



Respostas do tomateiro à deficiência de nitrogênio: o papel da auxina

Luiz Cláudio Nascimento dos Santos⁽¹⁾; Rogério Falleiro Carvalho⁽²⁾; Renato de Mello Prado⁽²⁾; Gabriel Barbosa da Silva Junior⁽¹⁾; Carolina Cristina Monteiro⁽¹⁾; Lucas Aparecido Gaion⁽¹⁾

⁽¹⁾ Doutorando do PPG em Agronomia (Produção Vegetal), Universidade Estadual Paulista, Campus Jaboticabal, SP, Brasil; luizclaudio_agro@hotmail.com;

⁽²⁾ Professor, Universidade Estadual Paulista, Campus Jaboticabal, SP, Brasil.

RESUMO: Muitos resultados indicam evidências da interação entre auxina e diferentes nutrientes, trazendo 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. O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito da auxina nas respostas de plantas de tomateiro à deficiência de nitrogênio. Foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado em esquema fatorial 2 x 2, sendo dois genótipos, foi utilizado o mutante *diageotropica* (*dgt*) de tomateiro (cv. Micro-Tom), que apresenta baixa sensibilidade à auxina e como controle, foi utilizado a cultivar Micro-Tom sem a mutação e dois tratamentos nutricionais (solução completa e omissão de N). Foram avaliados altura de plantas; matéria seca da raiz e da parte aérea; comprimento e área da raiz; e área foliar. Para todas as variáveis de crescimento, houve efeito da interação entre os genótipos de tomateiro e omissão e presença de N na solução nutritiva. Conclui-se com os resultados obtidos nesse trabalho que o hormônio auxina (AUX) promove alterações no desenvolvimento de plantas de tomateiro na omissão de nitrogênio.

Termos de indexação: *Solanum lycopersicum* L., Fitohormônios, nutrição de plantas

INTRODUÇÃO

A disponibilidade de Nitrogênio é um dos principais fatores limitantes ao crescimento e desenvolvimento das plantas. Dessa forma, visto a importância do N na constituição celular, e sua deficiência afeta o metabolismo, contribuindo para a redução do crescimento vegetativo, reduzindo a divisão e expansão celular (Marschner, 2011), como resultado de uma cadeia de acontecimentos que começa com uma alteração a nível molecular, continua com modificação subcelular que, por sua vez, conduz a uma alteração celular a qual, finalmente, resulta em desorganização dos tecidos, sendo assim um denominador comum para todas as espécies (Malavolta & Moraes, 2007; Prado, 2008).

Essas modificações citadas anteriormente também interferem na biossíntese dos hormônios, que são moléculas que controlam praticamente todas as etapas do desenvolvimento vegetal, desde a germinação até o florescimento. Dessa forma não é surpresa que haja um forte controle hormonal da 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.

Muitos resultados indicam evidências da interação entre auxina (AUXs e diferentes nutrientes. Vários trabalhos relatando mudanças no acúmulo de AUX em função da disponibilidade de N foram publicados em diferentes espécies, como nabo repolho (*Brassica Caulorapa*)(Avery et al., 1937); soja (*Glycine max*)(Caba et al., 2000); trigo (*Triticum aestivum*)(Chen et al., 1998); abacaxi (*Ananas comosus*)(Tamaki & Mercier, 2007); milho (*Zea mays*)(Liu et al., 2010), e *Arabidopsis* (*Arabidopsis thaliana*)(Krouk et al., 2010). Em cada caso, a AUX parece ser translocada da parte aérea para a raiz em resposta a um decréscimo no fornecimento de N. Todas essas descobertas têm trazido 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.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito da auxina nas respostas de plantas de tomateiro à deficiência de nitrogênio.

MATERIAL E MÉTODOS

O trabalho foi conduzido em câmara de crescimento na Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho" (Unesp) – Câmpus de Jaboticabal.

Foi utilizado o mutante *diageotropica* (*dgt*) de tomateiro (cv. Micro-Tom), que apresenta baixa sensibilidade à auxina, devido a um gene defectivo para biossíntese de uma ciclofilina, um possível componente da transdução do sinal (Oh et al., 2006). Como controle, foi utilizado a cultivar Micro-Tom sem a mutação. Para propagação dos genótipos, no interior de uma casa de vegetação,



sementes foram postas para germinar em bandejas contendo uma mistura na proporção de 1:1 de substrato comercial (Plantmax) e vermiculita expandida.

Após 10 dias da germinação, as plantas foram transferidas para vasos com capacidade para 180mL preenchido com solução de Hoagland & Arnon (1950) aerada a 25% da força iônica, com 0,25 mM N-NO³⁻ até o 8º dias após o transplantio (DAT). Após esse período foi trocada a solução para a 50% da força iônica, com 0,5 mM N-NO³⁻ até o 16º dias após o transplantio (DAT), após esse período metade das plantas descritas anteriormente foram submetidas a um período de 10 dias sem N, as demais plantas permaneceram com a mesma concentração de nitrato até o final do experimento.

Foram avaliados Altura de plantas; matéria seca da raiz e da parte aérea; comprimento e área da raiz utilizando o sistema de análise Delta T Devices LTD; e área foliar, obtida através da digitalização das folhas e subsequente análise das imagens através do software "Quant" (Vale et al., 2003).

Foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado em esquema fatorial 2 x 2, sendo dois genótipos (MT e *dgt*) e dois tratamentos nutricionais (solução completa e omissão de N). Os dados foram submetidos à análise de variância, seguindo-se da aplicação do teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade para comparação das médias, utilizando-se do programa estatístico SAS.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Para todas as variáveis de crescimento, houve efeito da interação entre os genótipos de tomateiro e omissão e presença de N na solução nutritiva. Para avaliar o papel do hormônio auxina em resposta à deficiência de N, plantas de tomateiros mutante na biossíntese de auxina (*dgt*) e o MT (Controle) foram cultivadas sob condições nutricionais suficiente (controle) e deficiente de N (durante um período de 10 dias). A altura de plantas de tomateiro MT diminuiu no tratamento com omissão de N em relação à solução completa. Entretanto, o tomateiro mutante na biossíntese de AUX (*dgt*) apresentou aumento nos valores das variáveis, altura de plantas e diâmetro do caule no tratamento com omissão de N em relação à solução completa (Figura 1).

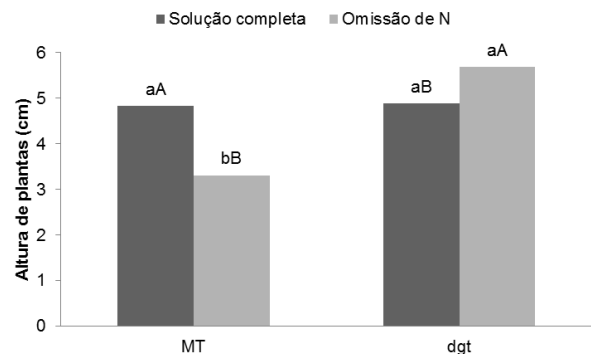
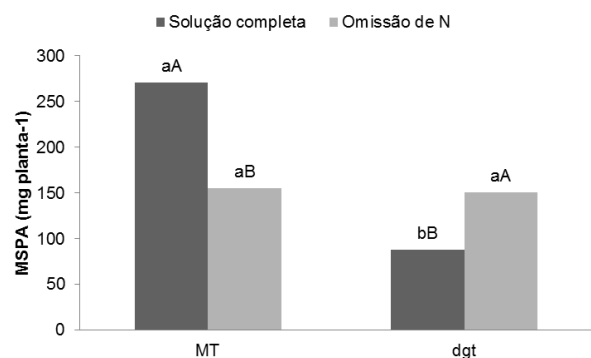


Figura 1. Altura de plantas (AP) de plantas de tomateiro MT e *dgt* em função da omissão de N. Jaboticabal-SP, 2015.

*Médias seguidas de letras minúscula (entre os genótipos) e maiúscula (Omissão de N) diferem ($p < 0,05$) pelo teste de Tukey.

Se considerarmos que a AUX é importante para processos celulares básicos de crescimento, como divisão e expansão (JONES et al., 1998), é uma surpresa que o mutante *dgt*, pouco sensível à AUX, tenha apresentado maior altura de plantas, maiores produções de matéria seca da parte aérea e raiz quando omitido o N (Figura 2 A e B). Além do que o N é um componente essencial de uma vasta gama de moléculas, tais como proteínas, aminoácidos e ácidos nucleicos, e uma deficiência deste elemento mais frequentemente resulta em crescimento reduzido e lento, bem como a clorose foliar (Gangwar e Singh, 2011; Thangaradjou et al., 2014), e este elemento é mobilizado nas folhas adultas e translocado para as mais novas, ocorrendo os sintomas típicos de deficiência, como o aumento na senescência de folhas mais velhas (Marschner, 2011).



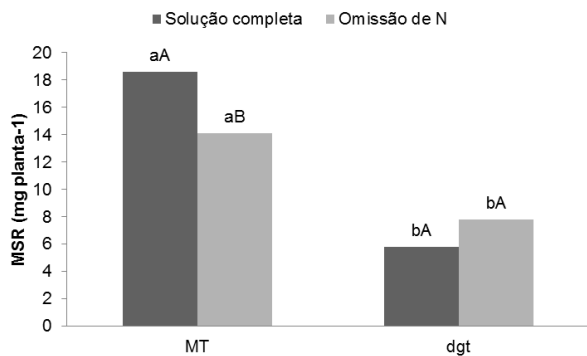


Figura 2. Matéria seca da parte aérea (A) e raiz (B) de plantas de tomateiro MT e *dgt* em função da omissão de N. Jaboticabal-SP, 2015.

O mutante que apresenta baixa sensibilidade à AUX (*dgt*) teve sua área foliar afetada severamente comparado com o MT, que não apresenta mutação hormonal (**Figura 3**). Esses resultados estão de acordo com o papel da AUX na divisão e expansão celular (Cleland, 1991; Rayle et al., 1991), o que parece se refletir na pequena área das células epidérmicas do mutante *dgt* (Carvalho et al., 2011). Porém, resultados surpreendentes foram observados no tratamento onde foi omitido o nitrogênio, onde o mutante *dgt* apresentou maior área foliar comparado com as plantas que foram submetidas a condições nutricionais adequadas de N, enquanto que o controle (MT) não apresentou diferença quando foi retirado N da solução (**Figura 3**).

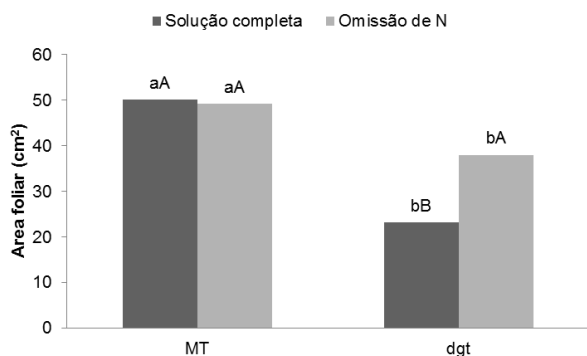


Figura 3. Área foliar por planta de plantas de tomateiro MT e *dgt* em função da omissão de N. Jaboticabal-SP, 2015.

O crescimento da parte aérea é limitado sob deficiência de N, diminuindo a fotossíntese devido a aceleração da senescência foliar (Scheible et al., 2004). Entretanto, a redução do crescimento da parte aérea sob deficiência de NO³⁻ é, pelo menos em parte, mediada pela sinalização do NO³⁻, como uma importante resposta adaptativa para prevenir a deficiência interna de N (Rahayu et al., 2005;

Chapin, 1991). Foi relatada a hipótese de que o NO³⁻ regula o crescimento das folhas através de uma conexão estreita entre a sinalização de NO³⁻ e de citocininas (CK). Na verdade, o NO³⁻ estimula a biossíntese de CK nas raízes e sua translocação para a parte aérea (Kiba et al., 2001).

A área radicular das plantas de tomateiro MT diminuiu com a omissão de N em relação à solução completa. Entretanto, o tomateiro mutante na biossíntese de AUX (*dgt*) não apresentou diferença estatística quando omitido N da solução (**Figura 4**). Baixa disponibilidade de NO³⁻ podem ter grandes efeitos tanto em raízes e parte aérea, como também na produção de biomassa, deslocando o equilíbrio em favor da raiz. Na raiz, baixas concentrações de NO³⁻ pode promover o alongamento de raízes primárias e laterais, como também maiores incrementos em relação à biomassa seca (Scheible et al., 1997 ; Zhang et al., 1999 ; Linkhor et al., 2002).

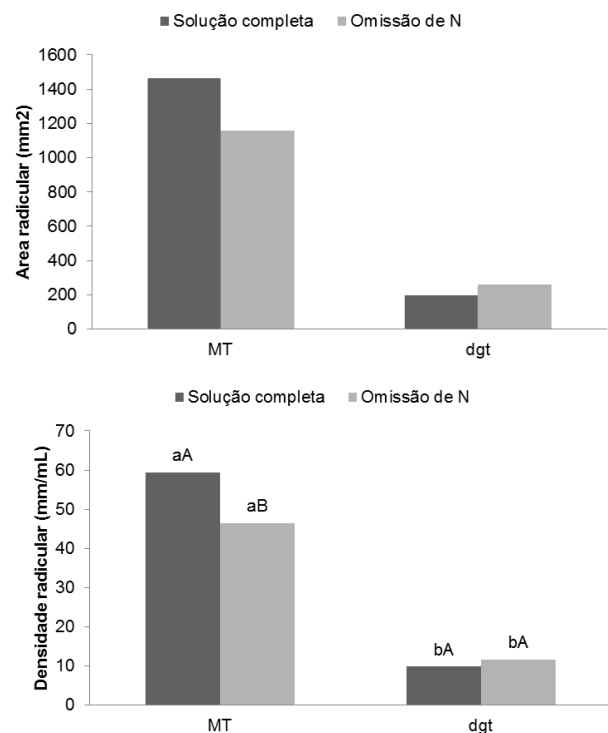


Figura 4. Área radicular (A) e densidade radicular(B) de plantas de tomateiro MT e *dgt* em função da omissão de N. Jaboticabal-SP, 2015.

Na cultura do arroz, o sistema radicular profundo geralmente está relacionada a alta estatura da planta (Yoshida et al. 1982) e a relação raiz / parte aérea é geralmente reduzida em condições de alta concentração de N. O que tem explicado o das raízes proliferar em resposta em áreas com alto teor de N (Drew E Saker 1975 ; Laine et al, 1995). O que



reflete ser uma adaptação evolutiva para que o desenvolvimento de raízes não seja desperdiçado em condições de baixa disponibilidade de N (Garnett et al., 2009).

Guo et al., (2002) relata que a expressão do gene NRT1.1 é fortemente induzida por auxina. Krouk et al. (2010) observou que o NRT1.1 reprime acumulação de auxina nos ápices de raízes laterais (RL) de plantas cultivadas em condições de uma média concentração de NO_3^- , levantando a questão de como o transportador de NO_3^- pode afetar localização de hormônio quando o NO_3^- não está presente.

CONCLUSÕES

Conclui-se com os resultados obtidos nesse trabalho que o hormônio auxina (AUX) promove alterações no desenvolvimento de plantas de tomateiro na omissão de nitrogênio.

AGRADECIMENTOS

Agredecemos ao GENPLANT pelo apoio no desenvolvimento da pesquisa e a CAPES por conceder da bolsa de pós-graduação.

REFERÊNCIAS

- AVERY, G.S.; BURKHOLDER, P.R.; CREIGHTON, H.B. Nutrient deficiencies and growth hormone concentration in *Helianthus* and *Nicotiana*. *American Journal of Botany*, v.24, p.553-557, 1937.
- CABA, J. M., CENTENO, M. L., FERNÁNDEZ, B., et al. Inoculation and nitrate alter phytohormone levels in soybean roots: differences between a supernodulating mutant and the wild type. *Planta*, v. 211, n. 1, p. 98-104, 2000.
- CARVALHO, R.F.; CAMPOS, M.L.; PINO, L.E.; et al. Convergence of developmental mutants into a single tomato model system: 'Micro-Tom' as an effective toolkit for plant development research. *Plant Methods*, v. 7, n. 18, 2011.
- 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*, v. 21, n. 1, p. 87-97, 1998
- CHAPIN, F. Stuart. Integrated responses of plants to stress. *BioScience*, p. 29-36, 1991.
- CLELAND, R.E. The outer epidermis of *Avena* and maize coleoptiles in not a unique target for auxin in elongation growth. *Planta*, Berlin, v. 186, p. 75-80, 1991.
- DREW, M. C.; SAKER, L. R. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in Barley II. Localized, compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system. *Journal of Experimental Botany*, v. 26, n. 1, p. 79-90, 1975.
- GANGWAR S.; SINGH, V.P. Indole acetic acid differently changes growth and nitrogen metabolism in *Pisum sativum* L. seedlings under chromium (VI) phytotoxicity: implication of oxidative stress. *Sci. Hortic.*, 129, 321-328 (2011).
- HOAGLAND, D.R.; ARNON, D. I. The water culture method for growing plants without soils. Berkeley: California Agricultural Experimental Station, 347p., 1950.
- JONES, A.M.; IM, K.; SAVKA, M.A et al. Auxin-dependent cell expansion mediated by overexpressed auxin-binding protein 1. *Science*, Washington, v. 282, n. 5391, p. 1114-1117. 1998.
- KROUK, G., LACOMBE, B., BIELACH, A et al. Nitrate-regulated auxin transport by NRT1. 1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. *Developmental cell*, v. 18, n. 6, p. 927-937, 2010.
- LIU, J.; AN, X.; CHENG, L.; et al. Auxin transport in maize roots in response to localized nitrate supply. *Annals of botany*, v. 106, n. 6, p. 1019-1026, 2010.
- MALAVOLTA, E; MORAES, MF. 2007. Fundamentos do nitrogênio e do enxofre na nutrição mineral das plantas cultivadas. In: YAMADA et al. (Ed.). Nitrogênio e enxofre na agricultura brasileira. Piracicaba: IPNI. p. 198-249
- MARSCHNER, H. Marschner's mineral nutrition of higher plants. Academic press, 2011.
- OH, K.; IVANCHENKO, M.G.; WHITE, T.J et al. The diageotropica gene of tomato encodes a cyclophilin: a novel player in auxin signaling. *Planta*, v. 224, p. 133-144, 2006.
- PRADO, R.M. Nutrição de plantas. São Paulo: Unesp, 2008. 407p.
- RAHAYU, Y. S.; WALCH-LIU, P.; NEUMANN, G.; et al. Root-derived cytokinins as long-distance signals for NO_3^- -induced stimulation of leaf growth. *Journal of Experimental Botany*, v. 56, n. 414, p. 1143-1152, 2005.
- RAYLE, D.L.; NOWBAR, S.; CLELAND, R.E. The epidermis of the pea epicotyl is not a unique target for auxin-induced growth. *Plant Physiology*, Rockville, v. 97, p. 449-451, 1999.
- SCHEIBLE, W. R.; LAUERER, M.; SCHULZE, E.D.; et al. Accumulation of nitrate in the shoot acts as a signal to regulate shoot-root allocation in tobacco. *The Plant Journal*, v. 11, n. 4, p. 671-691, 1997.
- THANGARADJOU, T.; SARANGI, R.K.; R. SHANTHI, et al. Changes in nutrients ratio along the central Bay of Bengal coast and its influence on chlorophyll distribution. *J. Environ. Biol.*, 35, 467-477 (2014).
- TAMAKI, V.; MERCIER, H. Cytokinins and auxin communicate nitrogen availability as long-distance signal molecules in pineapple (*Ananas comosus*). *Journal of plant physiology*, v. 164, n. 11, p. 1543-1547, 2007.
- VALE, F.X.R.; FERNANDES FILHO, E. I. F.; LIBERATO, J.R. QUANT – A software for plant disease severity assessment. In: International Congresso f Plant Pthology, 8. Chriatchurch, New Zealand, 2003. Anais