

LETÍCIA DANIELLE LONGUINI GOMES

EFEITOS DE FONTES E DOSES DE NITROGÊNIO EM *Aechmea fasciata* (LINDL.) BAKER (BROMELIACEAE)

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

SÃO PAULO

2019

LETÍCIA DANIELLE LONGUINI GOMES

EFEITOS DE FONTES E DOSES DE NITROGÊNIO EM *Aechmea fasciata* (LINDL.) BAKER (BROMELIACEAE)

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

ORIENTADOR: DR. ARMANDO REIS TAVARES

Ficha Catalográfica elaborada pelo **NÚCLEO DE BIBLIOTECA E MEMÓRIA**
Gomes, Letícia Danielle Longuini

Efeitos de fontes e doses de nitrogênio em *Aechmea fasciata* (Lindl.) Baker
(Bromeliaceae)

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio
Ambiente, 2019
Bibliografia.

1. Bromélia, 2. Nutrição Nitrogenada, 3. Absorção, 4. Sistema Radicular

CDU:

**Não há nada bom nem mau a não serem
estas duas coisas: a sabedoria que é um
bem e a ignorância que é um mal” - Platão**

Aos meus pais, Gisele e Rui pelo apoio e incentivo.
A minha irmã, Jéssica pelos seus maravilhosos conselhos.
Ao Lucas, por sempre estar ao meu lado e por todo seu amor.

Dedico!

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Dr. Armando Reis Tavares, por me orientar, por toda sua dedicação, disponibilidade para ajudar quando necessário, por todo conhecimento compartilhado, convívio, incentivo e amizade.

Ao Dr. Shoey Kanashiro por toda a ajuda, pelos conselhos, compartilhamento de seu conhecimento e incentivo.

Ao Instituto de Botânica do Estado de São Paulo, por disponibilizar suas dependências para a realização do projeto.

A Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa de estudos, fundamental para executar o projeto.

Aos membros da banca de qualificação, Dr. Maurício Lamano Ferreira, Dra. Vivian Tamaki e Dr. Rogério Mamuro Suzuki por todas as sugestões, permitindo o melhoramento deste trabalho.

Aos amigos do Núcleo de Plantas Ornamentais, Sabrina, Victória, Fernanda por toda ajuda, convivência, risadas e momentos que jamais serão esquecidos.

Ao Alessandro Reinaldo Zabotto, que sempre me motivou a seguir esse árduo caminho da pesquisa, mostrando que é possível amar o que se faz, mesmo com tantos obstáculos; E a Wellma França, por ser esta pessoas meiga e atenciosa, sempre se dispondo a me ajudar no que fosse preciso, por me fazer companhia nas horas vagas e por ser essa amiga incrível, levarei vocês para a vida toda.

Aos funcionários do Núcleo de Pesquisa em Plantas Ornamentais, Ivomar Aparecido Medina, pela ajuda no decorrer desses anos, ao Hugo, que me ajudou a desmontar o experimento sempre disposto a partilhar seu conhecimento e em especial ao Jorge Luiz Marx Young, por toda ajuda, risadas pelas horas que almoçamos juntos e pela amizade e a Dona Lúcia pelas conversas.

As alunas do núcleo de pesquisa em Fisiologia e Bioquímica, Karina Lima Delmondes e Victória Alves Moreira, pela ajuda no início do experimento. Agradecer em especial a Cynthia Murakami, Ingrid Cristina Araújo Catarino, Alessandra Harumi Urakawa e Simone Dias Franco, por toda amizade durante esses anos, pelas conversas e risadas, meus dias sem vocês não teriam tanta graça.

A Thais Souza Soares, Roberta Keyla Kojima e Bárbara Puglia, por serem essas amigas maravilhosas, cada uma com sua personalidade, sou muito grata por ter conhecido vocês, obrigada por estarem sempre comigo, me ajudando, ouvindo e aconselhando.

Ao Lucas Outeda Fernandes, por ter participado de forma direta e indireta desta etapa, se dispondo a me ajudar sempre que necessário, pelas horas que passou nas estufas desmontando plantas, pelos puxões de orelha para não deixar eu desistir, sempre acreditando na minha capacidade, me dando forças e amor.

Aos meus pais e minha irmã, pelo exemplo de força e determinação, por todo apoio moral, financeiro, sendo meus alicerces nos momentos bons e ruins e por me incentivarem a seguir meus sonhos!

Muito obrigada!

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	ii
LISTA DE TABELAS	iii
LISTA DE ABREVIATURAS.....	iv
RESUMO.....	v
ABSTRACT.....	vi
1. INTRODUÇÃO.....	01
1.1. NITROGÊNIO.....	04
1.2. ABSORÇÃO DE NUTRIENTES.....	06
1.3. METABOLISMO ÁCIDO DAS CRASSULÁCEAS (CAM).....	07
2. JUSTIFICATIVA E OBJETIVOS.....	09
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	09
3.1. BIOMETRIA E BIOMASSA	11
3.2. ANÁLISE NUTRICIONAL.....	11
3.3. EFICIÊNCIA DO USO DO NITROGÊNIO.....	11
3.4. FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA <i>a</i>	12
3.5. EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA.....	12
3.6. TEOR RELATIVO DE CLOROFILA (SPAD).....	12
3.7. TEORES DE PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS.....	12
3.8. DETERMINAÇÃO DE ACIDEZ TITULÁVEL.....	12
3.9. ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	13
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	13
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS FUTURAS.....	32
6. CONCLUSÕES.....	34
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	35

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Plantas de <i>Aechmea fasciata</i> em produção comercial.....	04
Figura 2. <i>Aechmea fasciata</i> adubada com 0, 15 ou 30 mM N aplicados no tanque na forma de ureia (A) ou nitrato de amônio (B), e nas raízes na forma de ureia (C) ou nitrato de amônio (D).....	20
Figura 3. Razão F_v/F_m em <i>Aechmea fasciata</i> em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz).....	22
Figura 4. Índice SPAD em <i>Aechmea fasciata</i> em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz).....	25
Figura 5. A - Assimilação fotossintética (A), B - condutância estomática (Gs) e C - transpiração (E) de <i>Aechmea fasciata</i> em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz).....	29
Figura 6. Acúmulo de ácido noturno em <i>Aechmea fasciata</i> em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz) coletadas as 20:00 h.....	31

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Médias de 10 plantas de <i>Aechmea fasciata</i> para os parâmetros de biomassa do tempo zero.....	10
Tabela 2. Solução Hoagland & Arnon n.1 modificada nas concentrações de 0, 15 ou 30 mM N nas formas de ureia ou de nitrato de amônio.....	10
Tabela 3. Médias das variáveis de massas da matéria fresca e seca das folhas, raízes, caule e total de <i>Aechmea fasciata</i> em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz).....	14
Tabela 4. Teores foliares de macronutrientes de <i>Aechmea fasciata</i> em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N), fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz).....	17
Tabela 5. Teores de clorofila <i>a</i> , <i>b</i> , total, razão clorofila <i>a/b</i> e carotenoides de <i>Aechmea fasciata</i> em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz).....	23
Tabela 6. Parâmetros da eficiência do uso do nitrogênio de <i>Aechmea fasciata</i> em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz). EA (eficiência de absorção), EU (eficiência de utilização), ER (eficiência de recuperação) e ECB (eficiência de conversão de biomassa).....	27

LISTA DE ABREVIATURAS

(NH₂)₂CO - Ureia

A - Assimilação líquida do carbono

ANOVA - Análise de variância

ATP - Adenosina trifosfato

C - Carbono

Ca - Cálcio

CAM - Metabolismo ácido das crassuláceas

CO₂ - Dióxido de carbono

EA - Eficiência de absorção

ECB - Eficiência de conversão em biomassa

EU - Eficiência de utilização

EUN - Eficiência do uso de nitrogênio

ER - Eficiência de recuperação

F₀ - Fluorescência inicial

F_m - Fluorescência máxima

F_v - Fluorescência variável

F_v/F_m - Eficiência quântica potencial do fotossistema II

IRGA - Analisador de gases infravermelho

K - Potássio

Mg - Magnésio

MFF - Massa fresca da folha

MFR - Massa fresca da raiz

MS - Meio Murashige & Skoog

MSF - Massa seca da folha

MSR - Massa seca da raiz

N - Nitrogênio

NH₄NO₃ - Nitrato de amônio

RESUMO

Bromélias de hábito epífito estão submetidas a descontínuos períodos de disponibilidade hídrica e nutricional; portanto precisaram desenvolver adaptações para sobreviver nestas condições ambientais. A adubação nitrogenada em bromélias é variável segundo a espécie, contribuindo para a produtividade, melhorando a qualidade das plantas e diminuindo os custos de produção. Bromélias epífitas são capazes de absorver fontes orgânicas e inorgânicas de nitrogênio, com preferência pela fonte orgânica devido à deposição de matéria orgânica no tanque. Segundo a teoria da redução vegetativa, raízes de bromélias epífitas e atmosféricas, teriam função exclusivamente de fixação e sustentação ao forófito, enquanto as folhas exerceriam a função de absorção e assimilação de água e nutrientes. Diante do exposto, o objetivo do estudo foi avaliar o crescimento e desenvolvimento de *Aechmea fasciata*, submetida a diferentes fontes de nitrogênio (ureia ou nitrato de amônio) nas concentrações de 0, 15 ou 30 mM N, aplicados no tanque ou no sistema radicular (substrato). Plantas da variedade comercial *A. fasciata*, derivadas de sementes com aproximadamente seis meses de idade foram cultivadas e adubadas por duas vezes semanalmente com 10 mL de solução nutritiva de Hoagland & Arnon n.1 (1950) modificada. Ao final do experimento (10 meses), foram realizadas análises biométricas e fisiológicas. Os resultados mostraram tendência de crescimento com o aumento das concentrações de nitrogênio, não havendo diferença significativa quanto a adubação nitrogenada no tanque ou no sistema radicular, corroborando com estudos que atestam a funcionalidade do sistema radicular em bromélias epífitas. Adubações no tanque com nitrato de amônio e ureia na dose de 30 mM N apresentaram as maiores razões de F_v/F_m . Os valores dos índices de eficiências agronômicas (EA) e de utilização do nitrogênio (EUN) nos diferentes órgãos de assimilação dos nutrientes mostraram que o tanque é mais eficiente que as raízes e segundo a fonte de nitrogênio aplicada o nitrato de amônio apresentou maior EA. O estudo mostrou que o sistema radicular da bromélia epífita *A. fasciata* é funcional para a absorção de nitrogênio, sendo tão eficiente quanto o tanque na absorção e assimilação de nitrogênio. Sendo a fonte orgânica de nitrogênio (ureia) preferencial para o sistema radicular e a inorgânica para o tanque.

Palavras chave: Bromélia, Nutrição Nitrogenada, Absorção, Sistema Radicular.

ABSTRACT

Epiphytic bromeliads are submitted to discontinuous periods of water and nutritional availability; consequently, they had to develop adaptations to survive in these environmental conditions. According to the theory of vegetative reduction, roots of epiphytic and atmospheric bromeliads, function only for plant fixation and sustentation to the phorophyte, while the leaves would exert the function of absorption and assimilation of water and nutrients. Nitrogen fertilization in bromeliads differs according to species and contribute to productivity, improving plant quality and reducing production costs. Epiphytic bromeliads are able to absorb organic and inorganic sources of nitrogen, with preference for the organic source due to the deposition of organic matter in the tank. The study aimed to evaluate the growth and development of bromeliad *Aechmea fasciata*, submitted to 0, 15 or 30 mM N from different nitrogen sources (urea or ammonium nitrate) applied into the tank or on root system (substrate). Commercially cultivated *A. fasciata* plants were grown and twice weekly fertilized with 10 mL of modified Hoagland & Arnon n.1 (1950) nutrient solution. The experiment was conducted for 10 months, subsequently the biometric, biomass and physiological analyzes were performed. The results showed a tendency of plants growth with the increase of the nitrogen concentrations in the nutrient solution. There was no difference between nitrogen fertilization into the tank or on root system, corroborating with studies that attest the functionality of epiphyte bromeliads' root system. Tank fertilization with ammonium nitrate and urea at the 30 mM N dose had the highest F_v/F_m ratios. The values of the agronomic (EA) and nitrogen utilization (EUN) indexes values in the different nutrient assimilation organs showed that the tank is more efficient than the roots and according to the source of nitrogen applied the ammonium nitrate presented higher EA. Our results showed that *A. fasciata* epiphytic bromeliad root system is functional for nitrogen uptake, being as efficient as the tank for nitrogen uptake and assimilation. Nitrogen organic source (urea) is a preferential source to root system and inorganic to tank.

Keywords: Bromeliad, Nitrogen Nutrition, Absorption, Root System.

1. INTRODUÇÃO

Plantas epífitas vivem parte (hemiepífita) ou toda sua vida (holoepífita) associados a outra planta (forófito), utilizando-a apenas para sua fixação, obtendo água e nutrientes de fontes alternativas que não o solo (Benzing 1990; Benzing 2004). Devido a descontínua disponibilidade nutricional dos ambientes epifíticos, as bromélias epífitas precisaram desenvolver características adaptativas para se desenvolverem nestas condições ambientais (Takahashi 2013). O epifitismo pronunciado de diversas espécies da família Bromeliaceae se sustenta pelas adaptações como a presença de um tanque/cisterna (fitotelma) formado pela sobreposição das folhas, permitindo o acúmulo de água e nutrientes; pelos tricomas foliares responsáveis pela absorção de água e nutrientes, que podem alterar a permeabilidade foliar dependendo de sua morfologia, disposição na lâmina e distribuição ao longo da superfície foliar, e o metabolismo fotossintético CAM, adaptação fisiológica que confere de três a seis vezes mais eficiência na utilização da água, por abrir os estômatos durante a noite (Benzing & Burt 1970; Benzing 1976; Benzing 1990; Zotz & Thomas 1999; Winter & Smith 1996).

Diferentemente das plantas terrícolas, que absorvem nutrientes e água do solo, as epífitas por passarem por períodos descontínuos de seca e suprimento nutricional (Benzing 1976; Nobel & De La Barrera 2004); absorvem o máximo dos detritos orgânicos acumulados no tanque ou obtidos das chuvas (Pittendrigh 1948; Benzing & Renfrow 1974). Devido a intermitência hídrica e nutricional do ambiente epifítico, como estratégia para sobreviverem e manterem suas taxas de crescimento, plantas epífitas armazenam nutrientes em seus órgãos de crescimento para serem utilizados nos períodos de deficiência nutricional (denominado consumo de luxo); como observado em folhas de *Aechmea fasciata* e *Vriesea* ‘Splendret’ que acumulam fósforo e potássio excedente do metabolismo, permitindo maior eficácia no uso dos nutrientes (Winkler & Zotz 2009; 2010).

As bromélias, com base na forma da roseta e tipo de nutrição, podem ser reunidas em três grandes grupos. O primeiro reúne as espécies que apresentam tricomas foliares (funções de absorção, reflexão da luz e proteção da planta contra a transpiração excessiva) e também raízes funcionais. O segundo pelas espécies com folhas largas com distribuição alterna espiralada e entrenós muito curtos, dando à planta a forma característica de roseta (tanque ou cisterna) que acumula água e detritos, onde a absorção de nutrientes ocorre principalmente através dos tricomas foliares e com pequenas taxas de absorção nas raízes, como em *Guzmania sanguinea*. O terceiro é composto pelas espécies ditas atmosféricas,

pertencentes ao gênero *Tillandsia*, que não apresentam tanque e absorvem água e nutrientes diretamente dos aerossóis atmosféricos, através dos tricomas que, nestes casos, são desenvolvidos e numerosos (Costa 1996). As folhas das bromélias epífitas-tanques são os principais órgãos vegetativos, havendo a divisão espacial ao longo da lâmina foliar (Benzing 2000), onde a região apical é especializada nas atividades fotossintéticas, enquanto a base é responsável pela absorção (Takahashi *et al.* 2007). Além da diferença funcional, ao longo do comprimento foliar existe um gradiente de ácidos orgânicos da base para a região apical (Freschi *et al.* 2010), com menores concentrações de nitrogênio na base do que na porção apical de *Ananas comosus* (Medina *et al.* 1994) e diferenças no conteúdo de clorofila e assimilação de nitrogênio (Takahashi & Mercier 2011).

Bromélias e orquídeas de hábito epifítico são capazes de utilizar fontes orgânicas e inorgânicas de nitrogênio, como glutamina, amônio como relatado para *Catasetum fimbriatum*, acumulando glutamina nas raízes que é utilizado nas reações de transaminação (Majerowicz *et al.* 2000); nitrato de amônio, glutamina ou ureia nas espécies *Pitcairnia flammnea*, *Vriesea philippo-coburgii* e *Tillandsia pohliana* (Mercier *et al.* 1997). A assimilação e eficiência na absorção de cada fonte nitrogenada diferem de acordo com a fase de desenvolvimento da bromélia, uma vez que diferentes fontes podem ser mais abundantes em determinada fase (Takahashi 2013). Quanto ao hábito de vida, as bromélias terrícolas como *Ananas comosus* apresentam maior teor de massa seca com aplicações de fonte nitrogenada inorgânica ao meio de cultura e epífitas como *Vriesea gigantea* em meio enriquecido com fonte nitrogenada orgânica (Endres & Mercier 2001). Estudos sobre nutrição nitrogenada em Bromeliaceae são principalmente realizados utilizando-se experimentos *in vitro*, nos quais vêm demonstrando que as bromélias epífitas formadoras de tanque são capazes de absorver e assimilar ureia de forma eficiente (Takahashi *et al.* 2007). *A. fasciata* adubada com 1,46 g L⁻¹ de ureia, apresentou maiores valores de massa seca e teor foliar de clorofila *a* e carotenoides; entretanto, o aumento nas concentrações de ureia não teve efeito significativo sobre o crescimento do sistema radicular (Giampaoli *et al.* 2017). *V. gigantea* mostrou preferência por fonte de nitrogênio orgânico (ureia), mesmo quando outras fontes estavam disponíveis (Takahashi & Mercier 2007). As folhas de *V. gigantea* apresentam alta capacidade de absorção de ácidos orgânicos, além de absorver ureia como molécula inteira, apresentando capacidade de translocação transmembrana mesmo em altas concentrações, não havendo saturação do seu influxo (Inselsbacher *et al.* 2007). Células sob déficit hídrico e expostas à ureia apresentaram a cito-localização de CO₂ oriundos da hidrólise da ureia nos espaços

intracelulares após 72 h, justificando o aumento significativo da urease no ápice foliar de *Vriesea gigantea* cultivadas *in vitro*, evidenciando que a ureia além de fonte nitrogenada também é uma fonte alternativa de CO₂ em condições adversas (Matiz *et al.* 2017). A preferência por fonte nitrogenada orgânica pode ser explicada pelo habitat destas plantas, onde há deposição de matéria orgânica, como a liberação de ureia proveniente de excretas de animais (Nievola *et al.* 2001). Métodos isotópicos (¹⁵N) e fisiológicos, demonstraram que bromélias epífitas que receberam excretas de rã (*Scinax hayii*) e cupins mortos (para simular a deposição de insetos mortos em condições naturais) tiveram aumento de 27,7% e 49,6% no total de N e maior taxa fotossintética líquida em comparação as bromélias do tratamento controle, sendo observado apenas na estação chuvosa, demonstrando que a relação interespecífica entre pequenos vertebrados e bromélias contribui para o aumento nutricional da solução do tanque, sendo restrita ao período sazonal (Romero *et al.* 2010).

O fornecimento de nitrogênio para o cultivo comercial de bromélias contribui de forma significativa para a sua produtividade e a otimização da eficiência nutricional é fundamental para melhorar a qualidade e diminuição dos custos de produção (Fageria 1998). Segundo a literatura, é possível inferir que a adubação nitrogenada em plantas da família Bromeliaceae é variável de acordo com a espécie em estudo. Kanashiro *et al.* (2007) não observou aumento significativo no acúmulo de biomassa seca para *A. blanchetiana* ao elevar a concentração de nitrogênio no meio de cultura; enquanto, Santos *et al.* (2015), após aplicações de nitrogênio, obteve maior crescimento de *Nidularium fulgens*. As maiores médias de crescimento vegetativo e acúmulo de nutrientes para as espécies *A. fasciata* e *Nidularium innocentii* foram obtidas com adubações combinadas na raiz e tanque, e o maior acúmulo de nutrientes com adubação exclusivamente nas raízes de *Nidularium innocentii*, mostrando que a eficiência na absorção de nitrogênio difere quanto aos diferentes órgãos e quanto a espécie de bromélia (Kämpf 1992). Na região Sudeste 67% dos produtores realizam adubações de forma combinada (tanque e raiz), enquanto na região Sul são realizadas 50% (Andrade & Demattê 1999).

A família Bromeliaceae é a segunda família com maior número de espécies epífitas (Benzing 1990). Compreende 58 gêneros e cerca de 3.300 espécies distribuídas em oito subfamílias, Bromelioideae e Tillandsioideae monofiléticos e Pitcairnioideae parafilético, dividida em quatro subfamílias: Brocchinioideae, Lindmanioideae, Hecthioideae e Puyoideae (Luther 2012; Givnish *et al.* 2011). Com exceção da espécie *Pitcairnia feliciana*, que ocorre na África, as demais espécies estão distribuídas nos trópicos e subtropicos das Américas (Souza & Lorenzi 2000).

Aechmea fasciata (Lindl.) Baker, espécie utilizada neste estudo, distribui-se da Floresta Tropical Atlântica do Rio de Janeiro ao Espírito Santo e o gênero do México e Antilhas até o Uruguai e o norte da Argentina (Sanches 2009; Reitz 1983). A espécie é herbácea, epífita, de folhagem e florescimento vistoso (Figura 1), de 30 a 40 cm de altura. Suas folhas formam uma roseta com cisterna aberta, sendo coriáceas e laminares, com inflorescências simples do tipo capítulo espiga (Reitz 1983; Lorenzi 2001).



Figura 1. Plantas de *Aechmea fasciata* em produção comercial.

1.1. NITROGÊNIO

Dentre os macronutrientes, o nitrogênio é o elemento exigido em maiores quantidades pelas plantas por ser constituinte de moléculas e proteínas do metabolismo vegetal (Xu *et al.* 2011). Tem papel vital em processos como reprodução, fotossíntese e crescimento vegetal, podendo afetar a fotossíntese, formando cloroplastos com baixa eficiência fotossintética, sendo essencial na síntese de proteínas, membranas do tilacóides e pigmentos. O nitrogênio atua como sinalizador de transcrição de genes específicos relacionados à absorção, transporte e assimilação de N, além do balanço de hormônios, como auxina/citocininas, que atuam no crescimento e desenvolvimento vegetal (Rodrigues *et al.* 2014; Crawford 1995; Garnica *et al.* 2010).

O nitrogênio encontra-se em grande abundância na sua forma gasosa (N_2), correspondendo 78% dos gases da atmosfera, que embora encontre-se em grandes quantidades, os seres vivos não conseguem convertê-lo diretamente na forma orgânica como os aminoácidos (Raven *et al.* 2007). Para a assimilação do nitrogênio, o amônio

deve ser absorvido nas raízes em forma orgânica, enquanto o nitrato, convertido para forma amoniacal, consegue ser estocado nos vacúolos das raízes, folhas e órgãos de armazenamento pela sua mobilidade no xilema (Kerbaudy 2004). A absorção dos íons presentes no solo para o interior das raízes ocorre por meio de transportadores específicos que podem transportar o NO_3^- e NH_4^+ através do tonoplasto e armazenar no vacúolo, para posteriormente serem reduzidos no citosol ou translocados para as folhas (Crawford 1995). A incorporação do nitrogênio, ocorre pela redução do nitrato a amônio, sendo mediado por duas enzimas: nitrato redutase (NR), que irá reduzir o nitrato para nitrito e a redutase do nitrito (NIR), que reduz o nitrito para amônio. A redutase do nitrato é considerada chave ao metabolismo do nitrogênio, podendo inferir de forma indireta a produtividade das culturas, visto que altas atividades da enzima aumenta a assimilação do nitrato (Viana & Kiehl 2010). Sendo o amônio tóxico para as células vegetais, sua conversão em aminoácidos ocorre de forma rápida, através das enzimas glutamina sintetase e glutamato sintase (GS/GOGAT), havendo correlação positiva entre o aumento da concentração de nitrogênio e a atividade de GS, não interferindo a forma de nitrogênio nos níveis de amino ácidos livres (Tamaki & Mercier 2001). A combinação realizada pela glutamina sintetase do amônio com o glutamato, forma a glutamina, estimulando a atividade do glutamato sintetase nos plastídeos, transferindo um grupo amina da glutamina para o 2-oxoglutamato. Após assimilado em glutamina e glutamato, o nitrogênio é incorporado em aminoácidos por meio de transaminação por enzimas conhecidas como aminotransferase (Marschner 1995; Taiz & Zeiger 2013). Ao longo das fases fenológicas das plantas, a absorção de nitrogênio varia em função da quantidade de raízes, sendo maior na fase de crescimento e diminuindo após a fase reprodutiva; esta variação está relacionada a fatores intrínsecos da planta dentre eles a disponibilidade de carboidratos e do ciclo de aminoácidos (Bredemeier & Mundstock 2000). Imsande & Touraine (1994) sugeriram que o nível de aminoácidos presente no floema das raízes regularia a absorção de nitrogênio, uma vez que na fase de crescimento, a redução do nitrato e síntese de aminoácidos ocorrem de forma rápida nas folhas e diminuindo a redução de nitrato na fase reprodutiva, enquanto haveria remobilização de N para as folhas, estimulado pela formação das inflorescências e consequentemente diminuindo a taxa de absorção de NO_3^- .

O nitrato (NO_3^-) e o amônio (NH_4^+) são as principais fontes inorgânicas absorvidas pelas plantas, sendo o amônio incorporado nas raízes em compostos orgânicos, enquanto o nitrato é móvel no xilema (Marschner 1995); em comparação ao custo energético, a

conversão do NO_3^- em moléculas de glutamato, o gasto de energia é maior nas raízes do que nas folhas (Schrader 1984). Outras fontes de nitrogênio estão disponíveis como aminoácidos e ureia, provenientes da matéria orgânica de vegetais em decomposição e excretas de animais (Epstein & Bloom 2006), podendo ser absorvido por plantas de hábito epifítico como representantes da família Bromeliaceae. A preferência por distintas fontes de nitrogênio está associada a fatores intrínsecos, dentre eles os processos fisiológicos e estágio de crescimento, podendo variar de acordo com os processos evolutivos e consequentemente alterações fisiológicas (Lane & Bassirirad 2002). Sabe-se que o acúmulo de NH_4^+ acarreta decréscimo na fotossíntese (Blackwell *et al.* 1987) e o excesso de NO_3^- pode induzir o acúmulo de espécies reativas de oxigênio, levando ao estresse oxidativo (Li *et al.* 2013).

1.2. ABSORÇÃO DE NUTRIENTES

A absorção radicular pode ocorrer por três vias: a) interceptação celular no qual ocorre o encontro das raízes com o elemento; b) fluxo de massa em que o elemento se movimenta de uma solução úmida (longe da raiz) para outra mais seca (próxima da raiz) e c) difusão quando a movimentação é a favor de um gradiente de concentração, sendo a porção exterior mais concentrada e a interior menos concentrada. A absorção dos nutrientes pelas plantas ocorre de forma indiscriminada, absorvendo diversos elementos, podendo alguns levar à morte da planta (Malavolta *et al.* 1997).

Para que um elemento seja considerado essencial, este deve contemplar três critérios: participar diretamente do metabolismo da planta, compartilhando das reações ou dos componentes; serem essenciais ao ciclo de vida da planta e não poder ser substituído por outro elemento (Malavolta *et al.* 1997). Os elementos podem ser classificados segundo sua concentração por massa seca, sendo classificados em macronutrientes (g kg^{-1}) e em micronutrientes (mg kg^{-1}).

As principais formas de nitrogênio disponíveis às plantas, quando absorvida pelas raízes, encontram-se na forma de NO_3^- e NH_4^+ (Wang *et al.* 2014), devido à baixa toxidez dos nitratos estes encontram-se em maiores concentrações na seiva necessitando menores quantidades de fósforos (Primavesi 2002). A translocação do nitrato ocorre através da membrana plasmática, caracterizado pelo transporte simporte (Souza & Fernandes 2006). As proteínas de transporte, denominada de HATS (high affinity transport system - sistema de transporte de alta afinidade), podem ter maior ou menor afinidade durante a absorção em concentrações abaixo de $1,0 \text{ mmol L}^{-1}$ de NH_4^+ ou NO_3^- .

e em concentrações acima de $1,0 \text{ mmol L}^{-1}$ a absorção é mediada pelas proteínas denominadas de LATS (low affinity transport system - sistema de transporte de baixa afinidade). A ausência (escassez ou formas orgânicas) ou presença de nitrato no solo regulam as HATS, funcionando como feedback negativo, possibilitando o ajuste da entrada de ânions segundo as condições externas do ambiente e seu metabolismo (Dechorgnat *et al.* 2011).

Diferentemente das plantas terrícolas que absorvem água e nutrientes pelas raízes, bromélias epífitas absorve essencialmente pelos tricomas distribuídos ao longo do comprimento foliar, extraindo nutrientes e água da solução nutritiva do tanque ou da superfície úmida das folhas (Zotz 2016). Os tricomas apresentam diversas funções como absorver água e nutrientes, refletir a radiação solar, reduzir a transpiração excessiva e atrair polinizadores e dispersores de sementes (Benzing 2000). A passagem de água do meio externo para o meio interno é facilitada por proteínas denominadas aquaporinas, representando de 5 a 10% do total de proteínas da membrana plasmática e do tonoplasto; estudo realizado com *Vriesea gigantea*, demonstrou que as aquaporinas foliares, auxilia na difusão de ureia e amônio/nitrato sendo expressas pelos genes VgTIP2 e VgPIP12, respectivamente (Matiz 2017).

1.3. METABOLISMO ÁCIDO DAS CRASSULÁCEAS (CAM)

O metabolismo ácido das crassuláceas é caracterizado por acumular ácidos orgânicos durante o período noturno que são consumidos durante o dia. O metabolismo é dividido em quatro fases: Fase I - ocorre abertura dos estômatos durante a noite para fixação do CO_2 , pela ação das enzimas fosfoenolpiruvato descarboxilase (PEPC) e malato desidrogenase (MDH), tendo como produto o malato, armazenado no vacúolo como ácido málico (Lüttge 1988). A fase II - Ainda com os estômatos abertos (no início do período claro), as atividades da PEPC são reduzidas, enquanto as atividades da Ribulose-1,5 bisfosfato carboxilase/oxigenase (RUBISCO) aumentam, podendo fixar o carbono por meio das duas enzimas (Winter & Tenhunen 1982). Na fase III, os estômatos estão fechados (reduzindo as taxas de transpiração) e neste momento o ácido málico é convertido a malato e esta é descarboxilada, liberando CO_2 que será fixado pela RUBISCO. Com o início do período escuro, na fase IV, os estômatos voltam a abrir e as atividades da RUBISCO diminuem e as da PEPC aumentam com a carboxilação dos ácidos orgânicos e novas moléculas de malato são formadas e armazenadas (Osmond 1978; Lüttge 2004).

O acúmulo de ácido noturno pode variar segundo características da espécie e condições ambientais; devido a esses diferentes níveis de variações, o metabolismo ácido das crassuláceas pode ser dividido em três tipos: 1) O CAM clássico, dividido em 4 fases mencionada a cima, importante para plantas que vivem em ambientes áridos e espécies epifíticas (Lüttge 2004); 2) CAMcycling com abertura estomática do tipo C₃, com variação no ácido orgânico por re-fixação de CO₂ absorvido durante a noite (Cushman 2001) e 3) CAMidling caracterizado como CAM de resistência, mantém os estômatos fechados durante todo o tempo e a noite apresenta pequena acidificação noturna com pequeno acúmulo de ácido (Borland *et al.* 2011).

A sobrevivência da maioria de espécies CAM ao baixo suprimento nutricional não está diretamente relacionada ao uso eficiente de nitrogênio e máxima fixação de CO₂ para produção de biomassa, mas sim para outras adaptações que aumentem sua sobrevivência em ambientes hostis (Widmann *et al.* 1993). A produtividade é afetada por diversos fatores, a eficiência nutricional também sofre impactos com alterações climáticas, como radiações solares, temperatura e precipitações, pH do solo, salinidade e fatores da planta, como variabilidade genética, crescimento das raízes, doenças e fixação biológica de nitrogênio e tende a diminuir com o aumento nutricional resultado de retorno decrescente na produção de biomassa com aplicações sucessivas de nutrientes (Fageria 1998).

A atividade do metabolismo responde a fatores tanto internos quando externos, relacionados ao suprimento hídrico, variação da temperatura, intensidade luminosa, idade da folha e suprimento nutricional (Osmond 1978). Em *Kalanchoe blossfeldiana*, a passagem para a condição de déficit de N estimulou o fotossistema CAM, assim como foi estimulado pela seca, sendo que estes dois processos (absorção de água e nutrientes) estão inter-relacionados, pois que o transporte de nutrientes requer água no solo e na planta (Ota 1988a; 1988b; Winter *et al.* 1982). Plantas de *Kalanchoe blossfeldiana* suplementadas com diferentes fontes de nitrogênio, obteve maior expressão do CAM com 1,0 mM de nitrato, em comparação com as plantas que receberam 1,0 mM de amônio, sugerindo que tanto a fonte como a concentração influenciam na expressão do CAM (Ota 1988b).

2. JUSTIFICATIVA E OBJETIVOS

Os trabalhos citados elucidam que embora existam estudos sobre fonte nitrogenada utilizando-se bromélias, ainda são escassos os trabalhos que correlacionam a melhor fonte, concentração e órgão de adubação, visto que estes parâmetros podem mudar segundo a espécie e seu hábito de vida, dificultando assim a produção comercial. Diante do exposto faz-se necessário compreender melhor a participação das raízes no metabolismo nutricional de bromélias epífitas, e qual fonte e concentração são adequadas para melhor crescimento e desenvolvimento, visando diminuir o tempo de cultivo incrementando a qualidade na produção comercial. Assim o estudo teve como objetivo principal atestar a funcionalidade do sistema radicular da bromélia epífita *Aechmea fasciata* quando adubadas em diferentes órgãos (tanque ou raiz), fonte (ureia ou nitrato de amônio) e concentrações (0, 15 ou 30 mM) de nitrogênio. Quanto o objetivo secundário, foi avaliar o crescimento e desenvolvimento da espécie *Aechmea fasciata*, submetidas aos diferentes tratamentos.

Assim, a hipótese aceitável é que o sistema radicular da bromélia ornamental *A. fasciata* seja tão funcional quanto ao tanque em relação à absorção de nitrogênio.

Para elucidar estas questões, as seguintes perguntas foram formuladas:

- (I) O sistema radicular apresenta a mesma capacidade do tanque na absorção de nitrogênio na bromélia *Aechmea fasciata*?
- (II) Qual a fonte de nitrogênio promove maior crescimento e desenvolvimento em *Aechmea fasciata*?
- (III) Quais serão as concentrações ideais para cada fonte de nitrogênio promover maior crescimento e desenvolvimento em *Aechmea fasciata*?

3. MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido na casa de vegetação do Núcleo de Pesquisa em Plantas Ornamentais do Instituto de Botânica, São Paulo, SP, localizada a cerca de 770 m acima do nível do mar nas coordenadas 23°30' S e 46°40' W.

Plantas de variedade comercial de *A. fasciata*, provenientes de sementes foram pesadas inicialmente para obtenção das médias do tempo zero (Tabela 1), foram cultivadas em vaso de polietileno preto, com capacidade de 1,25 L, contendo o substrato casca de *Pinus* compostada (granulação 6-10 mm; N - 0,50 %, P₂O₅ - 0,1 %, K₂O - não detectado; Ca - 0,3 %, Mg - 0,1 %, S - 0,3 %, M.O. - 26,0 % e C - 14,0 % e 129; 6; 3,68; 52 e 13 mg kg⁻¹ de Na, Cu, Fe, Mn e Zn, respectivamente; C/N - 28/1 e pH - 3,5).

Tabela 1. Médias de 10 plantas de *Aechmea fasciata* para os parâmetros de biomassa do tempo zero.

Biomassa (Tempo zero)			
Massa fresca (g)		Massa Seca (g)	Número de folhas (n)
Folha	29,79	Folha	1,56
Raiz	6,84	Raiz	0,32
Caule	1,77	Caule	0,25
Total	38,40	Total	2,12
			9,7

Os tratamentos constituíram na aplicação de 10 mL de solução nutritiva de Hoagland & Arnon n.1 (1950) (Tabela 2) modificada nas concentrações de 0, 15 ou 30 mM N nas formas de ureia ou de nitrato de amônio e aplicados no tanque ou no sistema radicular, utilizando copo de becker para padronização do volume. O pH das soluções foi ajustado para 5,8.

Tabela 2. Solução Hoagland & Arnon n.1 modificada nas concentrações de 0, 15 ou 30 mM N nas formas de ureia ou de nitrato de amônio.

(NH₂)₂CO em mL para pipetar da solução estoque Hoagland & Arnon para cada litro de água:			
Solução estoque	Concentração de (NH₂)₂CO		
	Volume (mL)		
	0 mM	15 mM	30 mM
N -(NH ₂) ₂ CO	0	7,5	15
P -KH ₂ PO ₄	1	1	1
K -KCl	5	5	5
Mg -MgSO ₄ .7H ₂ O	2	2	2
Ca -CaCl ₂ .2H ₂ O	5	5	5
Micronutrientes			
Ferro EDTA			

NH₄NO₃ em mL para pipetar da solução estoque Hoagland & Arnon para cada litro de água:			
Solução estoque	Concentração de NH₄NO₃		
	Volume (mL)		
	0 mM	15 mM	30 mM
N -NH ₄ NO ₃	0	7,5	15
P -KH ₂ PO ₄	1	1	1
K -KCl	5	5	5
Mg -MgSO ₄ .7H ₂ O	2	2	2
Ca -CaCl ₂ .2H ₂ O	5	5	5
Micronutrientes			
Ferro EDTA			

O experimento teve duração de 10 meses, visando simular a fase pós-bandeja coletiva (Sanches 2009) do cultivo comercial de bromélia ornamental. As aplicações das

soluções foram realizadas duas vezes por semana com irrigação em todos os tratamentos três vezes semanais. A coleta para as análises de biometria, biomassa, análises nutricionais e fisiológicas foram realizadas ao final do experimento.

3.1. BIOMETRIA E BIOMASSA

Foram avaliadas as variáveis número de folhas (unidade) e diâmetro do caule (cm) com paquímetro. As plantas, após retiradas dos vasos, foram seccionadas em folhas, caule e raízes para a obtenção das biomassas frescas com pesagem em balança digital (n = 15 por tratamento). A seguir, o material fresco foi colocado em sacos de papel Kraft e seco em estufa de circulação forçada a 60 °C até atingir peso constante, para a determinação das massas de matéria seca.

3.2. ANÁLISE NUTRICIONAL

Todas as folhas dos diferentes tratamentos (n = 5), após secas em estufa, foram trituradas em moinho de faca e enviadas ao laboratório de Nutrição Mineral em Plantas da UNESP, Botucatu, SP, para análise dos teores de macronutrientes (nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio, magnésio e enxofre). As amostras foram submetidas a digestão com ácido nítrico-perclórico. Os teores de nitrogênio foram obtidos pelo método de microKjeldahl; fósforo por espectrofotômetro de molibdato de amônio; potássio, cálcio, magnésio, por espectrometria de absorção (2380, Perkin-Elmer, Norwalk, EUA) e enxofre por turbidimetria de bário sulfato de enxofre.

3.3. EFICIÊNCIA DO USO DO NITROGÊNIO

Foram determinados os índices eficiência do uso de nitrogênio (NUE = total de massa seca da planta/nitrogênio aplicado), eficiência de absorção (EA = quantidade de nutriente absorvido/matéria seca das raízes), eficiência de recuperação (ER= acúmulo de nutriente com adubação – acúmulo de nutriente sem adubação/quantidade de nutriente aplicado), eficiência de utilização (EU = eficiência fisiológica x eficiência de recuperação) e eficiência de conversão em biomassa (ECB = produção de massa de matéria seca da parte aérea/unidade de nutriente na parte aérea) expressos em mM N g⁻¹ de massa seca, segundo Fageria (1998) e Xu *et al.* (2011).

3.4. FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA *a*

As medidas foram realizadas na quarta folha totalmente expandida ($n = 3$), conforme o método do pulso de saturação (Schreiber *et al.* 1994) em folhas pré-adaptadas ao escuro (30 min), utilizando o fluorômetro de pulso modulado modelo OS5p-Modulated Fluorometer. Foram determinados os valores de fluorescência inicial (F_0) e máxima (F_m). A eficiência quântica potencial do fotossistema II (FSII) foi calculada pela equação: FSII = F_v/F_m , sendo F_v a fluorescência variável calculada pela equação $F_v = F_m - F_0$.

3.5. EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA

Foi utilizado o analisador de gases infravermelho (IRGA) modelo LI6400-XT (LI-COR, Nebraska, USA) em sistema fechado, no período entre 00:00 e 2:00 h, analisando-se três plantas por tratamento ($n = 3$). Foram realizadas leituras assimilação líquida de carbono (A), condutância estomática (G_s) e transpiração (E) na região mediana da quarta folha totalmente expandida, na intensidade luminosa de 1.000 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (radiação fotossintética de saturação).

3.6. TEOR RELATIVO DE CLOROFILA (SPAD)

A determinação da concentração de clorofila foi efetuada de forma indireta, utilizando-se clorofilômetro SPAD 502 Konica Minolta plus para a realização de leituras ($n = 10$) de valor do índice SPAD na parte mediana da quarta folha expandida de cada tratamento ($n = 5$).

3.7. TEORES DE PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

Os teores de pigmentos (clorofilas *a* e *b*, e carotenoides) foram determinados a partir de amostras de 0,02 g de folhas por tratamento ($n = 3$), imersos em 1,5 ml de DMF (Dimetilformamida) e mantidas no escuro por 72 h. As amostras foram analisadas no espectrofotômetro em comprimento de onda $\lambda = 664 \text{ nm}$ (clorofila *a*), 647 nm (clorofila *b*) e 480 nm (carotenoides). A partir dos valores de absorbância determinados foram calculadas as concentrações de clorofilas *a* e *b*, e carotenoides, clorofila total e razão de clorofila *a/b*, e expressas em mg g^{-1} de massa de matéria fresca (Minocha *et al.* 2009).

3.8. DETERMINAÇÃO DE ACIDEZ TITULÁVEL

A acidez titulável foi mensurada utilizando-se 0,1 g de massa de matéria fresca da porção mediana de folhas coletadas no período da manhã (6h00) e da noite (20h00) de

três plantas por tratamento. As amostras fragmentadas foram fervidas com 10 mL de água destilada por 10 minutos e em seguida maceradas por 3 minutos. O macerado foi filtrado em papel filtro (5892 whiteribbon, Schleicher & Schuell). As amostras diurnas e noturnas tiveram seus volumes igualados e adicionados uma alíquota de 25 mL de fenolftaleína à solução final. A acidez foi analisada por meio da titulação com NaOH 0,01 N, até a elevação do pH a 10 (mudança de cor da solução para rosa forte). O volume necessário de NaOH para a titulação foi utilizado para calcular a acidez (Tamaki & Mercier 1997).

3.9. ANÁLISE ESTATÍSTICA

O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados no esquema fatorial 2x2x3 (local de aplicação dos fertilizantes nos órgãos, fontes dos fertilizantes e concentrações dos fertilizantes), tendo 5 plantas por parcela e 3 blocos, totalizando 180 plantas. Os dados das variáveis de crescimento, análise foliar e fisiológicos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas através do teste Tukey ($p \leq 0,05$). As análises foram realizadas através do pacote estatístico Sisvar versão 5.6.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

As variáveis massa fresca das folhas, raiz e total, massa seca de raiz e caule de *A. fasciata* (Tabela 3) não apresentaram diferenças significativas para os órgãos, fontes e concentrações de nitrogênio aplicados. Embora não tenham apresentado diferença entre os diferentes tratamentos, as plantas cresceram, conforme o incremento das concentrações de N. Plantas adubadas no tanque e raízes apresentaram resultados semelhantes para as variáveis biométricas, mostrando que as raízes de *A. fasciata* são funcionais para a absorção de nitrogênio. Plantas adubadas com nitrato de amônio no tanque apresentaram as maiores médias para as variáveis massa seca das folhas e total na concentração de 15 mM e maior número de folhas a 30 mM, quando comparado à adubação com ureia ($p \leq 0,05$); enquanto adubações nas raízes, as maiores médias foram quando aplicado 30 mM de ureia. Quanto a concentração utilizada, foi observado tendência de acúmulo de biomassa com o incremento de nitrogênio, tendo o maior acúmulo de massa seca total as plantas adubadas com 30 mM de ureia nas raízes ($p \leq 0,05$).

Tabela 3. Médias das variáveis de massas da matéria fresca e seca das folhas, raízes, caule e total de *Aechmea fasciata* em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz).

Concentração de N (mM)	Tanque		Raiz		Tanque		Raiz	
	Ureia	Nitrato de amônio	Ureia	Nitrato de amônio	Ureia	Nitrato de amônio	Ureia	Nitrato de amônio
	Matéria Fresca da Folha (g)				Matéria Seca da Folha (g)			
0	186,49 <i>Aaa</i>	177,33 <i>Aaa</i>	196,31 <i>Aaa</i>	199,42 <i>Aaa</i>	19,13 <i>Aab</i>	22,08 <i>Aaa</i>	22,48 <i>Aaa</i>	22,87 <i>Aaa</i>
15	195,82 <i>Aaa</i>	208,98 <i>Aaa</i>	210,76 <i>Aaa</i>	198,06 <i>Aaa</i>	21,03 <i>Baa</i>	25,66 <i>Aaa</i>	23,59 <i>Aaa</i>	23,11 <i>Aaa</i>
30	201,82 <i>Aaa</i>	207,36 <i>Aaa</i>	235,74 <i>Aaa</i>	222,93 <i>Aaa</i>	20,70 <i>Aab</i>	23,94 <i>Aaa</i>	26,11 <i>Aaa</i>	23,76 <i>Aaa</i>
	Matéria Fresca da Raiz (g)				Matéria Seca da Raiz (g)			
0	12,97 <i>Aaa</i>	13,25 <i>Aaa</i>	10,72 <i>Aaa</i>	12,21 <i>Aaa</i>	2,77 <i>Aaa</i>	2,99 <i>Aaa</i>	2,09 <i>Aaa</i>	2,48 <i>Aaa</i>
15	12,17 <i>Aaa</i>	11,86 <i>Aaa</i>	10,48 <i>Aaa</i>	13,08 <i>Aaa</i>	2,19 <i>Aaa</i>	2,62 <i>Aaa</i>	2,65 <i>Aaa</i>	2,76 <i>Aaa</i>
30	11,68 <i>Aaa</i>	12,95 <i>Aaa</i>	14,21 <i>Aaa</i>	13,61 <i>Aaa</i>	3,14 <i>Aaa</i>	3,02 <i>Aaa</i>	3,11 <i>Aaa</i>	2,55 <i>Aaa</i>
	Matéria Fresca do Caule (g)				Matéria Seca do Caule (g)			
0	12,72 <i>Aaa</i>	13,76 <i>Aaa</i>	11,07 <i>Aaa</i>	12,38 <i>Aaa</i>	1,51 <i>Aaa</i>	1,82 <i>Aaa</i>	1,65 <i>Aaa</i>	1,81 <i>Aaa</i>
15	11,61 <i>Aaa</i>	12,48 <i>Aaa</i>	11,64 <i>Aaa</i>	10,84 <i>Aaa</i>	1,64 <i>Aaa</i>	1,79 <i>Aaa</i>	1,71 <i>Aaa</i>	1,68 <i>Aaa</i>
30	13,78 <i>Aaa</i>	11,96 <i>Aaa</i>	10,47 <i>Aab</i>	12,26 <i>Aaa</i>	1,71 <i>Aaa</i>	1,61 <i>Aaa</i>	1,81 <i>Aaa</i>	1,69 <i>Aaa</i>
	Matéria Fresca Total (g)				Matéria Seca Total (g)			
0	212,17 <i>Aaa</i>	204,34 <i>Aaa</i>	218,10 <i>Aaa</i>	224,01 <i>Aaa</i>	23,41 <i>Aaa</i>	26,89 <i>Aaa</i>	26,22 <i>Aba</i>	27,16 <i>Aaa</i>
15	219,59 <i>Aaa</i>	233,33 <i>Aaa</i>	232,88 <i>Aaa</i>	221,98 <i>Aaa</i>	24,86 <i>Baa</i>	30,07 <i>Aaa</i>	27,95 <i>Aba</i>	27,55 <i>Aaa</i>
30	227,28 <i>Aaa</i>	232,27 <i>Aaa</i>	260,43 <i>Aaa</i>	248,80 <i>Aaa</i>	25,55 <i>Aab</i>	28,57 <i>Aaa</i>	31,03 <i>Aaa</i>	28,00 <i>Aaa</i>
	Número de Folhas (un.)				Diâmetro do Caule (mm)			
0	13,80 <i>Aaa</i>	13,73 <i>Aba</i>	14,47 <i>Aaa</i>	14,00 <i>Aba</i>	22,48 <i>Aaa</i>	24,06 <i>Aaa</i>	22,75 <i>Aaa</i>	23,11 <i>Aaa</i>
15	14,47 <i>Aaa</i>	14,00 <i>Aba</i>	14,53 <i>Aaa</i>	15,20 <i>Aaba</i>	23,16 <i>Aaa</i>	24,13 <i>Aaa</i>	22,39 <i>Aaa</i>	22,82 <i>Aaa</i>
30	14,93 <i>Baa</i>	16,80 <i>Aaa</i>	16,20 <i>Aaa</i>	16,87 <i>Aaa</i>	22,91 <i>Aaa</i>	23,11 <i>Aaa</i>	23,97 <i>Aaa</i>	23,06 <i>Aaa</i>

*Médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si, letras em maiúsculas comparam entre fontes; minúsculas entre concentração e itálico entre órgão, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Os maiores acúmulos de biomassa foram observado nas plantas adubadas com nitrato de amônio, corroborando com os resultados para espécie de bromélias terrestre (*Pitcairnia flammea*) e epífitas (*Vriesea philippo-coburgii* e *Tillandsia pohliana*, que apresentaram diferenças nas atividades para aspartato aminotransferase e glutamato desidrogenase, diminuindo suas atividades quando utilizado ureia como fonte de nitrogênio e eficiente utilização do nitrato de amônio no crescimento das raízes e folhas, além da baixa concentração de NH_4^+ livre indicando inibição da absorção por nitrato (Mercier *et al.* 1997). Plantas de capim Tifton 85 responderam ao incremento das concentrações de nitrato de amônio, aumentando as médias de massa seca, relação Folha/Colmo, teores de clorofilas totais (CFT), apresentando consumo de luxo sob alta concentrações da fonte nitrogenada (Barbieri *et al.* 2018). *Phalaenopsis* e *Dendrobium* fertilizadas via foliar com N amoniacal apresentaram as menores taxas de crescimento devido aos efeitos tóxicos da amônia e apresentou maior consumo de O_2 , demandando mais carbono e consequentemente resultando em baixos teores de carboidratos nas raízes (Mantovani 2017). A ureia está entre os fertilizantes mais utilizados na agricultura em escala global, representando metade do nitrogênio aplicado (Martins 2015). A absorção de ureia é mediada por transportadores específicos, expressos na membrana plasmática nas células epidérmicas das raízes, principalmente em plantas deficientes em N, sendo expressos perto do xilema e na parte aérea (Martins 2015). A atuação conjunta de transportadores específicos de alta (DUR3) e baixa afinidade (MIPs), provavelmente aumenta o espectro de absorção da ureia (Cambuí 2009).

Os melhores resultados de biomassa fresca e seca foram observados em amendoim (*Arachis hypogaea* L.) quando ambas as fontes de nitrogênio (íons de nitrato e amônio) foram oferecidas ao cultivar, estes dados são justificados pelo aumento na atividade da enzima redutase do nitrato, estimulada pelos íons de amônio, tornando as médias maiores quando combinadas, ao invés da aplicação 100% nítrica (Ribeiro *et al.* 2012; Andrade *et al.* 2001). *Phalaenopsis amabilis* cultivada *in vitro* em MS líquido em concentrações de 7,5, 15, 30, 45 e 60 mM N (nitrato e amônio), apresentou regressão linear positiva para o aumento das concentrações de N, sendo recomendado a utilização de 30 mM N para propagação *in vitro*, enquanto 60 mM N (concentração original do MS), foi tóxica para esta espécie (Tavares *et al.* 2012). A combinação “benéfica” destas fontes pode estar relacionada à homeostase no pH fisiológico (Babourina *et al.* 2007), manutenção dos níveis de carboxilação (Feng *et al.* 1998) e ao balanço dos hormônios (citocininas/auxinas) responsáveis pelo crescimento vegetal (Chen *et al.* 1998; Tamaki &

Mercier 2007). O cultivo *in vitro* da espécie *Ananas comossus* var. *ananassoides* em diferentes fontes de N (NO_3^- , NH_4^+ e $\text{NH}_4^+\text{NO}_3^-$) e concentrações (15, 30, 60 e 90 mM N), tiveram 100% de sobrevivência quando cultivadas em meio Murashige & Skoog (1962) suplementado com NO_3^- e $\text{NH}_4^+\text{NO}_3^-$; as mesmas fontes resultaram nas maiores médias para o comprimento da parte aérea independente das concentrações (Silva 2016). Resultados semelhantes foram obtidos por Kurita & Tamaki (2014), com a espécie *Alcantarea imperialis*, cultivada *in vitro* que teve as maiores médias de crescimento da parte aérea quando foram fornecidas fontes nítrica e amoniacal combinadas nas concentrações de 30 e 60 mM N.

Quanto ao número de folhas (Tabela 3), *A. fasciata* apresentou média significativamente maior quando adubadas com nitrato de amônio no tanque na concentração de 30 mM em relação as adubadas com ureia. Para produtores de bromélias, o número e tamanho das folhas são consideradas importantes aspectos ornamentais para sua comercialização. A adubação adequada, estimula o crescimento, possibilitando maiores valores na comercialização final e disponibilizando mais rápido o cultivar ao mercado (Santos *et al.* 2015). Maiores proporções de nitrogênio, ocasiona maior manutenção das folhas mais velhas, mantendo-as por maior tempo na planta (Epstein & Bloom 2006). A manutenção no crescimento e no número de folhas, está relacionado ao estímulo do nitrogênio no crescimento e aumento da área foliar, por influenciar na divisão celular atuando como fator importante no acúmulo de biomassa (Oliveira *et al.* 2003), justificando o maior número de folhas com incremento nas concentrações de nitrogênio.

O aumento nas concentrações de nitrogênio, induzem o aumento no número de folhas, como observado para as espécies *Aechmea blanchetiana* e *Ananas comosus* var. *ananassoides* quando cultivadas em diferentes concentrações de nitrogênio (Kanashiro *et al.* 2007; Silva *et al.* 2017b). *Nidularium fulgens*, aumentou em 30% o número de folhas e comprimento foliar na concentração de 500 mg N dm⁻³ e acúmulo de biomassa seca das folhas com maiores concentrações de nitrogênio (Santos *et al.* 2015). Adubações com ureia a 2% promoveram o crescimento linear para a matéria seca da raiz de *Neoregelia cruenta*; sendo obtidos após 300 dias de experimentação, possivelmente por ser o número de folhas a característica morfológica mais tardia e pelo tempo que as plântulas demandam para sintetizar os aminoácidos a partir do nitrogênio (Ferreira *et al.* 2007; Faquin 2005).

As análises dos teores foliares de macronutrientes na espécie *Aechmea fasciata* (Tabela 4) mostraram maior acúmulo de nitrogênio nas folhas adubadas com nitrato de

amônio no tanque em comparação as adubadas com ureia, aumentando os teores com o incremento das concentrações. Os elementos P, K, tiveram seus teores reduzidos com o máximo de nitrogênio aplicado (30 mM N no tanque na forma ureia). Ca, S e Mg não alteraram seus valores.

Tabela 4. Teores foliares de macronutrientes de *Aechmea fasciata* em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N), fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz).

Teores de Macronutrientes (g kg ⁻¹)							
		Ureia			Nitrato de Amônio		
		0 mM	15 mM	30 mM	0 mM	15 mM	30 mM
N	Tanque	7,42	11,34	12,32	6,93	12,81	17,5
	Raiz	7,91	9,94	11,06	6,86	14,63	16,03
P	Tanque	2,4	2,5	1,7	2,2	2,1	2,3
	Raiz	2,2	2	2,1	1,9	2,4	2
K	Tanque	17	19	14	17	16	19
	Raiz	18	16	15	14	19	14
Ca	Tanque	7	6	6	8	6	6
	Raiz	7	6	6	6	7	6
Mg	Tanque	2,9	3,2	2,8	4,5	2,8	3,2
	Raiz	3,3	3,8	3,3	3,7	3,8	3,9
S	Tanque	1,3	1,6	1,4	1,5	1,5	1,6
	Raiz	1	1	1,1	1	1,2	1,1

Os resultados obtidos mostram a eficiência das folhas na absorção e assimilação de diferentes fontes de nitrogênio, visto que ambas as fontes utilizadas no experimento, apresentaram assimilação. Os menores valores para os teores de N, nas plantas adubadas com ureia em relação as plantas adubadas com nitrato de amônio, podem estar relacionados a sua rápida conversão em amônio, e uso não apenas como fonte nitrogenada, mas também como fonte de CO₂ (Matiz *et al.* 2017). As folhas possuem camadas de cutículas, constituindo a primeira barreira para a entrada de soluções; a cutícula não forma uma barreira contínua, apresentando pequenos canais que permite a passagem de soluções. A ureia, diferente de outros elementos (Rb⁺, Ca²⁺, Cl⁻, SO₄²⁻) é mais rápida e pode romper ligações químicas que compõem a cutícula, tornando-se mais permeável (Malavolta 1980). Algumas culturas possuem sensibilidade a aplicações de ureia causando danos no tecido foliar, por exemplo, para cultura de abacaxi a tolerância corresponde a 3,1–12,5 kg ureia 100 L⁻¹ de água (Malavolta 1981).

A absorção de ureia, obtida através de subprodutos metabólicos, é rapidamente absorvida ou acumulada em tecidos fonte e posteriormente o nitrogênio é remobilizado para manter o crescimento, quando não se acumula em tecidos senescente, a ureia é assimilada, sendo hidrolisada pela enzima urease liberando CO₂ e amônio, sendo este hidrolisado pelas enzimas glutamina sintetase (GS) e glutamato sintetase (GOGAT) (Marschner 1995). Como demonstrado nos dados de fluorescência (a seguir), a espécie estava sob condições de fotoinibição, favorecendo maior acúmulo de fonte inorgânica em suas folhas, reduzindo a demanda energética que é mais “econômica” que as raízes (Sminorff & Stewart 1985). Os teores foliares de macronutrientes do café (*Coffea arabica* L.) cultivar Catuaí-99, foram influenciados pela dose e fonte de nitrogênio utilizadas, obtendo os maiores teores foliares de N com a aplicação de nitrato de amônio, seguida das aplicações de ureia +NBPT; os maiores teores encontrados quando utilizado nitrato de amônio pode estar relacionado à disponibilização mais rápida de N que outras fontes (Souza *et al.* 2017). Análises nutricionais em folhas ‘D’ de abacaxizeiro ‘Smooth Cayenne’, segundo incremento de nitrogênio resultou em maiores taxas de absorções de N, P e S, antes do período de florescimento, conseguindo assim assimilar maiores quantidade de Ca, Mg e S resultando consequentemente em maior produtividade dos frutos e maiores comprimentos, demonstrando que quando adubadas incorretamente ocorre interferência na absorção de outros elementos (Marques *et al.* 2013).

A análise dos macronutrientes sugere a interferência do N na absorção de P, K, quando aplicado ureia, visto que os teores destes elementos diminuem com o aumento da concentração de N na forma orgânica. A absorção de um elemento pode ser influenciada pela presença de outro, podendo ser inibida (antagonista) ou aumentada (sinergismo), por outro elemento (Malavolta *et al.* 1997). Elevados valor de nitrogênio como o incremento da concentração de ureia, podem causar o “efeito de diluição” aumentando a absorção de Ca e Mg e diminuindo os teores de K e P, consequência do rápido e vigoroso crescimento como em abacaxizeiro 'Smooth Cayenne' fertilizado com NPK (Spironello *et al.* 2004). Em solução nutritiva a forma aplicada de N pode ter efeito antagônico ao potássio, por mecanismos como competição entre K e NH₄⁺, transporte a longas distâncias do K e NO₃⁻ e, a absorção e partição na planta (Bar-Tal *et al.* 2011). O aumento da concentração de N no meio MS teve efeito antagônico nos teores de B nas folhas de *Aechmea blanchetiana*; enquanto o aumento da concentração de P, apresentou efeito antagônico para Zn, Fe e Mn (Tavares *et al.* 2017).

Plantas de *Aechmea fasciata* submetidas à deficiência de macro e micronutrientes mostrou que N e P apresentam sintomas visuais de deficiência; a omissão de nitrogênio resultou em baixos valores de massa fresca e seca das folhas, raízes, caule e total, e a ordem dos nutrientes limitantes ao desenvolvimento da espécie é $N > P = K > Ca = Mg > S$ (Young *et al.* 2018). O diagnóstico de identificação do nutriente limitante é dado pela relação entre o N:P, sendo que valores maiores que 16 indicam limitação de P e menores que 14, limitação de nitrogênio (Koerselman & Meuleman 1996), sendo que o equilíbrio entre estes elementos são importantes para o desenvolvimento das plantas (Viana & Kiehl 2010), visto que a incorporação de nitrogênio mineral e redutase do nitrato, são auxiliados pelo K, que participa das etapas iniciais do metabolismo do nitrogênio (Ruan *et al.* 1999).

A diferença de pigmentação nas plantas adubadas com as diferentes concentrações de nitrogênio pode ser observada pelo gradiente de tonalidade esverdeada nas folhas (Figuras 2A, B, C e D). As plantas que não receberam adubações com nitrogênio (0 mM N), apresentaram clorose (folhas amarelas esverdeadas) e conforme se aumentou as concentrações, as folhas apresentaram tonalidades mais fortes de verde e maior firmeza na lâmina foliar, sendo mais acentuado com adubações nas raízes com nitrato de amônio (Figura 2D). As plantas adubadas nas raízes com nitrato de amônio apresentaram aparência prateada das folhas, possivelmente pelo maior número de tricomas foliar. Os tratamentos sem nitrogênio resultaram em maiores quantidades de folhas senescentes em relação as adubadas com nitrato de amônio, sendo que as maiores concentrações mantiveram as folhas por mais tempo (observação visual). A manutenção do número de folhas, com o aumento das concentrações de N, pode ser resultado do estímulo causado pelo N, aumentando as taxas fotossintéticas.



Figura 2. *Aechmea fasciata* adubada com 0, 15 ou 30 mM N aplicados no tanque na forma de ureia (A) ou nitrato de amônio (B), e nas raízes na forma de ureia (C) ou nitrato de amônio (D).

No início do desenvolvimento, as plantas apresentam maiores exigências por nitrogênio, devido a fase de crescimento; quando o elemento está ausente ou insuficiente ocorre cessação no crescimento e quando prolongada a planta começa a apresentar folhas mais velhas em tonalidades amarelo esverdeadas (Embrapa 2006). Os elementos essenciais possuem diferentes mobilidades ao longo da planta, e os sintomas de deficiência não dependem apenas dos efeitos dos nutrientes, mas também da sua mobilidade, por exemplo o magnésio, o fósforo, nitrogênio e potássio apresentam mobilidade alta via floema; a deficiência desses nutrientes com alta mobilidade via floema é visualizada cedo, pronunciados primeiramente em folhas mais velhas. Os sintomas de deficiência nutricional de N são caracterizados por clorose generalizada em folhas mais velhas, podendo ficar amarelas e depois marrons, em casos mais graves, em algumas espécies as folhas adquirem tonalidade púrpura devido ao acúmulo de antocianinas (Raven *et al.* 2007). A ausência de N na cultura do abacaxi produz frutos menores, promove clorose nas folhas da coroa e branqueamento da polpa, diminuindo a qualidade da cultura (Ramos 2006). A espécie *Nidulrium minutum* cultivada em diferentes concentrações de macronutrientes (N, P, K e Ca) em meio MS modificado apresentou após 180 dias de cultivo características de deficiência, como redução no crescimento, menores quantidades de folhas e raízes e clorose das folhas basais, devido remobilização de N, sendo as doses de 60 mM N, 1,25 mM P, 10 mM K e 1,5 mM Ca, ideais para o cultivo desta espécie (Andrade & Tamaki 2016). O cultivo do gengibre

ornamental (*Zingiber spectabile*) com solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950), apresentaram sintomas visuais de deficiência, resultantes das alterações morfológicas ocasionadas pelas omissões de N, P, K, Ca, B e Mg, diminuindo a produção de massa seca e os índices biométricos (Coelho *et al.* 2012).

Os resultados da eficiência quântica do fotossistema II (PS II), representado pela razão F_v/F_m (Figura 3) ao final do experimento, mostrou que *Aechmea fasciata* adubada com solução enriquecida com nitrato de amônio, aumentou a razão F_v/F_m conforme aumentou as concentrações de N, exceto para 30 mM N aplicado nas raízes. Todos os tratamentos, apresentaram razões baixas, resultando nas maiores médias os tratamentos com 30 mM N de ureia e nitrato de amônio no tanque. A razão F_v/F_m para *Aechmea fasciata* foram inferiores a 0,70 indicando provável dano no aparato fotossintético. O máximo rendimento quântico fotoquímico do PSII, representado pela razão entre F_v/F_m , é um dos parâmetros que podem ser medidos pela emissão da fluorescência da clorofila *a*, sendo amplamente utilizado para detectar tecidos vegetais saudáveis ou estressado por fatores abióticos (Rousseau *et al.* 2013). Plantas em condições ambientais ótimas, apresentam variação na relação de F_v/F_m entre 0,75 a 0,85; sendo sua diminuição indicativo de danos fotoinibitórios, quando expostas a qualquer estresse ambiental podendo ser reversível ou inativando o PSII. Quando plantas são expostas a prolongados períodos de luminosidade, o excesso de luz danifica os pigmentos fotossintéticos, levando ao seu branqueamento uma vez que são dependentes de oxigênio e luz (Araújo & Deminiciis 2009). A energia absorvida pelo aparato fotossintético pode ser dissipada por três vias: (I) dissipação fotoquímica: a energia é utilizada para os processos da fotossíntese, como doação de elétrons provenientes da molécula de água, para o acceptor NADP; (II) dissipação não fotoquímica: produção de calor na forma de infravermelho e (III) emissão de fluorescência: irradiação na região do visível. Os três processos são competitivos, sendo que alterações nas taxas fotossintéticas e na emissão de calor, desencadeiam alterações na emissão de fluorescência, sendo está indicador do comprometimento do aparato fotossintético (Campostrini 1997).

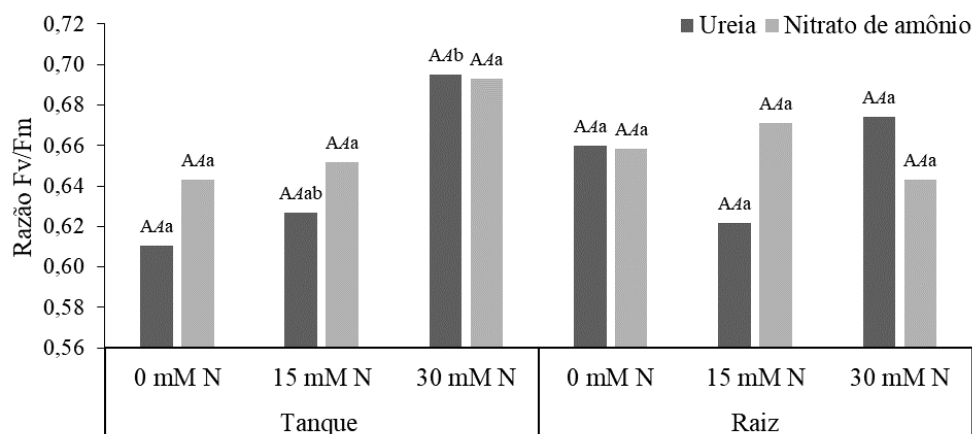


Figura 3. Razão F_v/F_m em *Aechmea fasciata* em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz). *Médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si, letras maiúsculas comparam entre órgãos; itálicas entre fontes e minúsculas entre concentrações, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

O funcionamento do aparato fotossintético pode ser danificado por diversos fatores ambientais como o excesso ou ausência de intensidade luminosa, frio, herbicidas, seca e estresse nutricional, sendo facilmente detectáveis (Strasser *et al.* 2005). Concentrações crescentes de N na cultura do trigo melhora a atividade potencial do fotossistema II, ajusta as propriedades dos pigmentos fotossintéticos e o rendimento quântico, enquanto a deficiência diminui o rendimento, o transporte de elétrons, assimilação de CO_2 e eficiência máxima do PSII (Fan *et al.* 2005). A análise de fluorescência da clorofila *a* é útil para avaliar o crescimento e desenvolvimento de plantas em relação as respostas ambientais, sendo utilizadas em pesquisas fisiológicas e ecológicas (Sharkey 2016); entretanto, seu uso não é frequente em estudos com plantas ornamentais, especialmente para o cultivo de bromélias. No entanto, para a espécie *Guzmania lingulata* os parâmetros de fluorescência e trocas gasosas forneceram importantes informações sobre o crescimento e desenvolvimento da espécie em resposta aos estresses hídrico e nutricional, e demonstraram que as raízes e o tanque apresentam capacidade de absorção e assimilação de nutrientes, possibilitando a manutenção do crescimento e da atividade fotossintética das plantas (Silva *et al.* 2017a).

Sob condições de estresse de nitrogênio, a capacidade de fixação de CO_2 é reduzida, aumentando a quantidade de energia, podendo regular a capacidade

fotoprotetora das folhas às baixas concentrações de N quando expostas a altas taxas luminosas (Cruz *et al.* 2003). Assim como o metabolismo CAM atua evitando ou reduzindo a fotoinibição de forma indireta pelas variações de ácidos, através da liberação de CO₂ pela descarboxilação do malato e gerando maior consumo de NADPH e ATP, devido à maior atividade da Rubisco, disponibilizando mais NADP⁺, que reduz formações de compostos reativos por ser aceptor de elétrons da cadeia de transporte. O nitrogênio em alta disponibilização, auxilia na proteção contra danos fotooxidativos, independente dos demais efeitos, como observado na cultura do café, mesmo em condições de estresse (Pompelli *et al.* 2010; Pikart 2018).

Os teores de pigmentos fotossintetizantes (Tabela 5) foram maiores para as variáveis clorofila *a* e *b* nas plantas adubadas no tanque nas concentrações 0 e 15 mM N na forma nitrato de amônio. Quanto à fonte de nitrogênio aplicada, plantas que receberam adubações na forma de ureia, apresentaram menores teores ($p \leq 0,05$) para clorofila *b*, carotenoides, clorofila total e razão clorofila *a/b* nas três concentrações de N, sendo os maiores teores nas plantas que receberam fonte inorgânica. Os teores de clorofilas aumentaram com o incremento de N, sendo observado para a variável razão clorofila *a/b* em plantas adubadas com 15 mM de nitrato de amônio no tanque.

Tabela 5. Teores de clorofila *a*, *b*, total, razão clorofila *a/b* e carotenoides de *Aechmea fasciata* em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia) e órgãos de adubação (tanque ou raiz).

Teores de Pigmentos Fotossintetizantes (mg g ⁻¹)							
		Ureia			Nitrato de Amônio		
		0 mM	15 mM	30 mM	0 mM	15 mM	30 mM
Clorofila <i>a</i>	Tanque	0,09 Aaa	0,35 Aaa	0,34 Aaa	0,19 Aaa	0,16 Aaa	0,40 Aaa
	Raiz	0,10 Aaa	0,24 Aaa	0,16 Aaa	0,07 Aaa	0,13 Aaa	0,41 Aaa
Clorofila <i>b</i>	Tanque	0,13 Aaa	0,15 Aba	0,09 Baa	0,04 Aab	0,49 Aab	0,13 Aaa
	Raiz	0,31 Aaa	0,28 Aaa	0,39 Aaa	0,24 Aaa	0,34 Aaa	0,16 Aaa
Clorofilas totais	Tanque	0,22 Aaa	0,49 Aaa	0,43 Aaa	0,23 Aaa	0,64 Aaa	0,54 Aaa
	Raiz	0,41 Aaa	0,53 Aaa	0,55 Aaa	0,32 Aaa	0,47 Aaa	0,57 Aaa
Carotenoides	Tanque	0,02 Aaa	0,08 Aaa	0,08 Aaa	0,04 Aaa	0,06 Aaa	0,09 Aaa
	Raiz	0,06 Aaa	0,03 Aaa	0,03 Aba	0,04 Aaa	0,04 Aaa	0,10 Aaa
Razão Clorofila <i>a/b</i>	Tanque	0,70 Aba	2,18 Aaa	3,91 Aaa	4,81 Aaa	0,32 Aab	2,83 Aaab
	Raiz	0,32 Aaa	0,81 Aaa	0,41 Baa	0,30 Baa	0,40 Aaa	2,19 Aaa

*Médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si, letras maiúsculas comparam entre órgãos; minúsculas entre fontes e itálico entre concentrações, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Diversas culturas demonstram a correlação positiva entre os teores de nitrogênio e teores foliares de clorofila (Taiz & Zeiger 2013). O NH_4^+ é preferencialmente absorvido pelas raízes da maioria das plantas, o que demanda grandes quantidades de esqueletos de carbono (originados do ciclo cítrico) na parte aérea da planta (Epstein & Bloom 2006). A demanda por carboidratos, acelera os processos de redução e assimilação do amônio, diminuindo sua fitotoxidez, sugerindo que o aumento dos teores de pigmentos em plantas adubadas com nitrato de amônio possa estar relacionado a demanda de esqueletos de carbono para o sistema radicular e para absorção do amônio, assim como relatado por Silva (2016) para a espécie *Ananas comosus* var. *ananassoides*. Os baixos teores de pigmentos nas plantas adubadas com nitrogênio orgânico, pode estar relacionado a hidrólise da ureia que libera carbamato e amônia (NH_3^+), sendo que o carbamato libera CO_2 e NH_3^+ libera NH_4^+ na presença de água, disponibilizando nitrogênio na forma amoniacal que posteriormente será convertido em nitrato por nitrificação (Martins 2015). Algumas plantas quando adubadas exclusivamente com ureia, apresentam sintomas de deficiência de N pelo baixo teor de NO_3^- causado pela inibição dos genes envolvidos na fotossíntese juntamente com a clorofila e a síntese de proteínas (Peng *et al.* 2007), como em culturas de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu e *Panicum maximum* cv. Tanzânia que tiveram seus maiores teores de clorofila e taxas fotossintéticas quando adubadas com nitrato de amônio mais ureia ou exclusivamente com nitrato de amônio (Martins 2015).

Quando o aparato fotossintético das plantas está sob grande demanda energética e torna-se saturado; os carotenoides, como meio de proteção, dissipam a energia acumulada no fotossistema, pela degradação de β -carotenos através do ciclo das xantofilas (Lambers *et al.* 2008) auxiliando na proteção aos danos foto-oxidativos (Ning *et al.* 2016). Os carotenoides evitam a formação de oxigênio singlete ($^1\text{O}_2$) no processo conhecido como *quenching* não fotoquímico (decréscimo na dissipação da fluorescência), outra função está relacionada às propriedades antioxidantes, que promove o sequestro de radicais livres e desativa as ROS (espécies reativas de oxigênio), evitando o estresse oxidativo (Orsi 2016). Os teores de carotenoides foram altos em comparação com as clorofilas *a* e *b*, visto que em plantas com baixas concentrações de nitrogênio possuem menor síntese de clorofila, resultando em menor teor energético para o processo fotossintético (Souza 2012). As plantas que não receberam adubações com nitrogênio tiveram elevado teor de carotenoide em relação aos demais pigmentos, podendo-se supor danos no aparato fotossintético devido as baixas concentrações de nitrogênio. Os maiores

teores de carotenoides, em relação as clorofilas, está relacionado possivelmente pela sua função de proteção contra danos fotooxidativos, corroborando com os resultados da eficiência quântica do fotossistema II, que apresentaram baixa razão F_v/F_m . A função dos pigmentos em absorver e transferir energia luminosa para os centros de reação dos fotossistemas, possibilita estimar o potencial fotossintético das plantas, enquanto que seus teores podem indicar estresse nas plantas (Codognotto *et al.* 2002); representando importante ferramenta de avaliação ecofisiológica e da integridade celular (Silva *et al.* 2014).

Os valores para o índice SPAD (*Soil Plant Analysis Development*) (Figura 4), apresentaram aumento com o incremento da concentração de nitrogênio. Os maiores índices foram obtidos com aplicações de 30 mM N de nitrato de amônio no tanque e nas raízes, sendo significativamente maiores ($p \leq 0,05$) que as adubações realizadas com ureia, seguido das aplicações na concentração de 15 mM.

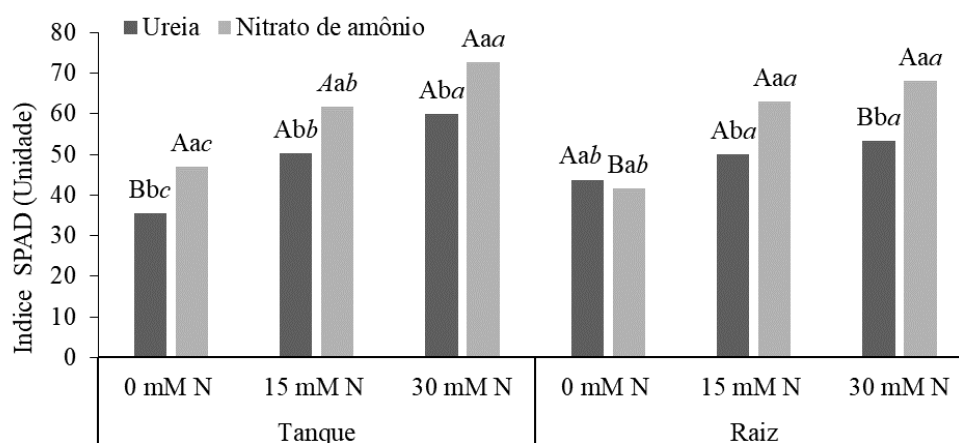


Figura 4. Índice SPAD em *Aechmea fasciata* em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz). *Médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si, letras maiúsculas comparam entre órgãos; minúsculas entre fontes e itálico entre concentrações, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

O abacaxizeiro cv. ‘Vitória’ adubado com fonte de nitrogênio mineral (ureia) e fonte orgânica (cama de frango), apresentaram correlação positiva entre os índices SPAD e os teores de nitrogênio foliar conforme o incremento de nitrogênio na adubação,

obtendo melhores resultados para as doses de 16,37 g planta⁻¹ e 200,69 g planta⁻¹; sendo que, as plantas adubadas com ureia, tiveram aumento nos teores de clorofila (Leonardo *et al.* 2013). Na produção de arroz adubações com fonte nitrogenada de ureia em cobertura, os incrementos nas concentrações de nitrogênio resultaram em aumentou de 33% a mais nos valores para o índice SPAD que em plantas que não receberam fertilizante, assim como maior altura, diâmetro do caule e produtividade (Ferrari *et al.* 2017). Os resultados do índice SPAD em *A. fasciata*, corroboraram com os teores de pigmentos e aspecto visual das plantas adubadas com 15 e 30 mM de nitrato de amônio, apresentando maior intensificação na tonalidade verde. Esta correlação está diretamente relacionada a capacidade de avaliação do estado de nitrogênio, quantificado pela intensidade do verde, através da transmissão de luz a 650 nm (absorção de luz pela clorofila) e a 940 nm (não ocorre absorção) podendo identificar a deficiência de nitrogênio (Gil *et al.* 2002; Markwell *et al.* 1995).

Os resultados para os parâmetros uso do nitrogênio (Tabela 6) mostram que as plantas de *A. fasciata*, quando adubadas exclusivamente no tanque, apresentaram as maiores médias de eficiência de absorção (EA) em relação as plantas adubadas nas raízes, corroborando com os dados da análise nutricional. O nitrato de amônio apresentou maior EA em comparação a ureia. Quanto a eficiência de utilização do nitrogênio (EUN), definido como a biomassa total por unidade de nitrogênio aplicado, as raízes mostraram ser mais eficientes em utilizar o nutriente, enquanto a ureia apresentou maior parâmetro EUN do que nitrato de amônio. A eficiência de recuperação (ER), determinada pela quantidade de nutriente acumulado por unidade de nutriente aplicado, mostrou que a fonte inorgânica apresentou maior recuperação em comparação a fonte orgânica; enquanto para os diferentes órgãos adubados os valores foram próximos. Os valores de eficiência de conversão de biomassa (ECB) mostraram que as plantas adubadas nas raízes tiveram maior conversão de biomassa do que as adubadas no tanque, corroborando os resultados observados para as espécies *Guzmania lingulata* e *Vriesea* “Harmony” (Silva 2015). O metabolismo fotossintético C₄, apresenta geralmente maior EUN do que plantas C₃, pois alcançam altas taxas de fixação de CO₂ com menores quantidades de nitrogênio (Marschner 1995). Alguns fatores podem contribuir para a diferença entre o aproveitamento do tanque em comparação a raiz, como a qualidade física do substrato (a casca de pinus não libera toda a solução retida para a planta), os nutrientes aplicados podem sofrer indisponibilização (causado pela reação dos nutrientes com os coloides do solo) ou partículas de poeira podem ser diluídas nas cisternas (Sanches 2009). Além disso

mais de 60% do nutriente aplicado ao solo ou substrato é perdido por fatores como, lixiviação, desnitrificação, volatilização, imobilização e competição com microrganismos (Kant *et al.* 2011).

Tabela 6. Parâmetros da eficiência do uso do nitrogênio de *Aechmea fasciata* em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz). EA (eficiência de absorção), EU (eficiência de utilização), ER (eficiência de recuperação) e ECB (eficiência de conversão de biomassa).

	Tanque	Raiz	Ureia	Nitrato de Amônio
	mM N g ⁻¹			
EA	0,42	0,37	0,35	0,42
EUN	0,06	0,09	0,12	0,04
ER	0,26	0,21	0,13	0,33
ECB	2,40	2,53	2,40	2,50

Aechmea fasciata apresentou melhor resultados para o parâmetro de EA em relação as raízes. Entretanto, os valores de ECB, tanto para o órgão de adubação quanto a fonte nitrogenada, as raízes apresentaram melhores resultados. Os valores de EA serem maiores no tanque que nas raízes, provavelmente ocorreu pela morfologia do órgão, possibilitando contato direto com a solução nutritiva aumentando a absorção de água e nutrientes (Takahashi & Mercier 2011), além disso, 80% dos nutrientes absorvidos por *Aechmea fasciata* ocorre por tricomas foliar, sendo que o tanque contribui com 77-80% do potencial de absorção, enquanto o solo com 64-72% (Kämpf 1984; Kämpf 1994; Ewel *et al.* 2003). A teoria da redução vegetativa, propõe que diferentes órgãos possam perder suas funções enquanto outros passariam a combinar funções básicas, promovendo vantagens sob estresse, como é o caso de bromélias, aonde as raízes teriam perdido função de absorção e assimilação, e o tanque funcionaria na absorção e assimilação de água e nutrientes além de órgão fotoassimilador (Benzing & Ott 1981; Zott & Thomas 1999; Benzing 2000). No entanto, estudos vem demonstrando que as raízes de bromélias não possuem função exclusivamente de fixação e sustentação, como as bromélias do gênero *Dyckia*, nas quais foi identificada a epiderme pluriestratificada com espessamento das células corticais, denominada velame (Pita & Menezes 2002). Estudos anatômicos e análises da funcionalidade do sistema radicular de *Nidularium minutum*, identificou a presença de epiderme pluriestratificada (velame) e a maior eficiência do sistema radicular

na absorção de nutrientes em comparação ao tanque (Carvalho *et al.* 2018). Tavares *et al.* (2016) avaliando respostas de crescimento e desenvolvimento do sistema radicular e aéreo de três espécies de cactáceas epífitas (*Rhipsalis paradoxa*, *Rhipsalis baccifera* e *Hatiora salicornioides*) adubadas com diferentes concentrações de ureia, identificaram que as raízes não possuem função exclusivamente de fixação e sustentação, mas também de absorção de nutrientes. Como relatado em estudos anatômicos e fisiológicos, as raízes de *A. fasciata* são tão funcionais quanto as de bromélias terrestres; embora os resultados demonstrem que o tanque apresentou maiores valores para EA de nitrogênio aplicado, as raízes apresentaram maiores médias de EUN, corroborando com Silva *et al.* (2018).

Com relação as diferentes fontes nitrogenadas, a fonte inorgânica, apresentou maior absorção que a fonte orgânica; podendo ser explicada pelas concentrações iniciais de N inorgânico quando aplicado, pois se mantêm permutáveis pelos solos, sendo que o nitrato é mais absorvido na parte aérea, principalmente quando absorvido em excesso e sua assimilação depende do metabolismo do carbono e da quantidade de NO_3^- , interferindo na quantidade de carboidratos (Prado 2008). Enquanto a ureia, assim como aminoácidos são alvos de competição entre as bromélias formadoras de tanque e microrganismos; sendo necessário estratégias, como a liberação de enzimas na água do tanque, para reduzir a competição, indisponibilizando esta fonte para os microrganismos (Inselsbacher *et al.* 2007).

As plantas adubadas nas raízes com nitrato de amônio na concentração de 15 mM tiveram maiores taxas de fotossíntese líquida (Figura 5A) do que as adubadas no tanque ($p \leq 0,05$), sem diferença para os demais tratamentos. A condutância estomática (Figura 5B) foi significativamente maior nas plantas adubadas nas raízes com nitrato de amônio na concentração de 30 mM ($p \leq 0,05$), enquanto adubações com nitrato de amônio no tanque na concentração de 15 mM foi maior em relação a adubação com ureia. Para a variável transpiração (E) (Figura 5C) aplicações no tanque de 30 mM nitrato de amônio resultaram em maiores médias em relação as raízes ($p \leq 0,05$); enquanto 30 mM N no tanque, foi a concentração que apresentou maior taxa transpiratória quando comparado as médias das raízes, tanto para fonte orgânica quanto inorgânica.

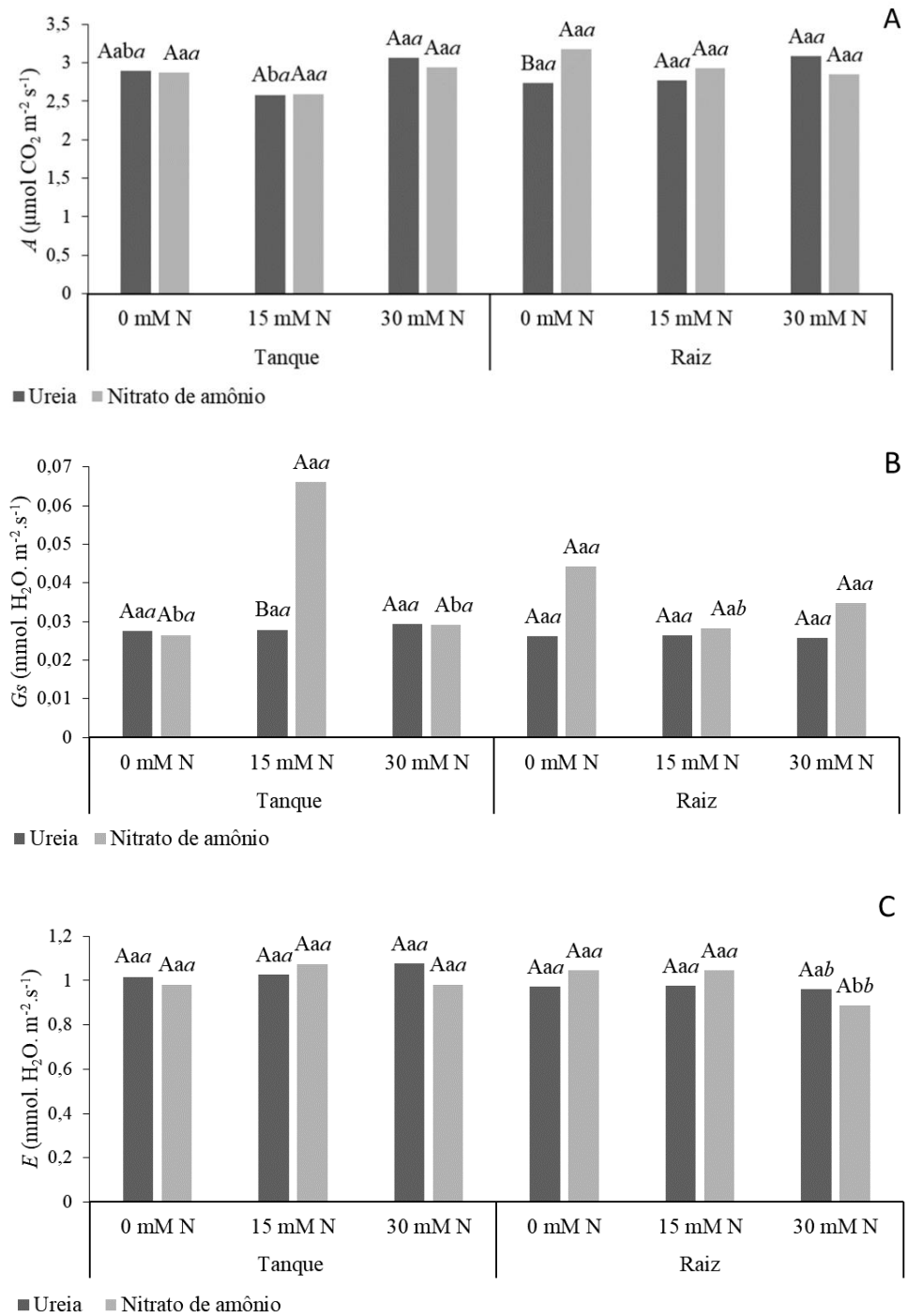


Figura 5. A - Assimilação fotossintética (A), B - condutância estomática (G_s) e C - transpiração (E) de *Aechmea fasciata* em função das concentrações (0, 15 ou 30 mM N), fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia) e órgão (tanque ou raiz). *Médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si, letras maiúsculas comparam entre fontes, minúsculas comparam entre órgãos, e itálico entre concentrações, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Alta disponibilidade de nitrogênio resulta em alta taxa fotossintética pela sua participação direta nos principais componentes da fotossíntese, como moléculas de clorofila, carboxilase/desidrogenase da ribulose 1,5 bisfosfato e carboxilase do fosfoenolpiruvato; sempre ocorre relação positiva entre a taxa fotossintética e a concentração de nitrogênio (Correia *et al.* 2005). Em diferentes condições de luminosidade a nutrição nitrogenada pode afetar a capacidade fotossintética em espécies C₃ e CAM; como observado na espécie utilizada neste estudo, que apesar de ter apresentado valores considerados como indicativo de fotoinibição para as razões de F_v/F_m , demonstraram valores superiores aos encontrados para a espécie C₃-CAM facultativa *Guzmania lingulata* e C₃, *Vriesea* 'Harmony' (Silva 2015). Esta resposta para a eficiência fotossintética, pode ser justificada pelo metabolismo fotossintético da planta em estudo, pois o nitrogênio é um fator determinante na fixação de CO₂ e produtividade em plantas CAM (Winter 1985; Nobel 1988). As plantas podem diferenciar suas respostas segundo a fonte nitrogenada, de forma específica entre as espécies, para *Guzmania monostachia* a maior expressão da atividade do CAM foi alcançada em combinação de nitrogênio amoniacal com déficit hídrico (Pereira *et al.* 2018). Plantas com este metabolismo, destinam menores quantidades de nitrogênio para a fotossíntese, visto sua forma de obtenção de energia; este metabolismo utiliza a enzima alternativa, fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPC) para a fixação de carbono; diferentemente das plantas C₃ e C₄, o CO₂ liberado durante o dia, após ser fixado a noite é liberado para a Rubisco de forma mais concentrada, sendo necessário pequenas quantidades desta enzima e consequentemente a redução na utilização de nitrogênio (Kerbaudy 2004).

A Gs foi afetada pela fonte de nitrogênio utilizada, apresentando maior condutância em plantas adubadas com nitrato de amônio na concentração de 15 mM no tanque. Plantas com metabolismo C₄ utilizam a ureia de forma mais eficaz, assimilando pelas raízes; a baixa condutância estomática em plantas adubadas com ureia no tanque pode ser explicada pela diferença no metabolismo fotossintético, visto que em relação ao metabolismo C₄, plantas CAM também exibe maior eficiência fotossintética no uso do nitrogênio (Friso *et al.* 2010). As baixas taxas transpiratórias obtidas com adubações em ambos os órgãos com 30 mM de nitrato de amônio, pode ser resultado da redução do potencial hídrico, causado pelo aumento externo do soluto (Júnior 2016). O incremento de nitrogênio na adubação da bananeira cultivar 'Prata-Anã, resultou na redução das taxas de E (Melo *et al.* 2009), de modo geral a assimilação de CO₂ pode diminuir com o excesso

de íons disponíveis na solução nutritiva e consequentemente diminui as variáveis fisiológicas (A, Gs e E), prejudicando a produtividade (Gulzar *et al.* 2003).

Os dados obtidos em acidez titulável (Figura 6) não apresentaram diferenças significativas para as variáveis órgão, fonte e concentração. Plantas adubadas com nitrato de amônio, nas concentrações 15 ou 30 mM N apresentaram maior acúmulo de ácido noturno, observando tendências para o incremento nas concentrações de nitrogênio. Estes resultados foram observados tanto nas aplicações feitas no tanque quanto nas raízes.

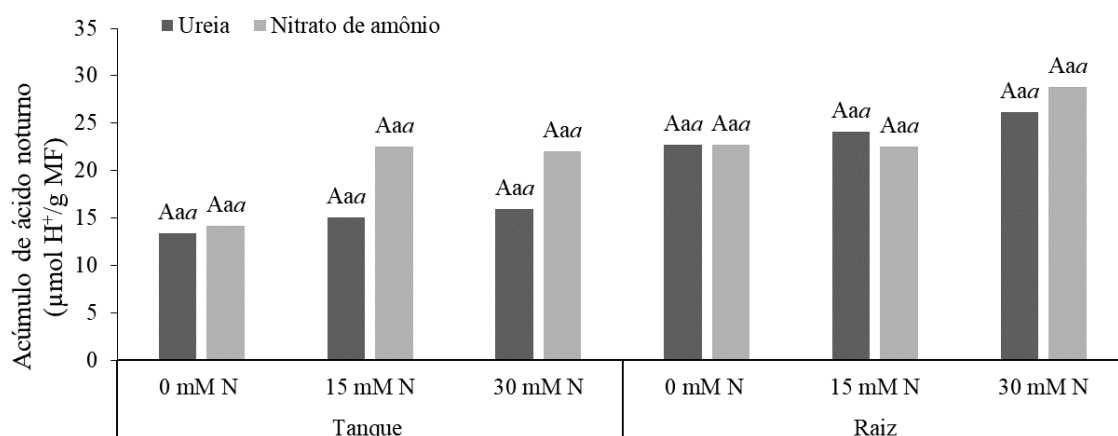


Figura 6. Acúmulo de ácido noturno em *Aechmea fasciata* em função da aplicação de diferentes concentrações (0, 15 ou 30 mM N) e fontes de nitrogênio (nitrato de amônio ou ureia), e órgãos de adubação (tanque ou raiz) coletadas as 20:00 h. *Médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si, letras maiúsculas comparam entre fontes, minúsculas entre concentrações e itálico comparam entre órgãos; pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A quantidade de carbono fixado pela planta pode ser estimada pela quantidade de ácido acumulado, traduzindo a capacidade em acumular biomassa (Nobel & Barrera 2002) o que justificaria os resultados para *A. fasciata*, quando comparado os resultados de assimilação fotossintética e acúmulo de ácido noturno, visto que seus teores aumentaram com o incremento da concentração de nitrogênio, havendo relação positiva entre o CO₂ capturado, acidez noturna e níveis de nitrogênio.

A expressão do CAM, pode ser afetada de acordo com a concentração de nitrogênio, como observado em *Kalanchoë lateritia* (Rodrigues *et al.* 2014), assim como a fonte nitrogenada, aumenta a expressão do CAM, após a remoção do nitrato da solução

nutritiva de *Mesembryanthemum crystallinum* (Paul & Cockburn 1990). Embora não tenha ocorrido diferença para fonte nitrogenada, as maiores médias foram obtidas nas plantas adubadas com nitrato de amônio, induzindo que a fonte orgânica afete a expressão do CAM, mesmo na concentração de 30 mM, sendo observado nos parâmetros fotossintéticos, mencionados anteriormente, além disso a fonte de nitrogênio também afeta diretamente prótons de transporte dependentes de ATP e PPi, aumentando a expressão do CAM como observado em *K. laxiflora* e *K. delagoensis* (Pereira *et al.* 2017).

O amônio foi mais indutivo ao CAM em *Guzmania monostachia* quando exposta ao estresse hídrico e a fontes de nitrogênio nitrato e ureia (Freschi 2010). Os níveis de nutrientes e o acúmulo de acidez, possuem correlação positiva em cactáceas, sendo que altas concentrações de nitrogênio resultam em maiores acúmulos de acidez noturna (Nobel & Hartsock 1983), concordando com os dados obtidos para *A. fasciata*, apresentando tendência crescente no acúmulo de ácido noturno com o incremento de nitrogênio para ambos os órgãos.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS FUTURAS

Este estudo almejou elucidar a eficiência de absorção do sistema radicular em relação ao tanque de bromélias epífitas utilizando *Aechmea fasciata*, pelo seu valor ornamental e importância ecológica. Como demonstrado na literatura, alguns autores atribuem às raízes de bromélias epífitas apenas a função de fixação e sustentação ao forófito, sendo as folhas responsáveis pela absorção e assimilação de água e nutrientes. Em oposição, outros estudos demonstram a participação das raízes não apenas em sustentar e fixar as plantas. Diante do exposto, levantamos a seguinte questão: o sistema radicular de bromélias epífitas seria funcional, assim como o tanque na absorção e assimilação de nitrogênio, pressupondo que ambos teriam participação para o desenvolvimento e crescimento de *A. fasciata*?

Por meio das análises de crescimento (biometria), foi possível observar que a espécie respondeu melhor ao tratamento realizado com nitrato de amônio, quando está fonte foi aplicada no tanque enquanto para as adubações com ureia os melhores foram quando aplicado nas raízes. *A. fasciata* embora tenha apresentado maiores teores de assimilação de nitrogênio quando aplicado na forma de nitrato de amônio na concentração de 30 mM, não refletiu em suas taxas de crescimento. Através das variáveis eficiência no uso de nitrogênio e análise nutricional, podemos observar que as raízes apresentam

resultados muito similares aos do tanque, assim aceitamos a hipótese que as raízes da bromélia *A. fasciata* podem ser tão funcionais quanto o tanque, absorvendo de forma efetiva fonte inorgânica e orgânica de nitrogênio, e embora apresentem menor eficiência de absorção, devido a fatores intrínsecos, como lixiviação do nitrato, menor tempo em contato com a solução em relação ao tanque e a participação de 80% da absorção da espécie ocorrer por tricomas foliar, apresentaram maior eficiência de utilização do nitrogênio e eficiência de conversão de biomassa, demonstrando semelhança nos parâmetros analisados.

Sabemos que o nitrato e o amônio são as principais fontes de nitrogênio absorvido pelas plantas terrestres. No entanto estudos sobre o metabolismo do nitrogênio com bromélias epífitas, obtiveram melhores respostas quando aplicado fontes orgânicas (ureia, aminoácidos) indicando a “preferência” destas plantas por esta fonte nitrogenada. Assim propomos aplicar nos diferentes órgãos da espécie *A. fasciata* fonte orgânica (ureia) ou inorgânica (nitrato de amônio) em diferentes concentrações, a fim de verificar qual fonte seria ideal para o crescimento e desenvolvimento, visto que a “preferência” pela fonte nitrogenada pode variar segundo a espécie.

A. fasciata respondeu de forma positiva para ambas as fontes. Observamos que as raízes tiveram as maiores médias quando adubadas com fonte orgânica (ureia) e o tanque com fonte inorgânica (nitrato de amônio). De modo geral a fonte inorgânica apresentou as melhores respostas sob a perspectiva horticultural, pois tanto acúmulo de biomassa, como número de folhas (parâmetros importantes para a comercialização) foram maiores com aplicações desta fonte, não havendo diferenças ($p \leq 0,05$) para os órgãos aplicados, reforçando a hipótese da funcionalidade das raízes.

As plantas também foram submetidas a diferentes concentrações de nitrogênio (0, 15 ou 30 mM N), para sabermos qual seria melhor para a produtividade da espécie. Nossos resultados quanto aos teores de clorofilas totais e índice SPAD apresentaram tendências de crescimento nas médias com o incremento das concentrações quando aplicado 30 mM de nitrato de amônio, tanto no tanque quanto nas raízes; Plantas que não receberam fonte nitrogenada apresentaram características típicas de deficiência como clorose, senescência das folhas mais velhas, menor número de folhas, sendo observado pelo aspecto visual das plantas. O aumento da concentração resultou em menor quantidade de folhas senescentes, maior número de tricomas (pelas estrias prateadas das lâminas foliares), característica ornamental da espécie, sendo conhecida popularmente como “silver plant” e maior rigidez foliar.

Os métodos para análises das variáveis fotossintéticas foram eficientes, demonstrando que apesar das baixas razões de F_v/F_m , os mecanismos adaptativos da espécie a ambientes oligotróficos foram eficazes para diminuir os danos do PSII, auxiliado pelo seu metabolismo CAM e ao incremento das concentrações de nitrogênio. Além dos altos teores de carotenoides em comparação a clorofilas totais, acentuando os indicativos de fotoproteção, nos permitindo inferir que se tivéssemos utilizado uma espécie com metabolismo C_3 , esta teria apresentado maiores danos no aparato fotossintético e menores taxas fotossintéticas.

Este estudo agrega conhecimento para o campo de produção de bromélias epífitas ornamentais, pois a otimização da nutrição nitrogenada diminui os custos de produção e qualidade das culturas. A espécie *A. fasciata* teve seus melhores resultados para taxas fotossintéticas, acúmulo de biomassa seca total, eficiência do uso do nitrogênio (comparação entre fontes) quando adubadas com nitrato de amônio nas concentrações de 15 mM aplicados no tanque. Além disto, contribui para elucidar o potencial das raízes nos processos de absorção e assimilação dos nutrientes, principalmente do nitrogênio, demonstrando que embora exista bromélias capazes de absorver fonte orgânica as bromélias epífitas, especialmente *A. fasciata* são capazes de se desenvolver tanto com fonte inorgânica como orgânica.

Recomendamos mais estudos *in situ* utilizando combinações de fonte amoniacal e nítrica em diferentes proporções com bromélias ornamentais, em condições de campo devido a existência de uma relação de custo energético e benefício de absorção entre estas fontes, evidenciado em outras culturas como café, milho, sorgo, mamão e soja mostrando melhores efeitos quando combinadas. Juntamente com estudos comparativos entre o tipo de metabolismo fotossintético e a fonte de nitrogênio usada, através de análises não destrutivas, como fluorescência da clorofila *a* e índice SPAD, favorecendo o diagnóstico em campo das culturas.

6. CONCLUSÕES

Com os resultados apresentados neste estudo, podemos concluir que *A. fasciata* apresenta melhores resultados quando adubadas com nitrato de amônio, recomendando aplicações desta fonte na concentração de 15 mM, pois a espécie apresentou consumo de luxo para 30 mM quando aplicado nitrato de amônio.

As adubações nitrogenadas podem ser feitas tanto no tanque quanto nas raízes, pois ambos os órgãos apresentaram resultados semelhantes entre os parâmetros avaliados,

mostrando que as raízes também são eficazes na absorção e assimilação dos nutrientes. Indicando adubações nas raízes com ureia na concentração de 30 mM e adubações no tanque com nitrato de amônio nas concentrações de 15 mM.

7. Referências Bibliográficas

Andrade, F.S.A. & Demattê, M.E.S.P. 1999. Estudo sobre produção e comercialização de bromélias nas regiões Sul e Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Horticultura Ornamental* 5: 97-110.

Andrade, S.R.M., Sant'Anna, R., Cambraia, J. & Mosquim, P.R. 2001. Efeito da proporção de $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ na distribuição de nitrato e na atividade *in vitro* da redutase do nitrato em plantas de *Panicum maximum*. Planaltina: Embrapa Cerrados. (Boletim de pesquisa e Desenvolvimento, 12).

Andrade, S.V. & Tamaki, V. 2016. *In vitro* growth of *Nidularium minutum* Mez (Bromeliaceae) in different concentrations of nitrogen, phosphorus, potassium, and calcium. *Journal of Plant Nutrition* 39: 1634–1643.

Araújo, S.D.C. & Deminici, B.B. 2009. Fotoinibição da fotossíntese. *Revista Brasileira de Biociências* 7: 463-472.

Babourina, O., Voltchanskii, K., McGann, B., Newman, I. & Rengel, Z. 2007. Nitrate supply affects ammonium transport in canola roots. *Journal of Experimental Botany* 58: 651-658.

Barbieri Jr., E., Rossiello, R.O., Zonta, E., Bucher, C.A. & Ribeiro R.C. 2018. Produção de massa seca e teores de clorofila no capim tifton 85. *Nativa* 6: 428-434.

Bar-Tal, A. 2011. The effects of nitrogen form on interactions with potassium. Zug: International Potash Institute. <https://www.ipipotash.org/en/eifc/2011/29/3/english>

Benzing, D.H. & Burt, K.M. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97: 269-279.

Benzing, D.H. & Renfrow, A. 1974. The mineral nutrition of Bromeliaceae. *Botanical Gazette* 135: 281-288.

Benzing, D.H. 1976. Bromeliad trichomes: structure, function and ecological significance. *Selbyana* 1: 330-348.

Benzing, D.H. 1990. Vascular epiphytes: general biology and related biota. Cambridge: University Press Cambridge.

- Benzing, D.H.** 2000. Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation. Cambridge: Cambridge University Press.
- Benzing, D.H.** 2004. Vascular epiphytes. In: Lowman, M.D., Rinker, H.B. Farost canopies. 2 ed. Academic Press. p. 544.
- Blackwell, R.D., Murray, A.J.S. & Lea, P.J.** 1987. Inhibition of photosynthesis in barley with decreased levels of chloroplastic glutamine synthetase activity. *Journal of Experimental Botany* 38: 1799-1809.
- Borland, A.M. & Griffiths, H.** 1989. The regulation of citric acid accumulation and carbon recycling during CAM in *Ananas comosus*. *Journal of Experimental Botany* 40: 53-60.
- Borland, A.M., Zambrano, V.A.B., Ceusters, J. & Shorrocks, K.** 2011. The photosynthetic plasticity of Crassulacean acid metabolism: an evolutionary innovation for sustainable productivity in a changing world. *New Phytologist* 191: 619-633.
- Bredemeier, C. & Mundstock, C.M.** 2000. Regulação da absorção e assimilação do nitrogênio nas plantas. *Ciência Rural* 30: 365-372.
- Cambuí, C.A.** 2009. Absorção e assimilação de ureia pela bromélia epífita com tanque *Vriesea gigantea*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Campostrini, E.** 1997. Fluorescência da clorofila a: considerações teóricas e aplicações práticas. Rio de Janeiro: UFNF.
- Carvalho, J.L., Hayashi, A.H., Kanashiro, S. & Tavares, A.R.** 2018. Anatomy and function of the root system of bromeliad *Nidularium minutum*. *Australian Journal of Botany* 65: 550-555.
- Chen, J.G., Cheng, S.H., Cao, W. & Zhou, X.** 1998. Involvement of endogenous plant hormones in the effect of mixed nitrogen source on growth and tillering of wheat. *Journal of Plant Nutrition* 21: 87-97.
- Codognotto, L.M., Leite, I.C., Santos, D.M.M., Madaleno, L.L., Kobori, N.N., Marin, A., Madaleno, L.L., Kobori, N.N. & Banzatto, D.A.** 2002. Efeito do alumínio nos teores de clorofilas de plântulas de feijão-mungo e labe-labe. *Revista Ecosistema* 27: 27-30.
- Coelho, V.A.T., Rodas, C.L., Coelho, L.C., de Carvalho, J.G., Almeida, E.F.A. & de Figueiredo, M.A.** 2012. Caracterização de sintomas visuais de deficiências de macronutrientes e boro em plantas de gengibre ornamental. *Revista Brasileira de Horticultura Ornamental* 18: 48-55.

- Correia, C.M., Pereira, J.M.M., Coutinho, J.F., Björn, L.O. & Pereira, J.M.G.T.** 2005. Ultraviolet-B radiation and nitrogen affect the photosynthesis of maize: a Mediterranean field study. *European Journal of Agronomy* 22: 337-347.
- Costa, A.** 1996. Estudo em Bromélias. Rio de Janeiro: UNIRIO.
- Crawford, N.M.** 1995. Nitrate: nutrient and signal for plant growth. *The Plant Cell* 7: 859-868.
- Cruz, J.L., Mosquim, P.R., Pelacani, C.R., Araújo, W.L. & da Matta, F.M.** 2003. Photosynthesis impairment in cassava leaves in response to nitrogen deficiency. *Plant and Soil* 257: 417-423.
- Cushman, J.C.** 2001. Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. *Plant Physiology* 127: 1439-1448.
- Dechorgnat, J., Nguyen, C.T., Armengaud, P., Jossier, M., Diatloff, E., Filleur, S. & Daniel-Vedele, F.** 2011. From the soil to the seeds: the long journey of nitrate in plants. *Journal of Experimental Botany* 62: 1349-1359.
- Endres, L. & Mercier, H.** 2001. Ammonium and urea as nitrogen sources for bromeliads. *Journal of Plant Physiology* 158: 205-212.
- Epstein, E. & Bloom, A.J.** 2006. *Nutrição Mineral de Plantas: Princípios e Perspectivas*. Londrina: Planta.
- Ewel, J.J., Nadkarni, N.M., Dawson, T. & Evans, R.D.** 2003. Nitrogen isotope ratios shift with plant size in tropical bromeliads. *Oecologia* 137: 587-590.
- Fageria, N.K.** 1998. Otimização da eficiência nutricional na produção das culturas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola Ambiental* 2: 6-16.
- Fan, X.M., Jiang, D., Dai, T.B., Jing, Q. & Cao, W.X.** 2005. Effects of nitrogen supply on flag leaf photosynthesis and grain starch accumulation of wheat from its anthesis to maturity under drought or waterlogging. *Chinese Journal of Applied Ecology* 16: 1883-1888.
- Faquin, V.** 2005. *Nutrição mineral de plantas*. Lavras: Universidade Federal de Lavras.
- Feng, J., Volk, R.J. & Jackson W.A.** 1998. Source and magnitude of ammonium generation in maize roots. *Plant Physiology* 118: 835-841.
- Ferrari, S., Nakayama, F.T. & Ferrari, J.V.** 2017. Uso de regulador de crescimento e doses de nitrogênio no desenvolvimento e produtividade de arroz de terras altas. *Revista Científica ANAP Brasil* 10: 15-26.

- Ferreira, C.A., Paiva, P.D.O., Rodrigues, T.M., Ramos, D.P., Carvalho, J.G. & Paiva, R.** 2007. Desenvolvimento de mudas de bromélia (*Neoregelia cruenta* (R. Graham) L.B. Smith) cultivadas em diferentes substratos e adubação foliar. *Ciência e Agrotecnologia* 31: 666-671.
- Freschi, L., Takahashi, C.A., Cambui, C.A., Semprebom, T.R., Cruz, A.B., Miotto, P.T. & Mercier, H.** 2010. Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia* perform distinct functions in response to water shortage. *Journal of Plant Physiology* 167: 526-533.
- Friso, G., Majeran, W., Huang, M. Sun, Q. & Klass J. W.** 2010. Reconstruction of metabolic pathways, protein expression, and homeostasis machineries across maize bundle sheath and mesophyll chloroplasts: large-scale quantitative proteomics using the first maize genome assembly. *Plant Physiology* 152: 1219-1250.
- Garnica, M., Houdusse, F., Zamarreño, A.M. & Garcia-Mina, J.M.** 2010. Nitrate modifies the assimilation pattern of ammonium and urea in wheat seedlings. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 90: 357-369.
- Giampaoli, P., Santos, D.S.D., Mollo, L., Kanashiro, S. & Tavares, A.R.** 2017. Effect of fertilisation with urea on development in the ornamental bromeliad *Aechmea fasciata*. *Revista Ciência Agronômica* 48: 657-662.
- Gil, P.T., Fontes, P.C.R., Cecon, P.R. & Ferreira, F.A.** 2002. SPAD index for nitrogen status diagnosis and potato yield prognosis. *Horticultura Brasileira* 20: 611-615.
- Givnish, T. J., Barfuss, M. H., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., ... & Winter, K.** (2011). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98: 872-895.
- Gulzar, S., Khan, M.A. & Ungar, I.A.** 2003. Salt tolerance of a coastal salt marsh grass. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 34: 2595-2605.
- Imsande, J. & Touraine, B.N.** 1994. Demand and regulation of nitrate uptake. *Plant Physiology* 105: 3-7.
- Inselsbacher, E., Cambui, C.A., Richter, A., Stange, C.F., Mercier, H. & Wanek, W.** 2007. Microbial activities and foliar uptake of nitrogen in the epiphytic bromeliad *Vriesea gigantea*. *New Phytologist* 175: 311-320.
- Júnior, F.J. de M.** 2016. Trocas gasosas e crescimento do abacaxizeiro 'Perólas' adubado com nitrogênio e potássio. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Campina Grande, Campina Grande.

- Kämpf, A.N.** 1984. Aspectos da nutrição de bromeliáceas epífitas. In: Congresso Brasileiro de Floricultura e Plantas Ornamentais, 8, 1984, Rio de Janeiro. Anais. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Floricultura e Plantas Ornamentais. 9: 184-198.
- Kämpf, A.N.** 1992. Cultivo de bromélias. In: C.E.F., Castro, B.L.D. Angelis, L.P.P. Moura, R.B.A. Silveira, G. Angelis Neto, N.T. Sato (Coord.). Manual de Floricultura. SBFPO, Maringá, pp. 201-211.
- Kämpf, A.N.** 1994. Adubação foliar em *Aechmea fasciata* (L.) Backer. Revista da Sociedade Brasileira de Bromélias 1: 16-20.
- Kanashiro, S., Ribeiro, R.C.S., Goncalves, A.N., Dias, C.T.S. & Jocy, T.** 2007. Efeitos de diferentes concentrações de nitrogênio no crescimento de *Aechmea blanchetina* (Baker) L.B. Sm. cultivada *in vitro*. Hoehnea 34: 59-66.
- Kant, S., Bi, Y.M. & Rothstein, S.J.** 2011. Understanding plant response to nitrogen limitation for the improvement of crop nitrogen use efficiency. Journal of Experimental Botany 62: 1499-1509.
- Kerbaui, G.B.** Fisiologia vegetal. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004.
- Koerselman, W. & Meuleman, A. F.** 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. Journal of Applied Ecology 33: 1441–1450.
- Kurita, K.F.M. & Tamaki, V.** 2014. *In vitro* growth of the bromeliad *Alcantarea imperialis* (Carrière) Harms with different concentrations of nitrogen. Acta Scientiarum. Biological Sciences, 36: 279-285.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L.** 2008. Plant Physiological Ecology. 2 ed. New York: Springer.
- Lane, D.R. & Bassirirad, H.** 2002. Differential responses of tallgrass prairie species to nitrogen loading and varying ratios of NO_3^- to NH_4^+ . Functional Plant Biology 29: 1227-1235.
- Leonardo, F.D.A., Pereira, W.E., Silva, S.D.M. & Costa, J.D.** 2013. Teor de clorofila e índice SPAD no abacaxizeiro cv. ‘Vitória’ em função da adubação nitrogenada. Revista Brasileira de Fruticultura 35: 377-383.
- Li, S.X., Wang, Z.H. & Stewar, B.A.** 2013. Responses of crop plants to ammonium and nitrate N. Advances in Agronomy 118: 205–397.
- Lorenzi, H. & Souza, H.M.** 2001. Plantas ornamentais no Brasil: arbustivas, herbáceas e trepadeiras. Nova Odessa: Editora Plantarum.

- Luther, H.E.** 2012. An alphabetical list of bromeliad binomials, 13th edn. Sarasota: Marie Selby Botanical Gardens & Bromeliad Society International.
- Lüttge, U.** 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany* 93: 629-652.
- Lüttge, U.** 1988. Day-night changes of citric acid levels in crassulacean acid metabolism: phenomenon and ecophysiological significance. *Plant, Cell and environmental*, 11: 445-451.
- Majerowicz, N., Kerbaudy, G.B., Nievola, C.C. & Suzuki, R.M.** 2000. Growth and nitrogen metabolism of *Catasetum fimbriatum* (Orchidaceae) grown with different nitrogen sources. *Environmental and Experimental Botany* 44: 195-206.
- Malavolta, E.** 1980. Elementos de nutrição mineral de plantas. São Paulo: Ceres.
- Malavolta, E.** 1981. Manual de Química Agrícola: Adubos e Adubação. São Paulo: Ceres.
- Malavolta, E., Vitti, G.C. & Oliveira, S.A.** 1997. Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. 2. ed. Piracicaba: Potafós.
- Mantovani, C.** 2017. Silício foliar e proporções de nitrato e amônio na nutrição e no crescimento de orquídeas epífitas. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Markwell, J., Osterman, J.C. & Mitchell, J.L.** 1995. Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynthesis Research* 46: 467-472.
- Marques, L.S., Andreotti, M., Buzetti, S., Teixeira Filho, M.C.M. & de Garcia, C.M.P.** 2013. Análise química da folha 'D' de abacaxizeiro cv. Smooth cayenne antes e após a indução floral em função de doses e parcelamentos de nitrogênio. *Bioscience Journal* 29: 41-50.
- Marschner, H.** 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd edn. London: Academic Press.
- Martins, L.E.C.** 2015. Absorção e assimilação da ureia por plantas de metabolismo fotossintético C₃ e C₄. Dissertação (Doutorado), Universidade Federal de Viçosa).
- Matiz, A.** 2017. Caracterização da absorção de ureia por aquaporinas e da sua assimilação em *Vriesea gigantea* (Bromeliaceae). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Matiz, A., Miotto, P.T., Aidar, M.P. & Mercier, H.** 2017. Utilization of urea by leaves of bromeliad *Vriesea gigantea* under water deficit: much more than a nitrogen source. *Biologia Plantarum* 61: 751-762.

- Medina, E., Ziegler, H., Luttge, U., Trimborn, P. & Francisco, M.** 1994. Light conditions during growth as revealed by $\delta^{13}\text{C}$ values of leaves of primitive cultivars of *Ananas comosus*, an obligate CAM species. *Functional Ecology* 25: 298-305.
- Melo, A.S., Júnior C.D. da S., Fernandes, P.D., Sobral, L.F., Brito, M.E.B. & Dantas, J.D.M.** 2006. Desenvolvimento vegetativo, rendimento da fruta e otimização do abacaxizeiro cv. Pérola em diferentes níveis de irrigação. *Revista Ciência Rural* 36: 93-98.
- Mercier, H., Kerbauy, G.B., Carvalho, M.T.V. & Derbyshire E.** 1997. Growth and GDH and AAT isoenzyme patterns in terrestrial and epiphytic bromeliads as influenced by nitrogen source 18: 89-94.
- Milano, L.R.** 2015. Pesquisadores descobrem sinalizador do processo de indução da fotossíntese CAM. Disponível em: <http://www.usp.br/aun/antigo/exibir.php?id=6879> acessado em: 08/11/2018
- Minocha, R., Martinez, G., Lyons, B. & Long, S.** 2009. Development of a standardized methodology for quantifying total chlorophyll and carotenoids from foliage of hardwood and conifer tree species. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 849-861.
- Murashige, T. & Skoog, F.** 1962. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum* 15: 473-497.
- Nievola, C.C., Mercier, H. & Majerowicz, N.** 2001. Levels of nitrogen assimilation in bromeliads with different growth habits. *Journal of Plant Nutrition* 24: 1387-1398.
- Ning, N., Yuan, X.Y., Dong, S.Q., Wen, Y.Y., Gao, Z.P., Guo, M.J. & Guo, P.Y.** 2016. Increasing selenium and yellow pigment concentrations in foxtail millet (*Setaria italica* L.) grain with foliar application of selenite. *Biological Trace Element Research* 170: 245-252.
- Nobel, P.S. & Barrera, E.** 2002. Nitrogen relations for net CO_2 uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Scientia Horticulturae* 96: 281-292.
- Nobel, P.S. & Barrera, E.** 2004. CO_2 uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Annals of Applied Biology* 144: 1-8.
- Nobel, P.S. & Hartsock, T.L.** 1983. Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO_2 uptake for a Crassulacean Acid Metabolism plant *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 1: 75.
- Nobel, P.S.** 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge: Cambridge University Press.

- Oliveira, R.M.B., Oliveira, F.A., Viana, J.S. & Moura, M.F. de** 2003. Manejo da irrigação e da adubação nitrogenada sobre a cultura do pimentão em condições controladas. In: 43º CONGRESSO BRASILEIRO DE OLERICULTURA, Recife. Resumos. Revista da Sociedade de Olericultura do Brasil, v.21.
- Orsi, B.** 2016. Uso de linhagens quase isogênicas de tomateiro como ferramenta para o estudo do papel dos carotenoides na suscetibilidade dos frutos ao fungo *Botrytis cinerea*. Trabalho de Conclusão, Universidade Federal de Santa Catarina, Curitibanos.
- Osmond, C.B.** 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. Annual Review of Plant Physiology 29: 379-414.
- Ota, K.** 1988a. CAM photosynthesis under drought conditions in *Kalanchoë blossfeldiana* grown with nitrate or ammonium as the sole nitrogen source. Plant Cell Physiology 29: 801–806.
- Ota, K.** 1988b. Stimulation of CAM photosynthesis in *Kalanchoë blossfeldiana* by transferring to nitrogen-deficient conditions. Plant Physiology 87: 454–457.
- Paul, M.J. & Cockburn, W.** 1990. The stimulation of CAM activity in *Mesembryanthemum crystallinum* in nitrate and phosphate-deficient conditions. New Phytologist 114: 391-398.
- Peng, M., Bi, Y., Zhu, T. & Rothstein, S.J.** 2007. Genome-wide analysis of Arabidopsis responsive transcriptome to nitrogen limitation and its regulation by the ubiquitin ligase gene NLA. Plant Molecular Biology 65: 775–797.
- Pereira, P.N., Gaspar, M., Smith, J.A.C. & Mercier, H.** 2018. Ammonium intensifies CAM photosynthesis and counteracts drought effects by increasing malate transport and antioxidant capacity in *Guzmania monostachia*. Journal of Experimental Botany 69: 1993-2003.
- Pereira, P.N., Smith, J.A.C. & Mercier, H.** 2017. Nitrate enhancement of CAM activity in two *Kalanchoë* species is associated with increased vacuolar proton transport capacity. Physiologia Plantarum 160: 361-372.
- Pikart, F.C., Marabesi, M.A., Miotto, P.T., Gonçalves, A.Z., Matiz, A., Alves, F.R. & Aidar, M.P.** 2018. The contribution of weak CAM to the photosynthetic metabolic activities of a bromeliad species under water deficit. Plant Physiology and Biochemistry 123: 297-303.
- Pita, P.B. & Menezes, N.L.** 2002. Root anatomy in species of *Dyckia* Schult. f. and *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) from Serra do

Cipó (Minas Gerais, Brazil), with special emphasis to velamen. *Brazilian Journal of Botany* 25: 25-34.

Pittendrigh, C.S. 1948. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I- The bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.

Pompelli, M.F., Martins, S.C.V., Antunes, W.C., Chaves, A.R.M. & da Matta, F.M. 2010. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. *Journal of Plant Physiology* 167: 1052-1060.

Prado, R.M. 2008. *Nutrição de plantas*. 1 ed. São Paulo: Editora UNIFESP.

Primavesi, A. 2002. *Manejo ecológico do solo: a agricultura em regiões tropicais*. 9ed. São Paulo: Nobel.

Ramos, M.J.M. 2006. Caracterização de sintomas de deficiência de macronutrientes e de boro em abacaxizeiro cultivar Imperial. Tese de Doutorado, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos de Goytacases.

Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 2007. *Biologia Vegetal*. 7ª. ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan.

Reich, P. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *PNAS* 94: 13730–13734.

Reitz, R. 1983. Bromeliáceas e a malária–bromélia endêmica. *Flora Ilustrada Catarinense*. Ed. Itajai: Raulino Reitz.

Ribeiro, M.O., Boechat, C.L., Conceição, M.G.C., Moreira, F.M., Ribeiro, L.O. & Santos, A.R. 2012. Efeito das interações entre os íons amônio e nitrato na fisiologia do crescimento do amendoimzeiro. *Revista Ceres* 59: 630-635.

Rodrigues, M.A., Freschi, L., Pereira, P.N. & Mercier, H. 2014. Interactions between nutrients and crassulacean acid metabolism. *Progress in Botany* 75: 167-186.

Romero, G.Q., Nomura, F., Gonçalves, A.Z., Dias, N.Y., Mercier, H., Conforto, E.D.C. & Rossa-Feres, D.D.C. 2010. Nitrogen fluxes from treefrogs to tank epiphytic bromeliads: an isotopic and physiological approach. *Oecologia* 162: 941-949.

Rousseau, C., Belin, E., Bove, E., Rousseau, D., Fabre, F., Berruyer, R., Guillaumés, J., Manceau, C., Jacques, M.A. & Boureau, T. 2013. High throughput quantitative phenotyping of plant resistance using chlorophyll fluorescence image analysis. *Plant Methods* 9: 17.

Ruan, J., Wu, X. & Hardter, R. 1999. Effects of potassium and magnesium nutrition on the quality components of different types of tea. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 79: 47-52.

- Sanches, C.V.L.** 2009. Desenvolvimento de *Aechmea fasciata* (Bromeliaceae) em função de diferentes saturações por bases no substrato e modos de aplicação da fertirrigação. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita”, Botucatu.
- Santos, F.H.S., Almeida, E.F.A., Frazão, J.E.M., Reis, S.N. & Nascimento, A.M.P.** 2015. Nitrogen fertilization on the substrate for bromeliads cultivation. *Ornamental Horticulture* 21: 185-192.
- Schrader, L.E.** 1984. Functions and transformations of nitrogen in higher plants. In: Hauck, R.D. Nitrogen in crop production. Madison: ASA/Cssa/SSSA. Chapt.2. p.55-65
- Schreiber, U., Bilger, W. & Neubauer, C.** 1994. Chlorophyll fluorescence as a nondestructive indicator for rapid assess assessment of *in vivo* photosynthesis. In: Schulze, E.D., Caldwell, M.M. (eds.). Ecophysiology of photosynthesis. Ecological studies Berlim: Springer-Verlag, 100: 49-70.
- Sharkey, T.D.** 2016. What gas exchange data can tell us about photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* 39:1161-1163.
- Silva, K.G.** 2015. Crescimento e funcionalidade do sistema radicular de brômeliás epífitas ornamentais submetidas a concentrações de nitrogênio e regimes hídricos. Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.
- Silva, K.G.D., Ferreira, M.L., Silva, E.A.D., Kanashiro, S., Camargo, P.B.D. & Tavares, A.R.** 2018. Nitrogen efficiency indexes for evaluating nitrogen uptake and use in ornamental bromeliad's root system and tank. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 53: 703-709.
- Silva, K.G.D., Silva, E.A.D., Ferreira, M.L., Kanashiro, S., Camargo, P.B.D. & Tavares, A.R.** 2017a. Gas exchange and chlorophyll *a* fluorescence parameters of ornamental bromeliads. *Ornamental Horticulture* 23: 400-406.
- Silva, M.A., Santos, C.M., Vitorino, H.S. & Rhein, A.F.L.** 2014. Pigmentos fotossintéticos e índice SPAD como descritores de intensidade do estresse por deficiência hídrica em cana-de-açúcar. *Bioscience Journal* 30: 173-181.
- Silva, P.P.A.** 2016. Assimilação do nitrogênio na bromélia *Ananas comosus* var. *ananassoides* (Baker) Coppens & F. Leal na presença de nitrato e/ou amônio em plantas provenientes de sementes ou segmentos nodais. Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.
- Silva, P.P.A., Kurita, F.M.K. & Tamaki, V.** 2017b. *In vitro* propagation of *Ananas comosus* var. *ananassoides* (Baker) Coppens & F. Leal (Bromeliaceae). *Científica* 45: 313-320.

- Smirnoff, N. & Stewart, G.R.** 1985. Stress metabolites and their role in coastal plant. *Vegetation* 62: 273-278.
- Souza S.R. & Fernandes, M.S.** 2006. *Nutrição mineral de plantas*. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo.
- Souza, M.S.** 2012. Nitrogênio e fósforo aplicados via fertirrigação em melancia híbridos Olímpia e Leopard. Tese de Doutorado, Universidade Federal Rural do Semiárido, Mossoró.
- Souza, T.L., Silva, D.R.G., Resende, E., Mendes, C.A., Cabral, J.P.C., Santos, L.H. & Chagas, W.F.T.** 2017. Teor de N foliar em cafeeiro fertilizados com diferentes fontes e doses de nitrogênio. In: 43º Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, Poços de Caldas.
- Souza, V.C. & Lorenzi, H.** 2000. *Botânica Sistemática – Guia ilustrado para identificação das famílias Fanerogamas nativas e exóticas do Brasil, baseado em APGII*. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- Spironello, A., Quaggio, J.A., Teixeira, L.A.J., Furlan, P.R. & Sigrist, J.M.M.** 2004. Pineapple yield and fruit quality effected by NPK fertilization in a tropical soil. *Revista Brasileira de Fruticultura* 26: 155-159.
- Strasser R.J., Tsimilli-Michael, M. & Srivastava, A.** 2005. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou, G.C. & Govindjee (eds.). *Chlorophyll Fluorescence: a Signature of Photosynthesis*. London: Kluwer Academic Publishers. p.1-50.
- Taiz, L. & Zeiger, E.** 2013. *Fisiologia Vegetal*. Porto Alegre: Artmed.
- Takahashi, C.A. & Mercier, H.** 2011. Nitrogen metabolism in leaves of a tank epiphytic bromeliad: characterization of a spatial and functional division. *Journal of Plant Physiology* 168: 1208-1216.
- Takahashi, C.A.** 2013. Assimilação do nitrogênio em folhas de *Vriesea gigantea* (Bromeliaceae) durante a transição ontogenética do hábito atmosférico para o epífito com tanque. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Takahashi, C.A., Ceccantini, G.C. & Mercier, H.** 2007. Differential capacity of nitrogen assimilation between apical and basal leaf portions of a tank epiphytic bromeliad. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 19: 119-126.
- Tamaki, V. & Mercier, H.** 1997. Diurnal variation in vacuolar acidity and PEPcarboxylase activity in *Tillandsia pohliana* Mez (Bromeliaceae) grown *in vitro*. *Bromélia* 4: 16-23.

- Tamaki, V. & Mercier, H.** 2001. Effects of different ammoniacal nitrogen sources on N-metabolism of the atmospheric bromeliad *Tillandsia pohliana* Mez. *Revista brasileira de Botânica*, 24: 407-413.
- Tamaki, V. & Mercier, H.** 2007. Cytokinins and auxin communicate nitrogen availability as long-distance signal molecules in pineapple (*Ananas comosus*). *Journal of Plant Physiology* 164: 1543-1547.
- Tavares, A.R., Ferreira, M.L., Jocy, T., Kanashiro, S. & Silva, K.G.** 2016. Urea concentration on vegetative development and nutrition of Cactaceae epiphytic species. *Horticultura Brasileira* 34: 340-345.
- Tavares, A.R., Gonçalves, A.N., Ribeiro, R.C.S., Jocy, T. & Kanashiro, S.** 2017. Effect of nitrogen, phosphorus and calcium on in vitro growth and development of *Aechmea blanchetiana*. *Acta Horticulturae* 1155: 399-408.
- Tavares, A.R., Young, J.L.M., Ori, S.S., Kanashiro, S., Lima, G.P., Chu, E.P. & Suzuki, R.M.** 2012. Orchid in vitro growth as affected by nitrogen levels in the culture medium. *Horticultura Brasileira* 30: 119-124.
- Viana, E.M. & Kiehl, J.D.C.** 2010. Doses de nitrogênio e potássio no crescimento do trigo. *Bragantia* 69: 975-982.
- Wang, M., Shen, Q., Xu, G. & Guo, S.** 2014. New insight into the strategy for nitrogen metabolism in plant cells. *International Review of Cell and Molecular Biology* 310: 1-37.
- Widmann, K., Gebauer, G., Rehder, H. & Ziegler, H.** 1993. Fluctuations in nitrate reductase activity, and nitrate and organic nitrogen concentrations of succulent plants under different nitrogen and water regimes. *Oecologia* 94: 146-152.
- Winkler, U. & Zotz, G.** 2009. Highly efficient uptake of phosphorus in epiphytic bromeliads. *Annals of Botany* 103: 477-484.
- Winkler, U. & Zotz, G.** 2010. 'And then there were three': highly efficient uptake of potassium by foliar trichomes of epiphytic bromeliads. *Annals of Botany* 106: 421-427.
- Winter, K. & Smith, J.A.C.** 1996. Crassulacean acid metabolism. *Biochemistry, Ecophysiology and Evolution, Ecological Studies* v. 14. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Winter, K. & Tenhunen, J.D.** 1982. Light-Stimulated burst of carbon dioxide uptake following nocturnal acidification in the crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoë diagremontiana*. *Plant Physiology* 70: 1718-1722.

- Winter, K.** 1985. Crassulacean acid metabolism. In: Photosynthetic mechanisms and the environment. Barber, J. & Baker, N.R. Amsterdam: Elsevier Science Publishers. p.330-87.
- Winter, K., Foster, J.G., Schmitt, M.R. & Edwards, G.E.** 1982. Activity and quantity of ribulose biphosphate carboxylase and phosphoenolpyruvate carboxylase-protein in two Crassulacean acid metabolism plants in relation to leaf age, nitrogen nutrition, and point in time during a day/night cycle. *Planta* 154: 309–317.
- Xu, G., Fan, X. & Miller, A.J.** 2011. Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology* 63: 153-182.
- Young, J.L.M., Kanashiro, S., Jocys, T. & Tavares, A.R.** 2018. Silver vase bromeliad: plant growth and mineral nutrition under macronutrients omission. *Scientia Horticulturae* 234: 318-322.
- Zotz, G. & Thomas, V.** 1999. How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Annals of Botany* 83: 183-192.
- Zotz, G.** 2016. Plants on plants-the biology of vascular epiphytes. Heidelberg, Berlin: Springer.