

Influência do nitrato e do amônio sobre a fotossíntese e a concentração de compostos nitrogenados em mandioca

Influence of nitrate and ammonium on the photosynthesis and nitrogen compounds concentration in cassava

Jailson Lopes Cruz^{I*} Claudinéia Regina Pelacani^{II} Wagner Luiz Araújo^{III}

RESUMO

Plantas de mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) apresentam redução no acúmulo de matéria seca quando cultivadas com altos níveis de amônio na solução do solo. A razão para esse efeito do amônio ainda permanece pouco estudada. O presente trabalho foi desenvolvido visando avaliar a influência do NO_3^- e do NH_4^+ sobre alguns aspectos relacionados à fotossíntese e à concentração de alguns compostos nitrogenados em plantas de mandioca. Para esse estudo, utilizou-se a variedade Cigana Preta, que foi cultivada em solução nutritiva, tendo areia grossa lavada como substrato. Os tratamentos consistiram de três proporções entre $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$, em mM (12:0, 6:6, e 0:12). Plantas cultivadas apenas com NO_3^- ou com $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ não apresentaram diferenças na taxa fotossintética. No entanto, observou-se redução desse evento quando o NH_4^+ foi a única fonte nitrogenada. O valor da condutância estomática obtido para as plantas cultivadas apenas com NO_3^- foi de $0,49\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, enquanto que para as plantas cultivadas apenas com NH_4^+ , o valor foi de apenas $0,16\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (três vezes menor). Não houve diferenças significativas na concentração foliar de amônio livre, sugerindo não ter ocorrido efeito tóxico direto do NH_4^+ sobre a fotossíntese. A concentração de proteínas foi maior para as plantas cultivadas apenas com NH_4^+ . Os resultados sugerem que o menor acúmulo de matéria seca das plantas de mandioca cultivadas exclusivamente com NH_4^+ é decorrente, dentre outros fatores, do efeito desse íon sobre a atividade fotossintética, em virtude, principalmente, de sua ação negativa sobre a condutância estomática.

Palavras-chave: assimilação do CO_2 , nitrogênio, proteínas, transpiração, eficiência no uso de água.

ABSTRACT

Cassava (*Manihot esculenta* Crantz) plants present reduction in dry matter accumulation when grown at high levels of ammonium in the soil solution. The reason for that

still remains to be determined. The present research was carried out in order to evaluate the influence of nitrate and ammonium on aspects related to photosynthesis and the concentration of nitrogen compounds of cassava plants. Cultivar Cigana Preta plants were grown in nutritive solution with sand as substrate. Treatments consisted of three ratios of $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$, in mM (12:0, 6:6, e 0:12). Plants grown only on NO_3^- or $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ did not show differences in photosynthetic rates, but reduction of them were observed for NH_4^+ as the only nitrogen source. Stomatal conductance of plants grown on nitrate was $0.49\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and three times less for plants grown only on ammonium ($0.16\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). There were no significant differences in leaf concentration of free ammonium among treatments, suggesting no direct toxic effect of ammonium on photosynthesis. Protein concentration was higher for plants grown only on ammonium. The results strongly suggest that the lower dry matter accumulation of cassava plants grown just on ammonium is due, among other factors, to its effect on photosynthetic activity, mainly because of its negative influence on stomatal conductance.

Key words: CO_2 assimilation, nitrogen, proteins, transpiration, water use efficiency.

INTRODUÇÃO

O NO_3^- e o NH_4^+ representam as duas principais fontes de nitrogênio inorgânico para o crescimento e o desenvolvimento dos vegetais. As taxas de absorção relativas de NO_3^- e NH_4^+ pelas plantas superiores são influenciadas por diversos fatores, tais como a espécie em estudo, a proporção de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ na solução de crescimento, o pH, a temperatura, a intensidade luminosa, a concentração de carboidratos nas raízes, entre outros (MARSCHNER, 1995). Em

^IEmbrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, CP 007, 44380-000, Cruz das Almas, BA, Brasil. E-mail: jailson@cnpmf.embrapa.br.

*Autor para correspondência.

^{II}Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Biologia Vegetal, Feira de Santana, BA, Brasil.

^{III}Programa de Pós-graduação em Fisiologia Vegetal, Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, MG, Brasil.

mandioca, CRUZ et al. (2006) observaram que a eficiência de absorção de nitrogênio das plantas que receberam apenas NH_4^+ foi 70% superior à eficiência obtida pelas plantas que receberam exclusivamente o NO_3^- .

Ao se comparar o efeito dessas duas fontes, tem sido observado que o crescimento é maior quando a solução do solo contém uma mistura desses dois íons (ALI et al., 2001). Em mandioca, CRUZ et al. (2006) observaram que o NH_4^+ foi mais prejudicial ao acúmulo de matéria seca dessas plantas do que a fonte nítrica. Segundo GOYAL et al. (1982), o NH_4^+ , quando fornecido em grandes proporções, pode gerar problemas de toxicidade e reduzir o crescimento e a produtividade das plantas. O motivo pelo qual plantas de mandioca são prejudicadas em seu crescimento, quando cultivadas na presença exclusiva de NH_4^+ , tem sido pouco avaliado (CRUZ et al., 2006). Para outras culturas, o efeito negativo do NH_4^+ sobre o crescimento tem sido atribuído à necessidade de utilização dos carboidratos produzidos prioritariamente para a rápida assimilação do amônio absorvido, com vistas a evitar sua acumulação e conseqüentes problemas de toxicidade (LEWIS et al., 1989), problemas relacionados a alterações no pH celular e desbalanços iônico e hormonal, entre outros (BRITO & KRONZUCKER, 2002).

Outro aspecto relacionado à redução do crescimento tem sido a associação desse íon com a menor fotossíntese das plantas. Para o girassol e o espinafre cultivados apenas com NH_4^+ , a taxa fotossintética foi menor do que das plantas cultivadas apenas com NO_3^- (LASA et al., 2001). CRAMER & LEWIS (1993) observaram que a menor taxa fotossintética do milho, quando cultivada com 12mM de NH_4^+ , foi acompanhada por uma redução da concentração interna de CO_2 , como conseqüência do fechamento estomático das plantas. No entanto, RAAB & TERRY (1994) observaram que plantas de soja, quando cultivadas exclusivamente com 7,5mM de NH_4^+ , podem apresentar maior atividade fotossintética, como resultado da manutenção da condutância estomática e do aumento da concentração de enzimas relacionadas à bioquímica da fotossíntese. Esses resultados contrastantes reforçam a idéia de que a resposta fotossintética das plantas, quando supridas apenas com NH_4^+ , é dependente da espécie (CLAUSSEN & LENZ, 1999).

O objetivo do presente trabalho foi avaliar a influência de proporções $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ no meio de cultivo sobre aspectos relacionados à taxa fotossintética e à concentração de alguns compostos nitrogenados, com vistas a ajudar no entendimento do processo pelo qual

plantas de mandioca tem seu crescimento reduzido quando cultivado apenas com NH_4^+ (CRUZ et al., 2006).

MATERIAL E MÉTODOS

A metodologia foi semelhante à utilizada por CRUZ et al. (2006). O experimento foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa. A cv "Cigana Preta" foi escolhida para a implantação do experimento. Para o plantio utilizou-se manivas de aproximadamente 0,15m de comprimento. O substrato utilizado foi areia grossa de rio (diâmetro entre 0,5mm e 1,0mm), lavada várias vezes com água de torneira e, por último, com água destilada para a retirada da matéria orgânica, argilas e minerais. Os vasos apresentavam capacidade para 11,0 litros. Inicialmente, foram plantadas duas manivas em cada vaso. Nos primeiros 10 dias, os vasos foram irrigados duas vezes ao dia. Após esse período, foi descartada a planta menos vigorosa e o experimento passou a ser conduzido com apenas uma planta por vaso. Depois do desbaste, o substrato passou a ser fertilizado com soluções nutritivas, modificadas a partir da solução utilizada por CRUZ (2001). Esse autor indicou 12mM de NO_3^- como sendo a concentração que proporcionou o maior crescimento das plantas de mandioca dessa cultivar. Partindo-se desse valor, foram preparadas soluções com três proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$, em mM: (12:0; 6:6 e 0:12). Diariamente era realizada a reposição da água evapotranspirada. Semanalmente, os vasos eram lavados com água de torneira e água destilada, para evitar a salinização do substrato, e a solução renovada seguindo o mesmo método descrito por CRUZ (2001). De acordo com esse método, cada tratamento recebia, semanalmente, 3,4L de solução.

Noventa dias após o início do experimento foi determinada a taxa fotossintética líquida no último lóbulo central totalmente expandido da folha. As avaliações foram realizadas com um analisador de gás no infravermelho (IRGA), portátil, modelo LCA-2, em sistema aberto, com câmara foliar do tipo Parkinson (Analytical Development Company, Hoddesdon, UK) e fluxo de ar de 300mL min⁻¹. Ao IRGA foi acoplada uma fonte artificial de luz para projetar, sobre a superfície da folha, uma irradiância de 1.100µmol fótons m⁻²s⁻¹. As medições foram realizadas entre 9-11 horas. Para evitar que as variações climáticas ocorridas ao longo do horário de avaliação afetassem a tomada de dados, as avaliações foram realizadas por blocos.

Posteriormente, foram retiradas amostras de 500mg de matéria fresca do tecido foliar e radicular, as quais foram imersas em 2mL de etanol 80% fervente e armazenadas a -20°C. Para as determinações de NO_3^- ,

NH_4^+ livre, aminoácidos livres e proteínas, seguiram-se as metodologias descritas por CRUZ (2001).

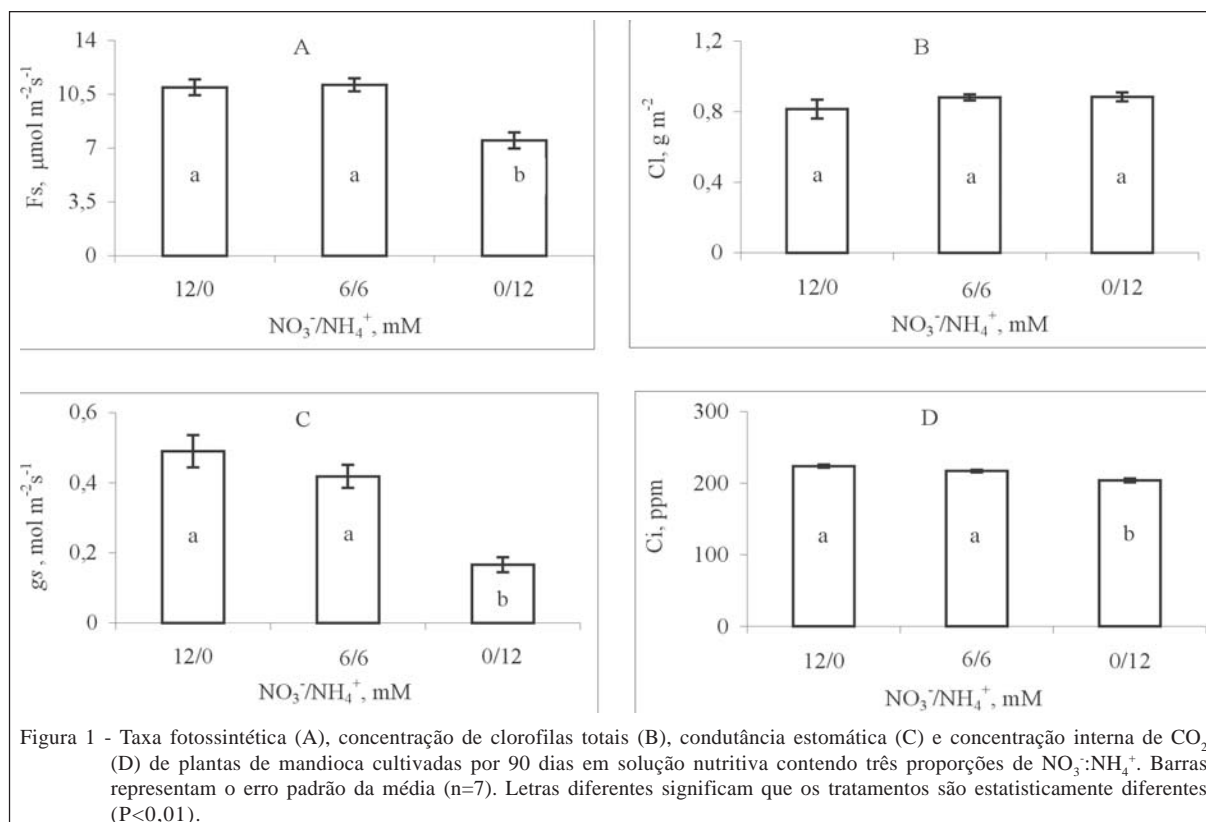
Foi utilizado o delineamento experimental inteiramente casualizado. Para a análise estatística das características fotossintéticas, foram consideradas sete repetições, enquanto que para as análises químicas, apenas cinco. Para efeito de comparação entre médias, utilizou-se o teste de Duncan.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Plantas cultivadas apenas com NO_3^- ou com $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ não apresentaram diferenças em suas taxas fotossintéticas (Figura 1A). No entanto, observou-se redução dessa característica quando o NH_4^+ foi a única fonte nitrogenada fornecida. Em mandioca, CRUZ et al. (2006) observaram que tanto o NO_3^- quanto o NH_4^+ , quando supridos como única fonte nitrogenada, reduziram o crescimento dessa espécie. Esses autores também observaram que o NH_4^+ foi mais prejudicial ao acúmulo de matéria seca da planta do que a fonte nítrica. Assim, é possível sugerir que a redução da atividade fotossintética das plantas cultivadas exclusivamente com NH_4^+ possa ter sido um dos principais fatores a contribuir para o menor acúmulo de matéria seca das plantas de mandioca observado por CRUZ et al. (2006).

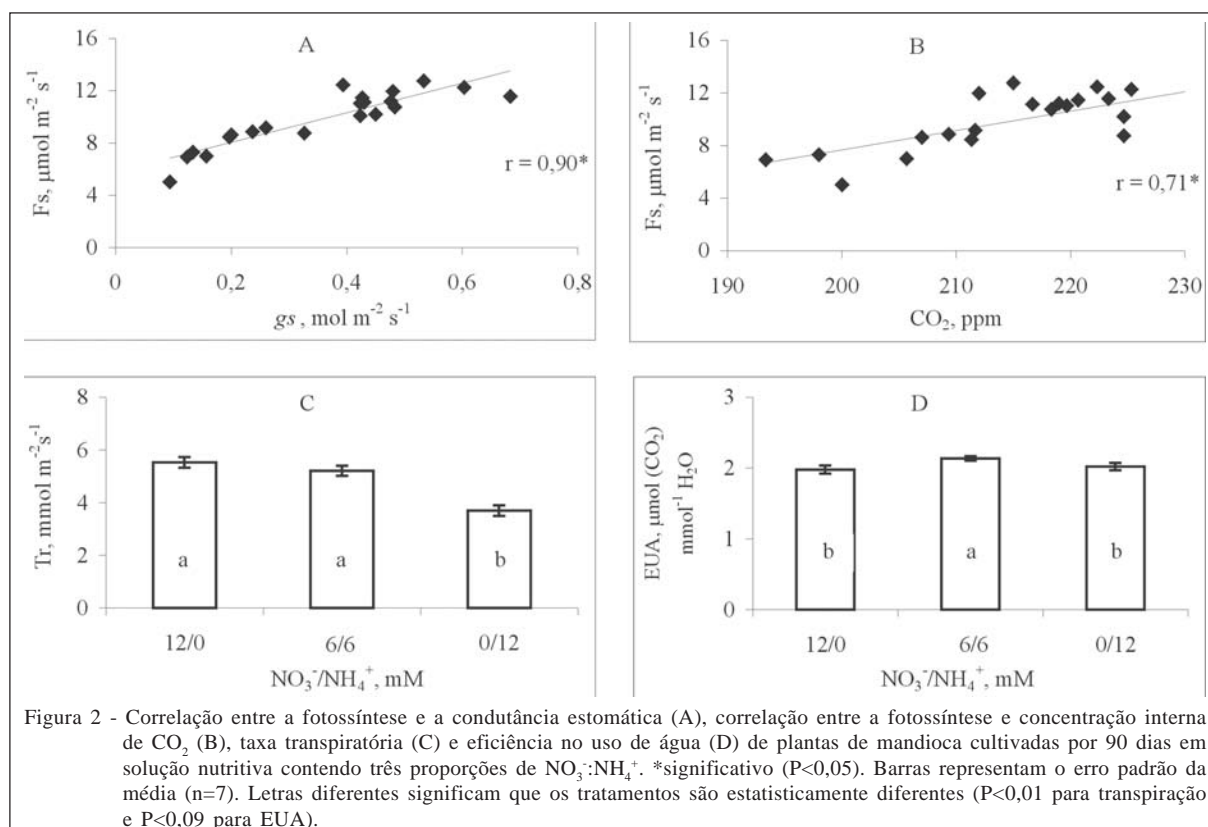
No entanto, essa mesma explicação não serve para justificar o menor crescimento das plantas cultivadas apenas com NO_3^- , visto que sua atividade fotossintética não foi prejudicada. O maior custo energético para a absorção e a redução do nitrato (BLOOM et al., 1992), pode ter contribuído, ao menos parcialmente, para esse menor acúmulo de matéria seca das plantas de mandioca cultivadas apenas com NO_3^- em comparação à mistura das duas formas de nitrogênio.

A forma de nitrogênio não influenciou a concentração de clorofilas totais, cujos valores foram de 0,82 e 0,88g m⁻², respectivamente, para os tratamentos, tendo apenas NO_3^- ou NH_4^+ como única fonte (Figura 1B). Portanto, a menor fotossíntese não foi consequência do efeito negativo do NH_4^+ sobre a concentração dos principais componentes responsáveis pela fotoquímica do processo. Entretanto, é possível inferir, a partir da semelhança entre os valores de clorofila, que a atividade fotossintética, quando expressa por unidade desse pigmento, tenha sido menor para as plantas cultivadas exclusivamente com NH_4^+ . Isso é explicado pelo aumento da resistência interna à difusão do CO_2 até os sítios de carboxilação, como consequência da presença de cloroplastos maiores (RAAB & TERRY, 1994).



Plantas cultivadas apenas com NO_3^- ou com $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ não apresentaram diferenças em suas condutâncias estomáticas (Figura 1C). No entanto, o tratamento 12mM de NH_4^+ , além de determinar redução na taxa fotossintética, também contribuiu para que houvesse redução da abertura dos estômatos. Vale ressaltar que o efeito da aplicação do NH_4^+ sobre a condutância estomática foi altamente prejudicial, visto que o valor obtido para as plantas cultivadas apenas com NO_3^- foi de $0,49 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, enquanto que para as plantas cultivadas apenas com NH_4^+ o valor foi de apenas $0,16 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (três vezes menor). Em adição à menor condutância, observou-se, também, menor concentração interna de CO_2 (Figura 1D), indicando que a limitação ao ingresso desse composto pode ter sido a causa determinante da redução da taxa fotossintética das plantas cultivadas apenas com NH_4^+ . Essa afirmação é reforçada pelas relações altas e positivas entre a fotossíntese e a condutância estomática (Figura 2A) e entre a fotossíntese e a concentração interna de CO_2 (Figura 2B). LASA et al. (2000) e LOPES et al. (2004) também observaram redução da fotossíntese e da condutância estomática, respectivamente, em girassol e cevada, em função da fertilização exclusivamente amoniacal.

A razão pela qual íons NH_4^+ reduzem a condutância estomática ainda não está completamente elucidada e pode haver vários fatores ocorrendo ao mesmo tempo (LOPES & ARAUS, 2006). O NH_4^+ , por exemplo, reduz a concentração foliar de diversos nutrientes essenciais, inclusive o K (LASA et al., 2000; BRITTO & KRONZUCKER, 2002), o qual é importante para o funcionamento normal dos estômatos (TAIZ & ZEIGER, 2002). O fechamento estomático também pode ser consequência do menor potencial hídrico foliar que essas plantas possam apresentar, visto que plantas cultivadas exclusivamente com NH_4^+ podem reduzir a condutividade hidráulica das raízes, diminuindo, assim, o transporte de água para atender a demanda da parte aérea (ADLER et al., 1996). Adicionalmente, a elevação dos níveis de ácido abscísico, como consequência da fertilização amoniacal, também pode ter concorrido para o observado fechamento estomático (PEUKE et al., 1998). Como consequência do fechamento estomático, as plantas cultivadas apenas com NH_4^+ apresentaram significativa redução da transpiração (Figura 2C). Em relação à eficiência instantânea no uso de água (EUA), observou-se que o NO_3^- , quando utilizado como única fonte de nitrogênio, concorreu para reduzir essa característica (Figura 2D). Contudo, a EUA das plantas cultivadas com NH_4^+ foi mantida à custa do fechamento



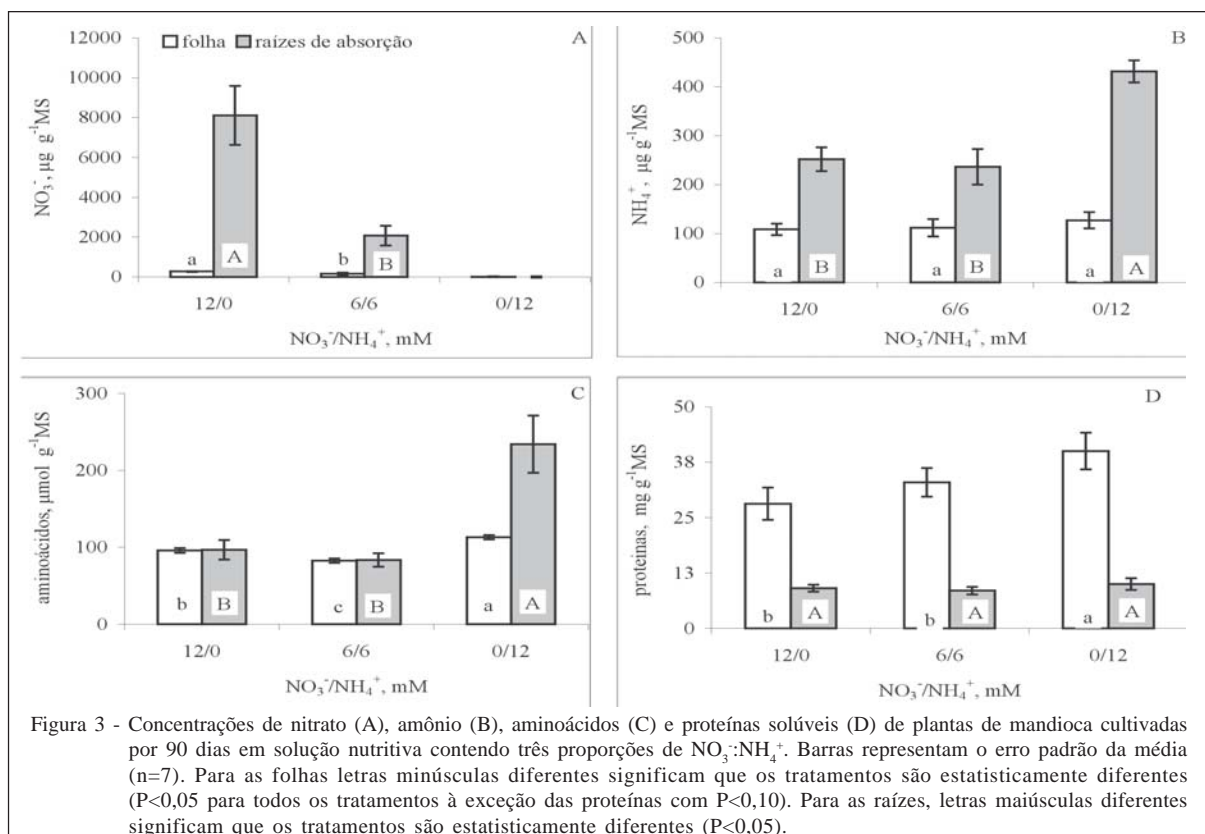
estomático, o qual concorreu para limitação da fotossíntese.

A concentração de nitrato do sistema radicular variou significativamente em função dos níveis de NO_3^- presentes no substrato (Figura 3A). Para as plantas cultivadas com 12mM de NO_3^- , essa concentração foi alta e de aproximadamente 8,1mg de $\text{NO}_3^- \text{ g}^{-1}\text{MS}$. As folhas das plantas cultivadas com 12mM de NO_3^- também apresentaram as mais altas concentrações de nitrato. Ainda para esse íon a concentração foi bem maior nas raízes do que nas folhas. Em mandioca, as folhas são os sítios preferenciais de redução do NO_3^- , mas a atividade da redutase do nitrato é relativamente baixa (PEREIRA & SPLITTSTOESSER, 1986; CRUZ et al., 2004), o que não explica essa menor concentração de nitrato das folhas em relação à concentração das raízes. Assim, a baixa concentração foliar de nitrato pode ser consequência da capacidade reduzida de seu transporte das raízes para a parte aérea, e não de sua redução pelas folhas, à semelhança do resultado obtido para soja por RADIN (1978). Essa alta concentração radicular de nitrato reforça a idéia de que esse íon possa apresentar-se como uma das principais formas de armazenamento de nitrogênio em mandioca (CRUZ, 2001). ALI et al. (2001) também encontraram em cevada acúmulos de até 34mg de $\text{NO}_3^- \text{ g}^{-1}\text{MS}$, o qual

pode ser utilizado em condições em que a disponibilidade de nitrogênio seja reduzida. Semelhante aos resultados encontrados para a mandioca, esse nitrato das plantas de cevada também foi preferencialmente alojado nas raízes.

É interessante ressaltar que, em plantios comerciais de mandioca, é comum haver perda de parte da folhagem acarretada por estresse hídrico, ataque de pragas (ex. mandarová) ou cortes sucessivos realizados pelos produtores com o objetivo de fornecer alimentação aos animais na época seca. Assim, o acúmulo de nitrato nas raízes pode ser de grande importância porque esses íons aí acumulados podem suprir a parte aérea com nitrogênio, permitindo, dessa forma, o rápido crescimento das plantas após a perda da folhagem ou, no caso do estresse hídrico, quando as condições ambientes voltarem a ser adequadas.

Para as raízes, observou-se que a concentração de amônio livre foi maior nas plantas cultivadas apenas com NH_4^+ (Figura 3B), evidenciando maior absorção e retenção de parte significativa desse íon. Assim como para o nitrato, as concentrações de amônio livre das raízes foram maiores do que das folhas. Observou-se, ainda, que os tratamentos não causaram alterações significativas na concentração desse íon nas folhas, indicando, que além da maior retenção pelas



raízes, as folhas de mandioca, também apresentaram alta capacidade para a rápida assimilação do amônio livre, evitando sua acumulação em níveis tóxicos. Resultados semelhantes foram obtidos por CRUZ et al. (2004).

O menor crescimento das plantas cultivadas exclusivamente com NH_4^+ tem sido atribuído ao acúmulo desse íon, principalmente nos tecidos fotossintetizantes (GOYAL et al., 1982; MARQUES et al., 1983), o qual pode reduzir a fotossíntese em virtude de sua ação como agente desacoplador da fotofosforilação nos cloroplastos (IZAWA & GOOD, 1972; GOYAL et al., 1982) e na dissipação do gradiente de prótons requeridos para o transporte de elétrons da fotossíntese (BLOOM, 1997). No que se refere à mandioca, essa hipótese parece pouco provável, visto que para todos os tratamentos a concentração foliar de amônio foi semelhante e somente as plantas cultivadas com 12mM de NH_4^+ apresentaram redução significativa da fotossíntese. Esse resultado sugere que o menor acúmulo de matéria seca pode não estar relacionado a um efeito tóxico direto desse íon sobre a fixação de CO_2 das plantas de mandioca.

As raízes e as folhas das plantas cultivadas apenas com NH_4^+ apresentaram as mais altas concentrações de aminoácidos (Figura 3C). Ainda para esse tratamento, as raízes apresentaram maiores concentrações de aminoácidos que as folhas. Esses resultados estão em sintonia com a afirmação de que, em mandioca, fatores que levam ao aumento da concentração interna de amônio livre, como a maior absorção de íons NH_4^+ , a fotorrespiração e a redução do nitrato, também levam ao aumento da atividade das enzimas GS e GOGAT (CRUZ et al., 2004), que estão diretamente relacionadas à assimilação do amônio e à formação de aminoácidos.

Não houve influência dos tratamentos aplicados sobre a concentração de proteínas solúveis das raízes (Figura 3D). Já para as folhas, o tratamento com o maior nível de NH_4^+ apresentou a maior concentração dessas substâncias. Ao contrário de todos os metabólitos anteriormente discutidos, verificou-se que a concentração de proteínas solúveis foi muito maior para as folhas do que para as raízes. Ou seja, nas folhas, independente dos tratamentos aplicados, o amônio livre foi rapidamente incorporado em aminoácidos e, posteriormente, em proteínas solúveis. Plantas cultivadas exclusivamente com NH_4^+ normalmente apresentam alta capacidade para formação de proteínas solúveis (LASA et al., 2001), refletindo em aumentos da concentração de enzimas associadas à bioquímica da fotossíntese (RAAB & TERRY, 1994). Assim, a maior concentração de proteínas das plantas

de mandioca cultivadas exclusivamente com NH_4^+ reforça a idéia de que a menor fotossíntese pode não ter sido consequência do efeito desse íon sobre a concentração das enzimas relacionadas à fase bioquímica da fotossíntese, mas em função de sua menor condutância estomática.

CONCLUSÕES

O menor crescimento das plantas cultivadas exclusivamente com amônio está, dentre outros fatores, associado à menor atividade fotossintética dessas plantas, em virtude da ação negativa desse íon sobre a condutância estomática.

REFERÊNCIAS

- ADLER, P.R. et al. NH_4^+ decreases muskmelon root system hydraulic conductivity. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.19, p.1395–1403, 1996.
- ALI, A. et al. Effects of salinity and mixed ammonium and nitrate nutrition on the growth and nitrogen utilization of barley. **Journal of Agronomy & Crop Science**, Oxford, v.186, p.223-228, 2001.
- BLOOM, A.J. Nitrogen as a limiting factor: crop acquisition of ammonium and nitrate. In: JACKSON, L.E. (Ed). **Ecology in agriculture**. San Diego, Academic, 1997. p.145–172.
- BLOOM A.J. et al. Root respiration associated with ammonium and nitrate absorption and assimilation by barley. **Plant Physiology**, Bethesda, v.99, p.1294-1301, 1992.
- BRITTO, D.T.; KRONZUCKER, H.J. NH_4^+ toxicity in higher plants: a critical review. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v.159, p.567–584, 2002.
- CLAUSSEN, W.; LENZ, F. Effect of ammonium or nitrate nutrition on net photosynthesis, growth, and activity of the enzymes nitrate reductase and glutamine synthetase in blueberry, raspberry and strawberry. **Plant Soil**, Hague, v.208, p.95-102, 1999.
- CRAMER, M.D.; LEWIS, O.A.M. The influence of nitrate and ammonium nutrition on the growth of wheat (*Triticum aestivum*) and Maize (*Zea mays* L.) plant. **Annals of Botany**, London, v.72, p.359–365, 1993.
- CRUZ, J.L. **Efeitos de níveis de nitrato sobre o metabolismo do nitrogênio, assimilação do CO_2 e fluorescência da clorofila a em mandioca**. 2001. 87f. Tese (doutorado, fisiologia vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- CRUZ, J.L. et al. Effects of nitrate nutrition on nitrogen metabolism in cassava. **Biologia Plantarum**, Prague, v.48, n.1, p.67-72, 2004.
- CRUZ, J.L. et al. Efeito do nitrato e amônio sobre o crescimento e eficiência de utilização do nitrogênio em mandioca. **Bragantia**, Campinas, v.65, n.3, p.467-475, 2006.
- GOYAL, S.S. et al. Inhibitory effects of ammoniacal nitrogen on growth radish plants. I. Characterization of toxics of NH_4^+ on growth and its alleviation by NO_3^- . **Journal of the**

- American Society for Horticultural Science**, Mount Vernon, v.107, p.125-129, 1982.
- IZAWA, S.; GOOD, N.E. Inhibition of photosynthetic electron transport and photophosphorylation. **Methods in Enzymology**, San Diego, v.24, p.355-377, 1972.
- LASA, B. et al. Effects of low and high levels of magnesium on the response of sunflower plants grown with ammonium and nitrate. **Plant and Soil**, Hague, v.225, p.167-174, 2000.
- LASA, B. et al. The sensitivity to ammonium nutrition is related to nitrogen accumulation. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v.91, p.143-152, 2001.
- LEWIS, O.A.M. et al. Effect of nitrogen source on growth response to salinity stress in maize and wheat. **New Phytologist**, Oxford, v.111, p.155-160, 1989.
- LOPES, M.S.; ARAUS, J.L. Nitrogen source and water regime effects on durum wheat photosynthesis and stable carbon and nitrogen isotope composition. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.126, p.435-445, 2006.
- LOPES, M.S. et al. Nitrogen source and water regime effects on barley photosynthesis and isotope signature. **Functional Plant Biology**, Victoria, v.31, p.995-1003, 2004.
- MARQUES, I. A. et al. Effects of different nitrogen sources on photosynthetic carbon metabolism in primary leaves of non-nodulated *Phaseolus vulgaris* L. **Plant Physiology**, Bethesda, v.71, p.555-561, 1983.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. London: Academic, 1995. 889p.
- PEREIRA, J.F.; SPLITTSTOESSER, W.E. Nitrate reduction by cassava. **Plant Cell Physiology**, Tokyo, v.27, p.925-927, 1986.
- PEUKE et al. Foliar application of nitrate or ammonium as sole nitrogen supply in *Ricinus communis*. II. The flows of cations, chloride and abscisic acid. **New Phytologist**, Oxford, v.140, p.625-636, 1998.
- RAAB, T.K.; TERRY, N. Nitrogen-source regulation of growth and photosynthesis in *Beta vulgaris* L. **Plant Physiology**, Bethesda, v.105, p.1159-1166, 1994.
- RADIN, J.W. A physiological basis for the division of nitrate assimilation between roots and leaves. **Plant Science Letters**, Amsterdam, v.13, n.2, p.21-25, 1978.
- TAIZ, L.; ZEIGER, L. **Plant physiology**. 3.ed. Sunderland: Sinauer Assoc, 2002. 690p.