

## RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste trabalho será disponibilizado somente a partir de 01/11/2017.

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP  
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**USO DE UM MUTANTE EM AUXINA NO ESTUDO DA  
DESORDEM NUTRICIONAL DE NITROGÊNIO EM  
TOMATEIRO**

**Luiz Cláudio Nascimento dos Santos**

Engenheiro Agrônomo

**2016**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP  
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**USO DE UM MUTANTE EM AUXINA NO ESTUDO DA  
DESORDEM NUTRICIONAL DE NITROGÊNIO EM  
TOMATEIRO**

**Luiz Cláudio Nascimento dos Santos**

**Orientador: Prof. Dr. Renato de Mello Prado**

**Coorientador: Prof. Dr. Rogério Falleiros Carvalho**

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Unesp, Câmpus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Agronomia (Produção Vegetal).

**2016**

S237m Santos, Luiz Cláudio Nascimento dos  
Uso de um mutante em auxina no estudo da desordem nutricional  
de nitrogênio em tomateiro / Luiz Cláudio Nascimento dos Santos. --  
Jaboticabal, 2016  
v, 54 p. : il. ; 29 cm

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de  
Ciências Agrárias e Veterinárias, 2016

Orientador: Renato de Mello Prado

Coorientador: Rogério Falleiros Carvalho

Banca examinadora: Joni Esrom Lima, Aguinaldo José Freitas  
Leal, Priscila Lupino Gratão, Fábio Luiz Checcio Mingotte

Bibliografia

1. Deficiência nutricional do tomateiro. 2. Eficiência de utilização  
de nitrogênio. 3. Fitohormônios. 4. Nutrição mineral de plantas. 5.  
*Solanum lycopersicum* L. 6. Toxicidade. I. Título. II. Jaboticabal-  
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias.


CDU 631.811:635.64

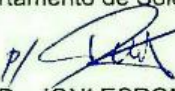
**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

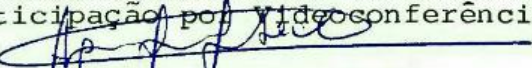
**TÍTULO: USO DE UM MUTANTE EM AUXINA NO ESTUDO DA DESORDEM NUTRICIONAL DE NITROGÊNIO EM TOMATEIRO**


**AUTOR: LUIZ CLÁUDIO NASCIMENTO DOS SANTOS**  
**ORIENTADOR: RENATO DE MELLO PRADO**  
**COORIENTADOR: ROGÉRIO FALLEIROS CARVALHO**

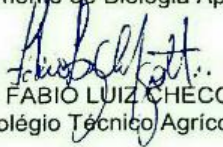
Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em AGRONOMIA (PRODUÇÃO VEGETAL), pela Comissão Examinadora:

  
Prof. Dr. RENATO DE MELLO PRADO  
Departamento de Solos e Adubos / FCAV / UNESP - Jaboticabal

  
Prof. Dr. JONI ESROM LIMA  
Departamento de Botânica / UFMG - Belo Horizonte/MG  
Participação por videoconferência

  
Prof. Dr. AGUINALDO JOSÉ FREITAS LEAL  
UFTM - Iturama, MG

  
Profa. Dra. PRISCILA LUPINO GRATÃO  
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal

  
Prof. Dr. FABIO LUIZ CHECCHIO MINGOTTE  
CTA - Colégio Técnico Agrícola / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Jaboticabal, 01 de novembro de 2016.

## **DADOS CURRICULARES DO AUTOR**

**LUIZ CLÁUDIO NASCIMENTO DOS SANTOS** é natural de João Pessoa - PB, nascido em 29 de novembro de 1989, filho de Luiz Carlos Silva dos Santos e Maria de Fátima Nascimento dos Santos. É graduado em Engenharia Agrônômica em julho de 2011, pelo Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal da Paraíba - Câmpus II, Areia-PB (UFPB/CCA). Foi monitor da disciplina de Química e Fertilidade do solo nos anos 2009 e 2010. Realizou iniciação científica, na Embrapa Algodão atuando como bolsista PIBIT/CNPq de 2010 a 2011. Na UFPB, iniciou o curso de Mestrado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo (PPGCS) como bolsista da CAPES, concluindo em novembro de 2013. Em fevereiro de 2014 concluiu o curso de Especialização “latu sensu” em Proteção de Plantas pela Universidade Federal de Viçosa. Em março de 2014, ingressou no curso de Doutorado em Agronomia/Produção Vegetal pela Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - UNESP, Câmpus de Jaboticabal, sendo bolsista CAPES. Atua como membro do Grupo de Estudos em Nutrição de Plantas da UNESP (GENPLANT), com participação em várias atividades e projetos de pesquisa na área de Nutrição de Plantas. Foi representante discente junto ao conselho do Programa de Pós Graduação em Agronomia (Produção Vegetal).

*“Cada um de nós compõe a sua história, cada ser em si carrega o dom de ser capaz, de ser feliz”.*

Almir Sater e Renato Teixeira

*Aos meus amados pais, Luiz Carlos e Maria de Fátima, por me ensinar que a educação é a maior conquista que se pode oferecer para o filho;*

*Ao meu irmão, Luiz Carlos Junior, pelo apoio, amor e carinho em todos os momentos;*

*À toda minha família, por me oferecer amor e carinho e por ser sempre paciente e compreensível.*

**OFEREÇO E DEDICO**



## **AGRADECIMENTOS**

A Deus, pela concessão da vida e pela alegria de viver em todos os momentos, pela saúde e pela força sempre oferecidas, e por ter tornado possível esta grande conquista.

Aos meus pais, Luiz Carlos Silva dos Santos e Maria de Fátima Nascimento dos Santos, pelo amor e carinho e pelos ensinamentos sempre oferecidos durante toda minha vida.

Ao meu irmão Luiz Carlos Silva dos Santos Junior pelo companheirismo, afeto fraternal e amoroso.

Aos meus queridos familiares, por serem minhas fortalezas, proporcionando-me força e determinação em todos os momentos.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Renato de Mello Prado e coorientador Prof. Dr. Rogério Falleiro Carvalho, pela honra de poder receber suas orientações; pela excelente receptividade, presteza e paciência; pelo exemplo de profissionais; pelos conhecimentos e incentivos concedidos durante todo o curso de doutorado; pela grande contribuição e dedicação para a realização deste trabalho. Meu sincero respeito e admiração!

A Universidade Pública de Navarra (UPNA), em especial ao Prof. Dr Pedro M. Aparecido-Tejo, Dra. Berta Lasa, Dra. Janaina e Dra. Gilmara, por oferecer toda estrutura e apoio a pesquisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Produção Vegetal) da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - UNESP, Câmpus de Jaboticabal, pela oportunidade de realizar o curso de doutorado.

Aos professores Rogério Falleiros Carvalho, Durvalina, Miguel Mutton, Márcia Mutton, Arthur Bernardes Cecílio Filho, Renato de Mello Prado, Pedro Luis Costa Alves, Paulo Guilherme Salvador Wadt, Leon Parent, Miguel Urrestarazu e Priscila Lupito Gratão, pelos ensinamentos concedidos ao longo das disciplinas e do curso.

A todos os componentes do GENPLANT, pela convivência e por compartilhar bons momentos, em especial: Gabriel Silva Junior, Cid Campos, Leandro Moda, Rafael Barreto, Sylvia Letícia e Gilmara Pereira, pela amizade construída e pelas valiosas contribuições concedidas ao longo da realização deste trabalho.

Aos estimados amigos Wallace Leite, Gabriel Barbosa, Fábio Leal, Cid Campos, Paulo Alexandre, Cláudio Barreto, Joel Cabral, Alexson Dutra, Marcelo Barbosa, Leonardo Silva, Fernando Franco, Leandro Moda, Rodolfo Lizcano, pela amizade fraterna, por sempre proporcionarem momentos que jamais serão esquecidos, pelos obstáculos enfrentados e por fazerem parte desta conquista. Guardarei comigo as lembranças das dificuldades e dos bons momentos compartilhados nesse período!

Aos amigos e membros do PROCAD, da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul (UFMS/CPCS), Aguinaldo Leal, Rita Alves, Rafael Barreto e Maria Júlia Troleis; e Ana Paula Barreto, da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Câmpus Vitória da Conquista, pela amizade e convivência, pelas trocas de experiências e pelas contribuições dadas a este trabalho.

Aos amigos e pesquisadores cubanos, Dilier Oviciedo, Leónides Castellanos, Carmen e Alejandro, pelos trabalhos desenvolvidos, e pela amizade construída.

Aos funcionários do Departamento de Solos e Adubos, Cláudia, Gibson e Mauro, e do Departamento de Biologia Aplicado à Agricultura, Soninha, Jamil e Martins pela convivência diária e pela presteza.

Aos membros da banca de defesa da tese pelas importantes contribuições oferecidas neste trabalho.

A CAPES, pela bolsa de estudo concedida para o curso de doutorado.

A todos, muito obrigado!

## SUMÁRIO

	Página
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	ii
<b>RESUMO</b> .....	iv
<b>ABSTRACT</b> .....	v
<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	1
<b>2 REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	4
2.1 A cultivar “Micro-Tom” e a mutação <i>dgt</i> .....	4
2.2 Interação nitrogênio x auxinas.....	6
2.3 Deficiência de N em tomateiro.....	8
2.4 Toxicidade de amônio em plantas.....	9
<b>3 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	13
3.1 Experimento I: A mutação diageotropica de tomateiro altera a eficiência do uso do nitrogênio.....	13
3.1.1 Local do trabalho.....	13
3.1.2 Delineamento experimental e tratamentos.....	13
3.1.3 Material vegetal.....	13
3.1.4 Meio de cultivo com suprimento e omissão de N.....	13
3.1.5 Avaliações do crescimento.....	14
3.2.6 Análise estatística.....	16
3.2 Experimento II – Fotossíntese e metabolismo do Nitrogênio em tomateiro sob diferentes fontes de N e auxina exógena.....	16
3.2.1 Local do trabalho.....	16
3.2.2 Delineamento experimental e tratamentos.....	16
3.2.3 Material vegetal e condições de crescimento.....	17
3.2.4 Avaliação de trocas gasosas.....	17
3.2.5. Extração e conteúdo de proteínas e glutamina sintetase.....	18
3.2.6. Acúmulo de nitrato e amônio.....	18
3.2.7 Análise estatística.....	19
<b>4 RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	20
4.1. Experimento I: A mutação diageotropica de tomateiro altera a eficiência do uso do nitrogênio.....	20
4.2. Experimento II – Fotossíntese e metabolismo do nitrogênio em tomateiro sob diferentes fontes de N e auxina exógena.....	29
<b>5 CONCLUSÕES</b> .....	42
<b>6 REFERÊNCIAS</b> .....	43
<b>7 APÊNDICES</b> .....	53

## LISTA DE FIGURAS

	Página
<p><b>Figura 1.</b> Manejo da solução nutritiva do transplântio até aos 36 DAT (dias após o transplântio) das plantas de tomateiro. Dos 41 aos 51 DAS, o nitrogênio foi omitido apenas para as plantas representativas do tratamento -N.....</p>	14
<p><b>Figura 2.</b> Altura de plantas (a), diâmetro do caule (b), área foliar (c) e área radicular (d) de plantas de dois genótipos (G) do tomateiro MT (controle) e <i>dgt</i> (baixa sensibilidade a AUX), cultivados em solução nutritiva sob deficiência (omissão de N) e suficiência de nitrogênio (Solução completa). **; * e <sup>ns</sup> = significativo (<math>P &lt; 0,01</math>); (<math>P &lt; 0,05</math>) e não significativo, respectivamente, pelo teste F. Médias seguidas por letras distintas, maiúsculas, diferem a presença de N dentro dos genótipos MT e <i>dgt</i>; e minúsculas, diferem os genótipos nos tratamentos, pelo teste de Tukey (<math>P \leq 0,05</math>).....</p>	29
<p><b>Figura 3.</b> Densidade radicular (a), massa seca da parte aérea (b), massa seca da raiz (c) e massa seca total (d) e número de raízes laterais (e) de plantas de dois genótipos (G) do tomateiro MT (controle) e <i>dgt</i> (baixa sensibilidade a AUX), cultivados em solução nutritiva sob deficiência (omissão de N) e suficiência de nitrogênio (Solução completa). **; * e <sup>ns</sup> = significativo (<math>P &lt; 0,01</math>); (<math>P &lt; 0,05</math>) e não significativo, respectivamente, pelo teste F. Médias seguidas por letras distintas, maiúsculas, diferem a presença de N dentro dos genótipos MT e <i>dgt</i>; e minúsculas, diferem os genótipos nos tratamentos, pelo teste de Tukey (<math>P \leq 0,05</math>).....</p>	31
<p><b>Figura 4.</b> Clorofila <i>a</i> (a), clorofila <i>b</i> (b), clorofila <i>a+b</i> (c) e carotenóides (d) de plantas de dois genótipos (G) do tomateiro MT (controle) e <i>dgt</i> (baixa sensibilidade a AUX), cultivados em solução nutritiva sob deficiência (omissão de N) e suficiência de nitrogênio (Solução completa). **; * e <sup>ns</sup> = significativo (<math>P &lt; 0,01</math>); (<math>P &lt; 0,05</math>) e não significativo, respectivamente, pelo teste F. Médias seguidas por letras distintas, maiúsculas, diferem a presença de N dentro dos genótipos MT e <i>dgt</i>; e minúsculas, diferem os genótipos nos tratamentos, pelo teste de Tukey (<math>P \leq 0,05</math>).....</p>	33
<p><b>Figura 5.</b> Acúmulo de nitrogênio na raiz (a) e na parte aérea (b), e eficiência de utilização de N na raiz (c) e na parte aérea (d) na massa seca de plantas de dois genótipos (G) do tomateiro MT (controle) e <i>dgt</i> (baixa sensibilidade a AUX), cultivados em solução nutritiva sob deficiência (omissão de N) e suficiência de nitrogênio (Solução completa). **; * e <sup>ns</sup> = significativo (<math>P &lt; 0,01</math>); (<math>P &lt; 0,05</math>) e não significativo, respectivamente, pelo teste F. Médias seguidas por letras distintas, maiúsculas, diferem a presença de N dentro dos genótipos MT e <i>dgt</i>; e minúsculas, diferem os genótipos nos tratamentos, pelo teste de Tukey (<math>P \leq 0,05</math>).....</p>	35
<p><b>Figura 6.</b> Aspecto das folhas (a) de MT (controle) e <i>dgt</i> (baixa sensibilidade a AUX), cultivados em solução nutritiva sob deficiência (omissão de N) e suficiência de nitrogênio (Solução completa), bem como aspecto vigoroso de <i>dgt</i> em -N quando comparado à +N (b).....</p>	36

- Figura 7.** Matéria seca da parte aérea (a) da raiz (b) e da planta inteira (c) e relação raiz/parte aérea de plantas de dois genótipos de tomateiro, MT e *dgt*, cultivados sob diferentes fontes de N e auxina exógena. Médias seguidas por letras distintas, maiúsculas, diferem os tratamentos com N dentro dos genótipos MT e *dgt*, e minúsculas, diferem os genótipos dentro dos tratamentos com N, pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ )..... 38
- Figura 8.** Relação massa fresca e massa seca da raiz (a) e da parte aérea (b) de plantas de dois genótipos de tomateiro, MT e *dgt*, cultivados sob diferentes fontes de N e auxina. Médias seguidas por letras distintas, maiúsculas, diferem os tratamentos com N dentro dos genótipos MT e *dgt*, e minúsculas, diferem os genótipos dentro dos tratamentos com N, pelo teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ )..... 40
- Figura 9.** Teor de nitrato na massa fresca da raiz (a) das folhas (b) e da planta inteira (c) de dois genótipos de tomateiro, MT e *dgt*, cultivados sob diferentes fontes de N e auxina exógena. Médias seguidas por letras distintas, maiúsculas, diferem os tratamentos com N dentro dos genótipos MT e *dgt*, e minúsculas, diferem os genótipos dentro dos tratamentos com N, pelo teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ )..... 41
- Figura 10.** Teor de amônio na massa seca da raiz (a) das folhas (b) e da planta inteira (c) de dois genótipos de tomateiro, MT e *dgt*, cultivados sob diferentes fontes de N e auxina. Médias seguidas por letras distintas, maiúsculas, diferem os tratamentos com N dentro dos genótipos MT e *dgt*, e minúsculas, diferem os genótipos dentro dos tratamentos com N, pelo teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ )..... 43
- Figura 11.** Atividade da enzima GS na raiz (a) e nas folhas (b) de dois genótipos de tomateiro, MT e *dgt*, cultivados sob diferentes fontes de N e auxina exógena. Médias seguidas por letras distintas, maiúsculas, diferem os tratamentos com N dentro dos genótipos MT e *dgt*, e minúsculas, diferem os genótipos dentro dos tratamentos com N, pelo teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ )..... 44
- Figura 12.** Teor de proteína na massa fresca da raiz (a) e das folhas (b) de dois genótipos de tomateiro, MT e *dgt*, cultivados sob diferentes fontes de N e auxina. Médias seguidas por letras distintas, maiúsculas, diferem os tratamentos com N dentro dos genótipos MT e *dgt*, e minúsculas, diferem os genótipos dentro dos tratamentos com N, pelo teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ )..... 46
- Figura 13.** Fotossíntese líquida ( $A - \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (a), carbono interno ( $C_i - \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) (b), condutância estomática ( $G_s - \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (c) e transpiração (d) ( $E - \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) de dois genótipos de tomateiro, MT e *dgt*, cultivados sob diferentes fontes de N e auxina exógena. Médias seguidas por letras distintas, maiúsculas, diferem os tratamentos com N dentro dos genótipos MT e *dgt*, e minúsculas, diferem os genótipos dentro dos tratamentos com N, pelo teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ )..... 48

## USO DE UM MUTANTE EM AUXINA NO ESTUDO DA DESORDEM NUTRICIONAL DE NITROGÊNIO EM TOMATEIRO

**RESUMO** – A resposta do tomateiro à suficiência ou deficiência de nitrogênio depende da sinalização da auxina (AUX). O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito da AUX nas respostas de plantas de tomateiro à deficiência de nitrogênio (N) e sua influência na eficiência de uso de N. Foram desenvolvidos dois experimentos, o primeiro foi conduzido em câmara de crescimento, utilizando-se o mutante *diageotropica* (*dgt*) de tomateiro cultivar Micro-Tom (MT), que apresenta baixa sensibilidade à AUX. As plantas foram submetidas à ausência e à presença de N na solução nutritiva. Foram avaliados após 10 dias de omissão de N: a altura de plantas e o diâmetro do caule, massa seca da raiz e da parte aérea, comprimento, área, diâmetro e densidade da raiz, número de raízes laterais (RL), área foliar, acúmulo de N e eficiência de utilização de nitrogênio (EUN) na raiz e na parte aérea, teores de clorofilas *a* e *b*, e carotenóides. O segundo experimento foi realizado na Universidad Publica de Navarra (UPNA), Espanha. Utilizou-se do delineamento inteiramente casualizado, com seis repetições, arranjos em esquema fatorial 4 x 2, correspondendo a quatro tratamentos de N (N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>; N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>; NO<sub>3</sub><sup>-</sup> + AUX; omissão de N) e dois genótipos de tomateiro (MT e *dgt*). Foram avaliados variáveis de crescimento, fisiológicas, teores de nitrato e amônio nas folhas e raízes, proteína e glutamina sintetase (GS) nas folhas e raízes. Para todas as variáveis de crescimento, exceto diâmetro e comprimento radicular, houve efeito da interação entre os genótipos de tomateiro e tratamentos de N. Porém o diâmetro radicular apresentou redução pelos efeitos individuais dos genótipos de tomateiro e omissão e presença de N. Enquanto o comprimento radicular maior no tomateiro MT, o mutante *dgt* apresentou aumento no número de RL na deficiência de N. A AUX não sendo utilizada pelas plantas reduz o crescimento da parte aérea e do sistema radicular das plantas de tomateiro. O tomateiro *dgt* apresenta maior tolerância ao estresse por amônio, possivelmente devido ao maior acúmulo desse cátion nas raízes. Além de alterações no metabolismo do N, principalmente relacionado a uma maior EUN sob deficiência de N. As respostas inéditas no desenvolvimento do *dgt* em condições de deficiência de N podem estar relacionadas a uma maior atividade da GS na raiz e na parte aérea nessas condições.

**Palavras-chave:** deficiência nutricional, eficiência de utilização de nitrogênio, Fitohormônios, nutrição mineral de plantas, *Solanum lycopersicum* L., toxicidade

## USE OF A MUTANT IN AUXIN IN THE STUDY OF NUTRITIONAL DISORDER OF NITROGEN IN TOMATO

**ABSTRACT** – It has been shown that tomato response to the sufficiency or deficiency of nitrogen depends on auxin signaling (AUX). The objective of this study was to measure the effect of AUX in the responses of tomato plants to nitrogen deficiency (N) and your influence on N use efficiency. Were developed two works, where the first was developed in a growth chamber, where he was used diageotropica mutant (*dgt*) of tomato cultivar Micro-Tom (MT), which has low sensitivity to the AUX. The plants were subjected to the privation and the presence of N in the nutrient solution. Were evaluated after 10 days of failure N: plant height and diameter, root dry mass and shoot length, area, diameter and root density, number of lateral roots (RL), leaf area, accumulation of N and nitrogen use efficiency (NUE) in root and shoot, chlorophyll a and b levels, and carotenoids. The second experiment was carried out at the Universidad Publica de Navarra (UPNA), Spain. It was used the completely randomized design with six replications, arranged in a factorial 4 x 2, corresponding to four treatments of N (N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> + AUX, omission of N) and two tomato genotypes (MT and *dgt*) were evaluated analyzes of growth, physiological, nitrate and Ammonium on the leaves and roots, protein and glutamine synthetase in leaves and roots. For all the growth variables except root diameter and length, there was a significant interaction between tomato genotypes and treatment N. However, the root diameter was reduced by the individual effects of tomato genotypes and omission and presence of N, while the length radicular higher in MT tomato, the *dgt* mutant showed an increase in the number of RL disability N. AUX not used by plants reduces the growth of shoots and roots of tomato plants. The *dgt* tomato has a higher tolerance to stress ammonium, possibly due to greater accumulation of this cation in the roots. As well as the *dgt* tomato presents changes in the N metabolism, mainly related to increased EUN under disability N. The unprecedented responses in the development of *dgt* N deficiency conditions may be related to increased activity of GS in the root and shoot under these conditions.

**Keywords:** nutritional deficiency, nitrogen use efficiency, phytohormones, *Solanum lycopersicum* L., plant nutrition, toxicity

## 1. INTRODUÇÃO

A deficiência de nitrogênio (N) é um fator limitante ao crescimento e desenvolvimento das plantas (KOOHKAN; MAFTOUN, 2016). A falta de N no meio de cultivo induz uma sequência de eventos biológicos na planta que desencadeia alterações moleculares, como fitohormônios e DNA, evoluindo para modificações subcelulares que conduzem a alterações celulares resultando em desorganização dos tecidos (FLORES et al., 2016; PRADO, 2008). Observa-se ainda que a deficiência de N induz aumento da eficiência de uso de nitrogênio (EUN) das plantas por diversos aspectos, como alterações na arquitetura, morfologia do sistema radicular, e atividade de transportadores de N (XU et al., 2012; ZHU et al., 2015), maior relação raiz/parte aérea, ocasionando maior vigor das raízes (GARNETT et al., 2009).

Em alguns ecossistemas vegetais o amônio ( $\text{NH}_4^+$ ) é a principal fonte de N, porém é tóxico em concentrações elevadas, especialmente quando disponíveis como fonte exclusiva de N. O estresse por amônio leva rapidamente aos diversos desequilíbrios metabólicos e hormonais que em última análise inibem raiz e crescimento da parte aérea em muitas espécies de plantas (YANG et al., 2015).

A resposta das plantas à deficiência de N pode estar associada ao controle hormonal, pois os hormônios são moléculas que controlam praticamente todas as etapas do desenvolvimento vegetal, desde a germinação até o florescimento (KROUK, 2016). Dessa forma, não é surpresa que haja um forte controle hormonal na nutrição em plantas desde a absorção e transporte de íons, até a indução de respostas morfofisiológicas aos nutrientes, incluindo estresses impostos pela deficiência ou excesso nutricional. De fato, evidências indicam que hormônios podem modular a atividade de transportadores de alta afinidade para o N, induzir atividade de enzimas que facilitem a remobilização de nutrientes a partir de fontes orgânicas ou inorgânicas e estimular o crescimento de órgãos que diretamente



participam da aquisição de nutrientes (BITTSÁNSZKY et al., 2015; FERRARO et al., 2015).

Um dos mais evidentes fitohormônios envolvidos na deficiência de N são as auxinas (AUXs). Quando produzida na parte aérea, as AUXs podem ser moléculas sinalizadoras de longa distância envolvidas no desenvolvimento de raízes laterais. No entanto, tem sido sugerido que o  $\text{NO}_3^-$  acumulado na parte aérea podendo diminuir a ramificação de raízes por inibição da síntese de AUX ou o seu transporte para a raiz (KROUK, 2016). Tem sido indicado que ocorrem mudanças no acúmulo de AUX translocado da parte aérea para a raiz em função da baixa disponibilidade de N em diferentes espécies, *Brassica caulorapa* (AVERY et al., 1937); *Glycine max* (CABA et al., 2000); *Triticum aestivum* (CHEN et al., 1998); *Ananas comosus* (TAMAKI e MERCIER., 2007); *Zea mays* (LIU et al., 2010), e *Arabidopsis thaliana* (KROUK et al., 2010; YANG et al., 2015). Todas essas descobertas têm originado ainda mais questionamentos e gerado mais interesse sobre a necessidade de compreender as interações hormonais e a regulação dos mecanismos de crescimento das plantas sob condições de deficiência nutricional.

Para melhor compreender a relação entre AUXs e N, ferramentas vegetais, tais como mutantes têm sido bastante utilizadas, Krouk et al. (2010) trabalhando com mutantes de arabidopsis no transportadores de nitrato, relata que sob baixa disponibilidade de N ocorre um crescimento maior da raiz principal e inibição de raízes laterais (RLs), devido os genes NRT1.1 reprimir a acumulação de AUX nos ápices de raízes laterais (RL) de plantas cultivadas em condições de uma baixa concentração de  $\text{NO}_3^-$ , levantando assim a questão de como o transportador de  $\text{NO}_3^-$  pode afetar a localização de hormônio, quando o  $\text{NO}_3^-$  não está presente. Entretanto, muito ainda é necessário conhecer visto que às evidências da participação das AUXs na sinalização nutricional, porém ainda pouco elucidada, é inevitável o surgimento de uma proposta que utilize ferramentas imprescindíveis, como os mutantes de tomateiro deficientes em AUX, cultivados sob condição de deficiência de N. O mutante de tomateiro *dgt*, com crescimento diageotrópico do caule e das raízes, apresenta baixa sensibilidade à AUX, constituída uma ferramenta importante

de estudos para este fitohormônio. Surge assim, a hipótese de que a disponibilidade de N em plantas com baixa sensibilidade à AUX pode alterar a eficiência de uso do N e o crescimento das plantas de tomateiro. Para isto, objetivou-se avaliar o efeito da AUX nas respostas de plantas de tomateiro à deficiência de N e sua influência na eficiência deste nutriente. Além de avaliar o efeito de diferentes fontes de N e AUX exógena no crescimento, nutrição, fisiologia e metabolismo de N em plantas de tomateiro com baixa sensibilidade à AUX.

## 5. CONCLUSÕES

A AUX não sendo utilizada pelo tomateiro diminui o crescimento das raízes e da parte aérea das plantas. Entretanto, em condições de deficiência de N, o tomateiro *dgt* apresenta alterações no metabolismo do nitrogênio, com aumento do acúmulo de N e na produção de matéria seca, havendo maior eficiência de uso do nitrogênio.

O tomateiro *dgt* é mais tolerante à toxicidade de amônio, acumulando mais  $\text{NH}_4^+$  nas raízes e assimilando-o na forma de proteínas solúveis.

As respostas inéditas no desenvolvimento do *dgt* em condições de deficiência de N podem estar relacionadas a uma maior atividade da GS na raiz e na parte aérea nessas condições.

## 6. REFERÊNCIAS

ABENAVOLI, M.R.; LONGO, C.; LUPINI, A.; MILLER, A. J.; ARANITI, F.; MERCATI, F.; PRINCI, M.P.; SUNSERI, F. Phenotyping two tomato genotypes with different nitrogen use efficiency. **Plant Physiology and Biochemistry**, Issy les Moulineaux, v. 107, p. 21-32, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.04.021>>

ALBORESI, A.; GESTIN, C.; LEYDECKER, M. T.; BEDU, M.; MEYER, C.; TRUONG, H. N. Nitrate, a signal relieving seed dormancy in Arabidopsis. **Plant, cell and environment**, Oxford, v. 28, n. 4, p. 500-512, 2005. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01292.x>

AVERY JR, G. S.; BURKHOLDER, P. R.; CREIGHTON, H. B. Nutrient deficiencies and growth hormone concentration in Helianthus and Nicotiana. **American Journal of Botany**, St. Louis, p. 553-557, 1937.

AVERY JR, G. S.; POTTORF, L. Auxin and nitrogen relationships in green plants. **American Journal of Botany**, St. Louis, p. 666-669, 1945.

BATES, T. R.; LYNCH, J. P. Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 236, n. 2, p. 243-250, 2001.

BARRETO, R. F.; PRADO, R. M.; LEAL, A. J. F.; TROLEIS, M. J. B.; SILVA JUNIOR, G. B.; MONTEIRO, C. C.; SANTOS, L.C.N.; CARVALHO, R. F. Mitigation of ammonium toxicity by silicon in tomato depends on the ammonium concentration. **Acta Agriculturae Scandinavica, Section B—Soil & Plant Science**, Uppsala, v. 66, n. 6, p. 483-488, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1080/09064710.2016.1178324>>.

BATAGLIA, O. C.; FURLANI, A. M. C.; TEIXEIRA, J. P. F.; FURLANI, P. R.; GALLO, J. R. **Métodos de análise química de plantas**. Campinas: Instituto Agrônomo de Campinas, 1983. 48 p. (Boletim Técnico, 78).

BERNARD, S.M.; HABASH, D.Z. The importance of cytosolic glutamine synthetase in nitrogen assimilation and recycling. **New Phytologist**, London, v. 182, n. 3, p. 608-620, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02823.x>>

BITTSÁNSZKY, A.; PILINSZK, K.; GYULAI, G.; KOMIVES, T. Over coming ammonium toxicity. **Plant Science**, Limerick, v. 231, n. 4, p.184-190, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.12.005>>.

BORGOGNONE, D.; COLLA, G.; ROUPHAEL, Y.; CARDARELLI, M.; REA, E.; SCHWARZ, D. Effect of nitrogen form and nutrient solution pH on growth and mineral composition of self-grafted and grafted tomatoes. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 149, n. 1, p. 61-69, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2012.02.012>>.

BOUGUYON, E.; BRUN, F.; MEYNARD, D.; KUBEŠ, M.; PERVENT, M.; LERAN, S.; HOYEROVÁ, K. Multiple mechanisms of nitrate sensing by Arabidopsis nitrate transceptor NRT1.1. **Nature plants**, London, v. 1, n. 3, 2015. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1038/nplants.2015.15>>.

BRITTO, D.T.; GLASS, A.D.; KRONZUCKER, H.J.; SIDDIQI, M.Y. Cytosolic concentrations and transmembrane fluxes of  $\text{NH}_4^+/\text{NH}_3$ . An evaluation of recent proposals. **Plant Physiology**, New York, v. 125, n. 2, p. 523-526, 2001. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1104/pp.125.2.523>>.

BRITTO, D. T.; BALKOS, K. D.; BECKER, A.; COSKUN, D.; HUYNH, W. Q.; KRONZUCKER, H. J. Potassium and nitrogen poisoning: Physiological changes and biomass gains in rice and barley. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 94, p.1085-1089, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.4141/CJPS2013-143>>.

CABA, J. M.; CENTENO, M. L.; FERNÁNDEZ, B.; GRESSHOFF, P. M.; LIGERO F. Inoculation and nitrate alter phytohormone levels in soybean roots: differences between a supernodulating mutant and the wild type. **Planta**, Heidelberg, v. 211, n. 1, p. 98-104, 2000. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s004250000265>>.

CAMPOS, C. N. S., DE MELLO PRADO, R., ROQUE, C. G., DE LIMA NETO, A. J., MARQUES, L. J. P., CHAVES, A. P.; CRUZ, C. A. Use of silicon in mitigating ammonium toxicity in maize plants. **American Journal of Plant Sciences**, Irvine, v. 6, n. 11, p. 1780, 2015.

CAMPOS, C. N. S., DE MELLO PRADO, R., CAIONE, G., DE LIMA NETO, A. J.; MINGOTTE, F. A. L. C. Silicon and excess ammonium and nitrate in cucumber plants. **African Journal of Agricultural Research**, Nairóbi, v. 11, n. 4, p. 276-283, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.5897/AJAR2015.10221>>.

CARVALHO, R. F., CAMPOS, M. L., PINO, L. E., CRESTANA, S. L., ZSÖGÖN, A., LIMA, J. E.; PERES, L. E. Convergence of developmental mutants into a single tomato model system: 'Micro-Tom' as an effective toolkit for plant development research. **Plant Methods**, Nottingham, v. 7, n. 1, p. 1, 2011. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1186/1746-4811-7-18>>.

CASTRO-RODRÍGUEZ, V.; GARCÍA-GUTIÉRREZ, A.; CANALES, J.; AVILA, C.; KIRBY, E. G.; CÁNOVAS, F. M. The glutamine synthetase gene family in Populus. **BMC Plant Biology**, London, v. 11, n. 1, p. 1, 2011. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1186/1471-2229-11-119>>.

CHEN, J.G.; CHENG, S.H.; CAO, W.; ZHOU, X. Involvement of endogenous plant hormones in the effect of mixed nitrogen source on growth and tillering of wheat. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 21, n. 1, p. 87-97, 1998. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1080/01904169809365385>>.

CRUZ, C.; BIO, A. F. M.; DOMÍNGUEZ-VALDIVIA, M. D.; APARICIO-TEJO, P. M.; LAMSFUS, C.; MARTINS-LOUÇÃO, M. A. How does glutamine synthetase activity determine plant tolerance to ammonium? **Planta**, Heidelberg, v. 223, n. 5, p. 1068–1080, 2006. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s00425-005-0155-2>>

CRUZ, C.; DOMÍNGUEZ-VALDIVIA, M. D.; APARICIO-TEJO, P. M.; LAMSFUS, C.; BIO, A.; MARTINS-LOUÇÃO, M. A.; MORAN, J. F. Intra-specific variation in pea responses to ammonium nutrition leads to different degrees of tolerance. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v. 70, n. 2-3, p. 233-243. 2011. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.09.014>>.

CRUZ, J. L.; ALVES, A. A. C.; LECAIN, D. R.; ELLIS, D. D.; MORGAN, J. A. Effect of elevated CO<sub>2</sub> concentration and nitrate: ammonium ratios on gas exchange and growth of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 374, n. 1-2, p. 33-43, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s11104-013-1869-8>>.

DANIEL, S. G.; RAYLE, D. L.; CLELAND, R. E. Auxin physiology of the tomato mutant diageotropica. **Plant Physiology**, New York, v. 91, n. 3, p. 804-807, 1989. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1104/pp.91.3.804>>.

DUBROVSKY, J.G.; ROST, T.L.; COLÓN-CARMONA, A.; DOERNER, P. Early primordium morphogenesis during lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana*. **Planta**, Heidelberg, v. 214, n. 1, p. 30-36, 2001. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s004250100598>>.

FAGERIA, N. K. Optimizing nutrient use efficiency in crop production. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 2, n. 1, p. 6-16, 1998. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v02n01p6-16>>.

FERRARO, G.; D'ANGELO, M.; SULPICE, R.; STITT, M.; VALLE, E.M. Reduced levels of NADH-dependent glutamate dehydrogenase decrease the glutamate content of ripe tomato fruit but have no effect on green fruit or leaves. **Journal of experimental botany**, Lancaster, v. 66, n. 11, p. 3381-3389, 2015. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/jxb/erv150>>.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e agrotecnologia**, Lavras, v. 35, n. 6, p. 1039-1042, 2011. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1590/S1413-70542011000600001>>.

FORDE, B. G. Local and long-range signaling pathways regulating plant responses to nitrate. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 53, n. 1, p. 203-224, 2002. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.arplant.53.100301.135256>>.

FINDENEGG, G. R. A comparative study of ammonium toxicity at different constant pH of the nutrient solution. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 103, n. 2, p. 239-243, 1987. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/BF02370395>>

FLORES, R. A., BORGES, B. M. M. N., ALMEIDA, H., PRADO, R. D. M. Growth and Nutritional Disorders of Coffee Cultivated in Nutrient Solutions with Suppressed

Macronutrients. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 39, n. 11, p. 1578-1588, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1080/01904167.2016.1161777>>.

GARNETT, T.; CONN, V.; KAISER, B. N. Root based approaches to improving nitrogen use efficiency in plants. **Plant, cell and environment**, Oxford, v. 32, n. 9, p. 1272-1283, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02011.x>>.

GOJON, A.; KROUK, G.; PERRINE-WALKER, F.; LAUGIER, E. Nitrate transceptor (s) in plants. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v. 62, n. 7, p. 2299-2308, 2011. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/jxb/erq419>>.

GOOD, A. G.; SHRAWAT, A. K.; MUENCH, D. G. Can less yield more? Is reducing nutrient input into the environment compatible with maintaining crop production? **Trends in plant science**, London, v. 9, n. 12, p. 597-605, 2004. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2004.10.008>>.

GUIMARÃES, M. M. C.; CAIRO, P. A. R.; NEVES, O. S. C. Crescimento de *Eucalyptus urophylla* em meio hidropônico com diferentes proporções de nitrato e amônio. **Floresta e Ambiente**, Rio de Janeiro, v. 21, n. 1, p. 52-61, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.4322/floram.2014.011>>.

GUO, Y.; CHEN, F.; ZHANG, F.; MI, G. Auxin transport from shoot to root is involved in the response of lateral root growth to localized supply of nitrate in maize. **Plant Science**, Limerick, v. 169, n. 5, p. 894-900, 2005. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.06.007>>.

HELALI, S. M.; NEBLI, H.; KADDOUR, M.; MAHMOUDI, H.; LACHAÂL, M.; OUERGHI, A. Influence of nitrate-ammonium ratio on growth and nutrition of *Arabidopsis thaliana*. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 336, n. 1-2, p. 65-74, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s11104-010-0445-8>>.

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. **The water culture method for growing plants with out soils**. Berkeley: California Agricultural Experimental Station, 1950. p. 347.

HORCHANI, F.; HAJRI, R.; ASCHI-SMITI, S. Effect of ammonium or nitrate nutrition on photosynthesis, growth, and nitrogen assimilation in tomato plants. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 173, n. 4, p. 610-617, 2010.

HORCHANI, F.; HAJRI, R.; ASCHI-SMITI, S. Is the sensitivity to ammonium nutrition related to nitrogen accumulation? **Current Botany**, Vidyanagar, v. 2, n. 1, p. 18-22, 2011.

HU, L.; YU, J.; LIAO, W.; ZHANG, G.; XIE, J.; LV, J.; XIAO, X.; YANG, B.; ZHOU, R.; BU, R. Moderate ammonium: nitrate alleviates low light intensity stress in mini Chinese cabbage seedling by regulating root architecture and photosynthesis. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 186, p. 143-153, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2015.02.020>>.

HUANG, L.; LU, Y.; GAO, X.; DU, G.; MA, X.; LIU, M.; GUO, J.; CHEN, Y. Ammonium-induced oxidative stress on plant growth and antioxidative response of duckweed (*Lemna minor* L.) **Ecological Engineering**, Amsterdam, v. 58, p. 355-362, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.06.031>>.

IVANCHENKO, M.G.; COFFEEN, W.C.; LOMAX, T.L.; DUBROVSKY, J.G. Mutations in the *diageotropica* (*dgt*) gene uncouple patterned cell division during lateral root initiation from proliferative cell division in the pericycle. **The Plant Journal**, Michigan, v. 46, n. 3, p. 436-447, 2006. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02702.x>>.

IVANCHENKO, M.G.; ZHU, J.; WANG, B.; MEDVECKÁ, E.; D.U. The cyclophilin A DIAGEOTROPICA gene affects auxin transport in both root and shoot to control lateral root formation. **Development**, Cambridge, v. 142, n. 4, p. 712-721, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1242/dev.113225>>.

JONES, A. M., IM, K. H., SAVKA, M. A., WU, M. J., DEWITT, N. G., SHILLITO, R., BINNS, A. N. Auxin-dependent cell expansion mediated by overexpressed auxin-binding protein 1. **Science**, Whashington, v. 282, n. 5391, p. 1114-1117, 1998. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1126/science.282.5391.1114>>.

JAMPEETONG, A.; BRIX, H.; KANTAWANICHKUL, S. Effects of inorganic nitrogen forms on growth, morphology, nitrogen uptake capacity and nutrient allocation of four tropical aquatic macrophytes (*Salvinia cucullata*, *Ipomoea aquatica*, *Cyperus involucratus* and *Vetiveria zizanioides*). **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 97, n. 1, p. 10-16, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.10.004>>.

KOCHANOVÁ, Z.; JAŠKOVÁ, K.; SEDLÁKOVÁ, B.; LUXOVÁ, M. Silicon improves salinity tolerance and affects ammonia assimilation in maize roots. **Biologia**, v. 69, n.9, p. 1164-1171, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2478/s11756-014-0411-7>>.

KOOHKAN, H.; MAFTOUN, M. Effect of Nitrogen–Boron Interaction on Plant Growth and Tissue Nutrient Concentration of Canola (*Brassica napus* L.). **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 39, n. 7, p. 922-931, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1080/01904167.2016.1143492>>.

KROUK, G.; LACOMBE, B.; BIELACH, A.; PERRINE-WALKER F, MALINSKA K. Nitrate-regulated auxin transport by NRT1. 1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. **Developmental cell**, Cambridge, v. 18, n. 6, p. 927-937, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.devcel.2010.05.008>>.

KROUK, G. Hormones and nitrate: a two-way connection. **Plant molecular biology**, Zurich, v. 91, n. 6, p. 599-606, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s11103-016-0463-x>>.



LAVY, M.; PRIGGE, M.J.; TIGYI, K.; ESTELLE, M. The cyclophilin DIAGEOTROPICA has a conserved role in auxin signaling. **Development**, Cambridge, v. 139, n. 6, p. 1115-1124, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1242/dev.074831>>.

LÉRAN, S.; EDEL, K. H.; PERVENT, M.; HASHIMOTO, K.; CORRATGÉ-FAILLIE, C.; OFFENBORN, J. N.; LACOMBE, B. Nitrate sensing and uptake in Arabidopsis are enhanced by ABI2, a phosphatase inactivated by the stress hormone abscisic acid. **Scientia Signal**, v. 8, n. 43, p. 10.1126, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1126/scisignal.aaa4829>>.

LANQUAR, V.; LOQUE, D.; HORMANN, F.; YUAN, L. X.; BOHNER, A.; ENGELSBERGER, W. R.; LALONDE, S.; SCHULZE, W. X.; VON, WIREN, N.; FROMMER, W. B. Feedback inhibition of ammonium uptake by a phospho-dependent allosteric mechanism in Arabidopsis. **The Plant Cell**, Rockville, v. 21, n. 11, p. 3610-3622, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1105/tpc.109.068593>>.

LASA, B.; FRECHILLA, S.; LAMSFUS, C.; APARICIO-TEJO, P. M. The sensitivity to ammonium nutrition is related to nitrogen accumulation. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 91, n. 1-2, p. 143-152, 2001. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0304-4238\(01\)00239-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-4238(01)00239-4)>.

LASA, B.; FRECHILLA, S.; APARICIO-TEJO, P.M.; LAMSFUS, C. Role of glutamate dehydrogenase and phosphoenolpyruvate carboxylase activity in ammonium nutrition tolerance in roots. **Plant Physiology and Biochemistry**, Issy les Moulineaux, v. 40, n. 11, p. 969-976, 2002. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0981-9428\(02\)01451-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0981-9428(02)01451-1)>.

LI, Q.; LI, B.H.; KRONZUCKER, H.J.; SHI, W.M. Root growth inhibition by  $\text{NH}_4^+$  in Arabidopsis is mediated by the root tip and is linked to  $\text{NH}_4^+$  efflux and GMPase activity. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 33, n. 9, p. 1529-1542, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02162.x>>.

LI, B.; LI, Q.; SU, Y.; CHEN, H. XIONG, L. MI, G. KRONZUCKER, H.J.; SHI, W. Shoot-supplied ammonium targets the root auxin influx carrier AUX1 and inhibits lateral root emergence in Arabidopsis. **Plant, cell and environment**, Oxford, v. 34, n. 6, p. 933-946, 2011. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02295.x>>.

LI, B.; LI, Q.; XIONG, L.; KRONZUCKER, H.J.; KRAMER, U.; SHI, W. Arabidopsis plastid AMOS1/EGY1 integrates abscisic acid signaling to regulate global gene expression response to ammonium stress. **Plant Physiology**, New York, v. 160, n. 4, p. 2040-2051, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1104/pp.112.206508>>.

LI, G.; LI, B.; DONG, G.; FENG, X.; KRONZUCKER, H.J.; SHI, W. Ammonium-induced shoot ethylene production is associated with the inhibition of lateral root formation in Arabidopsis. **Journal of experimental botany**, Lancaster, v. 64, n. 5, p. 1413–1425, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1093/jxb/ert019>>.

LI, B.; LI, G.; KRONZUCKER, H.J.; BALUSKA, F.; SHI, W. Ammonium stress in Arabidopsis: signaling, genetic loci, and physiological targets. **Trends in Plant Science**, London, v. 19, n. 2, p. 107-114, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2013.09.004>>.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in enzymology**, v. 148, p. 350-382, 1987. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](http://dx.doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)>.

LIU, J., AN, X., CHENG, L., CHEN, F., BAO, J., YUAN, L.; MI, G. Auxin transport in maize roots in response to localized nitrate supply. **Annals of botany**, Leicester, v. 106, n. 6, p. 1019-1026, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/aob/mcq202>>.

LIU, Y.; LAI, N.; GAO, K.; CHEN, F.; YUAN, L.; MI, G. Ammonium inhibits primary root growth by reducing the length of meristem and elongation zone and decreasing elemental expansion rate in the root apex in Arabidopsis thaliana. **PLoS One**, San Francisco, v. 8, n. 4, p. e.61031, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0061031>>.

MA, W.; LI, J.; QU, B.; HE, X.; ZHAO, X.; LI, B.; TONG, Y. Auxin biosynthetic gene TAR2 is involved in low nitrogen-mediated reprogramming of root architecture in Arabidopsis. **The Plant Journal**, Michigan, v. 78, n. 1, p. 70-79, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/tpj.12448>>.

MCALLISTER, C. H.; BEATTY, P. H.; GOOD, A. G. Engineering nitrogen use efficient crop plants: the current status. **Plant Biotechnology Journal**, Oxford, v. 10, n. 9, p. 1011-1025, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-7652.2012.00700.x>>

MARÍN, I. C.; LOEF, I.; BARTETZKO, L.; SEARLE, I.; COUPLAND, G.; STITT, M.; OSUNA, D. Nitrate regulates floral induction in Arabidopsis, acting independently of light, gibberellin and autonomous pathways. **Planta**, Heidelberg, v. 233, n. 3, p. 539-552, 2011. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s00425-010-1316-5>>

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 3. ed. Oxford: Elsevier, 2012. 643 p.

MARTÍNEZ-ANDÚJAR, C. GHANEM, M. E.; ALBACETE, A.; PÉREZ-ALFOCEA, F. Response to nitrate/ammonium nutrition of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants overexpressing a prokaryotic NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-dependent asparagine synthetase. **Journal of plant physiology**, Toronto, v. 170, n. 7, p. 676-687, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2012.12.011>>.

MASCLAUX-DAUBRESSE, C.; DANIEL-VEDELE, F.; DECHORGNAT, J.; CHARDON, F.; GAUFICHON, L.; SUZUKI, A. Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. **Annals of botany**, Leicester, v. 105, n. 7, p. 1141-1157, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/aob/mcq028>>.

MENDOZA-VILLARREAL, R.; VALDEZ-AGUILAR, L. A.; SANDOVAL-RANGEL, A.; ROBLEDO-TORRES, V.; BENAVIDES-MENDOZA, A. Tolerance of lisianthus to high ammonium levels in rockwool culture. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 38, n. 1, p. 73-82, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1080/01904167.2014.920379>>.

MUDAY, G. K.; LOMAX, T. L.; RAYLE, D. L. Characterization of the growth and auxin physiology of roots of the tomato mutant, diageotropica. **Planta**, Heidelberg, v. 195, n. 4, p. 548-553, 1995. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/BF00195714>>

MUÑOZ-HUERTA, R. F.; GUEVARA-GONZALEZ, R. G.; CONTRERAS-MEDINA, L. M.; TORRES-PACHECO, I.; PRADO-OLIVAREZ, J.; OCAMPO-VELAZQUEZ, R. V. A review of methods for sensing the nitrogen status in plants: advantages, disadvantages and recent advances. **Sensors**, Basel, v. 13, n. 8, p. 10823-10843, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.3390/s130810823>>

NOGUEIROL, R. C.; MONTEIRO, F. A.; GRATÃO, P. L.; DA SILVA, B. K. D. A.; AZEVEDO, R. A. Cadmium Application in Tomato: Nutritional Imbalance and Oxidative Stress. **Water, Air, and Soil Pollution**, Guelph, v. 227, n. 6, p. 1-20, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s11270-016-2895-y>>.

OH, K.; IVANCHENKO, M.G.; WHITE, T.J.; LOMAX, T.L. The diageotropica gene of tomato encodes a cyclophilin: a novel player in auxin signaling. **Planta**, Heidelberg, v. 224, n. 1, p. 133-144, 2006. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s00425-005-0202-z>>.

O'NEAL, D.; JOY, K. W. Glutamine synthetase of pea leaves. **Plant Physiology**, New York, v. 54, p. 773-779, 1974.

PRADO, R. M. **Nutrição de plantas**. Editora Unesp, 2008.

RAHAYU, Y. S.; WALCH-LIU, P.; NEUMANN, G.; RÖMHELD, V.; VON WIRÉN, N.; BANGERTH, F. Root-derived cytokinins as long-distance signals for NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-induced stimulation of leaf growth. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v. 56, n. 414, p. 1143-1152, 2005. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/jxb/eri107>>.

REMANS, T.; NACRY, P.; PERVENT, M.; FILLEUR, S.; DIATLOFF, E.; MOUNIER, E.; GOJON, A. The Arabidopsis NRT1.1 transporter participates in the signaling pathway triggering root colonization of nitrate-rich patches. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 103, n. 50, p. 19206-19211, 2006. Disponível em: <<https://doi.org/10.1073/pnas.0605275103>>.

ROOSTA, H. R.; SCHJOERRING, J. K. Effects of ammonium toxicity on nitrogen metabolism and elemental profile of cucumber plants. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 30, n. 11, p. 1933-1951, 2007. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1080/01904160701629211>>.

ROOSTA, H. R.; SCHJOERRING, Jan K. Root carbon enrichment alleviates ammonium toxicity in cucumber plants. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 31, n. 5, p. 941-958, 2008. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1080/01904160802043270>>.

SAINI, S.; SHARMA, I.; KAUR, N.; PATI, P. K. Auxin: a master regulator in plant root development. **Plant cell reports**, Knoxville, v. 32, n. 6, p. 741-757, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s00299-013-1430-5>>.

SCHEIBLE, W.R.; MORCUENDE, R.; CZECHOWSKI, T.; FRITZ, C.; OSUNA, D.; PALACIOS-ROJAS, N. Genome-wide reprogramming of primary and secondary metabolism, protein synthesis, cellular growth processes, and the regulatory infrastructure of *Arabidopsis* in response to nitrogen. **Plant physiology**, New York, v. 136, n. 1, p. 2483-2499, 2004. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1104/pp.104.047019>>.

SOUZA, M. R. M.; PEREIRA, P. R. G., SEDIYAMA, M. A. N., VIDIGAL, S. M., MILAGRES, C. S. F., BARACAT-PEREIRA, M. C. Mineral, protein and nitrate contents in leaves of *Pereskia aculeata* subjected to nitrogen fertilization. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 46, n. 1, p. 43-50, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1590/1983-40632016v4637959>>.

SU, S.; ZHOU, Y.; QIN, J.G.; WANG, W.; YAO, W.; SONG, L. Physiological responses of *Egeria densa* to high ammonium concentration and nitrogen deficiency. **Chemosphere**, Amsterdam, v. 86, n. 5, p. 538–545, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.10.036>>.

TAMAKI, V.; MERCIER, H. Cytokinins and auxin communicate nitrogen availability as long-distance signal molecules in pineapple (*Ananas comosus*). **Journal of plant physiology**, Toronto, v. 164, n. 11, p. 1543-1547, 2007. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2007.01.010>>.

THOMSEN, H.C.; ERIKSSON, D.; MOLLER, I.S.; SCHJOERRING, J.K. Cytosolic glutamine synthetase: a target for improvement of crop nitrogen use efficiency?. **Trends in Plant Science**, London, v. 19, n. 10, p. 656-663, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2014.06.002>>.

TIAN, Q.; CHEN, F.; LIU, J.; ZHANG, F.; MI, G. Inhibition of maize root growth by high nitrate supply is correlated with reduced IAA levels in roots. **Journal of plant physiology**, Toronto, v. 165, n. 9, p. 942-951, 2008. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2007.02.011>>.

YANG, H.; VON DER FECHT-BARTENBACH, J.; LOHMANN, J. U.; NEUHÄUSER, B.; LUDEWIG, U. Auxin-modulated root growth inhibition in *Arabidopsis thaliana* seedlings with ammonium as the sole nitrogen source. **Functional Plant Biology**, Tasmania, v. 42, n. 3, p. 239-251, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1071/FP14171>>.

YONG, J.W.H.; NG, Y.F.; TAN, S.N.; CHEW, A.Y.L. Effect of fertilizer application on photosynthesis and oil yield of *Jatropha curcas* L. **Photosynthetica**, Praha, v. 48, n. 2, p. 208-218, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s11099-010-0026-3>>.

VACULÍKOVÁ, M.; VACULÍK, M.; SIMKOVÁ, L.; FIALOVÁ, I.; KOCHANOVÁ, Z.; SEDLÁKOVÁ, B.; LUXOVÁ, M. Influence of silicon on maize roots exposed to antimony e grow than dantioxidative response. **Plant Physiology and Biochemistry**, Issy les Moulineaux, v. 83, p. 279-284, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.08.014>>.

VIDAL, E. A.; MOYANO, T. C.; CANALES, J.; GUTIÉRREZ, R. A. Nitrogen control of developmental phase transitions in *Arabidopsis thaliana*. **Journal of experimental botany**, Lancaster, v. 65, n. 19, p. 5611-5618, 2014. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/jxb/eru326>>.

WALCH-LIU, P., IVANOV, I. I., FILLEUR, S., GAN, Y., REMANS, T., & FORDE, B. G. Nitrogen regulation of root branching. **Annals of botany**, Leicester, v. 97, n. 5, p. 875-881, 2006. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/aob/mcj601>>.

WANG, C.; SONG, H. Z.; PEI F. W.; WEI, L.; JIE, L. Effects of ammonium on the anti oxidative response in *Hydrilla Verticillata* (L.f.) royle plants. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, Maryland Heights, v. 73, n. 2, p. 189-195, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoenv.2009.08.012>>.

WONG, M. Visual symptoms of plant nutrient deficiencies in nursery and landscape plants. **Soil and Crop Management**, Quebec, v. 1, n. 1, p. 1-4, 2005. Disponível em: <<http://hdl.handle.net/10125/12471>>.

XU, G.; FAN, X.; MILLER, A.J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency. **Annual review of plant biology**, Palo Alto, v. 63, p. 153-182, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105532>>.

ZANIN, R. L.; ZAMBONI, A.; MONTE, R. TOMASI, N. VARANINI, Z.; CESCO, S.; PINTON, R. Transcriptomic analysis highlights reciprocal interactions of urea and nitrate for nitrogen acquisition by maize. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 56, n. 3, p. 532-548, 2015. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/pcp/pcu202>>.

ZHAO, Y. Auxin biosynthesis: a simple two-step pathway converts tryptophan to indole-3-acetic acid in plants. **Molecular plant**, Shanghai, v. 5, n. 2, p. 334-338, 2012. . Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1093/mp/ssr104>>.

ZHU, J.; HUI, F.; LI, M., MA, Y.; YU, H.; JIANG, W. Effect of different nitrogen concentrations on roots architecture and nitrogen use efficiency in potting tomato seedling. **Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering**, v. 31, n. 23, p. 131-137, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.11975/j.issn.1002-6819.2015.23.017>>.