

Nutrição Mineral de Plantas

**PRINCÍPIOS E PERSPECTIVAS
SEGUNDA EDIÇÃO**

**EMANUEL EPSTEIN
ARNOLD J. BLOOM**

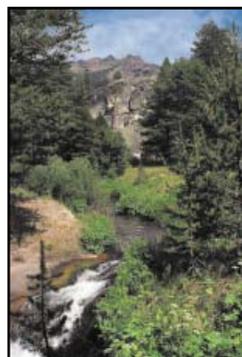
Nutrição Mineral de Plantas

PRINCÍPIOS E PERSPECTIVAS

SEGUNDA EDIÇÃO

**EMANUEL EPSTEIN
ARNOLD J. BLOOM**

2006



Sobre a capa:

As matérias primas das plantas;
atmosfera, água, rochas e solo

Copyright © Sinauer Associates

Arte: Manducão Associados

Dados de catalogação na Publicação (CIP) Internacional

E54n Epstein, Emanuel e Bloom, Arnold
Nutrição Mineral de Plantas: Princípios e Perspectivas / Emanuel
Epstein e Arnold J. Bloom. trad. Maria Edna Tenório Nunes – Lon-
drina: Editora Planta

Titulo Original:
Mineral Nutrition of Plants / Emanuel Epstein e Arnold J. Bloom.
– Sunderland: Sinauer Associates, 2004

Inclui bibliografia
ISBN 85-99144-03-0
1.Nutrição 2.Vegetal 3.Adubos 4.Fisiologia Vegetal

CDD 581.1335

ISBN

Depósito legal na Biblioteca Nacional

Impresso no Brasil Printed in Brazil

2006

Prefácio

Esta segunda edição, atrasada, de *Nutrição Mineral de Plantas: Princípios e Perspectivas* destina-se a atender as mesmas necessidades que induziram a publicação da primeira. O atraso deve-se inteiramente à preocupação com a pesquisa do autor mais velho, o que superou sua convicção de que realmente havia necessidade de um livro como este. Essa necessidade é agora maior que nunca, e o autor mais velho é grato ao mais novo por tornar isto claro.

A nutrição mineral de plantas trata da aquisição e utilização pelas plantas da grande maioria dos elementos químicos que entram em sua composição e de seus consumidores, inclusive nós mesmos. Grandes avanços foram e estão sendo conseguidos nas ciências biológicas, dos quais a nutrição inorgânica de plantas é parte integrante. Em adição ao interesse intrínseco, há a importância da nutrição mineral de plantas como uma ciência básica para agricultura, silvicultura, manejo de pastagens, responsabilidade ambiental e outras atividades dedicadas à produção de plantas e de animais e ao bem-estar dos seres humanos. A população humana já excede 6 bilhões de pessoas e alcançará 10 bilhões por volta da metade do século. Nessa ocasião, como agora, a maioria dos elementos químicos que entram na constituição dos seres humanos será introduzida na biosfera terrestre pelos vegetais, por meio dos processos da nutrição mineral de plantas. Esses processos estão na raiz da vida na Terra, literalmente,.

Escrevendo este livro, consideramos vários tipos de leitores, alunos de graduação e pós-graduação em fisiologia vegetal, bioquímica vegetal e biologia molecular de plantas; pesquisadores que trabalham com nutrição mineral de plantas, fisiologia vegetal e ecologia; e estudantes e pesquisadores das áreas de ciência do solo, agronomia, horticultura, grandes culturas, engenharia florestal, manejo de pastagens, ciências do ambiente e outras disciplinas que

terão oportunidade de usar os principais e mais atuais fatos e opiniões área de nutrição mineral de plantas.

Com esses leitores e suas necessidades em mente, apoiamos-nos nas seguintes diretrizes para escrever o livro:

1. Estudantes e pesquisadores deveriam ser capazes de *ler* o livro em sua totalidade; não deveriam ser levados a meramente consultá-lo sobre pontos de informação específicos. Isso significa que o livro não deveria tentar a perfeição de uma enciclopédia.
2. Como uma consequência da observação anterior, o livro precisou ser altamente seletivo e, inevitavelmente, muito material interessante e valioso foi omitido. Inevitavelmente, as escolhas feitas entre os materiais existentes dependeram, até certo ponto, das possibilidades, do que é ou não facilmente disponível, e dos caprichos da memória e de suas associações. Seleções cuidadosas foram feitas com a finalidade de incluir uma grande variedade de materiais de experimentos com plantas e abordagens experimentais. Em relação ao contraste de materiais antigos e novos, foi dada preferência ao novo quando, como é freqüente, ele foi experimentalmente mais preciso e mais sofisticado na interpretação do que o trabalho anterior. Entretanto, a história do tema é abordada no primeiro capítulo e contribuições clássicas ou marcadamente inovadoras são mencionadas por todo o livro. Estudos subsequentes ou revisões de literatura não podem transmitir a excitação de publicações marcantes. A inclusão de tal esforço também torna clara a mensagem de que esta ciência, como toda ciência, é mais que uma coleção de fatos: é um empreendimento dinâmico, sempre evoluindo.
3. O livro trata em sua maior parte da nutrição mineral de plantas superiores. Discutindo processos celulares, entretanto, igualmente nos valem de descobertas de trabalho com outros organismos, já que a ênfase do livro é sobre processos básicos, não sobre qualquer grupo de plantas em particular.
4. A nutrição mineral de plantas, no sentido amplo, pode ser considerada como abrangendo virtualmente tudo de fisiologia vegetal, bioquímica vegetal e biologia molecular de plantas, incluindo o metabolismo intermediário de compostos contendo nitrogênio, fósforo e enxofre, assim como uma boa parte da ciência do solo e sua referência às relações solo-planta, bem como muito de microbiologia do solo. Este livro enfoca aquelas atividades da nutrição mineral de plantas que representam os aspectos “iniciais” ou “aquisitivos” da fisiologia e do metabolismo. A razão para essa ênfase é que esses aspectos do metabolismo mineral de plantas devem vir a serem identificados como o assunto específico da disciplina de nutrição mineral ou inorgânica de plantas. À eles freqüentemente é dada pouca atenção em livros sobre fisiologia vegetal, bioquímica e biologia molecular, os quais

ênfaticam, no lugar, os aspectos intermediários do metabolismo e da ação gênica.

5. O livro é destinado a estudantes e pesquisadores e, conseqüentemente, é documentado com referências à literatura, para que suas afirmações possam ser verificadas e conferidas, de forma que os leitores estejam aptos a aumentar sua visão de qualquer tópico sobre o qual eles queiram mais informação do que é dada aqui.
6. Não hesitamos em indicar preferências por certos pontos de vista entre aqueles conflitantes, porque acreditamos que os autores de um livro dessa natureza devem dar a seus leitores uma opinião madura em vez de lançar sobre eles uma miscelânea ao acaso de conclusões e conjecturas selecionada na literatura.

Um livro como este, embora escrito apenas por dois autores é, contudo, o produto de um grande empreendimento cooperativo – o empreendimento das ciências biológica, agrícola e ambiental. Somos incapazes de expressar individualmente nosso verdadeiro reconhecimento a nossos colegas de todo o mundo que auxiliaram enviando separatas, respondendo a consultas e fornecendo material para inclusão no livro. A importância da extraordinária coleção da biblioteca da Universidade da Califórnia, em Davis, é incalculável. Nossos amigos e colaboradores da Universidade estiveram sempre prontos a discutir conosco pontos controversos. Nossos estudantes de graduação e pós-graduação e bolsistas de pós-doutorado foram uma inspiração; este livro não teria saído sem eles. O autor mais novo agradece a Lewis Feldman, da Universidade da Califórnia em Berkeley, por sua hospitalidade durante uma licença sabática que ofereceu a oportunidade de escrever. O autor mais velho agradece a My Hanh Nguyen pela ajuda com a administração do banco de dados.

Queremos agradecer a Andy Sinauer pelo seu apoio e sugestões, bem como aos seguintes membros do quadro de funcionários da Sinauer: Chelsea Holabird, Christopher Small, Jefferson Johnson, Joan Gemme e David McIntyre.

Agradecemos a nossas esposas, Peggy e Joy, pela sua paciência e apoio.

Emanuel Epstein
 Arnold J. Bloom
 Universidade da Califórnia, Davis
 Julho de 2004

Sumário

PARTE I



Elementos

1 Introdução e História 3

O Propósito da Nutrição Mineral de Plantas 3	Hereditariedade e Ambiente 6
"Minerando" o Ambiente 3	A História da Pesquisa em Nutrição de Plantas 6
Translocação 4	Referências 15
Funções dos Elementos 4	

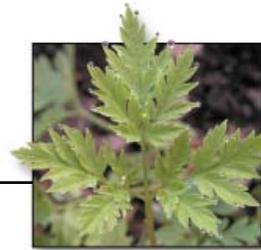
2 O Meio da Nutrição de Plantas 17

A Variedade de Meios Nutritivos 17	O Potencial Osmótico das Soluções Nutritivas 34
Solo 18	Soluções Nutritivas Comparadas a Soluções do Solo 35
Raízes no Solo 22	Referências 38
Meio Artificial 26	
Soluções Nutritivas 30	
O pH de Soluções Nutritivas 32	

3 Componentes Inorgânicos de Plantas 41

Água 41	Sintomas de Deficiência: Discussão Geral 57
Matéria Seca 43	Sintomas de Deficiência: Elementos Individuais 58
Composição Mineral 44	B: Boro 58
Elementos Essenciais e Outros Elementos Minerais 45	Ca: Cálcio 59
Elementos Macronutrientes 46	Cl: Cloro 59
Elementos Micronutrientes 46	Cu: Cobre 59
Exigências Elementares Comparativas de Plantas Superiores 48	Fe: Ferro 61
Na: Sódio 48	K: Potássio 61
Se: Selênio 48	Mg: Magnésio 61
Co: Cobalto 49	Mn: Manganês 61
Si: Silício 49	Mo: Molibdênio 63
Outros Elementos 50	N: Nitrogênio 63
Considerações Quantitativas 51	Ni: Níquel 63
Deficiências e Análise de Tecidos 52	P: Fósforo 64
	S: Enxofre 64
	ZN: Zinco 65
	Referências 65

PARTE II



Transporte

4 Absorção de Nutrientes pelas Plantas 71

A necessidade de uma membrana 71	A Estrutura das Células Vegetais 77
Estrutura da Membrana 72	Transporte Passivo X Transporte Ativo de Solutos 79
Apoplasto e Parede Celular 75	

Transporte Ativo de Solutos para Células e Tecidos 81	Combinação de Energia 93
Algas como Sistemas Modelos 81	Transportadores de Solutos 95
Transporte de Solutos nas Raízes 84	Referências 99

5 Movimento Ascendente de Água e Nutrientes 103

Transporte Celular versus Transporte a Longas Distâncias 103	Mecanismos: A Hipótese de Crafts-Boyer e Outros 123
Poros, tubos e vias 105	Mecanismos: Endoderme, Cilindro Central, Caule e Folha 126
Tecidos e Órgãos 109	Alguns Pontos e Problemas Particulares 131
Movimento de Água Através da Planta 112	Além da Folha 137
Via 112	Lixiviação 137
Mecanismos 115	Gutação 138
Movimento Ascendente de Íons 119	Excreção de Sais 138
Via 119	Queda de folhas 139
	Referências 139

6 Movimento Descendente de Alimentos e Nutrientes 147

Dilema Básico 147	Hipótese da Pressão do Fluxo 155
Novamente: Poros, Tubos e Vias 149	Transporte de Solutos Inorgânicos pelo Floema 158
Velocidade do Transporte pelo Floema 150	A Natureza da Controvérsia 163
Direção do Transporte pelo Floema 153	Referências 164

PARTE III



Metabolismo & Crescimento

7 Nitrogênio e Enxofre: Uma História de Dois Nutrientes 169

Nitrogênio no ambiente 170	Assimilação de Nitrogênio 186
Pequena Loja de Horrores 172	Assimilação de Nitrato 188
Fixação Biológica de Nitrogênio 173	Assimilação de Amônio 193
Fixação Simbiótica de Nitrogênio 177	Enxofre no Ambiente 197
Namoro entre Leguminosas e Rizóbios 180	Assimilação de Sulfato 198
Associações Micorrízicas 184	Regulação de Enxofre e Nitrogênio 200
Amônio e Nitrato 184	Referências 201

8 Metabolismo Mineral 209

Componentes Celulares 209	Manganês 228
Parede celular 209	Molibdênio 229
Vacúolo 210	Níquel 229
Citoplasma 210	Nitrogênio 230
Elementos 211	Fósforo 230
Boro 213	Potássio 234
Cálcio 215	Silício 236
Cloro 217	Sódio 240
Cobre 221	Enxofre 243
Ferro 221	Zinco 243
Magnésio 225	Referências 244

9 *Nutrição e Crescimento* 251

Nutrição em sementes 251

Estágios de Desenvolvimento e Crescimento de Raízes 253

Pêlos Radiculares e Raízes laterais 263

Regulação de Nutrientes pelas Plantas 264

Dinâmica Sazonal 266

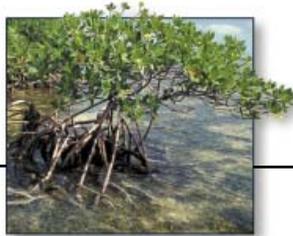
Fotossíntese, Produtividade Primária e Nutrientes 267

Produção de Culturas e Eficiência de Nutrientes 271

Teste para Nutrientes 275

Referências 277

PARTE IV



Hereditariedade & Ambiente

10 *Genética Fisiológica* 287

Histórico 287

Para o Bem Comum 288

Espécies Selvagens Versus Domesticadas 289

Biologia Molecular das Relações Planta-Nutriente 291

Bombas de Prótons 292

Transportadores de potássio 295

Canais e Bombas de Cálcio 297

Transportadores de sódio 399

Transportadores de Amônio 300

Transportadores de metais pesados 301

Transportadores de nitrato 303

Transportadores de Fosfato 304

Transportadores de Sulfato 305

Transportadores de Água 306

Outros Transportadores 306

Referências 307

11 *Ecologia e Estresse Ambiental* 313

Conceitos 313

Ecologia e Evolução 313

Plasticidade fenotípica 318

O Conceito de Ecótipo 321

Biologia de Populações 322

Comunidades 324

Associações micorrízicas 325

Plantas Parasitas 329

Estresse 332

Estresses de Temperatura 333

Resfriamento 334

Congelamento 337

Ecologia Fisiológica de Plantas 315

Aquecimento 338

Estresse Hídrico 339

Aridez 339

Inundação 342

Estresses Minerais 344

Salinidade 347

Fisiologia do Estresse por Sais 349

Alumínio 354

Metais pesados 355

Referências 358

12 *Grande Cenário: Passado, Presente, Futuro* 371

Uma Breve História do Mundo 371

A Atmosfera 374

Mudança Climática Global 376

Ciclagem de nutrientes 378

Fósforo 379

Potássio 380

Sal 382

Prognósticos 382

Transportadores 382

Quimiotropismo de nutrientes 384

Assimilação e sequestro de nutrientes 385

Práticas hortícolas e agronômicas 386

Final 387

Referências 387

Índice Remissivo 393

PARTE I

Elementos



Ciência convidou-o a preparar uma revisão do assunto para apresentação em sua reunião de 1840. Esse convite resultou na escrita de um livro intitulado *Química Orgânica e suas Aplicações na Agricultura e Fisiologia*. O livro passou por várias edições, foi traduzido em várias línguas e tornou-se extremamente influente. Na época de sua primeira publicação, em 1840, Liebig não tinha propriamente se ocupado virtualmente nos campos da química agrícola e nutrição de plantas. Ele não deixou isso detê-lo de alegar ser o primeiro pesquisador a estudar “a aplicação de princípios químicos no crescimento de vegetais”. Seu próprio livro foi a maior refutação desta alegação, pois correspondeu meramente a uma compilação dos trabalhos de Saussure, Sprengel, Boussingault e muitos outros.

As próprias opiniões interpretações de Liebig eram freqüentemente errôneas e, em muitos casos, representaram uma negativa de conclusões sensatas já demonstradas por outros pesquisadores. Por exemplo, ele atacou a conclusão de Boussingault de que somente as leguminosas obtêm nitrogênio da atmosfera. Ele alegou, em vez disso, que todas as plantas absorvem nitrogênio na forma de amônia, do ar. A amônia ele considerou se originar da decomposição da matéria orgânica. Quase meio século depois da nítida evidência de Saussure para a absorção seletiva de solutos, Liebig escreveu: “todas as substâncias em solução em um solo são absorvidas pelas raízes de plantas, exatamente como uma esponja absorve um líquido e tudo que ele contém, sem seleção” (Browne, 1944). E a alegação de Liebig “que qualquer uma das bases alcalinas podem ser substituídas por outra, toda a ação sendo a mesma” foi mera conjectura, não digna de crédito mesmo em sua época.

A principal contribuição de Liebig para a nutrição de plantas foi que ele finalmente anulou a “teoria do húmus”, de acordo com a qual a matéria orgânica do solo é a fonte de carbono que as plantas absorvem. Ele imaginou que o solo contribui com constituintes inorgânicos solúveis. Essa não foi uma conclusão nova, visto que Saussure, Sprengel e Boussingault concluíram o mesmo, mas a maneira agressiva e dominante de Liebig escrever e o vigor com o qual ele propagou seus pontos de vista finalmente ganharam aceitação para a “teoria mineral dos fertilizantes”. Depois da publicação da primeira edição de seu livro em 1840, Liebig e seus muitos alunos e colaboradores se voltaram para o trabalho em laboratório sobre constituintes minerais de plantas e como resultado, muitas das afirmações imponderadas do livro desapareceram, nas edições posteriores. Melhores métodos analíticos foram inventados e Liebig alcançou um conhecimento da composição mineral de plantas muito mais acurado que seus antecessores tinham obtido. Para um relato do trabalho de Liebig, veja Browne, Bradfield & Vickery, 1942.

Em 1843, J. B. Lawes e J. H. Gilbert fundaram a agora famosa Estação Experimental Rothamsted, na Inglaterra (Figura 1.4). Os experimentos sobre fertilidade do solo e nutrição de plantas que eles iniciaram continuam até hoje.



Figura 1.4 Fotografia aérea de experimentos de adubação na Estação Experimental de Rothamsted, na Inglaterra.

Foi obtida evidência convincente de que o suprimento de nutrientes de solos cultivados ano após ano declinaria, assim como a produção das culturas cultivadas neles. Adição de nutrientes inorgânicos na forma de fertilizantes químicos manteve a fertilidade do solo e as produções das culturas (Reed, 1942; Russel & Wild, 1988).

PARTE II

Transporte



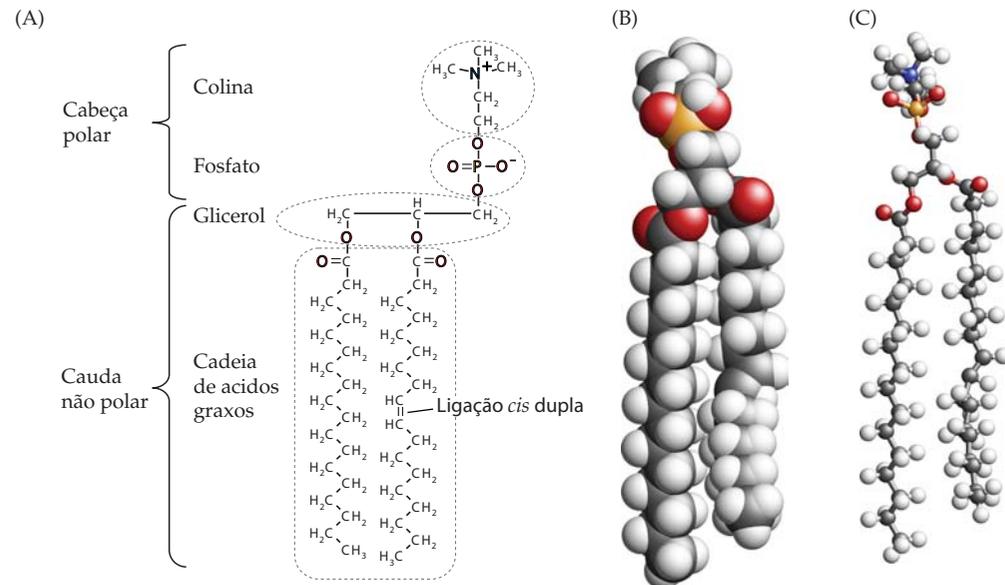


Figura 4.2 Lecitina, uma fosfatidilcolina encontrada em plantas. O fosfolípido lecitina é representado por (A) um esboço molecular, (B) um modelo tridimensional e (C) um modelo com bolas e bastões. (B, C) Branco representa hidrogênio; cinza, carbono; azul, nitrogênio; vermelho, oxigênio; e laranja, fósforo.

lateralmente ou agitem-se para cima e para baixo. Diferentemente, a movimentação de um lipídeo de um lado da membrana para outro é incomum.

As proteínas da membrana são incrustadas na camada dupla de fosfolípidos (proteínas integrais), unidas à superfície por ligações iônicas (proteínas periféricas) ou ancoradas por caudas de lipídeos (proteínas ligadas a ácidos graxos, grupo fenil e a fosfatidilinositol) (Veja Figura 4.3). Proteínas integrais usualmente atravessam a membrana, expondo algumas partes da proteína à solução da parte mais interna da membrana e outras partes à solução externa; entretanto a parte principal da proteína permanece incrustada na camada dupla de lipídeos. Tais proteínas são responsáveis por transportar substâncias hidrofílicas através da membrana, como discutido mais adiante neste capítulo. Proteínas periféricas da membrana incluem aquelas que ancoram elementos do citoesqueleto celular, como microtúbulos, à membrana. Proteínas da membrana ligadas a lipídeos podem servir como receptores de sinais externos, como hormônios. Proteínas da membrana frequentemente têm polímeros de açúcar (oligossacarídeos de glicoproteína) ligados a suas superfícies externas. Esses polímeros de açúcares concedem a cada célula uma assinatura única que é importante para o reconhecimento celular.

Água se difunde lentamente através das camadas duplas de lipídeos de membranas artificiais e biológicas, em resposta a gradientes nos potenciais

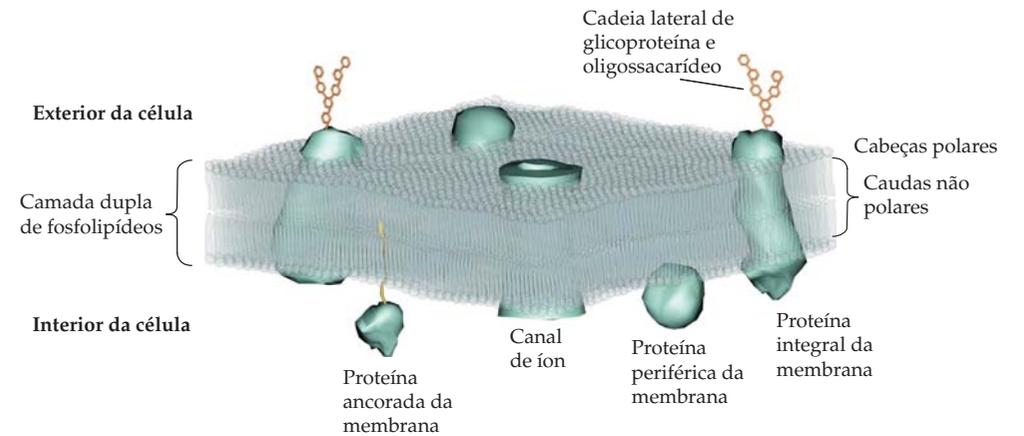


Figura 4.3 A estrutura da membrana plasmática. A membrana plasmática é composta de uma camada dupla de lipídeos e proteínas da membrana, incluindo proteínas integrais, como canais de íons; proteínas periféricas e aquelas fixadas por fosfolípidos; ácidos graxos; ou lipídeos. Muitas proteínas integrais têm cadeias laterais de glicoproteína e de oligossacarídeo unidas à superfície exterior da célula.

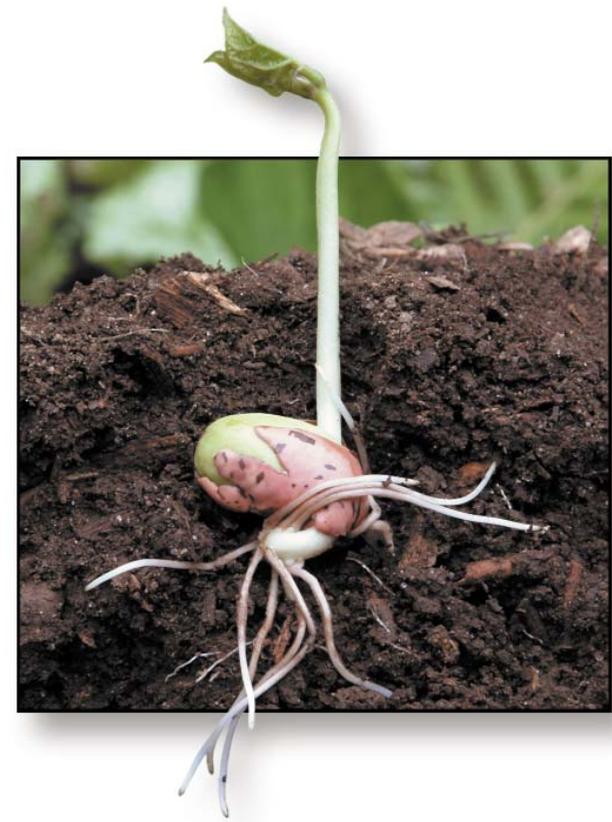
hidrostático e osmótico (Finkelstein, 1987). Há evidência, entretanto, de que plantas exercem vários tipos de controle para facilitar o movimento da água através de seus tecidos (Steudle, 2000; Zwieniecki, Melcher & Holbrook, 2001). Um tipo de controle parece ser mediado por aquaporinas, proteínas integrais de membrana que servem como canais de água. Aquaporinas são bem caracterizadas em outros organismos, particularmente em células vermelhas do sangue de mamíferos. Em plantas, as membranas que são ricas em aquaporinas possuem 10 a 50 vezes a permeabilidade a água daquelas que têm poucas aquaporinas. Plantas de *Arabidopsis* transgênicas que produzem poucas aquaporinas mostram um drástico declínio na permeabilidade a água (Kaldenhoff *et al.*, 1998). Para uma discussão sobre aquaporinas, veja Maurel & Chrispeels (2001), capítulo 10.

Apoplasto e Parede Celular

A membrana plasmática forma uma fronteira principal entre a parte interna da célula, ou protoplasto, e os espaços extracelulares, ou apoplasto. A atividade metabólica de uma célula vegetal, entretanto, não termina na membrana plasmática; antes, o protoplasto e o apoplasto dedicam-se a uma vigorosa troca de vantagens (Canny, 1995). Em particular, o protoplasto secreta no apoplasto todos os materiais e enzimas requeridos para construir sua parede celular.

PARTE III

*Metabolismo &
Crescimento*



res ricos em açúcares (12% de sacarose) da cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum*) e podem fornecer uma porção substancial dos requerimentos de nitrogênio dessa espécie, sob condições de deficiência de nitrogênio (Dong et al., 1994; Oliveira et al., 2002). Em gramíneas, bactérias fixadoras de nitrogênio podem se fixar nas superfícies das raízes, principalmente ao redor da zona de crescimento e nos pêlos radiculares (Raju, Evans & Seidler, 1972; Smith et al., 1976; Albrecht, Okon & Burris, 1977). Bactérias como *Azospirillum* têm sido estudadas extensivamente para sua possível aplicação no cultivo de milho e outros grãos. Evidências mais atuais indicam, entretanto, que *Azospirillum* fixa pouco nitrogênio quando associada com plantas e que qualquer estimulação no desenvolvimento da planta provavelmente deriva da produção bacteriana de fitohormônios como ácido indol-acético (Vande Broek & Vanderleyden, 1995). Todas essas conexões fracas entre plantas e microrganismos não são simbioses verdadeiras e a função realizada é chamada fixação associativa de nitrogênio. Ladha & Reddy (2003) discutiram o potencial e a dificuldade de aumentar a produção de arroz por esse meio.



Figura 7.4 Nódulos radiculares. (A) As raízes de planta de soja possuem nódulos rizobianos. (Cortesia de R. F. Denison). (B) Nódulos actinorrízicos são evidentes em raízes desta espécie de *Ceanothus americanus*. (Cortesia de A. M. Berry).

Agora nos voltaremos para a produção simbiótica de nitrogênio. Procariontes simbiotes que fixam nitrogênio habitam órgãos especiais da planta hospedeira, separados do citoplasma da planta por membranas derivadas da membrana plasmática da planta. Em *Gunnera* esses órgãos são glândulas caulinares padrões cujo desenvolvimento é independente do simbiote. Em leguminosas e plantas actinorrizas as bactérias fixadoras de nitrogênio induzem a planta a formar nódulos radiculares (Figuras 7.4 e 7.5), órgãos especiais da planta hospedeira que abrigam essas bactérias.

Leguminosas e plantas actinorrizas regulam a permeabilidade gasosa em seus nódulos, mantendo um nível de oxigênio dentro do nódulo que é alto o suficiente para sustentar a respiração, mas baixo o suficiente para evitar a inativação da nitrogenase (Kuzma, Hunt & Layzell, 1993). A permeabilidade gasosa aumenta na luz e diminui sob estigação ou pela exposição a NO_3^- . Os mecanismos pelos quais os nódulos regulam a permeabilidade gasosa ainda não são conhecidos.

Nódulos contêm uma proteína heme que se liga a oxigênio, chamada leghemoglobina. Ela está presente no citoplasma de células nodulares infectadas, em altas concentrações ($700 \mu\text{M}$ em nódulos de soja) e dá aos nódulos sua coloração rosada. A planta hospedeira produz a porção globina da leghemoglobina, em resposta à infecção pela bactéria (Marschner, 1995), enquanto as bactérias simbiotes produzem a porção heme (Appleby, 1984). A leghemoglobina possui uma alta afinidade por oxigênio (isto é, um K_m de cerca de $0,01 \mu\text{M}$), cerca de dez vezes superior à da cadeia β da hemoglobina humana. Embora se acreditou uma vez que a leghemoglobina fornecia um

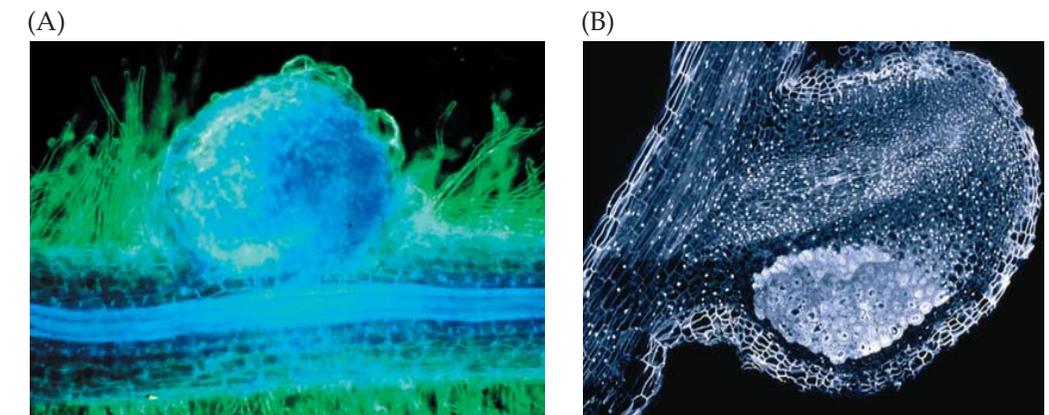


Figura 7.5 Micrografias de nódulos que fixam nitrogênio. (A) Seção transversal de uma raiz do trevo branco, uma leguminosa, mostra pêlos radiculares e um nódulo contendo bactérias *Rhizobium leguminosarum*, que conduz a fixação de nitrogênio (Cortesia de Peter M. Gresshoff). (B) Seção transversal de uma raiz de *Datisca glomerata* e um nódulo contendo bactérias pertencentes ao gênero *Frankia* (Cortesia de Melinda Klein & Alison M. Berry).

PARTE IV

*Hereditariade
& Ambiente*



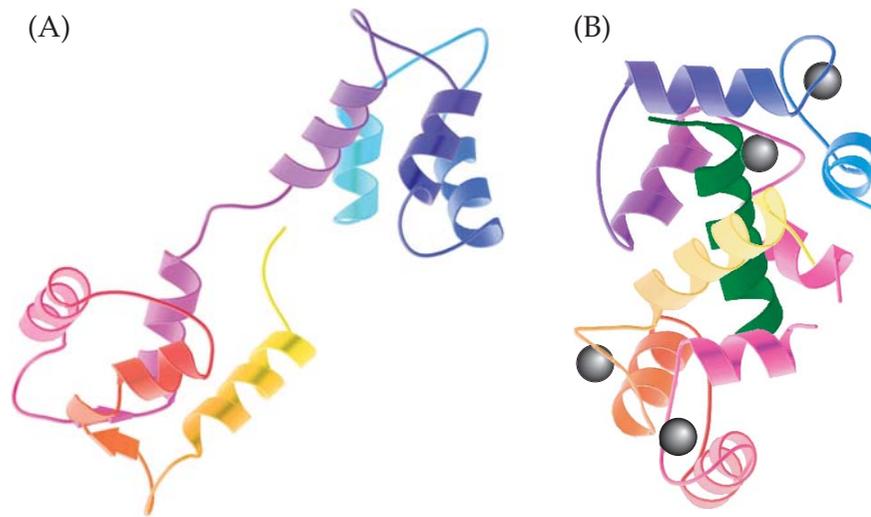


Figura 10.4 Calmodulina. (A) Calmodulina é representada em um estado livre de cálcio, da rã *Xenopus laevis*. As fitas representam hélices alfa na proteína (Com base em Kuboniwa *et al.*, 1995). (B) Calmodulina de uma vaca (*Bos taurus*) forma complexo com quatro Ca^{2+} (esferas escuras) e o domínio de ligação da proteína quinase II (fitas verde-escuras, no centro). (Com base em Meador, Means & Quocho, 1993).

gativo (por exemplo, hiper-polarização do citoplasma) ou mais positivo (por exemplo, despolarização do citoplasma) do que sua parte circundante, em um certo limiar. Outros abrem em resposta ao estiramento da membrana. Outros, ainda, respondem a sinais químicos como cálcio-calmodulina ou inositol trifosfato (IP_3). Apesar da extensa caracterização dos canais de Ca^{2+} na membrana plasmática, tonoplasto (membrana vacuolar) e retículo endoplasmático, os genes que os codificam ainda precisam ser identificados (White & Broadley, 2003).

Ca^{2+} -ATPases (bombas de Ca^{2+}) universalmente servem para regular baixos níveis citoplasmáticos de Ca^{2+} e mostrar similaridades estruturais entre diversas espécies (Geisler *et al.*, 2000). *Arabidopsis* tem pelo menos 11 diferentes Ca^{2+} -ATPases, que se enquadram em duas categorias: um tipo (Figura 10.5), que é comum a todos os organismos celulares, tem uma forte especificidade por ATP como um substrato e não é influenciado por calmodulina; o outro tipo, que é exclusivo de eucariotos e de origem mais recente, pode usar GTP ou ITP em adição a ATP, como substratos, e é regulado por calmodulina. Em animais, o primeiro tipo é restrito ao retículo endoplasmático, ou retículo sarcoplasmático, e o segundo, à membrana plasmática, enquanto plantas têm ambos os tipos no retículo endoplasmático e na membrana plasmática.

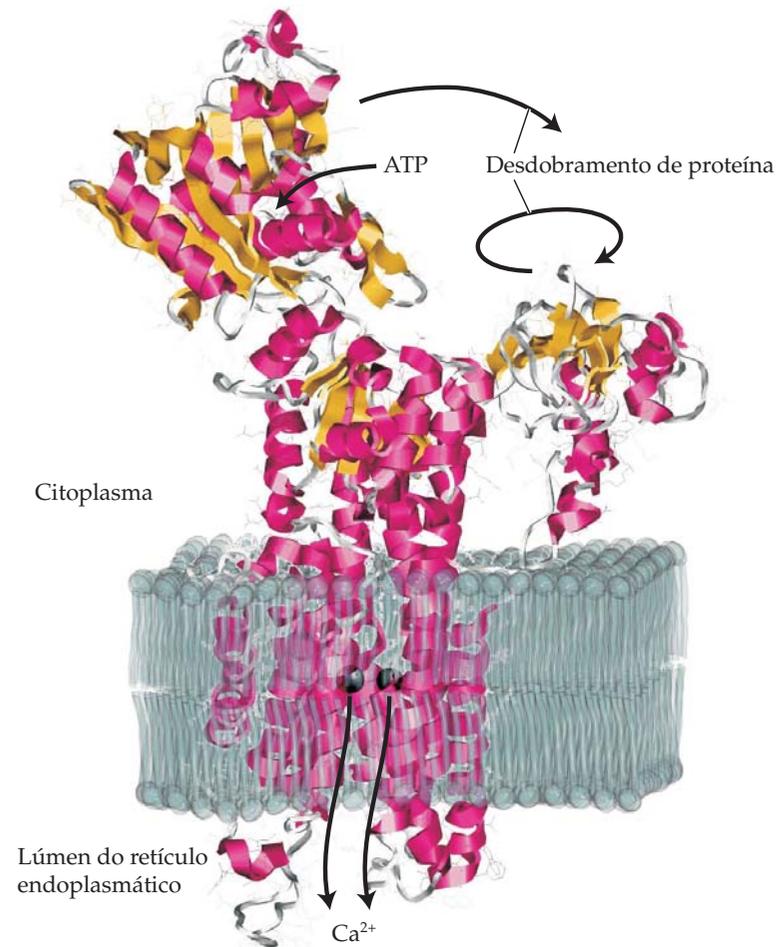


Figura 10.5 Uma ATPase do tipo P para Ca^{2+} , do retículo endoplasmático liso de músculo estrutural. Na condição mostrada, a proteína tem hélices trans-membrana (representadas pelas fitas) que atraem dois íons Ca^{2+} do citoplasma. Quando ATP fosforila a proteína, próximo ao sítio indicado, ela se desdobra na direção para a direita. Isso libera os íons Ca^{2+} no lúmen do retículo endoplasmático (Com base em Toyoshima & Nomura, 2002).

Transportadores de sódio

Biólogos vegetais têm estudado o transporte de sódio (Na^+) primariamente em relação à tolerância à salinidade (Maser, Gierth & Schroeder, 2002). Embora K^+ e Na^+ sejam fisicamente similares, sistemas de transporte em halófitas, ou plantas “que amam sais”, têm a habilidade de manter concentrações relativamente baixas de Na^+ e relativamente altas de K^+ no citoplasma, independente de um ambiente do solo em que a proporção de Na^+ e K^+ tenda para a direção oposta (veja Capítulo 11). Esses transportadores incluem canais retilificadores internos de K^+ e são altamente seletivos a K^+ (veja capítulo 4) e antiportos Na^+/H^+ que unem efluxo de Na^+ contra um gradiente de concentração a efluxo de próton ao longo de um gradiente eletrogenicamente

Índice Remissivo

A

- abóbora (*Cucurbita* sp.) 148
absorção
 Nutrientes 71–102
 pontos de 18
 raíz 84
ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico) 344
ácidos orgânicos 22
ácido abscísico (ABA) 135, 297, 335
ácido alantóico 183
ácido galacturônico 77
ácido nítrico (HNO₃) 170
Actinidia deliciosa (Kiwi) 57
açúcares, exsudatos de raíz 325
adaptabilidade, evolução e 313
adaptação 313
adenosina trifosfato (ATP) 230
aegialitis sp. (mangue) 353
aerênquima 344, 345
aeropônicos 30
afídeos 151
aglomerados ferro-enxofre (Fe₄S₄) 189–190, 197
Agrostis sp. (“capim-panco”) 357
- água
 características 41–43
 ciclo 380–382
 difusão através de membranas 74–75
 estresses 339–344
 estresse por sais e 349
 germinação de sementes e 253
 medida do fluxo 118–119
 potencial osmótico e 34–35
 transportadores 306
 transporte 103–104
 via de movimento 112–115
 volume de transpiração 72
alantoína 183
albuminas 252
alelopatia 322
algas 49, 81–102, 236
alga marinha, conteúdo de potássio 82
algodão (*Gossypium barbadense*) 147
alimento
 auto-suficiência 387
 conteúdo protéico 378
 pressões populacionais 386
 produção hidropônica 30
alumínio 354–370
aluminossilicatos 236
ambientes 6, 17
- amendoim (*Arachis hypogaea*) 160, 161
aminotransferase glutamina-2-oxiglutarato (GO-GAT) 193–196
Anabaena sp. 174, 176
anabaena sp. 174, 176
análise de tecidos 52–56
Andropogon gerardi (big bluestem) 24
anemia por deficiência de ferro 275
angiospermas. Veja também dicotiledôneas; monocotiledôneas
 elementos crivados 149, 150, 151
 raízes laterais 110
 sistemas vasculares 108–146, 147–166, 329–370, 374–392
ânions. Veja também ânions específicos 20, 31, 234
antibióticos 29, 324
ânulo citoplasmático 107
apoplastos 75–77, 95, 121–122
aquaporinas 75
Arabidopsis
 aquisição de fosfato 262
 bombas de próton 292, 295
 canais de cálcio 297

- proteínas intrínsecas da membrana 306
quimiotropismo 384–385
sintase de fitoquelatina 358
transgênico 75
transportadores
 de amônio 300
 de metais 301
 de nitrato 303
 de sulfato 302
 de potássio 96–97
 transporte de cádmio 358
Arachis hypogaea (amendoim) 160, 161, 183
Arceuthobium spp. (visco anão) 330
áreas crivadas 149
armazenamento de proteínas 252
arroz (*Oryza sativa*) 237, 238, 353
árvores 114, 117
árvores de faixa preta (*Populus tremula*) 322
ascensão hidráulica 341
asparagina 265–266
aspartato 196
Aspergillus nidulans 303
Associação de Químicos Analíticos Oficiais (AOAC) 44
Astragalus racemosus 48
atmosfera
 como reservatório mineral 3
 dióxido de carbono na 374–375
 oxigênio na 371–374
 Terra 374–375
ATPases 94, 219, 226, 292–295, 297–300, 301
ATPases de cálcio 297–300
ATPases do tipo CPx 301
Atriplex litorale 321
Atriplex vesicaria 241
autótrofo 4, 31
auxina 135, 264
Avicennia marina 353
Azobacter 177
Azolla sp. 174, 176
- Azorhizobium* sp. 173
Azospirillum sp. 178
- B**
Bacilariófita 236
Bacillus subtilis 225
batata (*Solanum tuberosum*) 137
beterraba açucareira (*Beta vulgaris*) 234, 349
beterraba vermelha (*Beta vulgaris*) 234–235, 349
Bidens pilosus (picão) 137
big bluestem (*Andropogon gerardi*) 24
biologia de populações 322–332
biologia molecular 291–307
biosfera, biomassa 4
bócio 275
bombas, características 95
bombas de cálcio 297–298
bombas de efluxo 134
bombas de prótons 292–295, 324
boro (B)
 como micronutriente 46–47
 deficiência 58, 161–162
 metabolismo 213–215
 mobilidade no floema 160
botão branco 57
Bouteloua gracilis (grama azul) 24
Bradyrhizobium sp. 173
Brassica napus 303
Brassica oleracea (repolho) 134
Brassica rapa 314
bronzamento 59
brotações
 absorção por 17
 deficiência de cobre e 59
 nitrogênio 377
 produção de auxina 264
brusone (*Magnaporthe grisea*) 238
- C**
cádmio (Cd) 128, 355–358
- cálcio (Ca)
 absorção 128
 absorção de potássio 88
 como macronutriente 46
 como mensageiro secundário 264, 297
 deficiências 59, 275
 em frutas 161
 em soluções nutritivas 30–31
 metabolismo 215–217
 mobilidade no floema 160, 161, 163
 no solo 21
 translocação 134
 transpiração e 133
 transporte 158
calmodulina 217
camadas duplas de fosfolipídeos 73, 74
camadas duplas de lipídeos. veja camadas duplas de fosfolipídeos
camada humífera de folhas 253, 377
câmara de pressão (bomba) 116
câmeras de vídeo 25
Camissonia claviformis 314
campos com cavidade 105
cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum*) 178, 242
canais, características. Veja também canais específicos 96
canais de cálcio 297–298
canais de potássio
 retificação externa 295
 retificação interna 295
 S. lividans 97
canal KAT1 295, 295–296
canal SKOR 295
capacidade fotossintética 267–269
capim panasco (*Agrostis* sp.) 357
captura de energia 221
carboidratos
 fluxo no floema 253
 translocação 260
- carbonato de cálcio 345
carbono (C) 44
cardo (*Xanthium* sp.) 190
Caryta illinoensis (pecã) 47
cascas das sementes 253
catabolismo, in sou 21
catalases 223
cátions. veja também cátions específicos 20–21, 31, 79
caules 147, 290
cavalinha (*Equisetaceae*) 49–50
cavidade 105
células estelares 121
células
 componentes 209–211
 estrutura 78
 soluto ativo 81
células companheiras 150
células de passagem 126
células de transferência 110
células do eixo central de lulas gigantes 83
células do parênquima 108, 111
células gigante do cilindro, lula 83
células guarda 112, 220
celulose 77
centeio (*Secale cereale*) 22
cera, folha 111
cevada (*Hordeum vulgare*, *H. spontaneum*, *H. jubatum*)
 absorção de níquel 229
 absorção de rubídio 88–89
 raízes 84, 119
chaparral (*Larrea tridentata*), 322
Chenopodiaceae 240
Chlaniydomonas reinhardtii 303
Chromatium vinosum 211
chuva 41
cianobactéria 176, 371
Cicer sp. 342
ciclagem de nutrientes 379–382
Ciclo de Calvin-Benson 231
- ciclo de sais 380–382
ciclo do ácido tricarbóxico (TCA) 342
cistalografia por raios-X 94
cisteína 197
citocromos 224, 234
citocromo a 234
citocromo b6f 224, 231
citocromo c 223
citoplasma 77, 210–211
citoquininas 264
citrulina 183
clareamento, ciclo de nitrogênio e 170
clorofila a 225
clorofila b 225
cloroplastos 223
clorose
 botão branco 57
 deficiência de cloro e 59
 deficiência de enxofre e 64
 deficiência de ferro e 61
 deficiência de zinco e 65
 descrição 48
 magnésio 61
 manganês 61, 63
cloro (Cl)
 como micronutriente 48
 metabolismo 217–220
 transporte 158
Clostridium 177
cobalamina (vitamina B₁₂) 49
cobalto (Co) 49
cobre (Cu)
 como micronutriente 46–47
 detoxificação 358
 metabolismo 221
 sintomas de deficiência 59
 toxicidade 356–358
complexo retículo endoplasmático comprimido - proteína 107
compostos de ureíde 183
concentrações críticas 54–56
coníferas, needles 110
constante de Faradays 82
constante de Michaelis 87–88
constante universal de gases 82
contaminantes 26
- córtex 59, 147–148
crescimento, nutrição e 251–284, 289
Cucumis sp. (pepino) 148
Cucurbita sp. (abóbora) 148
cultivares. veja também plantas cultivadas
 espécies selvagens e 289–291
 estatura pequena 273
 índices de colheita 290
 produtividade 315
 sistemas radiculares 273
 tolerância ao sal 354, 382
cuscuta (*Cuscuta* sp.) 331
cutícula 111, 112–113, 115
cutina 77, 111
- D**
Darlingtonia spp 18
dedos de zinco 244
deficiências
 análise de tecidos e 52–56
 classificação 46
 induzidas 52
 infecção micorrízica e 328
 mobilidade no floema e 161
 nutriente 385
 sintomas 57–65, 163
deficiências de iodo 275
denitrificação 342
desidratação 338
desidrogenase de xantina 229
diatomáceas, silício e 236
dicotiledôneas 109, 325
difusão, membranas e 71
dinâmica sazonal 266–267
Dionaea spp 18
dióxido de carbono (CO₂)
 aclimação 190
 atmosférico 374–375
 biomassa e 190–193
 liberação pelas raízes 21
 movimento 112
 mudança climática e 376
Diploidia, evolução 314
dismutase de superóxido 228

- dispersão de pólen 314
DRIS Sistema Integrado de Diagnóstico e Recomendação 55
drósera (*Drosera* sp.) 172
- E**
- “espaço externo” 79
“espaço interno” 79
Echinochloa phyllopogon 344
ecologia
 evolução e 313–315
ecótipos 321–322
eficiência de absorção de nutrientes (UPE) 271–274
eficiência de nutrientes 271–275
eficiência de uso de água 113
eficiência de uso de nitrogênio (NUE) 271–274
eficiência de utilização de nutrientes (UPE) 271–274
elementos
 essenciais 45–46
 funções 4–5
 macronutrientes 46
 micronutrientes 46–48
 não essenciais 50–52
 sintomas de 58–65
 crivados 108, 148–150, 151, 156
 quasi-essencial 240
 em soluções nutritivas 31
engenharia genética 383–385
enxofre (S)
 ambiental 197
 armazenamento em sementes 252
 como macronutriente 46
 metabolismo 243
 mobilidade no floema 163
 requerimentos de plantas por 169
 sintomas de deficiência 64–65
- transporte 158
valência 169–170
epiderme
 folha 111
equação de Goldman 84
equação de Michaelis-Menten 87
equação de Nernst 84
equilíbrio oxidação-redução 33
Equisitaceae (cavalinha, junco) 49, 236
erva-de-bicho (*Polygonum persicaria*) 10
erva-toura (*Orobancha* spp.) 331
ervilha (*Pisum sativum*) 111–112
escoadouras, fontes e 153–154, 162
espécies selvagens 289–291
espectômetro de ressonância magnética nuclear (NMR) 118
esporângio 115–116
essencialidade 45–48
 critério para 45–46
 definições de 45
Estação Experimental de Rothamsted, Inglaterra 12
estela 110
estômatos
 cloro e 220
 folha 112
 papel do cálcio 217
 sob resfriamento 336
estresse
 alagamento 342–344
 alumínio 354–355
 cálcio e 216
 com base em temperatura 333–339
 metais pesados 355–358
 minerais 344–358
 salinidade 347–354
 tipos de 332–333
estresse por alagamento 342, 342–344
- estresse por calor 339
estresse por congelamento 117, 337–338
estresse por infertilidade 346
estresse por seca 117, 339–342
estrias de Cáspari
 descrição 109–110
 difusão 121
 exodérmicas 136
 função 133–134
 transporte 79
estrôncio (Sr) 80, 130
estruturas reprodutivas 267
exantema 59
excluidores de sais 351–353
excreção, sais 138–139
exoderme 136
extremidades de crescimento 59
extremidades radiculares 253
- F**
- F-ATPases 94
Fabaceae 173
facilitadores de difusão de cátions (CDFs) 301
fagópiro 355
fatores de capacidade (V_{max}) 87
fatores Nod 180–181
feijão (*Phaseolus vulgaris*) 162, 352
fenótipos, adaptações e 313
ferroquelatase 223
ferro (Fe)
 absorção 128
 como macronutriente 46
 como micronutriente 46–48
 deficiência 61, 275
 metabolismo 221–224
 transportadores 303
ferro férrico (Fe³⁺) 221–222
fertilizantes
 aplicação extensiva 386
 cloro como 217
 crescimento e 289
 efeito de 11, 14
- eficiência de nutrientes e 271–275
fosfato 380
produtividade e 269
silício 237, 238
uso de nitrogênio 169
uso excessivo 267
fibras esclerenquimatosas 136–137
flogístico 7–8
fitato, em sementes 252
fitolitinas 238
fitoquelatinas 221, 358
fitoremediação 301, 358, 382
fitosidróforos 356
fixação C₃ de carbono (fotossíntese C₃) 241–242, 288, 378
fixação C₄ de carbono (fotossíntese C₄) 241–242, 288, 378
fixação de nitrogênio
 associativa 179
 biológica 173–177
 cianobactérias 176
 cobalto e 49
 fluxo de energia 176
 história 10–13
 industrial 170–172
 natural 170
 níveis de dióxido de carbono e 376
 simbiótica 177–180
floema
 arranjo 108–109
 direção do transporte 153–154
 evolução 158
 transporte de solutos inorgânicos 158–163
 velocidade de transporte 150–153
florestas úmidas 41
FLUXNET 376
fluxo de massa 72
folhas
 deficiência de cloro e 59
 deficiência de fósforo e 64
 deficiência de potássio e 61
 deficiência de zinco e 65
- estrutura interna 110
ferimento de 137
lixiviação 137–138
poros 115
tecido vascular 110
folhas em “roseta” 65
folhas em forma de orelha de rato 63
folha pequena 65
fontes, escoadouras e 153–154, 162
formação de gelo 337
fosfatos
 deficiências futuras 379–380
 em soluções nutritivas 30–31
 no solo 20–21
 transportadores 304
fosfato piridoxal (vitamina B₆) 196
fosfoenolpiruvato 48
fosfolipídeos 72–75
fósforo (P)
 cicligem 379–380
 como macronutriente 46
 crescimento e 289
 deficiência 64, 328
 em estruturas reprodutivas 267
 em grãos de cereais 251
 metabolismo 230–234
 produtividade e 346
 transporte 158
fotofosforilação 230–231
fotopirólise 223
fotossíntese
 aquisição de energia por 4
 cloro na 219
 fósforo em 231
 liberação de oxigênio 374
 membrana tilacóide 223
fotossistema I 223
fotossistema II 219, 223, 228
Frakeinaceae 353
Frankia sp 174
Franseria bipinnatifida 319
Fraxinus americana (freixo branco) 152
- freixo branco (*Fraxinus americana*) 152
frústulas 49
frutas, cálcio 161
fumo (*Nicotiana tabacum*) 161–162, 319
fungos ectomicorrízicos 325
fungos micorrízicos arbusculares 325–327
fungos micorrízicos vesicular-arbuscular (VAM) 326–327, 329
- G**
- gás dinitrogênio (N₂) 169
genes de nodulação (nod) 180
genes de nodulina (Nod) 180
genótipos 313, 321–322
germinação, água e 253
gimnospermas 108, 110, 149, 325
ginetos 322–323
ginóforos 161
girassol (*Helianthus annuus*) 132–133, 135
glicólise 231, 342–343
globóides 252
globulinas 252
gloeotheca 177
glutathione 198
glutelina, estocagem de nutrientes 252
Glycine max (soja) 183, 229, 342
Gossypium hirsutum (algodão) 136
grama azul (*Bouteloua gracilis*) 24
grãos de cereais 251–252
grupos carboxila (-COO-) 77
grupo heme prostético 225
Gunnera sp 174, 179
gutação 138
- H**
- H⁺-ATPases 94–95, 292–295
halófitas 48, 325, 352

Halogeton glomeratus 48
 haustório 330
Helianthus annuus (girassóis)
 132–135
 hemicelulose 77
Hemophilus influenzae 92
 herbicidas 29
 hereditariedade, ambiente
 e 6
 heterocistos 176
 heterótrofos 4, 31
 hidatódios 115, 118
 hidropônicos 325
 hifas, descrição 25
 hipoderme 136
 hipótese de Crafts-Broyer
 123–125
 hipóteses
 fluxo de pressão 155–158
 Gaia 374
 de Münch 155–158, 163–164
 quimiosmótica 94
 “tubo de teste” de Hylmo
 126–127
 hipoxia 342–344
 homeostase 72, 240
Hordeum vulgare (cevada)
 absorção de níquel 229
 absorção de rubídio 88–90
 raízes 84–85
 sistemas radiculares 119
 hormônios 29, 264, 385
Hydrangea 355

I

includores de sais 351–353
 índices de produção 290
 insetos, absorção de 18
 íons amônio (NH_4^+) 170
 absorção 184–186
 afinidade pelo transportador
 289
 assimilação 186–187,
 193–197
 fontes de 11–12
 metabolismo 193–197
 resfriamento e absorção
 334–337
 transportadores 300–301

íons clorato (ClO_3^-) 186
 íons cloreto
 metabolismo 217–220
 no solo 21
 íons nitrato (NO_3^-)
 absorção 22, 184–186,
 335–337
 afinidade pelo transportador
 289
 assimilação 188–193
 assimilação de nitrogênio e
 186–187
 ciclo do nitrogênio e 169
 em soluções nutritivas
 30–31
 fotoassimilação 190, 192
 níveis de dióxido de carbono
 e 376
 no solo 21
 resfriamento e absorção
 334–337
 transportadores 303–304
 íons nitrato (NO_2^-) 189
 íons sulfato (SO_4^{2-})
 assimilação 198–200
 ciclo do nitrogênio e 169
 em soluções nutritivas 31
 no solo 20
 transportadores 305
 irrigação
 água do mar 386
 micro 276, 386
 salinização 337–349
 isoterma de adsorção de
 Langmuir 87

J

junção de energia 93–95

K

KCO1 295–296
 kiwi (*Actinidia deliciosa*) 57

L

Larrea tridentata (arbusto de
 creosoto) 322
 lectina 181, 252
 leghemoglobina 179, 223

legumina 252
Leguminosae 173
 leguminosas 180–183
 lei do mínimo de Sprengel-
 Liebig 10, 315
Lens sp. 183
 liberação de fosfatase 21–22
 lipídeos, características
 72–74
 lixiviação 137, 169
 lógica difusa 240, 333
Lophopyrum elongatum 354
Lotus japonicus 276
Lupinus albus 263
Lupinus sp. (tremoço branco)
 190
Lycopersicon esculentum (to-
 mate) 137, 334
Lycopersicon hirsutum (to-
 mate) 334

M

macronutrientes
 elementos 46
 mobilidade no floema 159
 níveis adequados em plan-
 tas 52
Magnaporthe grisea (brusone)
 238
 magnésio (Mg)
 como co-fator 265
 como macronutriente 46
 metabolismo 225–228
 no solo 21
 sintomas de deficiência 61
 transporte 158
 manganês (Mn)
 como micronutriente 46
 metabolismo 228
 sintomas de deficiência 61
 mangues (*Aegialitis annolata*)
 353
 mãos EF 217
 matéria vegetal
 composição mineral 44–46
 concentrações de elementos
 51–52
 percentual de água 41
 seca 43–44

mega Pascals (MPa) 34
 meio
 artificial 26–30
 definição 17
 sólido 26
 soluções nutritivas 30–35
Melastoma malathricum 355
 membranas. veja também
 camadas duplas de
 fosfolipídeos
 canais de cálcio 297–298
 estresse por calor e 338–339
 estrutura 72–75
 impermeabilidade a pró-
 tons 94
 necessidade de 71–72
 permeabilidade à água 306
 membranas das cavidades
 105–106
 membranas plasmáticas
 cálcio e 215
 células estelares 121
 H⁺-ATPases 94, 292
 movimento osmótico
 através 114
 necessidade de 72
 proteínas intrínsecas (PIPs)
 306
 transporte de íons através
 119
 membranas tilacóides 223
 mensageiros 264
 meristema 59, 254
 metais pesados
 estresse por 355–358
 mobilidade no floema 161
 toxicidade 221, 345
 transportadores 301–303
 metalófitos 384
 metalotíneos 358
 methemoglobinemia 187
 metionina 198–200
 micorriza
 associações 184, 325–329
 descrição 25
 infecção por 266–267
 micorrizas orquídeas 326
 micorriza ericácea 325–326
 microeletrodos 93
 microirrigação 276, 385

micronutrientes
 elementos 46
 níveis em plantas 52
 milho (*Zea mays*) 128
 acúmulo de potássio 266
 efeito do resfriamento 336
 minerais
 estresse causado por
 344–358
 metabolismo de 211–244
 mini rizotrons 25
 mitocôndria 94–95
 molibdênio (Mo)
 como micronutriente 46–47
 metabolismo 229
 redutases de nitrato e
 188–189
 sintomas de deficiência 63
 monocotiledôneas 110,
 118–119, 325
 morte “dieback” 59
 movimento de difusão-os-
 mose de solutos 82
 mucilagem, descrição 25
 mudança climática 376–378
 mudança global 376–378
 murcha e queima por geada
 335–336

N

N-acetiltransferase 181
 NADH 188
 NADPH 188
 nanismo 321
Nicotiana plumbaginifolia 292
Nicotiana tabacum (fumo)
 319–320
 nicotinamida adenina di-
 nucleotídeo fosfato,
 reduzida (NADPH)
 230–231
 níquel (Ni)
 como micronutriente 46–47
 deficiência 63
 metabolismo 229
 Nitella 82, 83
 nitrogenases 174, 175–176
 nitrogênio (N)
 absorção 12

assimilação 186–187
 capacidade fotossintética e
 267–269
 como macronutrientes 46
 crescimento e 289
 deficiências 63, 163
 disponibilidade 316
 em estruturas reprodutivas
 267
 em grãos de cereais 251
 fertilizantes 169
 ligações covalentes triplas
 170
 metabolismo 230
 mobilidade no floema 163
 no ambiente 170–172
 produtividade e 346
 reserva em sementes 252
 níveis de dióxido de carbono
 e 376
Nostoc sp. 174
 nutrição, humanos 273–275,
 385–386
 nutriente, classificação
 212–213

O

O-acetilserina (OAS) 198, 199
 oceanos 3
 oligossacarídeos de lipoquiti-
 na 181
 organossilicatos 239
Oriza sativa (arroz) 237, 238,
 353
Orobanche spp. (ervas-toura)
 331
 osmose reversa 34
 óxido nítrico 170
 oxigenação 28
 oxigênio (O)
 atmosférico 17, 371–374
 difusão 342
 em plantas 43–44
 liberação pela fotossíntese
 374
 movimento 112
 ozônio 170, 372

- P**
- paredes celulares
apoplastos e 75–77
boro e 214–215
composição 43–44, 209–210
extensibilidade 258
primárias 105
secundárias 105
pares de cavidades 105
patógenos, resistência a 289
pecã (*Caryta illinoensis*) 47
Pedicularis hirsute 329–330
pêlos radiculares
área superficial e 261
descrição 25
fatores Nod e 181
pepino (*Cucumis* sp) 148
periciclos 110
periscópios radiculares 25
peroxissomos 223
pesquisa em nutrição de plantas 6–15
pH
citosólico 211
deficiência de cálcio e 59
extensibilidade da parede celular e 258
seiva do xilema 340
soluções nutritivas 30–31, 32–33
Phaseolae 252
Phaseolus vulgaris (feijão) 129, 162, 183, 352
Phoenix dactylifera 349
Photorhizobium sp. 173
picão (*Bidens pilosa*) 137
Pinus longaeva 314
Pinus radiata 128
Pisum sativum (ervilha) 111, 183
placas crivadas 164
plantas, acesso a terra 373
plantas actinorrizas 179
plantas carnívoras 172–173
plantas cultivadas. veja também cultivares
produções 271–275
plantas parasitas 329–332
- plasmodesmata 77, 106, 107, 150
plasticidade
fenotípica 318–320
fenotípica edáfica 320
plasticidade morfológica. veja plasticidade fenotípica
plastocianina 231
Plumbaginaceae 353
podridão apical 59
polissacarídeos 77
Polygonum persicaria 10
pontes de hidrogênio 42–43
Populus tremula 322
porção de travamento 93
poros
cutículas foliares 115
plasmodesmatal 106
transporte a longas distâncias e 149
poros plasmodesmáticos 106
portadores de nitrato e nitrito (NNP, NRT2) 303–304
potassa. veja potássio
potássio (K)
abertura estomatal e 235–236
absorção 185
ciclagem 380–381
como macronutriente 46
em algas marinhas 81–82
em material vegetal 130
em soluções nutritivas 30–31
metabolismo 234–236
movimento do xilema 122
no solo 20–21
produtividade e 346
sintomas de deficiência 61
transportadores 295–297
transporte 158
potenciais de membrana 81–84, 337–338
potenciais de Nenrst 82–83, 93
potencial de energia livre (Y) 34–35
potencial de pressão (ψ_p) 34
- potencial eletroquímico
veja potencial de membrana
potencial gravitacional (ψ_g) 34
hídrico (Ψ) 34
osmótico 34, 235
pressão
compensatória 117
de população 387
radicular 115, 117, 125, 155
de turgor (Ψ_m) 34, 117
pressões de seleção 288
pressões foliares 155
processo Haber-Bosch 170–172
produção baseada em água do mar 386
prolaminas 252
proporções carbono-nitrogênio 265
Proteaceae 25, 263
proteínas
desdobramento 338
em membranas 74–75
estresse por calor e 338–339
níveis de dióxido de carbono e 378
proteínas com Fe 174, 176
proteínas intrínsecas da membrana (MIPs) 306
proteína MoFe 174–175
protoplastos 75, 108, 137, 149
pterinas 188
- Q**
- queda de folhas 139
quimiotaxia 180
quimiotropismo 384–385
quininas 231
- R**
- Rafflesia arnoldi* 329
raízes
absorção 184
absorção de sais 118
acidificação do solo 221
árvores 114
cevada 119
crescimento 253–261
cultivares vs. espécies selvagens 290–291, 316
dano por resfriamento 335
deficiência de boro e 58
deficiência de cálcio e 59
especificação de engenharia 373
fase lag 253–254
hipóxico 342
laterais 110, 264
níveis de dióxido de carbono e 377–378
no solo 22–26
plasticidade fenotípica 318–320
primárias 253
produção de citoquinina 264
proteóide 263
regiões de desenvolvimento 256
resposta ao estresse 332–333
sistemas de comunidades 324–325
sistemas de cultivares 273
suberizadas 114
taxas de alongação 255, 257
tempo de vida 72, 323
transporte de solutos 79, 84–92
vacúolos 119
raízes primárias 254–256
raízes proteóides 25, 263
raízes radiculares 264
rametos 322–323
ramnogalacturona II (RGII) 214–215
redes de Hartig 326, 327
redução de acetileno 175
reduções de nitrato 188–189, 229, 385
relações planta-nutrientes 291–307
repolho (*Brassica oleracea*) 134
requerimento de água 113
resfriamento, stress 333–337
respiração 232–234
ressonância, uso experimental 147
retículo endoplasmático (RE) 107
Rhizobium 173, 216
Rhizobium leguminosarum bv. vaciae 181
Rhizohium meliloti 181
Rhodospirillum 177
ritmos circadianos 136–137, 236
rizóbio
fixação de nitrogênio 173–174
inoculação de descendentes 253
leguminosas e 180–183
rizomas 322
rizosfera 18–19, 175
rizotrons 25
rochas 3
rubídio (Rb)
abertura estomatal e 236
absorção 131
absorção radicular de 90
em material vegetal 130
exsudação 132
rubisco 241, 378
- S**
- Saccharum officinarum* (cana-de-açúcar) 178
sais, excreção 138–139
salinidade
definição 344–345
estresse 117, 215, 217, 291, 347–354
samambaias, esporângios 116
Secale cereale (centeio) 22
segurança do país 387
seiva 115–119
seleção natural 314
selênio (Se) 48
sementes
dispersão 253, 314, 373
nutrição de 251–253
alfarrobeira 251
seqüência ATP7A 301
seqüência RAN1 301
sideróforos 222
silicatos 49, 236
silício (Si)
em paredes celulares 77
metabolismo 236–240
requerimento para 49–50
toxicidade por metais e 358
simbiose 173, 177–180
Sinorhizobium sp. 173
sintase de glutamato 193–196, 265
síntese
de etileno 183
glutamato 265–266
glutamina 265–266
sintetase de glutamina (SG) 193–196, 265–266
sistemas
de fluxo e refluxo 30
Integrado de Diagnose e Recomendação (DRIS) 55
ópticos 25
de solução de cultivo 27–30
de transporte de alta afinidade (mecanismo 1) 90–92, 186, 295–297, 303–305
de transporte de baixa afinidade (mecanismo 2) 88–92, 186, 295, 299, 303–305
vascular 107
sobrevivência de plântulas 253
sodicidade 345
sódio (Na)
absorção de potássio e 87
deficiência 48
em solo 20
metabolismo 240–242
requerimentos de plantas superiores 48
retenção 129
soja (*Glycine max*) 229
Solanum tuberosum (batata) 137
solos 18–22
ácidos 345

calcáreos 345
 componentes 19
 salinos 48
 serpentinicos 346
 soluções 22
 tamanho de partículas 19–20
 teste 45, 275–276
 solos ácidos 345
 solos calcários 344, 345
 solos de pradaria 22
 solos serpentinicos 346
 solução de Murashige-Skoog (MS) 31
 soluções de cultivo 35–36
 soluções de Gamborg 31
 soluções de Hoagland 31
 soluções nutritivas 30–35
 solutos
 transportadores 95–99
 transporte 79–81
 transporte ativo 81
 transporte a longa distância e 155
 transporte radicular 84–92
 solutos compatíveis 351
 solventes 42, 155
 sonda de pressão 117
Spartina sp. 353
Streptomyces lividans 97
Striga spp. 331
Stylosanthes harnata 305
 suberina 77, 109
 suculência 352
 sulfeto de hidrogênio (H₂S) 170, 197
 suprimento de contingência 234

T

tamanho da partícula, solo 19
 tamareira (Phoenix dactylifera) 349
Tamarix sp. 353
 tarnsporte em células de leveduras 79
 técnica do saquinho de chá 85

temperatura 42, 333–339
 tensão superficial 42
 teoria da coesão do movimento de seiva 115–119
 teoria do flogístico 7–8
 Terra
 atmosfera 374–375
 produtividade primária 373
 teste, nutrientes 275–276
Thlaspi arvense 302
Thlaspi caerulescens 302
 tomate (*Lycopersicon esculentum*, *L. hirsutum*) 47, 136, 333–335
 tonoplastos 77, 94, 219, 306
 traços foliares 110
 transdução de sinais 216
 transferência de massa específica 151
 translocação
 longa distância 133
 necessidade de 4
 ritmos circadianos 136
 transpiração 72, 132–133, 136
 cálcio e 133
 evaporação de água e 115–119
 movimento de nutrientes e 114
 transporte a longas distâncias e 155
 transportadores 383–384
 AMT1:1 300–301
 AMT2 300–301
 características 96
 da família ZIP 301–303
 HAK/KUP 296
 HKT1 296
 de leveduras 92, 289
 Nramp 301
 NHX1 300
 de peptídeo (PTR) 303
 de sódio 299–300
 SHST 305
 ZNT1 302
 transporte 316

ativo 79–81, 81
 de macromolécula 77
 via membrana 235
 passivo 79–81
 traqueídeos 107
 traqueófitos 107
 tremoço branco (*Lupinus* sp.) 190
Trifolium subterraneum (trevo subterrâneo) 160, 183
Triticum aestivum (trigo) 59, 217, 354
Triticum turgidum (trigo) 59
 tubos crivados 149, 151, 155–157, 159, 164

U

UPE (eficiência de absorção de nutrientes) 271–272
 urease 197
 uridina 182–183
 UTE (eficiência de utilização de nutrientes) 271

V

vacúolos 77, 119–120, 210
Vallisneria spiralis 122, 132
Valonia 82, 83
 vasos, descrição 107
 via simplástica 120
Vicia faba 183
 vicilinas 252
Vigna sp. 183
 vinhas do gênero *Cissus* 329
 visco 330–331
 viscos anões (*Arceuthobium* spp.) 330
 vitamina B12 (cobalamina) 49
 vitamina B6 (fosfato pimidoxal) 196

W

Weltschia mirabilis 314

X

Xanthium sp. (carrapicho) 190
 xerófitas 352
 xilema
 arrançamento 108
 exsudatos 124
 fluxo de seiva 340
 movimento de nutrientes 121

Z

Zea mays (milho)
 acúmulo 336–337
 composição de elementos 266
 produção em função de N 271

zinco (Zn)
 absorção 128
 como micronutriente 46
 metabolismo 243–244
 sintomas de deficiência 65
 transportador 302
 2,4-dinitrofenol (DNP) 135

Esta obra foi composta por Marcelo C. Manduca em Palm Springs, e foi impressa em papel couché 80 pela Gráfica Regente para a Editora Planta em Março de 2006

OUTROS VOLUMES DA EDITORA PLANTA

www.editoraplanta.com.br

