. 373.
- MCCORMICK, L.H. & F.Y.BORDEN, 1974. The occurrence of aluminum-phosphate precipitate in plant roots. **Soil Sci.Soc.Amer.Proc.**, **38**:931-934.

- NISSEN, P., 1971. Uptake of sulphate by roots and leaf slices of barley mediated by single, multiphasic mechanisms. **Physiol. Plant**, 24:315-324.
- NISSEN, P., 1974. Uptake mechanisms: inorganic and organic. **Rev.Plant.Physiol.**, 25:53-59.
- NISSEN, P., 1977. Ion uptake in higher plants and KCl Stimulation of plasmalema adenosine triphosphatase: comparison of model. **Physiol.Plant**, 40:205-214.
- NOGGLE, J.C. & H.FRIED, 1960. A kinetic analysis of phosphorus absorption by excised roots of millet, barley and alfafa. **Soil Sci. Soc.Amer.Proc.**, 24:33-35.
- RAGLAND, J.L. & N.T.COLEMAN, 1962. Influence of aluminum on phosphorus uptake by bean root. **Soil Sci.Soc.Amer. Proc.**, 26:88-90.
- RANDALL, P.J. & P.B.VOSE, 1963. Effect of aluminum on uptake and translocation of phosphorus 32 by perennial ryegrass. **Plant.Physiol.**, 38:403-413.
- RIBEIRO DO VALE, F., 1982. Efeito do alumínio sobre a cinética de absorção de nitrato, amônio e fosfato em milho (*Zea mays*) e um clone de eucalipto (*Eucalyptus alba*). Tese de Mestrado, Viçosa, MG. 70 p.
- THIEN, S.J. & McFEE, 1970. Influence of nitrogen on phosphorus absorption and translocation in *Zea mays*. **Soil Sci.Soc.Amer.Proc.**, 34:87-90.

CO-AUTORES

Os seguintes alunos de pós-graduação são co-autores do presente trabalho.

- . Alvaro de Mendonça Thurler
- . Alvaro Pires da Silva
- . Amalia Baraibar de Villamil
- . Beatriz Monte Serrat Prevedello
- . Edmilson José Ambrosano
- . Elaine Bahia Wuthe
- . Fredy Orlando Vegas Colmenarez
- . Ivail Amaral Guerrini
- . José Milton Villamil Lucas
- . José Ubirajara Garcia Fontoura
- . Kátia Regina Pimentel de Araújo
- . Luiz Augusto Buzolin C. de Vanconcellos
- . Marcos Antonio de Rezende
- . Marcos Silveira Bernardes
- . Marcos Vinicius Folegatti
- . Marli de Fátima Fiore
- . Marli T. Almeida Minhoni
- . Paulo Afonso Graciano
- . Paulo Marcos da Silva
- . Plínio Barbosa de Camargo
- . Roberto Bonetti
- . Rubem Marcondes Ferreira
- . Thais Maria Diehl Santiago
- . Valdinei T. Paulino.