



**KARINE DIAS BATISTA**

**CARACTERÍSTICAS MORFOANATÔMICAS  
DE RAÍZES DE MILHO E DE SORGO  
CULTIVADOS SOB DIFERENTES  
CONCENTRAÇÕES DE FÓSFORO**

**LAVRAS – MG**

**2012**

**KARINE DIAS BATISTA**

**CARACTERÍSTICAS MORFOANATÔMICAS DE RAÍZES DE MILHO  
E DE SORGO CULTIVADOS SOB DIFERENTES CONCENTRAÇÕES  
DE FÓSFORO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, área de concentração em Fertilidade do Solo e Nutrição de Plantas, para a obtenção do título de Doutor.

Orientador

Dr. Valdemar Faquin

**LAVRAS - MG**

**2012**

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da  
Biblioteca da UFLA**

Batista, Karine Dias.

Características morfoanatômicas de raízes de milho e de sorgo  
cultivados sob diferentes concentrações de fósforo / Karine Dias  
Batista. – Lavras : UFLA, 2012.

87 p. : il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2012.

Orientador: Valdemar Faquin.

Bibliografia.

1. Aquisição de fósforo. 2. Anatomia radicular. 3. Morfologia  
radicular. 4. *Sorghum bicolor* L. Moench. 5. *Zea mays* L. I.  
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 631.85



**KARINE DIAS BATISTA**

**CARACTERÍSTICAS MORFOANATÔMICAS DE RAÍZES DE MILHO  
E DE SORGO CULTIVADOS SOB DIFERENTES CONCENTRAÇÕES  
DE FÓSFORO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, área de concentração em Fertilidade do Solo e Nutrição de Plantas, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 16 de fevereiro de 2012.

Dra. Maria José Vilaça de Vasconcelos	Embrapa Milho e Sorgo
Dr. Evaristo Mauro de Castro	UFLA
Dr. Carlos Alberto Silva	UFLA
Dr. Antônio Eduardo Furtini Neto	UFLA

Dr. Valdemar Faquin  
Orientador

**LAVRAS – MG  
2012**

A Deus,

**OFEREÇO.**

Ao meu pai,  
pelo incentivo que se faz sempre presente,

**DEDICO.**

## AGRADECIMENTOS

A Deus.

Ao Departamento de Ciência do Solo (DCS/UFLA), pela oportunidade da realização do doutorado em Ciência do Solo.

À Embrapa Milho e Sorgo, pela disponibilidade de recursos para o desenvolvimento desta tese.

À Capes e ao CNPq, pela concessão de bolsa de estudos no Brasil e no estágio sanduíche no exterior, respectivamente.

Ao professor Faquin, pela confiança depositada, pelo grande incentivo e esforço na minha formação. O senhor terá sempre meu grande respeito.

À Dra. Maria José, pela confiança e grande incentivo ao meu trabalho, pelo que terá sempre meu grande respeito.

Ao Dr. Schaffert, pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo, pela concessão das sementes dos genótipos de sorgo estudados.

Ao Michel Castellani, pelo grande apoio no início desse projeto.

Aos professores Evaristo e Fabrício, pela presteza, acompanhamento e incentivo.

Aos professores Antônio Eduardo Furtini Neto, Evaristo Mauro de Castro e Carlos Alberto Silva e à Dra. Maria José Vilaça de Vasconcelos, por gentilmente participarem da banca de defesa. Muito obrigada pelas sugestões na tese.

Ao Dr. Lynch, pela receptibilidade em seu laboratório, confiança e conhecimentos transmitidos, durante o estágio sanduíche na Pennsylvania State University, PA, EUA.

Aos professores do DCS/UFLA, pelos conhecimentos transmitidos e harmoniosa convivência.

Aos funcionários do DCS/UFLA e da Embrapa Milho e Sorgo. A participação de vocês neste trabalho foi de grande importância.

Aos colegas do doutorado que se fizeram amigos ao longo curso.

Aos amigos que fiz nos Estados Unidos. Vocês não imaginam o quanto fico alegre ao lembrar-me de vocês.

Aos estudantes do Laboratório de Anatomia Vegetal/DBI da UFLA, em especial a Marinêz, além da Carlinha (DCS/UFLA), pelo grande apoio nos cortes anatômicos.

A Dirce, secretária do DCS/UFLA, pelo atendimento, sempre com muita atenção e presteza.

A minha família, por sempre me motivar.

Ao Paulo, pela compreensão, paciência e incentivo.



## RESUMO

O fósforo (P) é o nutriente que mais limita a produção agrícola, principalmente em solos das regiões tropicais. Na tentativa de resolver o problema, grandes quantidades de adubos fosfatados são utilizadas nas lavouras. Entretanto, isso eleva os custos de produção e tais insumos são recursos não renováveis. A motivação econômica e ambiental desta tese advém, portanto, da necessidade de se ter uma produção agrícola mais sustentável e a um menor custo, com o uso de genótipos mais adaptados à baixa disponibilidade de P. Buscou-se, neste trabalho, verificar as diferenças entre genótipos de milho e sorgo, em diferentes concentrações de P, quanto às características morfoanatômicas radiculares relacionadas à eficiência de aquisição de P. O trabalho foi dividido em três artigos. Nos dois primeiros, nove genótipos de sorgo foram cultivados na ausência e na presença de P, em solução nutritiva, na Embrapa Milho e Sorgo. Procederam-se as análises da morfologia radicular na Embrapa Milho e Sorgo e da anatomia radicular no Laboratório de Anatomia Vegetal, Departamento de Biologia/Anatomia Vegetal na Universidade Federal de Lavras. Variabilidade fenotípica e diferenças entre os genótipos foram observadas nas características morfológicas e anatômicas radiculares. O genótipo ATF40B apresentou características ou plasticidade radiculares mais favoráveis à aquisição de P em um meio com ausência do nutriente: maior comprimento, área superficial e volume tanto das raízes totais quanto das raízes finas ou muito finas. Observou-se, no mesmo genótipo, maior porcentagem de aerênquima no córtex e do cilindro vascular em relação à área total da raiz e maior número e diâmetro dos vasos do xilema, na ausência de P. No terceiro artigo, genótipos de milho de duas populações foram cultivados sob alta e baixa disponibilidade de P, em substrato, na Pennsylvania State University, PA, Estados Unidos. Observaram-se mais diferenças entre as populações que entre os genótipos da mesma população para as características da morfologia radicular estudadas. Os genótipos IBM 15, OWR 14 e OWR 62 apresentaram maior comprimento específico das raízes adventícias, independente da concentração de P.

Palavras-chave: Anatomia radicular. Morfologia radicular. *Zea mays* L. *Sorghum bicolor* L. Moench. Aquisição de fósforo

## ABSTRACT

Phosphorus (P) is the nutrient that most limits crop yield, especially in tropical soils. Attempting to solve the problem, large amounts of phosphate fertilizers are used on crops. However, it increases yield cost and such inputs are non-renewable resources. The environmental and economic motivation of this thesis comes from, therefore, of the need to have a more sustainable agricultural production at a lower cost with the use of adapted genotypes to low P availability. The goal of this work was to investigate differences between maize and sorghum genotypes, in different P concentrations, on the root morphoanatomic characteristics related to the P acquisition efficiency. The thesis was divided into three articles. In the first two articles, eight sorghum genotypes were grown in the absence and presence of P in nutrient solution at Embrapa Maize and Sorghum. The analyzes were made in the Laboratory of Plant Anatomy, Department of Plant Biology/Plant Anatomy at the Federal University of Lavras. Phenotypic variability and differences between genotypes were observed in root morphological and anatomical traits. ATF40B genotype showed a better root plasticity or characteristics to P acquisition in a growth medium with no P: greater length, surface area and volume of total root, and also of fine and too fine roots. The same genotype showed higher percentage of aerenchyma in the cortex and vascular cylinder in the total root area and greater number and diameter of xylem vessels. In the third article, maize genotypes of two populations were grown under high and low P availability in the media, at the Pennsylvania State University, PA, USA. There were more differences between the populations than among genotypes of the same population in the root morphology traits. IBM 15, OWR 14, and OWR 62 genotypes showed a greater specific root length of crown roots.

Key words: Root anatomy. Root morphology. *Zea mays* L. *Sorghum bicolor* L. Moench. Root traits. Phosphorus acquisition

## SUMÁRIO

	<b>PRIMEIRA PARTE</b>	
1	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	10
2	<b>REFERENCIAL TEÓRICO.....</b>	13
2.1	<b>O sorgo.....</b>	13
2.2	<b>O milho.....</b>	14
2.3	<b>O fósforo no solo.....</b>	15
2.4	<b>O fósforo na planta.....</b>	17
2.5	<b>Plasticidade radicular.....</b>	19
2.5.1	<b>Morfologia radicular.....</b>	20
2.5.2	<b>Aerênquima.....</b>	23
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	25
	<b>SEGUNDA PARTE – ARTIGOS</b>	
	<b>ARTIGO 1 VARIAÇÕES GENOTÍPICAS DA MORFOLOGIA RADICULAR DE SORGO CULTIVADO NA PRESENÇA E NA AUSÊNCIA DE FÓSFORO.....</b>	32
1	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	34
2	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	37
3	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>	39
4	<b>CONCLUSÕES.....</b>	45
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	45
	<b>ARTIGO 2 ANATOMIA RADICULAR DE GENÓTIPOS DE SORGO CULTIVADOS EM SOLUÇÃO NUTRITIVA NA PRESENÇA E NA AUSÊNCIA DE FÓSFORO.....</b>	50
1	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	52
2	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	53
3	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>	56
4	<b>CONCLUSÕES.....</b>	64
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	65
	<b>ARTIGO 3 MORFOLOGIA RADICULAR DE MILHO CULTIVADO SOB ALTA E BAIXA DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO.....</b>	70
1	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	72
2	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	74
3	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>	76
4	<b>CONCLUSÕES.....</b>	84
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	84

## **PRIMEIRA PARTE**

### **1 INTRODUÇÃO**

A alta demanda por alimentos para atender à crescente população mundial tem aumentado a importância da seleção de genótipos mais produtivos em solos de baixa fertilidade natural. Pelo menos 60% das terras agrícolas mundiais apresentam deficiências minerais. Nesses ambientes, o uso de fertilizantes e corretivos é essencial para a obtenção de culturas mais produtivas. Entretanto, essa prática eleva os custos de produção e há grande preocupação com a sustentabilidade ambiental, devido ao grande uso de fertilizantes, tal como os fosfatos, nas áreas agrícolas (FAGERIA; BALIGAR; LI, 2008).

A motivação econômica e social desta tese advém do fato de que a eficiência de absorção e utilização do P pelas plantas, quando este elemento se apresenta em teores reduzidos no solo, é reconhecida como um dos principais problemas para o desenvolvimento de uma agricultura competitiva e sustentável. A adubação fosfatada, apesar de ser considerada uma solução para este problema, tem baixa eficiência, devido à forte adsorção do íon fosfato ao solo, tornando-o indisponível para as plantas e aumentando significativamente os custos de produção. Acrescente-se que, dentro de 60 a 90 anos, poderá ocorrer a exaustão das rochas fosfatadas (RUNGE-METZGER, 1995). Portanto, uma alternativa que contribuirá para a amenização deste problema, com a redução do custo com adubos fosfatados bem como com aumentos da eficiência de aquisição destes, é a seleção de genótipos com uma melhor adaptação a solos com baixa fertilidade natural (LYNCH, 2007).

As plantas podem tornar o processo de aquisição do P mais eficiente com o aumento da superfície radicular, com a redução dos gastos de carbono na

aquisição de P e ou melhorando, em âmbito celular, a eficiência de absorção deste elemento. Para nutrientes com baixas taxas de difusão no solo, como o fosfato, a proximidade entre a superfície absorptiva da raiz e a fonte do recurso é indispensável (HARPER; JONES; SACKVILLE-HAMILTON, 1991). O sistema radicular precisa explorar o solo em busca do recurso imóvel, de maneira mais econômica e fazer uso do mesmo de maneira otimizada.

Dependendo da espécie ou do estágio de desenvolvimento da planta, de 25% a 50% dos fotoassimilados produzidos por dia são alocados na raiz, para seu crescimento, manutenção celular e absorção de íons (LAMBERS; WERF; KONINGS, 1991). Além de investir em biomassa das raízes, os genótipos eficientes na aquisição de P podem reduzir a respiração radicular sob condição de baixa disponibilidade de P, devido a adaptações anatômicas, diminuindo os custos energéticos dessas estruturas (LYNCH; HO, 2005).

O desenvolvimento de aerênquima, grandes espaços intercelulares preenchidos por gases que se ramificam pelo córtex radicular pode conferir às plantas maior eficiência na aquisição do P (SCHUSSLER; LONGSTRETH, 1996). O aerênquima apresenta variação intraespecífica e está relacionado com a diminuição da taxa respiratória radicular. Como consequência, há decréscimo do requerimento de P nesses locais e aumento da eficiência metabólica para o maior crescimento e exploração do solo pelas raízes (POSTMA; LYNCH, 2011).

A modificação morfológica do sistema radicular tem sido estudada como outra potencial adaptação das plantas a ambientes com baixo suprimento de P. Quando submetidas a um ambiente deficiente de P, as plantas podem maximizar o volume de solo explorado pelas raízes com o aumento da área superficial radicular. Dessa forma, maior quantidade de P disponível poderá ser adquirida. As plantas respondem à deficiência de P com o aumento do número e do comprimento das raízes laterais (HODGE, 2004), da densidade e do

comprimento dos tricomas radiculares (JUNGK, 2001) e com a redução da alongação da raiz primária (HODGE, 2004) e do diâmetro radicular.

Assim, uma alternativa viável para o melhor aproveitamento do P presente no solo é a exploração da variabilidade genética disponível para selecionar cultivares mais eficientes na aquisição e no uso de P. Apesar de a variação genética para aumentar a produção agrícola em solos de baixa fertilidade ser conhecida nos últimos 120 anos, o potencial dessa tecnologia ainda não é amplamente reconhecido (LYNCH, 2007).

Vários genótipos de sorgo já foram selecionados em ambiente de baixa disponibilidade de P com base na produtividade de grãos, na Embrapa Milho e Sorgo, em Sete Lagoas, MG. As adaptações do sistema radicular ao baixo suprimento de P no solo por genótipos de milho são estudadas pela equipe do Dr. Lynch, do Departamento de Horticultura da Pennsylvania State University, Pensilvânia, Estados Unidos. Entretanto, estudos mais detalhados são necessários para o melhor entendimento dos mecanismos radiculares desenvolvidos por esses genótipos que justifiquem o melhor aproveitamento do P em condições de baixa disponibilidade deste nutriente.

Objetivou-se, com a realização deste trabalho, estudar as modificações morfológicas das raízes de milho e sorgo e as modificações da anatomia radicular, com ênfase na formação de aerênquima, de sorgo para o aumento da eficiência na aquisição de P.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 O sorgo

O sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) é o quinto cereal mais consumido no mundo (SATO; CLEMENTE; DWEIKAT, 2004). Na África e na Índia, é uma cultura muito popular na alimentação humana e na produção de silagem e combustível (JOGESWAR et al., 2007). Já em grande parte da América, Europa e Austrália, destina-se quase que exclusivamente à produção de ração. No Brasil, o sorgo é cultivado visando, principalmente, a produção de grãos e forragem, mas há cultivares destinadas à produção de álcool ou açúcar (SAWAZAKI, 1998).

Este cereal pode substituir total ou parcialmente o milho nas rações para aves e suínos e totalmente para ruminantes, com uma vantagem comparativa de menor custo de produção e valor de comercialização de aproximadamente 80% do preço do milho. A cultura tem mostrado bom desempenho como alternativa para uso no sistema de integração lavoura/pecuária e para a produção de massa verde, proporcionando maior proteção do solo contra a erosão, maior quantidade de matéria orgânica disponível e melhor capacidade de retenção de água no solo, além de propiciar condições para o uso no plantio direto (EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA, 2007).

O sorgo é uma planta de clima quente, que apresenta características e mecanismos eficientes de tolerância à seca. Pode ser cultivado em regiões de precipitação de 400 a 600 mm. Todavia, poderá ser plantado em regiões de precipitação anual média de 250 a 300 mm. Sobrevive melhor que outros cereais em solos arenosos e de baixa fertilidade (EMPRESA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA DO RIO GRANDE DO NORTE - EMPARN, 2008).

Comparativamente ao milho, é menos exigente quanto ao tipo e à fertilidade do solo e é capaz de suportar extensos períodos de falta de água e rebrotar rapidamente depois da ocorrência de chuvas que umedecem suficientemente o solo (LIMA, 2008).

No Brasil, a cultura do sorgo apresentou avanço significativo a partir da década de 1970. Nos últimos 30 anos, a área cultivada tem mostrado flutuações em decorrência da política econômica, tendo a comercialização como principal fator limitante. Atualmente, a cultura apresenta-se em expansão, principalmente em plantios de sucessão a culturas de verão, com destaque para os estados de Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Minas Gerais, onde se concentram aproximadamente 85% do sorgo granífero plantado no país (EMBRAPA, 2007). Em 2010, a produtividade nacional média do sorgo granífero foi de 2,3 t/ha, sendo cultivado em uma área total de 645.775 ha. Estima-se, para 2012 um aumento de 7,7% na produção deste cereal no Brasil (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE, 2012).

## **2.2 O milho**

O milho (*Zea mays* L.) é cultivado praticamente em todo o Brasil e 90 % da produção concentrara-se nas regiões sul (43%), sudeste (25%) e centro-oeste (22%). A participação dessas regiões, em área plantada e produção, vem se alterando ao longo dos anos (EMBRAPA, 2007). Quanto à produtividade, o Distrito Federal e os estados do Paraná e Goiás têm as melhores médias (ANUÁRIO..., 2010).

A cultura do milho tem indiscutível importância econômica e social, além de enorme potencial para o crescimento do setor agrícola, devido ao



desenvolvimento de novas tecnologias que visam ao aumento da produtividade (SANTOS et al., 2002).

O milho é matéria-prima para a fabricação de vários produtos. Quanto ao consumo humano, esse cereal pode ser consumido *in natura*, como milho verde ou industrializado, na forma de óleo, amido, farinha e fubá. Os animais também podem consumir o milho como grãos *in natura* ou como produtos industrializados, bem como consumir a própria planta, na forma de silagem (MATTOSO et al., 2006). Na cadeia produtiva de suínos e aves, são consumidos aproximadamente 70% do milho produzido no mundo e entre 70% e 80% do milho produzido no Brasil (EMBRAPA, 2007).

No Brasil, o milho pode ser produzido em duas épocas: no período chuvoso, ou plantio de verão (primeira safra) e o plantio do milho safrinha, referente ao milho sequeiro, plantado nos meses de fevereiro e março (MATTOSO et al., 2006).

### **2.3 O fósforo no solo**

Dentre os macronutrientes, o P é o exigido em menores quantidades pelas plantas e participa de quase todos os processos vitais do desenvolvimento vegetal. Entretanto, é o nutriente aplicado em maiores quantidades via adubação no Brasil, devido à forte tendência do P aplicado ao solo de reagir com os componentes do mesmo e formar compostos pouco solúveis (FURTINI NETO et al., 2001).

A concentração de P na solução do solo é extremamente baixa, variando de 0,1 a 1,0 kg/ha, já que o P é fortemente removido da solução, tanto por precipitação quanto por adsorção com compostos de Al, Fe e Ca (FURTINI NETO et al., 2001). Na grande maioria dos solos tropicais, a concentração de Al e

Fe na forma de oxi-hidróxidos é elevada, devido ao avançado grau de intemperismo com a remoção de bases por lixiviação. Esses óxi-hidróxidos têm grande capacidade de reter diversos tipos de ânions, preferencialmente os íons fosfatos (BEDIN et al., 2003).

O P presente na solução do solo, temporariamente aumentado pelas fontes externas, ocasionará um desequilíbrio em relação ao P-lábil. Haverá um aumento da adsorção do P pelos coloides de argila ou um aumento do transporte de P em direção às raízes das plantas. Entretanto, a adsorção ocorre em uma velocidade maior que a difusão (RAIJ, 2011). Por outro lado, quando as plantas absorvem o P da solução, este é repostado pelo P-lábil, e um novo equilíbrio é estabelecido. O P-lábil indica, portanto, a quantidade de P que poderá repor o P retirado da solução. Ressalta-se que os solos diferem quanto à capacidade em repor o P retirado da solução. A resistência do solo em alterar o P-lábil como consequência das mudanças no P da solução, ou vice-versa, é denominada fator capacidade de P do solo (FCP) ou poder tampão do solo. Quanto maior o FCP de um solo, como nos solos muito intemperizados e argilosos, mais constante será o P na solução, quando submetida à adição ou retirada de P (NOVAIS et al., 2007).

O pH é outro fator que influencia a disponibilidade de P no solo, determinando a dissociação do  $H_3PO_4$  (RAIJ, 1991). Como a maioria dos solos agrícolas do Brasil tem pH entre 3 e 6, predominam os íons  $H_2PO_4^-$  disponíveis para as plantas (MALAVOLTA, 1985).

O P também está presente no solo na forma orgânica (Po) como fosfolipídios, ácidos nucleicos e fosfatos de inositol. Dependendo do tipo de solo, o Po pode variar de 3% a 90% do P total ou de 1% a 3% da matéria orgânica (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006). O Po é originado a partir dos resíduos vegetais adicionados ao solo, dos tecidos microbianos e dos produtos de sua decomposição (GATIBONI et al., 2008).

A estabilidade dos compostos orgânicos depende das características dos próprios compostos e da interação destes com a fração mineral, pois são utilizados como fontes de carbono pelos microrganismos. A interação entre os compostos orgânicos e os microrganismos resulta na mineralização e disponibilização do P para as plantas. A decomposição de alguns compostos, como os ácidos nucleicos e fosfolipídios com ligação diéster, possui estrutura química que facilita sua decomposição. Tais compostos são facilmente mineralizáveis e, por isso, as quantidades armazenadas no solo são pequenas. Já os fosfatos monoésteres, como os fosfatos de inositol, apresentam alta energia de ligação e alta carga residual, o que lhes confere facilidade de interação com os constituintes inorgânicos do solo. Isso dificulta a mineralização e favorece o acúmulo no solo, sendo, então, de baixa disponibilidade para as plantas (RHEINHEIMER et al., 2008).

#### **2.4 O fósforo na planta**

A concentração de P nas plantas é muito variável e os valores encontram-se entre 0,05% a 0,5% da massa seca. O P está presente em muitos processos vitais, como transferência de energia, síntese de ácidos nucleicos, glicose, respiração, síntese e estabilidade de membrana, ativação e desativação de enzimas, reações redox, metabolismo de carboidratos e fixação de nitrogênio (VANCE; UHDE-STONE; ALLEN, 2003). O armazenamento e a transferência de energia são realizados por meio das moléculas de ADP e ATP. Quando as moléculas fosfáticas se quebram, uma grande quantidade de energia proveniente da fotossíntese e do metabolismo dos carboidratos é liberada. Essa energia garante os processos vegetativos e reprodutivos da planta. A deficiência de P,

portanto, poderá resultar na restrição do crescimento e do desenvolvimento das plantas (GRANT et al., 2001).

Destaca-se também a presença do P nos ácidos desoxi (DNA) e ribonucleicos (RNA), que contêm o código genético das plantas para a produção de compostos essenciais para estruturação vegetal, produção de sementes e transferência genética (RICHARDS; JOHNSTON, 2008).

A absorção de P pelos vegetais, principalmente na forma  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ , é realizada contra um gradiente de concentração através da membrana plasmática. O P é absorvido através de um simporte com cátions, principalmente  $\text{H}^+$ , e com gasto de energia proveniente dos prótons gerados pelas ATPases associadas à membrana plasmática. Dependendo da disponibilidade de P e da concentração de P nos tecidos, o transporte pode ser alterado e o simporte passa de 2 para 4  $\text{H}^+/\text{H}_2\text{PO}_4^-$  transportados. Vários modelos já foram propostos para explicar a absorção de P pelas plantas, quando esse nutriente se encontra em níveis adequados ou subótimos no solo (RAGHOTHAMA; KARTHIKEYAN, 2005).

As pesquisas sobre cinética de absorção associadas às evidências genéticas e moleculares demonstram um modelo que envolve os mecanismos de absorção de alta e baixa afinidade, dependendo da concentração do nutriente no solo. Em baixas disponibilidades de P, os transportadores de alta afinidade apresentam a sua expressão induzida e são responsáveis pela principal entrada de P nas células. Já os transportadores de baixa afinidade são constitutivamente expressos quando o P se encontra em alta concentração no solo (JAIN et al., 2007).

Plantas bem supridas de P armazenam o excesso do nutriente celular (85 a 95%) no vacúolo. Este P não-metabólico é utilizado para manter os níveis citoplasmáticos adequados de P, que podem mudar devido às diferentes

atividades metabólicas e ou à variação do suprimento pelo meio externo (JAIN et al., 2007).

Quando há redução no suprimento de P para a planta, o nutriente é mobilizado e redistribuído principalmente das folhas velhas e senescentes para as folhas novas e outros drenos ativos. Como consequência desta redistribuição, os sintomas de deficiência iniciais ocorrem nas folhas velhas. Isso é possível, pois o P possui mobilidade no floema das plantas (FAQUIN, 2005).

A produtividade das culturas depende, dentre outros fatores, do adequado suprimento de nutrientes, sendo o fornecimento de P via adubação uma prática essencial nos solos brasileiros (BEDIN et al., 2003).

## **2.5 Plasticidade radicular**

As plantas podem apresentar várias respostas adaptativas (Figura 1) para aumentar a aquisição e a reciclagem de P por meio da reprogramação do metabolismo e da reestruturação do sistema radicular (JAIN et al., 2007; VANCE; UHDE-STONE; ALLAN, 2003) e manter ao máximo a taxa de crescimento.

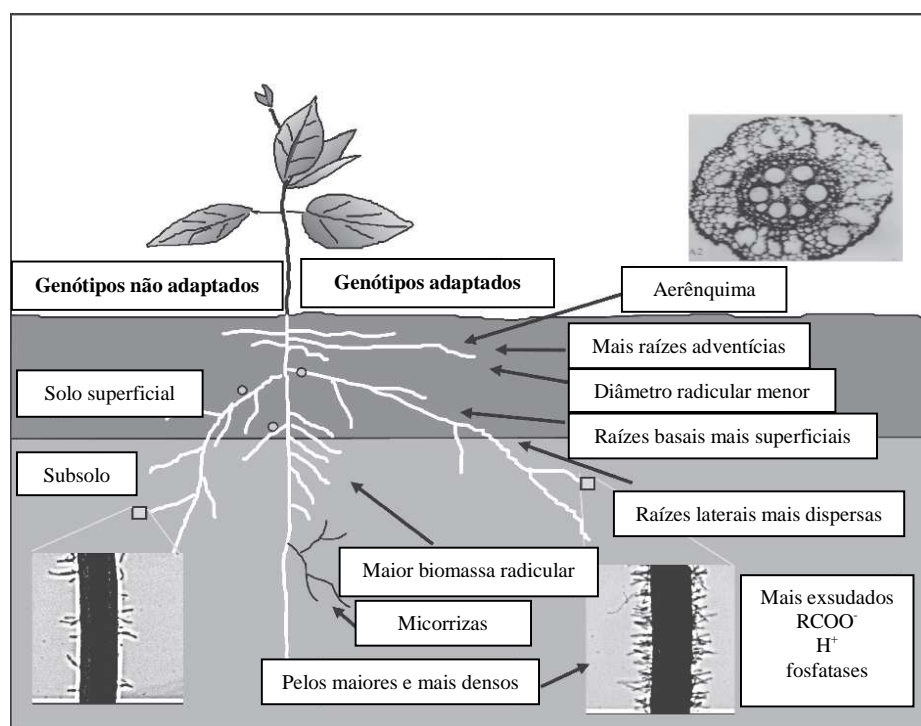


Figura 1 Adaptações radiculares à baixa disponibilidade de P no solo  
 Fonte LYNCH; BROWN (2008)

### 2.5.1 Morfologia radicular

Como estratégia para aumentar a aquisição de P do solo, as plantas deficientes do nutriente tendem a aumentar a relação da massa seca da raiz e da parte aérea e o comprimento da raiz, além de as raízes tornarem-se mais finas, promovendo incremento na área superficial do sistema radicular (MARSCHNER, 1995). Um aumento na produção das raízes sem um incremento proporcional na biomassa radicular pode ter como consequência uma maior eficiência na absorção dos nutrientes pouco móveis no solo, como é o caso do P (LAMBERS et al., 2006).

Embora o crescimento das raízes tenha uma importância óbvia para a aquisição dos recursos do solo, é particularmente importante para a aquisição dos recursos edáficos imóveis. Portanto, não é surpreendente que o crescimento das raízes seja regulado pela disponibilidade de P (LYNCH, 2007). Sistemas radiculares maiores proporcionam maior contato raiz-solo, o que favorece a absorção de P. Nutrientes móveis no solo, como o nitrato, podem ser esgotados com uma baixa densidade de enraizamento, enquanto para os íons menos móveis como o P, a absorção do nutriente está intimamente relacionada com o comprimento das raízes (ATKINSON, 1991).

Brück, Becker e Sattelmacher (1992), utilizando um mutante de milho com baixa formação de raízes adventícias e outra planta de milho com uma formação normal de raízes adventícias, documentaram a grande importância do tamanho das raízes na absorção de P quando este elemento se encontra em teores subótimos no solo. A produtividade de cultivares de aveia e cevada foi relacionada com o comprimento radicular (LEON; SCHWANG, 1992).

O incremento do crescimento em extensão e da ramificação do sistema radicular é uma estratégia alternativa para a maior exploração do solo e da aquisição dos recursos encontrados pelo sistema radicular. Um sistema radicular pouco ramificado, porém com grande crescimento em extensão, não consegue fazer uso otimizado do recurso encontrado. Contrariamente, os sistemas radiculares muito ramificados não podem descobrir novos recursos, pois tal estratégia, geralmente, envolve menor crescimento em extensão para que se mantenha praticamente inalterada a quantidade de fotoassimilados destinada ao sistema radicular (HARPER et al., 1991).

A baixa disponibilidade de P altera a distribuição do crescimento radicular entre os vários tipos de raízes. Em feijão, o crescimento das raízes basais e primárias é mantido sob baixa disponibilidade de P, enquanto a

formação das raízes laterais é reduzida, com conseqüente redução da densidade das raízes laterais (BORCH et al., 1999). Em milho sob estresse de P, o alongamento axial das raízes seminais e nodais e a densidade das raízes laterais não foram afetados. Entretanto, inicialmente, o alongamento das raízes laterais aumentou um pouco e foi severamente retardado com o avanço da deficiência de P (MOLLIER; PELLERIN, 1999).

Além do comprimento radicular, o diâmetro das raízes também exerce grande influência na aquisição de P, em plantas cultivadas sob baixa disponibilidade de P. As raízes com o diâmetro reduzido podem entrar em contato com um maior volume de solo por unidade de área de superfície de raiz. O diâmetro radicular tem forte influência no comprimento específico radicular (CER,  $\text{m g}^{-1}$  de raiz), crescimento da raiz em comprimento, utilizando-se a mesma biomassa radicular.

O CER é um indicador frequente da finura de raiz. Plantas com alto CER podem apresentar vantagem sobre as plantas com baixo CER, por apresentarem custo com carbono mais baixo para aumentarem o comprimento das raízes (EISSENSTAT, 1992). Isso pode ter importantes implicações na capacidade competitiva de uma planta. Diferenças entre as espécies quanto ao comprimento e ao diâmetro da raiz são associadas aos ambientes nos quais elas evoluíram (HILL et al., 2006). Os genótipos com as raízes mais finas provavelmente são mais eficientes na absorção de P. Entretanto, o custo com carbono para a manutenção da produção das raízes finas é elevado, uma vez que a frequência de reposição dessas raízes é alta (PERSSON, 1982).

A seleção e o melhoramento de genótipos com sistema radicular extenso podem contribuir para o uso mais eficiente do P do solo e para a estabilidade da produção. Entretanto, poucos melhoristas têm dado atenção para a possibilidade



de manipular a morfologia radicular na seleção de genótipos mais eficientes na aquisição de P (GAOONIA; NIELSEN, 2004).

### **2.5.2 Aerênquima**

Aerênquima é uma especialização do tecido parenquimático no qual são desenvolvidos grandes espaços intercelulares preenchidos por gases, geralmente interligados, formando uma fase gasosa contínua que se ramifica por todo o tecido (MAUSETH, 1988). Esta estrutura, presente em folhas, pecíolos, caules e raízes, surge por separação (esquizogenia) ou por lise de células (lisigenia) (SCHUSSLER; LONGSTRETH, 1996), de maneira constitutiva ou em resposta a um estímulo ambiental.

A formação de aerênquima é amplamente conhecida em plantas sob condições de anaerobiose, causada, por exemplo, pela compactação (HE et al., 1996) ou o encharcamento do solo (PEREIRA et al., 2010). Entretanto, há registros da presença dessa estrutura radicular em plantas submetidas ao estresse de nitrogênio, P, sulfato e potássio (BOURANIS et al., 2006; HE et al., 1996; POSTMA; LYNCH, 2011; SIYIANNIS et al., 2011).

Konings e Verschuren (1980) foram os primeiros pesquisadores a reportar a formação de aerênquima em raízes de milho cultivado em solução nutritiva aerada, mas deficiente em nitrogênio. Outros trabalhos seguintes mostram que o meio com baixa disponibilidade não apenas de nitrogênio, mas também de P, enxofre e potássio, induz a formação de aerênquima em raízes de milho e ou de feijão (BOURANIS et al., 2003; FAN et al., 2003; VISSER; VOESENEK, 2004).

O aumento do transporte de oxigênio é uma importante função da formação de aerênquima em solos inundados, nos quais a baixa disponibilidade

desse gás pode limitar a respiração radicular (JACKSON; ARMSTRONG, 1999). Entretanto, tem sido proposto que a formação de aerênquima pela lise celular no córtex radicular seja uma adaptação à baixa disponibilidade de nutriente por meio da redução dos custos metabólicos para aumentar a aquisição do elemento deficiente (LYNCH; BROWN, 2008). No caso do P, Postma e Lynch (2011) confirmaram a hipótese de que o aerênquima é uma característica adaptativa para a aquisição de P pela remobilização do nutriente presente nas células do córtex que sofreram lise. O benefício da formação dessa estrutura nas raízes de plantas cultivadas sob baixa disponibilidade de P é maior para o milho que para o feijão, já que o milho é mais sensível à baixa disponibilidade de P (FAN et al., 2003; SIYIANNIS et al., 2011).

A formação de aerênquima depende de muitos fatores, incluindo fatores genéticos, exógenos (ambientais) e sinais endógenos. Como resultado, o aerênquima pode diferir entre e dentro das classes de raiz da mesma planta, bem como ao longo do comprimento de um segmento radicular (BOURANIS et al., 2006; BURTON, 2010; LENOCHOVÁ; SOUKUP; VOTRUBOVA, 2009).

A formação de aerênquima em plantas de feijão ou de milho mantidas sob estresse de P é uma resposta adaptativa positiva relacionada à baixa disponibilidade de P no meio. Essa adaptação apresenta variação intraespecífica e está relacionada com a diminuição da taxa respiratória radicular e, conseqüentemente, com o decréscimo no requerimento de P nesses locais. Ocorre, dessa forma, um aumento da eficiência metabólica para o maior crescimento radicular e exploração do solo (FAN et al., 2003).

## REFERÊNCIAS

ANUÁRIO da agricultura brasileira. São Paulo: FNP Consultoria, 2010. 266 p.

ATKINSON, D. Influence of root system morphology and development on the need for fertilizers and the efficiency of use. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAKI, U. (Ed.). **Plant roots: the hidden half**. New York: M. Dekker, 1991. p. 411-451.

BEDIN, I. et al. Fertilizantes fosfatados e produção da soja em solos com diferentes capacidades tampão de fosfato. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 27, n. 4, p. 639-646, jul./ago. 2003.

BORCH, K. et al. Ethylene: a regulator of root architectural responses to soil phosphorus availability. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 22, n. 4, p. 425-431, 1999.

BOURANIS, D. L. et al. Aerenchyma formation in roots of maize during sulphate starvation. **Planta**, New York, v. 217, n. 3, p. 382-391, July 2003.

\_\_\_\_\_. Dynamics of aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize. **Annals of Botany**, London, v. 97, n. 5, p. 695-704, Feb. 2006.

BRÜCK, H. H.; BECKER, H. C.; SATTELMACHER, B. Phosphate efficiencies of two maize inbred lines. In: KUTSCHERA, L. et al. (Ed.). **Root ecology and its practical applications**. 3<sup>rd</sup> ed. New York: ISRR, 1992. p. 193-196.

BURTON, A. L. **Phenotypic evaluation and genetic basis of anatomical and architectural root traits in the genus Zea**. 2010. 239 p. Thesis (Ph.D. in Horticulture) - The Pennsylvania State University, College Park, 2010.

EISSENSTAT, D. M. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. **Journal of Plant Nutrition**, Monticello, v. 15, n. 6, p. 763-782, Dec. 1992.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Sistemas de produção**. Brasília, 2007. Disponível em: <<http://www.cnpms.embrapa.br/publicacoes/sorgo/index.htm>>. Acesso em: 10 nov. 2008.

EMPRESA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA DO RIO GRANDE DO NORTE. **O sorgo**. Disponível em: <<http://www.emparn.rn.gov.br/links/publicacoes/folders/sorgo.pdf>>. Acesso em: 2 dez. 2008.

FAGERIA, N. K.; BALIGAR, V. C.; LI, Y. C. The role of nutrient efficient plants in improving crop yields in the twenty first century. **Journal of Plant Nutrition**, Monticello, v. 31, n. 6, p. 1121-1157, Dec. 2008.

FAN, M. et al. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 30, n. 1, p. 1-14, Mar. 2003.

FAQUIM, V. **Nutrição mineral de plantas**. Lavras: UFLA/FAEPE, 2005. 100 p.

FURTINI NETO, A. E. et al. **Fertilidade do solo**. Lavras: UFLA/FAEPE, 2001. 261 p.

GAHOONIA, T. S.; NIELSEN, N. E. Root traits as tools for creating phosphorus efficient crop varieties. **Plant and Soil**, The Hague, v. 260, n. 1, p. 47-57, Feb. 2004.

GATIBONI, L. C. et al. Fósforo da biomassa microbiana e atividade de fosfatases ácidas durante a diminuição do fósforo disponível no solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 8, p. 1085-1091, ago. 2008.

GRANT, C. A. et al. A importância do fósforo no desenvolvimento inicial da planta. **Informações Agronômicas POTAFOS**, Piracicaba, n. 95, p. 1-5, 2001.

HARPER, J. L.; JONES, M.; SACKVILLE-HAMILTON, N. R. The evolution of roots and the problems of analysing their behaviour. In: ATKINSON, D. (Ed.). **Plant root growth: an ecological perspective**. Oxford: Blackwell, 1991. p. 3-22.

HE, C. J. et al. Ethylene biosynthesis during aerenchyma formation in roots of *Zea mays* subjected to mechanical impedance and hypoxia. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 112, n. 4, p. 1679-1685, Dec. 1996.

HILL, J. O. et al. Morphology and response of roots of pasture species to phosphorus and nitrogen nutrition. **Plant and Soil**, The Hague, v. 286, n. 1, p. 7-19, Feb. 2006.

HODGE, A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. **New Phytologist**, Cambridge, v. 162, n. 1, p. 9-24, 2004.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Estatística da produção agrícola**. Disponível em: <<http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/indicadores/agropecuaria/lspa/default.shtm>>. Acesso em: 4 mar. 2012.

JACKSON, M. B.; ARMSTRONG, W. Formation of aerenchyma and the process of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 1, n. 3, p. 274-287, May 1999.

JAIN, A. et al. Molecular mechanisms of plant adaptation to phosphate deficiency. **Plant Breeding Review**, Berlin, v. 29, n. 4, p. 359-419, Mar. 2007.

JOGESWAR, G. et al. High frequency somatic embryogenesis and regeneration in different genotypes of *Sorghum bicolor* L. Moench from immature

inflorescence explants. **Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant**, Wallingford, v. 43, n. 2, p. 159-166, Apr. 2007.

JUNGK, A. Roots hair and acquisition of plant nutrients from soil. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, Tharandt, v. 164, n. 1, p. 121-129, Jan. 2001.

KONINGS, H.; VERSCHUREN, G. Formation of aerenchyma in roots of *Zea mays* in aerated solutions, and its relation to nutrient supply. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 49, n. 2, p. 265-270, Apr. 1980.

LAMBERS, H. et al. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. **Annals of Botany**, London, v. 98, n. 4, p. 693-713, June 2006.

LAMBERS, H.; WERF, A. V. D.; KONINGS, H. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning. In: WEISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **The plant root, the hidden half**. 2<sup>nd</sup> ed. New York: M. Dekker, 1991. p. 229-263.

LENOCHOVÁ, Z.; SOUKUP, A.; VOTRUBOVÁ, O. Aerenchyma formation in maize roots. **Biologia Plantarum**, Copenhagen, v. 53, n. 2, p. 263-270, May 2009.

LEON, J.; SCHWANG, K. U. Description and application of a screening method to determine root morphology traits of cereals cultivars. **Acker und Pflanzenbau und Bodenkunde**, Berlin, v. 169, n. 1, p. 128-134, 1992.

LIMA, J. A. de. **Sorgo**: silagem com bom valor nutritivo. Disponível em: <[http://www.infobibos.com/Artigos/2008\\_4/SilagemSorgo/index.htm](http://www.infobibos.com/Artigos/2008_4/SilagemSorgo/index.htm)>. Acesso em: 9 fev. 2009.

LYNCH, J. P. Roots of the second green revolution. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 55, n. 5, p. 493-512, Aug. 2007.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Root strategies for phosphorus acquisition. In: WHITE, P. J.; HAMMOND, J. P. (Ed.). **The ecophysiology of plant-phosphorus interactions**. Dordrecht: Springer, 2008. p. 83-116.

LYNCH, J. P.; HO, M. D. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and Soil**, The Hague, v. 269, n. 1, p. 45-56, 2005.

MALAVOLTA, E. **Adubos e adubação fosfatada**. São Paulo: Fertilizantes Mitsui, 1985. 61 p.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2<sup>nd</sup> ed. San Diego: Academic, 1995. 889 p.

MATTOSO, C. A. et al. Aspectos de produção e mercado do milho. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 27, n. 233, p. 95-104, jul./ago. 2006.

MAUSETH, J. D. **Plant anatomy**. Menlo Park: The Benjamin Cummings, 1988. 560 p.

MOLLIER, A.; PELLERIN, S. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. **Journal of Experimental Botany**, Columbus, v. 50, n. 3, p. 487-497, June 1999.

MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O. **Microbiologia e bioquímica do solo**. 2. ed. Lavras: UFLA, 2006. 729 p.

NOVAIS, R. F. et al. **Fertilidade do solo**. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2007. 1017 p.

PEREIRA, F. J. et al. Atividade do sistema antioxidante e desenvolvimento de aerênquima em raízes de milho 'Saracura'. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 45, n. 5, p. 450-456, maio 2010.

PERSSON, H. The importance of fine roots in boreal forests. In: \_\_\_\_\_. **Root ecology and its practical applications**. Gumpenstein: IS, 1982. p. 595-608.

POSTMA, J. A.; LYNCH, J. P. Root cortical aerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 156, n. 3, p. 1190-1201, July 2011.

RAGHOTHAMA, K. G.; KARTHIKEYAN, A. S. Phosphate acquisition. **Plant and Soil**, The Hague, v. 274, n. 1, p. 37-49, 2005.

RAIJ, B. van. **Fertilidade do solo e adubação**. Piracicaba: Ceres, 1991. 343 p.

\_\_\_\_\_. **Fertilidade do solo e manejo de nutrientes**. Piracicaba: International Plant Nutrition Institute, 2011. 420 p.

RHEINHEIMER, D. S. et al. Fósforo orgânico do solo. In: SANTOS, G. A. et al. (Org.). **Fundamentos da matéria orgânica do solo: ecossistemas tropicais e subtropicais**. Porto Alegre: Artmed, 2008. v. 2, p. 101-109.

RICHARDS, I. R.; JOHNSTON, A. E. **The effectiveness of different precipitated phosphates as sources of phosphorus for plants**. Disponível em: <<http://www.nhm.ac.uk/mineralogy/phos/2001>>. Acesso em: 1 dez. 2008.

RUNGE-METZGER, A. Closing the cycle: obstacles to efficient P management for improved global security. In: TIESSEN, H. (Ed.). **Phosphorus in the global environment: transfers, cycles and management**. Chichester: J. Wiley, 1995. p. 27-42.

SANTOS, I. P. A. et al. Influência do fósforo, micorriza e nitrogênio no conteúdo de minerais de *Brachiaria brizantha* e *Arachis pintoi* consorciados. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, MG, v. 31, n. 2, p. 605-616, mar./abr. 2002.



SATO, S.; CLEMENTE, T.; DWEIKAT, I. Identification of an elite sorghum genotype with high in vitro performance capacity. **In Vitro Cellular & Developmental Biology**, Wallingford, v. 40, n. 1, p. 57-60, Feb. 2004.

SAWAZAKI, E. Sorgo forrageiro ou misto, sorgo granífero, sorgo vassoura *Sorghum bicolor* L. Moench. In: FALH, J. L. (Ed.). **Instruções agrícolas para as principais culturas econômicas**. 6. ed. Campinas: IAC, 1998. p. 44-49. (Boletim, 200).

SCHUSSLER, E. E.; LONGSTRETH, D. J. Aerenchyma develops by cell lysis in roots and cell separation in leaf petioles in *Sagittaria lancifolia* (Alismaceae). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 83, n. 10, p. 1266-1273, Oct. 1996.

SIYIANNIS, V. F. et al. Comparative spatiotemporal analysis of root aerenchyma formation processes in maize due to sulphate, nitrate or phosphate deprivation. **Protoplasma**, Athens, 2011. In press.

VANCE, C. P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D. L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, Cambridge, v. 157, n. 3, p. 423-447, Mar. 2003.

VISSER, E. J. W.; VOESENEK, L. A. C. J. Acclimation to soil flooding: sensing and signal-transduction. **Plant Soil**, The Hague, v. 254, n. 1, p. 197-214, 2004.

## SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

### ARTIGO 1 VARIAÇÕES GENOTÍPICAS DA MORFOLOGIA RADICULAR DE SORGO CULTIVADO NA PRESENÇA E NA AUSÊNCIA DE FÓSFORO

#### RESUMO

As espécies vegetais, como o sorgo, apresentam mecanismos radiculares que aumentam a aquisição de fósforo (P) do meio onde a disponibilidade do nutriente é baixa. A exploração de genótipos de sorgo mais eficientes na aquisição de P pode resultar em uma maior produtividade a um menor custo. Objetivou-se, com o presente trabalho, avaliar as diferenças na morfologia radicular, relacionadas ao aumento da aquisição de P, entre os genótipos de sorgo cultivados na ausência e na presença de P. Nove genótipos de sorgo, pertencentes ao Programa de Melhoramento de Sorgo da Embrapa Milho e Sorgo, foram cultivados em solução nutritiva, na ausência e na presença de 807  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de P. As raízes foram escaneadas e a morfologia radicular analisada por meio do programa WinRhizo. Houve interação significativa entre os genótipos de sorgo e as concentrações de P para todas as características avaliadas. Observaram-se variabilidade fenotípica e diferença entre os genótipos de sorgo na morfologia radicular. A maioria dos genótipos aumentou o comprimento total radicular e todos reduziram o diâmetro médio radicular, quando cultivados na ausência de P. Na ausência de P, os genótipos desenvolveram maior comprimento, área superficial e volume de raízes muito finas. O genótipo ATF40B, eficiente quanto à produção de grãos em baixa disponibilidade de P, apresentou morfologia radicular mais adaptada ao meio desfavorável a esse nutriente.

Palavras-chave: Aquisição de fósforo. Raiz. WinRhizo. *Sorghum bicolor* L. Moench

## **ARTICLE 1 CHANGES IN ROOT MORPHOLOGY OF SORGHUM GENOTYPES GROWN WITH AND WITHOUT P**

### **ABSTRACT**

Species such as sorghum, develop root mechanisms that increase phosphorus (P) acquisition from the media where the nutrient availability is low. Exploration of P acquisition efficient sorghum genotypes may result in greater productivity at a lower cost. The objective of this study was to evaluate the differences in root morphology, related to P acquisition increase, between sorghum genotypes grown in the absence and presence of P. Nine sorghum genotypes, from Embrapa Maize and Sorghum were grown in nutrient solution in the absence and in the presence of 807  $\mu\text{mol L}^{-1}$  of P. Roots were scanned and analyzed using the root morphology software WinRhizo. There was significant interaction between sorghum genotypes and P concentrations for all traits. There was phenotypic variability and differences among sorghum genotypes in root morphology. Most of the genotypes increased total root length and all reduced root mean diameter when grown in the absence of P. In the absence of P, genotypes developed greater length, surface area and volume of very fine roots. ATF40B genotype, efficient as grain production in low P availability, was the genotype that showed more adapted root morphology to the P unfavorable media.

Keywords: Phosphorus acquisition. Root. WinRhizo. *Sorghum bicolor* L. Moench

## 1 INTRODUÇÃO

O fósforo (P) é um elemento de indiscutível essencialidade para o crescimento e o desenvolvimento das plantas e é componente integral de nucleotídeos do metabolismo energético, ácidos nucleicos e fosfolipídios de membrana (TAIZ; ZEIGER, 2006).

Os solos das regiões tropicais, ricos em óxidos de Fe e Al e com pH ácido, apresentam grande quantidade de sítios de adsorção e tornam-se fortes drenos para o ânion fosfato, competindo com a planta pelo nutriente (NOVAIS; SMITH, 1999). Tal característica confere a esses solos baixa concentração e lenta difusão desse nutriente.

Ainda que fertilizantes fosfatados sejam aplicados, grande parte do P adicionado é adsorvida pelos colóides do solo e torna-se, com o tempo, indisponível para as plantas. Além de os fertilizantes apresentarem baixa eficiência agrônômica, o suprimento mundial de P para a fabricação dos mesmos constitui um recurso natural escasso e não renovável. Exige-se, dessa forma, tanto o aproveitamento consciente das reservas de P quanto a exploração de plantas mais tolerantes e eficientes às condições de baixa disponibilidade de P no meio (ARAÚJO; MACHADO, 2006).

A tolerância ao estresse de P apresentada por algumas plantas é desencadeada pela maior habilidade de aquisição de P do meio e ou pela maior taxa de crescimento das plantas sob baixa concentração interna de P (HILL et al., 2005). As plantas podem desenvolver vários mecanismos de adaptação à baixa disponibilidade de P, como aumento da relação raiz/parte aérea (HILL et al., 2006), modificação da arquitetura radicular para a exploração dos horizontes edáficos mais ricos em P (RUBIO; LYNCH, 2007), aumento do comprimento e densidade dos pêlos radiculares (ZHU; KAEPPLE; LYNCH, 2005), indução

de transportadores de fosfato (RAGOTHAMA, 2005), exsudação de ácidos orgânicos e fosfatases (RAGHOTHAMA, 1999), formação de aerênquima no córtex radicular (FAN et al., 2003; POSTMA; LYNCH, 2011) e alterações na morfologia radicular (HILL et al., 2006; LYNCH; BROWN, 2008; ROCHA et al., 2010; RYSER, 2006).

A morfologia radicular refere-se ao diâmetro, ao comprimento, à área superficial total radicular e à densidade dos tricomas radiculares. Sistemas radiculares mais ramificados e maiores, com área superficial maior e diâmetro radicular menor, são altamente desejáveis para aquisição de P e permitem que as plantas explorem o P do solo de maneira mais efetiva (MARSCHNER, 1995). Mudanças na morfologia radicular em resposta às variações na disponibilidade de P constituem um fator importante na eficiência de aquisição de P por diferentes espécies, como *Phaseolus* sp., *Zea mays* L. (LYNCH; BROWN, 2008) e *Sorghum bicolor* L. Moench (ROCHA et al., 2010).

No estudo de dez espécies de gramíneas e onze de leguminosas, Caradus (1980) verificou que o grupo das gramíneas pareceu ser mais tolerante a baixos teores de P que o grupo das leguminosas. As gramíneas apresentaram o maior comprimento do sistema radicular, raízes mais finas e pêlos radiculares mais longos, além de dividir o P entre raiz e parte aérea na mesma proporção relativa, independentemente do nível do P no solo. Segundo o mesmo autor, a maior eficiência das gramíneas poderia ser explicada por diferenças na morfologia do sistema radicular, na concentração de P no sistema radicular e na absorção de P por unidade de raiz.

A absorção radicular de P é o resultado da interação das características morfológicas e fisiológicas das raízes, da rizosfera e dos fatores edáficos que determinam o fluxo de nutrientes para a interface solo-raiz. Quando a chegada de íons à superfície radicular não é limitante, os fatores fisiológicos podem ser

decisivos para a absorção de P. Entretanto, quando o acesso da raiz ao nutriente é um fator limitante, as características morfológicas podem ser consideradas críticas e a eficiência do mecanismo fisiológico de absorção pode ser de importância secundária (ALVES et al., 2002).

O estudo da morfologia da raiz de genótipos de sorgo, cultivados no solo, mostrou variabilidade genética entre os materiais estudados, ainda que não houvesse interação entre os genótipos e os níveis de P (ROCHA et al., 2010). O comprimento específico e a densidade de tecido radicular podem estar relacionados com a maior eficiência de algumas linhagens de sorgo na produção de grãos sob baixa disponibilidade de P.

O sorgo é o quinto cereal mais importante no mundo (SATO; CLEMENTE; DWEIKAT, 2004) e pode ser utilizado na alimentação humana e na produção de etanol, açúcar, ração e forragem (JOGESWAR et al., 2007; SAWAZAKI, 1998). O sorgo tolera mais as condições adversas do meio, como o déficit ou excesso de água no solo, quando comparado a outros cereais. Entretanto, a fim de reduzir os custos de produção, busca-se o cultivo de genótipos de sorgo mais eficientes quanto à produção de grãos sob baixa disponibilidade de P no meio. Assim, alternativas viáveis para o melhor aproveitamento do P presente no solo, por plantas de sorgo, são o entendimento e a exploração da variabilidade genética disponível para gerar cultivares mais eficientes no uso e ou na aquisição de P.

Objetivou-se, no presente trabalho, avaliar as diferenças na morfologia radicular, relacionadas ao aumento da aquisição de P, entre os genótipos de sorgo cultivados na ausência e na presença de P.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

Utilizaram-se nove linhagens de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) pertencentes ao Programa de Melhoramento de Sorgo da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG. Dentre as nove linhagens, oito foram previamente classificadas quanto à eficiência e à resposta de produtividade de grãos em dois níveis de P no solo (Tabela 1).

Tabela 1 Classificação, quanto à eficiência na produtividade de grãos e quanto à resposta ao P, de nove linhagens de sorgo cultivadas sob dois níveis de fósforo, em canteiros experimentais

<b>Genótipos</b>	<b>Eficiência</b>	<b>Resposta ao P</b>
ATF06B	Ineficiente	Não responsivo
BR001B	Ineficiente	Não responsivo
BR007B	Ineficiente	Responsivo
BR008B	Eficiente	Responsivo
ATF40B	Eficiente	Responsivo
SC283	Eficiente	Não responsivo
BR005B	Eficiente	Intermediário
ATF54B	Eficiente	Responsivo
P9401	Indefinida	Indefinida

Fonte SCHAFFERT et al. (2001)

O experimento foi conduzido em câmara de crescimento, na unidade da Embrapa Milho e Sorgo, em Sete Lagoas, MG. As plantas foram cultivadas sob temperatura diurna de 27 °C e noturna de 20 °C, umidade relativa de 70% e fotoperíodo de 12 horas.

As sementes foram desinfestadas com cloro ativo a 0,25%, por 5 minutos. Em seguida, as sementes foram lavadas em água destilada e colocadas para germinar em rolos de papel de germinação, umedecidos com água destilada, a 28 °C. Quatro dias após a germinação, cinco plântulas de cada genótipo foram selecionadas quanto à uniformidade de tamanho da parte aérea e

comprimento da raiz, para cada repetição. As plântulas foram transplantadas para bandejas contendo 8,5 L de solução nutritiva completa ½ força Hoagland's modificada (LIU et al., 1998), com pH inicial de 6,5 e sob aeração constante. Três bandejas foram utilizadas para cada concentração de P, compondo as três repetições. Após três dias, as plantas passaram a ser cultivadas em solução nutritiva, na ausência e na presença de  $807 \mu\text{mol L}^{-1}$  de P. A solução nutritiva foi trocada a cada três dias, até o término do experimento. Quinze dias após a aplicação do tratamento de P, as plantas foram colhidas e as raízes armazenadas em etanol 70%, até o processamento das análises.

Para as análises, evitando-se a sobreposição, as raízes foram espalhadas em uma cuba de acrílico preenchida por uma lâmina de água destilada. Procedeu-se à captura das imagens utilizando-se um scanner profissional *Epson XL 10000*. As características da morfologia radicular foram avaliadas por meio do programa analisador de imagens *WinRhizo v. 4.0*, Regent Systems, Quebec (Canadá), acoplado ao scanner. Procederam-se as análises segundo Bouma, Nielson e Koutstaal (2000). Determinaram-se as seguintes características: comprimento total de raiz (CTR) (cm), área superficial total de raiz (ATR) ( $\text{cm}^2$ ), diâmetro médio de raiz (DMR) (mm), volume total de raiz (VTR) ( $\text{cm}^3$ ), comprimento de raiz muito fina (CRMF) (cm), comprimento de raiz fina (CRF) (cm), área superficial de raiz muito fina (ARMF) ( $\text{cm}^2$ ), área superficial de raiz fina (ARF) ( $\text{cm}^2$ ), volume de raiz muito fina (VRMF) ( $\text{cm}^3$ ) e volume de raiz fina (VRF) ( $\text{cm}^3$ ). As características de comprimento, área superficial e volume por classes de diâmetro (d) (raízes muito finas,  $d < 0,5 \text{ mm}$  e finas  $0,5 \text{ mm} < d < 2 \text{ mm}$ ) foram determinadas segundo a classificação proposta por Bohm (1979).

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, em esquema fatorial  $2 \times 9$ , sendo 2 (presença e ausência de P)  $\times$  9 (nove genótipos), com três repetições. Os dados foram submetidos à análise de variância ( $P < 0,05$ ) e as



médias comparadas pelo teste de Scott Knott ( $P < 0,05$ ). Utilizou-se o programa estatístico SISVAR (FERREIRA, 1999).

### 3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Houve interação significativa entre os genótipos e a presença ou não de P, para todas as características avaliadas. Infere-se da análise de variância que a disponibilidade de P no meio teve efeito sobre a expressão da morfologia radicular dos genótipos de sorgo. Quando as plantas se desenvolvem em um ambiente desfavorável quanto ao suprimento de nutrientes, as raízes podem reagir a esta adversidade e apresentar alta plasticidade fenotípica (FITTER, 1991; MARSCHNER, 1995). Variações fenotípicas na morfologia radicular surgem em função das condições do ambiente, principalmente dos fatores edáficos. Essas modificações são necessárias para a adaptação das plantas às condições de alta ou baixa disponibilidade de P, uma vez que o P se move do solo para a superfície radicular via difusão (ALVES et al., 1998; CIARELLI et al., 1998).

O comprimento total (CTR), a área superficial total (ATR), o volume total (VTR) e o diâmetro médio (DMR) de raiz são apresentados na Tabela 2. Observa-se que, em ambas as concentrações de P, os genótipos foram separados em grupos, indicando diferença entre os materiais. Marschner (1995) citou a existência de correlação entre alterações na morfologia e fisiologia radicular com diferenças genotípicas quanto à habilidade das plantas em utilizar o P disponível no solo. O CTR, à exceção do genótipo P9401, foi maior na ausência que na presença de P, ainda que essa diferença não tenha sido significativa para todos os genótipos. Os resultados são consistentes com outros trabalhos que mostram que um grande CTR é importante na aquisição de nutrientes sob

condição de baixa disponibilidade dos elementos (BARBER; SILBERBUSH, 1984; CALDWELL; MANWARING; DURHAM, 1991; CALDWELL; MANWARING; JACKSON, 1991; RYSER; LAMBERS, 1995).

O genótipo BR005B se manteve com o menor CTR, enquanto o BR008B se manteve no grupo do maior CTR, em ambas as concentrações de P. Dentre todos os genótipos, o ATF40B apresentou o maior incremento (52%) no CTR, quando cultivado na ausência de P. Diferenças na morfologia e na fisiologia radicular entre genótipos de milho foram relacionadas com o acúmulo de P pelas plantas cultivadas tanto em solução nutritiva quanto no solo. Genótipos com o sistema radicular maior também apresentaram maior produção de massa seca da raiz e parte aérea (CIARELLI et al., 1998; MACHADO; FURLANI, 2004). Dessa forma, no presente trabalho, os genótipos BR007B (ineficiente) e BR008B e ATF40B (eficientes), que apresentaram o maior CTR em baixo P, podem apresentar maior vantagem na aquisição de P, em baixa concentração do nutriente no meio, quando comparados aos demais genótipos.

A resposta dos genótipos à disponibilidade de P foi semelhante para a ATR, VTR e DMR. Os valores das três características decresceram na menor concentração de P para todos os genótipos, salvo algumas exceções. A ATR foi semelhante entre as concentrações para o BR007B e SC283 e maior para o ATF40B, na ausência de P. O VTR do ATF40B e SC283 foi igual para ambas as concentrações de P. O BR005B se manteve no grupo dos menores valores e o BR008B e ATF06B no grupo dos maiores valores de ATR e VTR. Sob baixa disponibilidade de P, é um benefício para as plantas o desenvolvimento de um sistema radicular com o CTR, ATR e VTR maiores e DMR menor. Como a taxa de difusão do P no solo é muito lenta, é necessário o aumento do contato entre a raiz e o P do meio e o aumento do volume de solo explorado.

A área superficial de raízes de milho cultivado no solo apresentou correlação positiva com a produção de massa seca das raízes e da parte aérea no período de floração (SCHENK; BARBER, 1980). Por outro lado, nenhuma diferença estatística na área superficial e no diâmetro médio de raiz entre genótipos de milho cultivados em solução nutritiva foi observada por Machado e Furlani (2004). Segundo os mesmos autores, a morfologia radicular dos genótipos estudados se diferenciou apenas quanto ao comprimento de raiz.

Todos os genótipos, quando cultivados na ausência de P, reduziram o DMR e não apresentaram diferença estatística entre si. Resultado semelhante foi observado por Rocha et al. (2010), em um experimento com os mesmos genótipos de sorgo, cultivados no solo. Hill et al. (2006) também observaram que o DMR de algumas forrageiras foi menor nas plantas cultivadas na ausência do que na presença de P. O DMR é uma característica relacionada à aquisição de nutrientes. Raízes com diâmetro menor podem explorar um maior volume de solo por unidade de área superficial radicular (GAHOONIA; NIELSEN, 2004). Entretanto, o DMR pode ser menos importante na aquisição de P que o CTR (CASPER; JACKSON, 1997; SCHROEDER; JANOS, 2005).

As raízes finas (até 95% do comprimento total radicular) são de grande importância na absorção de água e de nutrientes para o crescimento e o desenvolvimento das plantas (BHÖM, 1979). As raízes grossas (diâmetro >2 mm), por sua vez, estão ligadas ao suporte e à ancoragem da planta e absorvem pequenas quantidades de água e nutrientes (WILCOX et al., 2004).

CRMF, CRF, ARMF, ARF, VRMF e VRF estão apresentados na Tabela 3. Semelhantemente a CTR, ATR e VTR, o genótipo BR005B (eficiente) se manteve sempre com os menores valores e os genótipos ATF40B e BR008B (eficiente), além de BR007B e BR001B (ineficientes), apresentaram os maiores

Tabela 2 Características da morfologia radicular de nove genótipos de sorgo cultivados em solução nutritiva na ausência ( $0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) e na presença ( $807 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) de P

Genótipos	Características <sup>(1)</sup>															
	CTR				ATR				VTR				DMR			
	Ausência		Presença		Ausência		Presença		Ausência		Presença		Ausência		Presença	
ATF06B	946,42	Ba	902,67	Ba	117,17	Ab	212,83	Aa	1,16	Ab	3,45	Aa	0,38	Ab	0,74	Aa
BR001B	1080,43	Ba	795,42	Bb	138,93	Ab	170,76	Ba	1,43	Ab	2,94	Aa	0,41	Ab	0,75	Aa
BR007B	1167,58	Aa	783,61	Bb	144,62	Aa	137,13	Ca	1,43	Ab	1,94	Ca	0,39	Ab	0,61	Ba
BR008B	1178,28	Aa	1103,71	Aa	140,82	Ab	189,78	Aa	1,36	Ab	3,07	Aa	0,36	Ab	0,65	Ba
ATF40B	1248,98	Aa	594,00	Cb	156,47	Aa	97,33	Db	1,29	Aa	1,40	Da	0,43	Ab	0,63	Ba
SC283	854,25	Ca	493,67	Db	108,46	Ba	94,73	Da	1,03	Aa	1,46	Da	0,38	Ab	0,63	Ba
BR005B	517,81	Da	424,41	Da	57,02	Cb	97,26	Da	0,50	Bb	1,27	Da	0,35	Ab	0,44	Ca
ATF54B	792,42	Ca	673,00	Ca	90,72	Bb	127,48	Ca	1,00	Ab	1,95	Ca	0,40	Ab	0,54	Ca
P9401	670,43	Db	834,76	Ba	95,43	Bb	161,03	Ba	1,13	Ab	2,53	Ba	0,44	Ab	0,64	Ba

<sup>(1)</sup> CTR (comprimento total de raiz, cm), ATR (área superficial total de raiz,  $\text{cm}^2$ ), VTR (volume total de raiz,  $\text{cm}^3$ ) e DMR (diâmetro médio de raiz, mm)

Médias seguidas por letras maiúsculas na coluna (comparação entre genótipos dentro de cada concentração de P) e minúsculas na linha (comparação entre concentrações de P dentro de cada genótipo) iguais não diferem estatisticamente entre si (Scott-Knott, 5%)

valores para CRMF, CRF, ARMF, ARF, VRMF e VRF, na ausência de P. Quando cultivado na ausência de P, o ATF40B, eficiente, foi o único genótipo que apresentou incremento em todas as características por classe de diâmetro.

Espécies de gramíneas com raízes mais finas e longas apresentaram menor requerimento externo de P para o máximo crescimento, quando comparadas com outras gramíneas com raízes menores e mais grossas (HILL et al., 2006). Os genótipos de sorgo que aumentaram o comprimento, a área superficial e o volume radicular das raízes muito finas e ou finas podem ter vantagem adaptativa em ambiente de baixa disponibilidade de P. O investimento eficiente do carbono no sistema de raízes finas é característica das espécies de crescimento rápido e cultivadas em ambiente deficiente em nutrientes (HODGE, 2004). Possivelmente, essas espécies são os melhores competidores pelos nutrientes disponíveis no solo (TILMAN, 1994). De acordo com Nielsen e Barber (1978), em adição na melhora das características de absorção, os sistemas radiculares mais finos têm uma arquitetura mais favorável para a absorção dos nutrientes pouco móveis no solo.

Medições da biomassa das raízes não são, necessariamente, um indicativo do potencial de aquisição de P pelas plantas. Alterações na morfologia radicular podem ocorrer sem que haja variações na biomassa radicular (HODGE, 2004). Enquanto a biomassa radicular está associada ao custo da construção e manutenção, o comprimento das raízes determina a capacidade de adquirir água e nutrientes (BOUMA; NIELSON; KOUTSTAAL, 2000).

Tabela 3 Características da morfologia radicular por classe de diâmetro de nove genótipos de sorgo cultivados em solução nutritiva, na ausência ( $0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) e na presença ( $807 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) de P

Genótipos	[P] ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ )	Características <sup>(1)</sup>											
		CRMF		CRF		ARMF		ARF		VRMF		VRF	
ATF06B	Ausência	761,87	Ba	173,95	Bb	46,92	Aa	45,86	Bb	0,309	Aa	1,12	Bb
	Presença	538,27	Bb	232,47	Aa	33,27	Bb	62,82	Aa	0,221	Ab	1,75	Aa
BR001B	Ausência	825,48	Ba	244,07	Aa	47,53	Aa	66,24	Aa	0,292	Aa	1,63	Aa
	Presença	555,64	Bb	198,44	Bb	32,45	Bb	61,73	Aa	0,209	Ab	1,76	Aa
BR007B	Ausência	865,50	Ba	241,48	Aa	52,03	Aa	63,47	Aa	0,326	Aa	1,53	Aa
	Presença	643,17	Bb	172,58	Cb	34,08	Bb	50,06	Ba	0,219	Ab	1,34	Ba
BR008B	Ausência	944,38	Aa	237,41	Aa	54,51	Aa	58,60	Aa	0,371	Aa	1,42	Ab
	Presença	792,00	Ab	260,30	Aa	46,30	Aa	68,25	Aa	0,253	Ab	1,90	Aa
ATF40B	Ausência	992,46	Aa	240,91	Aa	52,94	Aa	58,89	Aa	0,346	Aa	1,48	Aa
	Presença	440,64	Cb	130,53	Db	25,61	Cb	38,45	Bb	0,164	Bb	1,05	Bb
SC283	Ausência	741,06	Ba	154,67	Ba	42,11	Aa	41,61	Ba	0,265	Aa	1,04	Ba
	Presença	368,37	Cb	107,80	Db	24,19	Cb	30,75	Ba	0,129	Bb	0,82	Ba
BR005B	Ausência	426,58	Da	88,41	Cb	25,54	Ba	22,21	Ca	0,164	Ba	0,51	Cb
	Presença	314,25	Ca	122,10	Da	23,04	Ca	35,39	Ba	0,150	Ba	0,95	Ba
ATF54B	Ausência	633,05	Ca	136,00	Ba	34,66	Ba	36,42	Ba	0,238	Ba	0,91	Bb
	Presença	491,34	Ca	152,97	Ca	30,14	Ca	44,62	Ba	0,161	Bb	0,98	Ba
P9401	Ausência	589,51	Ca	166,23	Bb	30,00	Ba	47,49	Ba	0,190	Ba	1,24	Ab
	Presença	581,08	Ba	212,00	Ba	36,66	Ba	59,08	Aa	0,241	Aa	1,82	Aa

<sup>(1)</sup> CRMF (comprimento de raiz muito fina, cm); CRF (comprimento de raiz fina, cm); ARMF (área de raiz muito fina,  $\text{cm}^2$ ); ARF (área de raiz fina,  $\text{cm}^2$ ); VRMF (volume de raiz muito fina,  $\text{cm}^3$ ); VRF (volume de raiz fina,  $\text{cm}^3$ )

Médias seguidas por letras maiúsculas (comparação entre enótipos dentro de cada concentração de P) e minúsculas (comparação entre concentrações de P dentro de cada genótipo) iguais não diferem estatisticamente entre si (Scott-Knott, 5%)

#### 4 CONCLUSÕES

Houve diferença na morfologia radicular entre os genótipos de sorgo estudados, tanto na presença quanto na ausência de P.

O genótipo ATF40B, eficiente, apresentou uma morfologia radicular mais adaptada para a aquisição de P em ambiente desfavorável a esse nutriente.

#### REFERÊNCIAS

ALVES, V. M. C. et al. Cinética e translocação de fósforo em híbridos de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 33, n. 7, p. 1047-1052, July 1998.

\_\_\_\_\_. Cinética de absorção de fósforo e crescimento do sistema radicular de genótipos de milho contrastantes para eficiência a fósforo. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 1, n. 1, p. 85-92, 2002.

ARAÚJO, P. A.; MACHADO, C. T. T. Fósforo. In: FERNANDES, M. S. (Ed.). **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 253-280.

BARBER, S. A.; SILBERBUSH, M. Plant root morphology and nutrient uptake. In: KRAL, D. M. (Ed.). **Roots, nutrient and water influx, and plant growth: proceedings of a symposium**. Madison: American Society of Agronomy, 1984. p. 65-87.

BHOM, W. **Methods of studying root systems**. New York: Springer-Verlag, 1979. 189 p.

BOUMA, T. J.; NIELSON, K. L.; KOUTSTAAL, B. A. S. Sample preparation and scanning protocol for computerized analysis of root length and diameter. **Plant and Soil**, The Hague, v. 218, n. 1, p. 185-196, 2000.

CALDWELL, M. M.; MANWARING, J. H.; DURHAM, S. L. The microscale distribution of neighbouring plant roots in fertile soil microsites. **Functional Ecology**, Oxford, v. 5, n. 6, p. 765-772, Dec. 1991.

CALDWELL, M. M.; MANWARING, J. H.; JACKSON, R. B. Exploitation of phosphate from fertile soil microsites by three Great Basin perennials when in competition. **Functional Ecology**, Oxford, v. 5, n. 6, p. 757-764, Dec. 1991.

CARADUS, J. R. Distinguishing between grass and legume species for efficiency of phosphorus use. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, Wellington, v. 23, n. 1, p. 75-81, Mar. 1980.

CASPER, B. B.; JACKSON, R. B. Plant competition underground. **Annual Review Ecology and Systematic**, Palo Alto, v. 28, p. 545-570, Sept. 1997.

CIARELLI, D. M. et al. Genetic variation among maize genotypes for phosphorus-uptake and phosphorus-use efficiency in nutrient solution. **Journal of Plant Nutrition**, Monticello, v. 21, n. 10, p. 2219-2229, Oct. 1998.

FAN, M. et al. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 30, n. 5, p. 493-506, June 2003.

FERREIRA, D. F. **SISVAR 4.3**: sistema de análises estatísticas. Lavras: UFLA, 1999. Software.

FITTER, A. H. Characteristics and functions of root systems. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **Plant roots: the hidden half**. New York: M. Dekker, 1991. p. 3-25.

GAHOONIA, T. S.; NIELSEN, N. E. Root traits as tools for creating phosphorus: efficient crop varieties. **Plant and Soil**, The Hague, v. 260, n. 1, p. 47-57, 2004.



HILL, J. O. et al. Morphology and response of roots of pasture species to phosphorus and nitrogen nutrition. **Plant and Soil**, The Hague, v. 286, n. 1, p. 7-19, 2006.

\_\_\_\_\_. The phosphorus and nitrogen requirements of temperate pasture species and their influence on grassland botanical composition. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, v. 56, n. 10, p. 1027-1039, Oct. 2005.

HODGE, A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. **New Phytologist**, Cambridge, v. 162, n. 1, p. 9-24, Apr. 2004.

JOGESWAR, G. et al. High frequency somatic embryogenesis and regeneration in different genotypes of *Sorghum bicolor* L. Moench from immature inflorescence explants. **Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant**, Wallingford, v. 43, n. 1, p. 159-166, Feb. 2007.

LIU, C. et al. Tomato phosphate transporter genes are differentially regulated in plant tissue by phosphorus. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 116, n. 1, p. 91-99, Feb. 1998.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. B. Root strategies for phosphorus acquisition. In: WHITE, P. J.; HAMMOND, J. P. (Ed.). **The ecophysiology of plant-phosphorus interactions**. New York: Springer, 2008. p. 83-116.

MACHADO, C. T. T.; FURLANI, A. M. C. Kinetics of phosphorus uptake and root morphology of local and improved varieties of maize. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 61, n. 1, p. 69-76, 2004.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition in plants**. San Diego: Academic, 1995. 889 p.

NIELSEN, N. E.; BARBER, S. A. Differences among genotypes of corn in the kinetics of P uptake. **Agronomy Journal**, Madison, v. 70, p. 695-698, 1978.

NOVAIS, R. F.; SMYTH, T. J. **Fósforo em solo e planta em condições tropicais**. Viçosa, MG: UFV, 1999. 399 p.

POSTMA, J. A.; LYNCH, J. P. Theoretical evidence for the functional benefit of root cortical aerenchyma in soils with low phosphorus availability. **Annals of Botany**, London, v. 107, n. 5, p. 1-13, 2011.

RAGHOTHAMA, K. G. Phosphate acquisition. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 50, p. 665-693, Sept. 1999.

RAGHOTHAMA, K. G. Phosphorus and plant nutrition: an overview. In: SIMS, J. T.; SHARPLEY, A. N. (Ed.). **Phosphorus: agriculture and the environment**. Madison: ASA; CSSA; SSSA, 2005. p. 355-378.

ROCHA, M. C. et al. Caracterização da morfologia radicular de genótipos contrastantes de sorgo em baixo e alto níveis de fósforo. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 9, n. 1, p. 65-78, 2010.

RUBIO, G.; LYNCH, J. P. Compensation among root classes in *Phaseolus vulgaris* L. **Plant and Soil**, The Hague, v. 290, n. 1/2, p. 307-321, 2007.

RYSER, P. The mysterious root length. **Plant and Soil**, The Hague, v. 286, n. 1, p. 1-6, 2006.

RYSER, P.; LAMBERS, H. Root and leaf attributes accounting for the performance of fast-and slow-growing grasses at different nutrient supply. **Plant and Soil**, The Hague, v. 170, n. 2, p. 251-265, 1995.

SATO, S.; CLEMENTE, T.; DWEIKAT, I. Identification of an elite sorghum genotype with high in vitro performance capacity. **In Vitro Cellular & Development Biology**, Wallingford, v. 40, n. 1, p. 57-60, Mar. 2004.

SAWAZAKI, E. Sorgo forrageiro ou misto, sorgo granífero, sorgo vassoura *Sorghum bicolor* L. Moench. In: FALH, J. L. (Ed.). **Instruções agrícolas para as principais culturas econômicas**. 6. ed. Campinas: IAC, 1998. p. 44-49. (Boletim, 200).

SCHAFFERT, R. E. et al. Genetic variability in sorghum for P efficiency and responsiveness. In: INTERNATIONAL PLANT NUTRITION COLLOQUIUM, 1., 2001, Dordrecht. **Proceedings...** Dordrecht: Kluwer, 2001. p. 72-73.

SCHENK, M. K.; BARBER, S. A. Potassium and phosphorus uptake by corn genotypes grown in the field as influenced by root characteristics. **Plant and Soil**, The Hague, v. 54, n. 1, p. 65-76, 1980.

SCHROEDER, M. S.; JANOS, D. P. Plant growth, phosphorus nutrition, and root morphological responses to arbuscular mycorrhizas, phosphorus fertilization, and intraspecific density. **Mycorrhiza**, Berlin, v. 15, n. 3, p. 203-216, Aug. 2005.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Assimilação de nutrientes minerais. In: \_\_\_\_\_. **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2006. p. 285-308.

TILMAN, D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. **Ecology**, Durham, v. 75, n. 1, p. 2-16, Feb. 1994.

WILCOX, C. S. et al. Fine root growth dynamics of four Mojave Desert shrubs as related to soil moisture and microsite. **Journal of Arid Environments**, London, v. 56, n. 1, p. 129-148, Mar. 2004.

ZHU, J.; KAEPLER, S. M.; LYNCH, J. P. Mapping of QTL controlling root hair length in maize (*Zea mays* L.) under phosphorus deficiency. **Plant and Soil**, The Hague, v. 270, n. 1/2, p. 299-310, 2005.

## **ARTIGO 2 ANATOMIA RADICULAR DE GENÓTIPOS DE SORGO CULTIVADOS EM SOLUÇÃO NUTRITIVA NA PRESENÇA E NA AUSÊNCIA DE FÓSFORO**

### **RESUMO**

O fósforo (P) é o nutriente que mais limita a produção agrícola em solos das regiões tropicais, devido à grande adsorção pelos oxidróxidos de Fe e Al presentes nesses solos, particularmente os mais argilosos. Diversas modificações radiculares que maximizam a aquisição de P já foram observadas em algumas espécies de plantas. Com o objetivo de avaliar as modificações anatômicas radiculares de sorgo em função da disponibilidade de P, nove genótipos dessa espécie foram cultivados em solução nutritiva, na ausência e na presença de  $807 \mu\text{mol L}^{-1}$  de P. O experimento foi conduzido em câmara de crescimento na Embrapa Milho e Sorgo. As plantas foram cultivadas na ausência e na presença de P por 15 dias, quando, então, procedeu-se à colheita das mesmas. As raízes foram fixadas em solução de formaldeído, ácido acético e etanol 70% e preservadas em etanol 70%, até a análise das amostras. Procederam-se as análises no Laboratório de Anatomia Vegetal do Departamento de Biologia/Anatomia Vegetal na Universidade Federal de Lavras. Fragmentos radiculares foram cortados transversalmente e as secções foram coradas e fotografadas. As imagens obtidas foram utilizadas para as medições das características anatômicas. Houve diferença entre os genótipos de sorgo em todas as características avaliadas. Os genótipos ATF40B e BR005B, eficientes quanto à produção de grãos em solo com baixa disponibilidade de P, apresentaram as maiores porcentagens de aerênquima no córtex radicular. O genótipo ATF40B, em ambas as disponibilidades de P, apresentou a maior porcentagem do cilindro vascular e a menor porcentagem do córtex em relação à área total da raiz. Na ausência de P, foram observados, no genótipo ATF40B, vasos de xilema com maior diâmetro e em maior número.

Palavras-chave: Nutriente deficiente. Raiz. Características anatômicas. *Sorghum bicolor* L. Moench

## ARTICLE 2 ROOT ANATOMY OF SORGHUM GENOTYPES GROWN IN NUTRIENT SOLUTION WITH AND WITHOUT PHOSPHORUS

### ABSTRACT

Phosphorus (P) is the nutrient that most limits crop production in soils of tropical regions, due to the large adsorption with Fe and Al oxihydroxides present in these soils, particularly the clay soils. Several root modifications to increase P acquisition has been observed in some plant species. In order to evaluate sorghum root anatomical changes depending on the external availability of P, nine genotypes of this species were grown in nutrient solution in the absence and presence of  $807 \mu\text{mol L}^{-1}$  of P. The experiment was carried out in a growth chamber at Embrapa Maize and Sorghum. Plants were grown with two concentrations of P for 15 days, when plant harvest was proceeded. Roots were fixed in formaldehyde, acetic acid and 70% ethanol solution and preserved in 70% ethanol until samples analysis. The analyzes were made in the Laboratory of Plant Anatomy, Department of Plant Biology/Plant Anatomy at the Federal University of Lavras. Root fragments were cut transversely and sections were stained and photographed. Images were used to measurements of anatomical characteristics. There was difference among sorghum genotypes in all traits. ATF40B and BR005B genotypes, efficient to grain yield in soil with low P availability, showed the highest percentage of root cortex aerenchyma. The ATF40B genotype, in both P availability, had the highest percentage of the vascular cylinder and the lowest percentage of the cortex in relation to the total root area. In the absence of P, ATF40B genotype showed xylem vessels with larger diameter and greater number.

Keywords: Nutrient deficient. Root. Anatomical traits. *Sorghum bicolor* L. Moench

## 1 INTRODUÇÃO

*Sorghum bicolor* L. Moench é o quinto cereal mais consumido do mundo (SATO; CLEMENTE; DWEIKAT, 2004) e pode ser utilizado tanto na alimentação humana quanto na nutrição animal. O sorgo pode ser cultivado sob diversas condições edáficas. No Brasil, grande parte do plantio desse cereal ocorre nos solos do cerrado, onde a baixa disponibilidade de fósforo (P) é um fator limitante à produção agrícola.

A baixa concentração de P na solução do solo ocorre pela forte adsorção do íon fosfato aos oxidróxidos de Fe e Al presentes nos solos altamente intemperizados (MARSCHNER, 1995; NOVAIS; SMYTH, 1999), o que permite, no máximo, de 2 a 10  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de P disponíveis na solução do solo (VANCE; UHDE-STONE; ALLAN, 2003). A adição de adubos fosfatados no solo não é a solução mais econômica nem tampouco sustentável para garantir uma adequada nutrição de P às plantas. De 80% a 90%, aproximadamente, do P adicionado como fertilizante é fortemente adsorvido pelas partículas do solo e se torna indisponível para as plantas (LAMBERS et al., 2006). A solução alternativa mais viável para tal problema é a seleção de genótipos mais eficientes no uso ou na aquisição de P (GOOD; SHRAWAT; MUENCH, 2004).

As plantas desenvolvem diversas modificações radiculares, como a formação de aerênquima, a fim de otimizarem a aquisição de P do solo (LYNCH, 2007). O aerênquima é formado por espaços preenchidos por ar no córtex da raiz, formados pela morte ou pela separação das células parenquimáticas (EVANS, 2003). Além da adaptação da planta à hipoxia (SOUZA et al., 2009), o aerênquima também ocorre como resposta à baixa disponibilidade de P, nitrogênio, enxofre e potássio (BOURANIS et al., 2006; POSTMA; LYNCH, 2011a, 2011b). A função do aerênquima no âmbito de uma

variedade de estresses edáficos é a redução do custo metabólico para a exploração do solo (LYNCH; BROWN, 2008). A formação dessa estrutura em raízes de milho e feijão reduziu o conteúdo de P e a respiração radicular das plantas sob estresse de P (FAN et al., 2003; POSTMA; LYNCH, 2011a, 2011b).

Outras características anatômicas, além do aerênquima, também podem ser modificadas com o meio de cultivo. Dentre essas características, incluem-se a área total da seção transversal, do cilindro vascular e do córtex e o número e o diâmetro dos vasos do xilema (GRZESIAK et al., 1999; UGA; OKUMA; YANO, 2008; SOUZA et al., 2009). As modificações anatômicas refletem na respiração radicular, na condutividade hidráulica nos vasos do xilema e na distância percorrida radialmente pela água e pelos nutrientes, desde a epiderme até o xilema (FAN et al., 2007; ZHU; BROWN; LYNCH, 2010).

Diante do exposto, objetivou-se, no presente trabalho, estudar as modificações da anatomia radicular, com ênfase no desenvolvimento de aerênquima, de genótipos de sorgo cultivados na ausência e na presença de P.

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

Utilizaram-se nove genótipos de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) pertencentes ao Programa de Melhoramento de Sorgo da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG. Dentre os materiais genéticos estudados, oito foram previamente classificados quanto à eficiência na produtividade de grãos em dois níveis de P no solo (SCHAFFERT et al., 2001), Tabela 1.

O experimento foi conduzido em câmara de crescimento na unidade da Embrapa Milho e Sorgo, em Sete Lagoas, MG. As plantas foram cultivadas sob temperatura diurna de 27 °C e noturna de 20 °C, umidade relativa de 70% e fotoperíodo de 12 horas.

Tabela 1 Classificação quanto à eficiência na produtividade de grãos e quanto à resposta ao P de nove linhagens de sorgo cultivadas sob dois níveis de fósforo, em canteiros experimentais

<b>Genótipos</b>	<b>Eficiência</b>	<b>Resposta ao P</b>
ATF06B	Ineficiente	Não responsivo
BR001B	Ineficiente	Não responsivo
BR007B	Ineficiente	Responsivo
BR008B	Eficiente	Responsivo
ATF40B	Eficiente	Responsivo
SC283	Eficiente	Não responsivo
BR005B	Eficiente	Intermediário
ATF54B	Eficiente	Responsivo
P9401	Indefinida	Indefinida

Fonte SCHAFFERT et al. (2001)

As sementes foram desinfestadas com cloro ativo a 0,25%, por 5 minutos. Em seguida, foram lavadas em água destilada e colocadas para germinar em rolos de papel de germinação umedecidos com água destilada, a 28 °C. Quatro dias após a germinação, cinco plântulas de cada genótipo foram selecionadas quanto à uniformidade de tamanho da parte aérea e ao comprimento da raiz, para cada repetição. As plântulas foram transplantadas para bandejas contendo 8,5 L de solução nutritiva completa ½ força Hoagland's modificada (LIU et al., 1998), com pH inicial de 6,5 e sob aeração constante. Três bandejas foram utilizadas para cada concentração de P, compondo as três repetições. Após três dias, as plantas passaram a ser cultivadas em solução nutritiva, na ausência ou na presença de 807  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de P. A solução nutritiva foi trocada a cada três dias, até o término do experimento.

Quinze dias após a aplicação do tratamento de P, as plantas foram colhidas. As raízes foram fixadas em solução de formaldeído, ácido acético e etanol 70% (F.A.A.<sub>70%</sub>), de acordo com Johansen (1940), por 48 horas. Em seguida, foram preservadas em etanol 70%, até a análise das amostras no



Departamento de Biologia/Anatomia Vegetal, na Universidade Federal de Lavras.

Fragmentos radiculares de 1,5 cm da região pilífera das raízes foram cortados transversalmente, utilizando-se um micrótomo de mesa. As secções foram coradas com safrablau (solução de safranina 1% e azul de astra 0,1%) e montadas em lâminas com glicerina a 50% (KRAUS; ARDUIN, 1997). As secções foram fotografadas com a câmera digital Canon A630 acoplada ao microscópio Olympus modelo BX 60. As imagens obtidas foram utilizadas para as medições das características anatômicas, pelo programa de análise de imagem Imagetool (University of Texas Health Science Center). O programa foi calibrado com régua microscópica fotografada nos mesmos aumentos das fotografias. Foram analisados quatro campos de cada característica anatômica, em cada repetição.

As características anatômicas radiculares analisadas foram: proporção ocupada pelo aerênquima no córtex (PA), proporção da área do cilindro vascular em relação à área total da raiz (PCV), proporção da área do córtex em relação à área total da raiz (PC), espessura da epiderme (EP), espessura da endoderme (EEN), número de vasos do xilema (NV), diâmetro dos vasos do xilema (DV), espessura do floema (EF) e índice de vulnerabilidade de Carlquist (IV), razão entre o DV e NV.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, em esquema fatorial 2 x 9, sendo 2 (presença e ausência de P) e 9 (nove genótipos), com três repetições. Os dados foram submetidos à análise de variância ( $P < 0,05$ ) e as médias comparadas pelo teste de Scott-Knott ( $P < 0,05$ ). Utilizou-se o programa estatístico SISVAR (FERREIRA, 1999).

### 3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Houve interação entre genótipos e disponibilidade de P para a anatomia radicular. Na ausência e na presença de P, observou-se diferença entre os genótipos na PA (Tabela 2). A variação genotípica quanto à formação de aerênquima tem sido observada em diferentes espécies (COLMER, 2003; FAN et al., 2003; STRIKER et al., 2007).

Na ausência de P, o genótipo ATF40B (eficiente) destacou-se por apresentar a maior PA (Tabela 2 e Figura 1). Esse mesmo genótipo também apresentou o maior incremento na PA (45%), quando cultivado na ausência de P. O BR005B, também eficiente, apresentou a segunda maior PA sob baixa disponibilidade de P no meio. Os demais genótipos tiveram as menores PA e estas foram semelhantes entre si. Os genótipos ATF40B, BR005B, SC283, BR007B e P9401 aumentaram a PA quando cultivados sob baixa disponibilidade de P, BR008B e BR001B diminuíram e ATF54B e ATF06B não alteraram a PA.

A PA em plantas submetidas a estresse nutricional é variável. Burton (2010) e Fan et al. (2003) relataram a formação máxima de 30 a 40% de PA, em milho cultivado na ausência de P. Em feijão sob deficiência de P, Fan et al. (2003) encontraram 27% de PA. Siyiannis et al. (2011) encontraram, no máximo, de 6%-12% de PA em milho cultivado na ausência de P. Essas variações ocorrem devido às diferenças na idade e na espécie das plantas avaliadas, na classe e na posição da raiz amostrada. No presente trabalho, na ausência de P, os valores de PA variaram de 24,43% a 50,99%, dependendo do genótipo utilizado.

A formação de aerênquima tem sido relatada não apenas relacionada à hipoxia, mas também como uma adaptação das plantas a outros estresses abióticos, incluindo deficiência de P, enxofre, nitrogênio e potássio e seca

(BOURANIS et al., 2006; POSTMA; LYNCH, 2011a, 2011b; ZHU; BROWN; LYNCH, 2010). Essa modificação do córtex é importante para as plantas cultivadas sob estresse edáfico, uma vez que há a substituição de células vivas por espaço preenchido por ar. Dessa forma, há uma economia de carbono na raiz pela redução da respiração de manutenção (POSTMA; LYNCH, 2011b). Além de reduzir o custo de carbono para a manutenção das raízes, a lise das células corticais pode realocar o carbono prefixado e o P para os ápices radiculares.

Postma e Lynch (2011b) demonstraram que a remobilização de P do córtex e a redução da respiração de manutenção podem permitir que as plantas mantenham maiores taxas de crescimento em solos com baixa disponibilidade de P, além de N e K. Um benefício adicional da formação de aerênquima seria reduzir a exigência de P para o crescimento da raiz que, em condições de limitação de P, pode ser tão significativo quanto o custo de carbono para a respiração (KOIDE; GOFF; DICKIE, 2000). O P liberado do tecido cortical pela formação de aerênquima lisígeno seria útil no atendimento às demandas de P para a produção de novas células na zona meristemática da raiz (LYNCH; BROWN, 2008).

No presente trabalho, a maior PA nos genótipos ATF40B e BR005B, na ausência de P, pode estar relacionada com o fato de esses genótipos serem eficientes na produção de grãos sob baixa disponibilidade de P no solo. Os demais genótipos eficientes que apresentaram PA menores, sob a mesma condição, provavelmente desenvolveram outras estratégias que garantam a alta eficiência na produção de grãos em solo deficiente de P.

Todos os genótipos desenvolveram aerênquima sob alta disponibilidade de P, destacando-se BR005B, BR008B e BR001B. Ainda que não haja limitação no meio de cultivo, a formação de aerênquima pode trazer benefícios para a planta. Segundo Postma e Lynch (2011a), a formação de aerênquima reduziu em

13% a concentração mínima de P no solo necessária para manter o crescimento do milho.

Tabela 2 Proporção da área de aerênquima em relação ao córtex (PA), proporção do cilindro vascular em relação à área total de raiz (PCV) e proporção do córtex em relação à área total de raiz (PC) de diferentes genótipos de sorgo cultivados em solução nutritiva na ausência ( $0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) e na presença  $807 \mu\text{mol L}^{-1}$  de P

Genótipos	PA (%)		PCV (%)		PC (%)	
	Ausência	Presença	Ausência	Presença	Ausência	Presença
BR005B	45,21 Ba	37,75 Ab	17,33 Ca	17,40 Ba	82,67 Ba	82,60 Ba
BR008B	27,54 Cb	35,22 Aa	20,48 Ba	18,17 Ba	79,52 Ca	81,83 Ba
ATF40B	50,99 Aa	27,92 Bb	22,55 Aa	22,50 Aa	77,45 Da	77,50 Ca
SC283	31,70 Ca	25,61 Bb	13,48 Db	17,56 Ba	86,52 Aa	82,44 Bb
ATF54B	24,43 Ca	20,92 Ca	14,91 Da	13,33 Ca	85,09 Aa	86,05 Aa
BR007B	26,81 Ca	21,42 Cb	19,53 Ba	19,07 Ba	80,47 Ca	80,93 Ba
BR001B	28,77 Cb	34,64 Aa	19,07 Ba	19,86 Ba	81,49 Ba	80,16 Ba
ATF06B	29,45 Ca	28,55 Ba	23,58 Aa	14,55 Cb	76,42 Db	85,45 Aa
P9401	27,36 Ca	21,21 Cb	16,73 Ca	17,36 Ba	83,27 Ba	82,64 Ba

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna (comparação entre os genótipos dentro da mesma concentração de P) e minúscula na linha (comparação entre as concentrações de P dentro do mesmo genótipo) não diferem estatisticamente entre si, pelo Teste de Scott-Knott ( $p < 0,05$ )

Apesar da grande importância do aerênquima no aumento da eficiência de aquisição de P, esse espaço preenchido por ar no córtex radicular pode diminuir o transporte radial de água e nutrientes na planta (FAN et al., 2007).

Para minimizar a perda na condutividade hidráulica, as plantas podem modificar a anatomia radicular, como alterar o número e a suberização das

células da endoderme e a espessura do córtex radicular (RIEGER; LITVIN, 1999).

No presente trabalho, houve diferença entre os genótipos na PCV e PC (Tabela 2 e Figura 1), principalmente na ausência de P. Entretanto, a disponibilidade externa de P influenciou a expressão dessas duas características apenas em dois genótipos. O ATF06B aumentou a PCV e diminuiu a PC, quando cultivado na ausência de P e o SC283, sob a mesma condição, apresentou resultados opostos ao ATF06B. A proporção relativa da área ocupada pelo cilindro vascular e pelo córtex na seção transversal da raiz pode variar entre genótipos e a posição do segmento radicular amostrado no eixo longitudinal da raiz (JUSTIN; ARMSTRONG, 1987).

O genótipo ATF40B, em ambas as disponibilidades de P, e o ATF06B, na ausência de P, apresentaram as maiores PCV e as menores PC. Quanto menor a PC, menor é a distância percorrida pelo nutriente absorvido da epiderme até os vasos condutores presentes no cilindro vascular. A menor PC apresentada pelo genótipo ATF40B pode ser um mecanismo para manter ou diminuir a perda na condutividade de água e nutrientes, devido à grande PA.

O DV e o NV variaram entre os genótipos e entre as doses de P (Tabela 3). Dentre essas duas variáveis, a maior variabilidade genética ocorreu no DV sob baixa disponibilidade de P. Os genótipos ATF40B e BR007B apresentaram os maiores DV tanto na presença quanto na ausência de P, além do BR005B somente na presença desse nutriente. Já SC283 e ATF06B mantiveram-se no grupo dos genótipos com os menores DV na ausência e na presença de P.

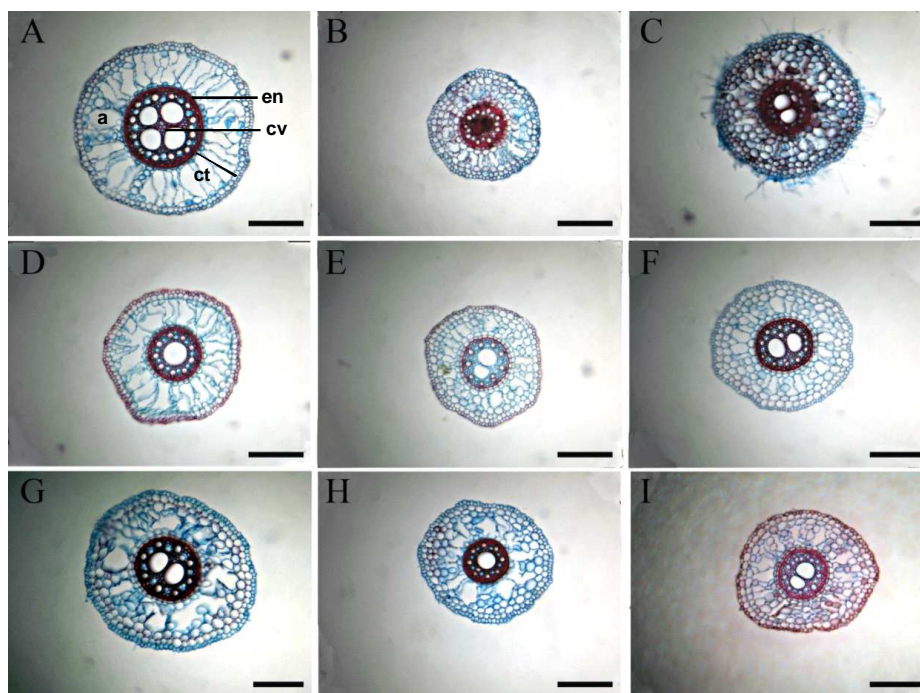


Figura 1 Seções transversais de raízes de sorgo cultivado na ausência de P  
 a: aerênquima; ct: córtex; cv: cilindro vascular; en: endoderme; A = ATF40B; B = ATF54B; C = ATF06B; D = BR005B; E = BR008B; F = BR001B; G = BR007B; H = SC283; I = P9401. A barra corresponde a 200  $\mu$ m

A variação no diâmetro dos vasos do xilema afeta a dinâmica da condutividade de água e nutrientes dentro da raiz (UGA; OKUMO; YANO, 2008). De acordo com a lei de Poiseuille, o fluxo de um líquido incompressível através de um cilindro é proporcional à quarta potência do raio do cilindro. Dessa forma, um pequeno incremento no raio do vaso do xilema poderá elevar exponencialmente a condutividade hidráulica dentro do vaso. Por outro lado, as plantas com menor DV têm maior resistência à perda de água e podem reduzir o risco da cavitação (entrada de bolhas de ar nos vasos do xilema, interrompendo o transporte de água e nutrientes) (BOER; VOLKOV, 2003).

O genótipo ATF40B aumentou o NV, quando cultivado na ausência de P. O aumento no NV está associado à proteção do sistema hidráulico da planta. Essa característica é importante na manutenção da condutividade hidráulica, já que uma eventual interrupção do fluxo nos vasos em cavitação pode ser compensada pelo fluxo nos vasos em perfeito estado (DENARDI; MACHIORI, 2005).

A relação entre DV e NV resulta no Índice de Vulnerabilidade de Carlquist, IV (Tabela 3). Quanto menor o valor do IV, maior será a proteção do sistema de condutividade hidráulica.

O IV nos genótipos de sorgo foi estatisticamente semelhante entre as concentrações de P. Ainda que os genótipos BR007B e P9401 aumentassem o IV na ausência de P, ambos os genótipos continuaram nos mesmos grupos estatísticos; o BR007B com o maior IV e o P9401, com o menor. Observa-se que, apesar de o ATF40B ser semelhante ao BR007B quanto ao DV, ele apresentou menor IV que esse mesmo genótipo. Isso evidencia uma vantagem do ATF40B quanto à manutenção da boa condutividade hidráulica nos vasos do xilema.

A EF foi variável entre os genótipos e entre as disponibilidades de P. Os genótipos BR005B, SC283 e ATF06B reduziram a EF, enquanto o ATF40B e o BR008B aumentaram a EF sob baixa disponibilidade de P. O aumento da EF pode estar relacionado à melhoria do sistema de transporte de fotoassimilados da parte aérea para as raízes. O incremento relativo na alocação de biomassa da parte aérea para as raízes é uma resposta comum nas plantas às concentrações subótimas dos nutrientes no solo (PODIÑO et al., 2009; SARKER; KARMORKER, 2011).

Na ausência de P, os genótipos BR008B e ATF40B aumentaram a EEN (Tabela 4). A endoderme é a camada de células mais interna do córtex, formada

pelo espessamento das paredes celulares. O arranjo dessas células forma um círculo ao redor do sistema vascular. Essa estrutura está diretamente relacionada com a condutividade hidráulica (CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009). A endoderme é uma barreira apoplástica contra o retorno dos íons e da água do cilindro vascular para o córtex (STEUDLE; PETERSON, 1998). Ela permite, assim, que os íons fiquem mais próximos aos vasos do xilema e o transporte dos nutrientes da raiz para a parte aérea seja mais eficiente (CAI et al., 2011). A modificação na EEN apresentada pelos genótipos BR008B e ATF40B, quando cultivados na ausência de P, pode resultar em benefício na condutividade hidráulica dessas plantas.



Tabela 3 Diâmetro dos vasos do xilema (DV), número de vasos de xilema (NV), espessura do floema (EF) e índice de vulnerabilidade de Carlquist (IV) de raízes de diferentes genótipos de sorgo cultivados em solução nutritiva, na ausência ( $0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) e na presença  $807 (\mu\text{mol L}^{-1})$  de P

Genótipos	DV ( $\mu\text{m}$ )		NV		EF ( $\mu\text{m}$ )		IV	
	Ausência	Presença	Ausência	Presença	Ausência	Presença	Ausência	Presença
BR005B	44,26 Ba	44,69 Aa	16,00 Aa	18,00 Ba	55,98 Bb	63,86 Aa	2,83 Ca	2,59 Ca
BR008B	40,85 Ba	36,78 Ba	16,00 Aa	13,00 Ca	51,09 Ba	41,99 Cb	2,58 Ca	2,65 Ca
ATF40B	54,78 Aa	41,60 Ab	15,00 Aa	11,00 Cb	65,91 Aa	54,53 Bb	3,78 Ba	3,37 Ba
SC283	29,10 Db	35,48 Ba	12,00 Bb	17,00 Ba	38,58 Cb	49,93 Ba	2,43 Ca	2,30 Da
ATF54B	35,08 Ca	31,96 Ba	12,00 Ba	12,00 Ca	43,63 Ca	41,21 Ca	2,99 Ca	2,73 Ca
BR007B	53,78 Aa	44,00 Ab	9,00 Ba	10,00 Ca	53,75 Ba	49,26 Ba	5,90 Aa	4,30 Ab
BR001B	36,90 Ba	38,23 Ba	16,00 Ab	21,00 Aa	51,26 Ba	49,22 Ba	2,53 Ca	1,90 Da
ATF06B	30,61 Da	33,38 Ba	16,00 Aa	17,00 Ba	44,46 Cb	52,53 Ba	2,01 Ca	2,17 Da
P9401	40,42 Ba	33,60 Bb	14,00 Aa	17,00 Ba	50,41 Ba	50,08 Ba	2,84 Ca	2,03 Db

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna (comparação entre os genótipos dentro da mesma concentração de P) e minúscula na linha (comparação entre as concentrações de P dentro do mesmo genótipo) não diferem estatisticamente entre si, pelo Teste de Scott-Knott ( $p < 0,05$ )

Tabela 4 Espessura da endoderme (EEN) de diferentes genótipos de sorgo cultivados em solução nutritiva, na ausência ( $0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) e na presença ( $807 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) de P

Genótipos	EEN ( $\mu\text{m}$ )	
	Ausência	Presença
BR005B	18,97 Cb	26,45 Aa
BR008B	26,40 Aa	23,23 Bb
ATF40B	21,80 Ca	18,41 Cb
SC283	16,77 Da	17,93 Ca
ATF54B	21,10 Ca	21,42 Ba
BR007B	27,86 Aa	27,89 Aa
BR001B	20,59 Ca	20,83 Ba
ATF06B	15,49 Db	21,60 Ba
P9401	24,18 Ba	22,22 Ba

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna (comparação entre os genótipos dentro da mesma concentração de P) e minúscula na linha (comparação entre as doses de P dentro do mesmo genótipo) não diferem estatisticamente entre si, pelo Teste de Scott-Knott ( $p < 0,05$ )

#### 4 CONCLUSÕES

Houve diferença entre os genótipos de sorgo, tanto na presença quanto na ausência de P, quanto às características anatômicas radiculares avaliadas.

Os genótipos ATF40B e BR005B apresentaram a maior porcentagem de aerênquima no córtex radicular.

O genótipo ATF40B mostrou-se mais adaptado à baixa disponibilidade externa de P.

## REFERÊNCIAS

- BOER, A. H.; VOLKOV, V. Logistics of water and salt transport through the plant: structure and functioning of the xylem. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 26, n. 1, p. 87-101, Jan. 2003.
- BOURANIS, D. L. et al. Dynamics of aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize. **Annals of Botany**, London, v. 97, n. 5, p. 695-704, May 2006.
- BURTON, A. L. **Phenotypic evaluation and genetic basis of anatomical and architectural root traits in the genus Zea**. 2010. 239 p. Thesis (Ph.D. in Horticulture) - The Pennsylvania State University, University Park, 2010.
- CAI, X. et al. Development of casparian strip in rice cultivars. **Plant Signaling & Behavior**, Elmsford, v. 6, n. 1, p. 59-65, Jan. 2011.
- CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; PAIVA, R. **Histologia vegetal: estrutura e função de órgãos vegetativos**. Lavras: UFLA, 2009. 234 p.
- COLMER, T. D. Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in upland, paddy and deep-water rice (*Oryza sativa* L.). **Annals of Botany**, London, v. 91, n. 2, p. 301-309, Jan. 2003.
- DENARDI, L.; MACHIORI, J. N. C. Anatomia ecológica da madeira de *Blepharocalyx salicifolius* (H. B. K.) Berg. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 15, n. 2, p. 199-127, dez. 2005.
- EVANS, D. E. Aerenchyma formation. **New Phytologist**, Cambridge, v. 161, n. 1, p. 35-49, Feb. 2003.

FAN, M. et al. Aerenchyma formed under phosphorus deficiency contributes to the reduced root hydraulic conductivity in maize roots. **Journal of Integrative Plant Biology**, Beijing, v. 49, n. 5, p. 598-604, May 2007.

\_\_\_\_\_. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 30, n. 1, p. 1-14, Apr. 2003.

GOOD, A. G.; SHRAWAT, A. K.; MUENCH, D. G. Can less yield more?: is reducing nutrient input into the environment compatible with maintaining crop production? **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 9, n. 12, p. 597-605, Dec. 2004.

FERREIRA, D. F. **SISVAR 4.3**: sistema de análises estatísticas. Lavras: UFLA, 1999. Software.

GRZESIAK, S. et al. The impact of limited soil moisture and waterlogging stress conditions on morphological and anatomical root traits in maize (*Zea mays* L.) hybrids of different drought tolerance. **Acta Physiologiae Plantarum**, Pozann, v. 21, n. 3, p. 305-315, Sept. 1999.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. 2<sup>nd</sup> ed. New York: McGraw-Hill, 1940. 300 p.

JUSTIN, S.; ARMSTRONG, W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. **New Phytology**, Cambridge, v. 106, n. 3, p. 465-495, July 1987.

KOIDE, R. T.; GOFF, M. D.; DICKIE, I. A. Component growth efficiencies of mycorrhizal and nonmycorrhizal plants. **New Phytology**, Cambridge, v. 148, n. 2, p. 163-168, 2000.

KRAUS, J. E.; ARDUIM, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica: EDUR, 1997. 221 p.

LAMBERS, H. et al. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. **Annals of Botany**, London, v. 98, n. 4, p. 693-713, Oct. 2006.

LIU, C. et al. Tomato phosphate transporter genes are differentially regulated in plant tissue by phosphorus. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 116, n. 1, p. 91-99, 1998.

LYNCH, J. P. Roots of the second green revolution. **Australian Journal of Botany**, Victoria, v. 55, n. 5, p. 493-512, Aug. 2007.

LYNCH, J.; BROWN, K. Root strategies for phosphorus acquisition: low soil P availability is a primary constraint to plant productivity. In: WHITE, J. P.; HAMMOND, J. P. (Ed.). **The ecophysiology of plant-phosphorus interactions**. New York: Springer, 2008. p. 83-116.

MARSCHNER, H. **Mineral nutritional of higher plants**. 2<sup>nd</sup> ed. Boston: Academic, 1995.

NOVAIS, R. F.; SMYTH, T. J. **Fósforo em solo e planta em condições tropicais**. Viçosa, MG: UFV, 1999. 399 p.

PODIÑO, A. P. et al. Variation among common-bean accessions (*Phaseolus vulgaris* L.) from the Iberian Peninsula for Ns-dependent growth and phosphorus requirement. **Symbiosis**, Philadelphia, v. 47, n. 2, p. 161-174, Apr. 2009.

POSTMA, J. A.; LYNCH, J. P. Root cortical aerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 156, n. 3, p. 1190-1201, July 2011a.

\_\_\_\_\_. Theoretical evidence for the functional benefit of root cortical aerenchyma in soils with low phosphorus availability. **Annals of Botany**, London, v. 107, n. 5, p. 829-841, 2011b.

RIEGER, M.; LITVIN, P. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 50, n. 331, p. 201-209, Feb. 1999.

SARKER, B. C.; KARMOKER, J. L. Effect of phosphorus deficiency on growth and transport of  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$ ,  $NO_3^-$  in lentil seedling (*Lens culinaris* Medik. var. Barismasur-4). **Journal of Biological Science**, Philadelphia, v. 20, n. 1, p.

103-108, Mar. 2011.

SATO, S.; CLEMENTE, T.; DWEIKAT, I. Identification of an elite sorghum genotype with high in vitro performance capacity. **In Vitro Cellular & Development Biology**, Wallingford, v. 40, n. 1, p. 57-60, Mar. 2004.

SCHAFFERT, R. E. et al. Genetic variability in sorghum for P efficiency and responsiveness. In: INTERNATIONAL PLANT NUTRITION COLLOQUIUM, 1., 2001, Dordrecht. **Proceedings...** Dordrecht: Kluwer, 2001. p. 72-73.

SIYIANNIS, V. F. et al. Comparative spatiotemporal analysis of root aerenchyma formation processes in maize due to sulphate, nitrate or phosphate deprivation. **Protoplasma**, Athens, 2011. In press.

SOUZA, T. C. de et al. Morpho-anatomical characterization of root in recurrent selection cycles for flood tolerance of maize (*Zea mays* L.). **Plant Soil and Environment**, Oxford, v. 55, n. 3, p. 504-510, June 2009.

STEUDLE, E.; PETERSON, C. A. How does water get through roots? **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, n. 332, p. 775-788, May 1998.

STRIKER, G. G. et al. Trade-off between root porosity and mechanical strength in species with different types of aerenchyma. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 30, n. 5, p. 580-589, May 2007.

UGA, Y.; OKUNO, K.; YANO, M. QTLs underlying natural variation in stele and xylem structures of rice root. **Breeding Science**, Tokyo, v. 58, n. 1, p. 7-14, Feb. 2008.

VANCE, C. P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D. L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, Oxford, v. 157, n. 3, p. 423-447, Mar. 2003.

ZHU, J.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 33, n. 5, p. 740-749, May 2010.

### **ARTIGO 3 MORFOLOGIA RADICULAR DE MILHO CULTIVADO SOB ALTA E BAIXA DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO**

#### **RESUMO**

Este estudo foi realizado com o objetivo de avaliar as modificações na morfologia radicular entre genótipos de milho cultivados em alta e baixa disponibilidade de fósforo (P). Quatro genótipos de milho de cada uma das populações IBM e OWR foram utilizados. O experimento foi conduzido em casa de vegetação, na Pennsylvania State University, PA, Estados Unidos. As plantas foram cultivadas no sistema mesocosmo, formado por colunas de PVC (155 cm de comprimento e 15,7 cm de diâmetro) preenchidas com substrato com alta e baixa disponibilidade de P. A fim de manter constante a disponibilidade de P na solução do substrato, foi misturado ao meio de cultivo um tampão sólido de P. As plantas eram irrigadas a cada dois dias com solução nutritiva. Após 35 dias, as plantas foram colhidas. A parte aérea foi seca em estufa para a determinação da massa seca da parte aérea. As raízes foram armazenadas em etanol 75%, escaneadas e secas em estufa. As imagens digitalizadas foram analisadas com o programa analisador de imagens WinRhizo. Na baixa disponibilidade de P, a massa seca da parte aérea foi menor para todos os genótipos e a massa seca total das raízes foi menor para quase todos os genótipos. A razão raiz:parte aérea foi maior para quase todos os genótipos no baixo P. Não houve interação entre genótipo e disponibilidade de P para comprimento, área de superfície e volume das raízes adventícias. Entretanto, houve menor desenvolvimento das raízes de todos os genótipos sob baixo P e todos os genótipos IBM mostraram um sistema radicular com características mais favoráveis para a aquisição de P, independentemente da concentração externa de P: maior comprimento, área superficial e volume. O comprimento específico radicular das raízes adventícias foi maior nos genótipos IBM 15, OWR 14 e OWR 62, independentemente da disponibilidade de P. Em geral, observou-se mais diferenças entre as populações IBM e OWR que entre os genótipos de cada população.

Palavras-chave: *Zea mays* L. Nutriente deficiente. Características radiculares. Genótipos



### **ARTICLE 3 ROOT MORPHOLOGY OF MAIZE GROWN UNDER HIGH AND LOW PHOSPHORUS AVAILABILITY**

#### **ABSTRACT**

The goal of this study was to evaluate changes in root morphology of maize genotypes grown in low and high P availability in the mesocosm system. Four maize genotypes were used from each of IBM and OWR populations. The experiment was carried out in a greenhouse in Pennsylvania State University, PA, United States. Plants were grown in the mesocosm system consisting of PVC columns (155 cm in length and 15.7 cm in diameter) filled with high and low P media. In order to maintain the P availability in the media solution, acid-rinsed solid-phase-buffered sand was mixed in the media. Plants were watered ever two days with nutrient solution. After 35 days, plants were harvested. Shoots were dried for biomass determination. Roots were stored in 75% ethanol, scanned, analyzed with the WinRhizo Pro Ver 4.1 imaging system, and dried in an oven. In low P, shoot dry weight was lower for all genotypes and total root dry weight was smaller for almost all genotypes. Root : shoot ratio was greater for almost all genotypes in low P. There was no interaction between genotype and P availability on crown root length, surface area, and volume. However, there was less root development for all genotypes in low P and all IBM genotypes showed a better root system to improve P acquisition, independent of P concentration in the media: greatest length, surface area, and volume. The specific crown root length was greater to IBM 15, OWR 14, and OWR 62 genotypes regardless of P availability. In general, there was a greater genotypic variability between IBM and OWR populations than within each population.

Key words: *Zea mays* L. Deficient nutrient. Root traits. Genotypes

## 1 INTRODUÇÃO

Mais da metade das terras agrícolas possui solos com baixa disponibilidade de fósforo (P) e tal fato é um dos principais limitantes para o crescimento das plantas (LYNCH, 2011). A baixa disponibilidade de P é uma consequência de vários fatores, incluindo a reatividade do fosfato com os constituintes do solo, tais como os oxi-hidróxidos de Fe e Al, resultando em compostos de disponibilidade limitada (RAIJ, 2011). As raízes das plantas adquirem P a partir do solo como fosfato. Entretanto, a concentração desse nutriente na solução do solo é frequentemente baixa ( $2-10 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) e a difusão do fosfato em direção às raízes é lenta (BIELESKI, 1973; MARSCHNER, 1995). A fim de assegurar uma nutrição mineral adequada para as plantas e manter os rendimentos e a qualidade da produção agrícola, fertilizantes fosfatados são frequentemente adicionados ao solo. Entretanto, tal prática agrícola eleva os custos de produção (HAMMOND, 2009).

A fim de manter ou aumentar a produção agrícola a um menor custo, genótipos eficientes ao uso e ou à aquisição de P têm sido selecionados nos programas de melhoramento vegetal. A tolerância ao estresse de P por algumas plantas é desencadeada pelo aumento da capacidade de adquirir P dos meios de cultivo (HILL et al., 2005). As estratégias de muitas plantas para aumentar a aquisição de P estão associadas com a mobilização do fosfato na rizosfera ou com a exploração do solo (LYNCH, 2011). A exploração do solo pelas plantas está associada com o aumento da relação raiz/parte aérea, do comprimento, da área superficial e do volume radicular, a fim de aumentar a aquisição de P quando este elemento se encontra em concentrações subótimas no solo.

Uma resposta comum das plantas cultivadas em um meio de cultivo com baixa disponibilidade de P é alocar mais biomassa para as raízes do que para a

parte aérea. Como consequência, as plantas reduzem mais o crescimento da parte aérea que o crescimento da raiz (LYNCH; LAUCHLI; EPSTEIN, 1991; MOLLIER; PELLERIN, 1999). Assim, os custos metabólicos para o crescimento e a manutenção da raiz são significativos, especialmente em solos de baixa fertilidade. Pesquisas têm mostrado que os custos metabólicos para a exploração do solo pelas raízes são muito substanciais e isso representa mais de 50% da fotossíntese diária (LAMBERS; ATKIN; MILLENAAR, 2002; NIELSEN; ESHEL; LYNCH, 2001). Assim, plantas que adquirem mais P em solo pobre no nutriente, a um menor custo metabólico, provavelmente crescerão e produzirão mais, uma vez que mais recursos estarão disponíveis para as outras funções da planta (LYNCH, 2007).

Uma das estratégias das plantas para aumentar a eficiência de aquisição de P é investir na plasticidade da morfologia radicular e não apenas aumentar o tamanho do sistema radicular *per si* (LYNCH, 2007). A disponibilidade de P altera a distribuição do crescimento das raízes de diversas maneiras. O crescimento em comprimento das raízes adventícias na cultura do milho permitiu que essas raízes alcançassem regiões do solo com maior disponibilidade de P. Quando a raiz de uma planta, cultivada em meio deficiente de P, cresce e encontra uma região no solo com maior disponibilidade do nutriente, pode ocorrer maior proliferação das raízes laterais dentro daquela região (ROBINSON, 2005), aumentando a área superficial e o volume radicular. Steingrobe (2001) demonstrou que o feijão cultivado sob baixa disponibilidade de P aumentou em 25% a absorção de fósforo, como resultado do maior comprimento radicular sob a mesma condição, comparado ao comprimento das raízes das plantas cultivadas sob alta disponibilidade de P. A resposta das raízes adventícias e do número e do comprimento das raízes laterais ao estresse de P variou substancialmente entre os genótipos de milho (ZHU; LYNCH, 2004).

O presente estudo foi realizado com o objetivo de avaliar as modificações na morfologia radicular entre genótipos de milho cultivados em baixa e em alta disponibilidade de P.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizados oito genótipos de *Zea mays* L., pertencentes a duas populações de *recombinant inbred line*, ou RIL: B73 x Mo17 (IBM 15, IBM 31, IBM 118 e IBM 360) e OH43 x W64a (OWR 2, OWR 14, OWR 62 e OWR 91). As plantas foram cultivadas em casa de vegetação localizada na Pennsylvania State University, em University Park, PA, EUA (40°48'N, 77°51'W), de outubro a dezembro de 2010.

Antes do plantio, as sementes foram germinadas, por três dias, em papel de germinação (Empresa Âncora Papel, St. Paul, MN, EUA) umedecido com 0,5 mM CaSO<sub>4</sub>, na ausência de luz, a 28 °C, em câmara de germinação. As plântulas uniformes quanto ao tamanho foram transferidas para os mesocosmos que consistem em colunas de PVC (155 cm de comprimento e 15,7 cm de diâmetro). Cada coluna foi revestida internamente por um saco plástico transparente de alta densidade, para facilitar o processo de colheita e retirada das raízes. Cada coluna foi preenchida por 29 L de substrato composto por 50% (v/v) de areia de tamanho médio, 45% (v/v) de vermiculita (Whittemore Companies Inc., Lawrence, MA, EUA), 5% (v/v) de perlita (Whittemore Companies Inc., Lawrence, MA, EUA) e 1% (p/v) de tampão sólido de P (Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub>) (LYNCH; LAUCHLI; EPSTEIN, 1990).

O Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub> foi utilizado para manter constante a disponibilidade baixa (2,5 μmol L<sup>-1</sup>) e alta (31 μmol L<sup>-1</sup>) de P na solução do substrato. O P presente nesse meio de cultivo possui a difusão limitada devido às partículas ativas do óxido de

alumínio misturadas ao substrato. Esse tampão adsorve e desorve o fosfato, semelhantemente ao que ocorre entre os óxidos de Fe e Al e o P no solo (LYNCH et al., 1990).

Antes de transplantar as plântulas, todas as colunas preenchidas com o substrato foram saturadas com solução nutritiva ajustada para pH 6,5 e consistindo de (em  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ):  $\text{KNO}_3$  (3000),  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  (2000),  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (500),  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  (500),  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  (2,5 para o baixo P e 31,0 para o alto P),  $\text{KCl}$  (50),  $\text{H}_3\text{BO}_3$  (25),  $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$  (2),  $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (0,5),  $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$  (0,5),  $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot \text{H}_2\text{O}$  (0,5) e Fe-Na-DTPA (75). Após dois dias, as plântulas foram transferidas para as colunas. Cada coluna recebeu duas plântulas e, depois de dois dias, procedeu-se ao desbaste e manteve-se uma planta em cada coluna. As plantas eram irrigadas a cada dois dias, com a mesma solução nutritiva descrita anteriormente.

As plantas foram colhidas 35 dias após o plantio. Na colheita, a parte aérea foi removida e seca em estufa, a 60 °C, por 3 dias, para a determinação da massa seca da parte aérea. O saco plástico foi retirado das colunas de PVC, aberto longitudinalmente e as raízes foram lavadas cuidadosamente com água até a total retirada do substrato. O sistema radicular foi separado em raízes primárias, seminais e adventícias e armazenado em etanol 75% até o processamento das análises.

As amostras de raízes, espalhadas em uma cuba de vidro contendo uma lâmina de água, foram escaneadas. As imagens digitalizadas foram analisadas com o programa analisador de imagens WinRhizo Pro Ver 4.1 (Regent Instruments Inc, Quebec, Canadá). Obtiveram-se comprimento, área superficial e volume total das raízes adventícias. Após a digitalização, as amostras de raiz foram secas a 60 °C, a fim de se determinar o comprimento radicular específico das raízes adventícias ( $\text{cm g}^{-1}$ ) e também a área superficial e o volume por massa

seca de raiz. As demais raízes não escaneadas foram secas e pesadas e obteve-se a massa seca total das raízes seminais e adventícias. Determinou-se a razão raiz/parte aérea. O comprimento, a área superficial e o volume total das raízes adventícias foram calculados multiplicando-se: (massa seca total das raízes adventícias) x (comprimento, área superficial e volume por massa seca das raízes escaneadas), respectivamente.

O delineamento experimental foi de blocos inteiramente casualizados em esquema fatorial 2 x 8, sendo duas concentrações de P (2,5  $\mu\text{mol L}^{-1}$  e 31,0  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) e oito genótipos (4 IBM e 4 OWR), com quatro repetições. Os dados foram submetidos à análise de variância ( $P < 0,05$ ) e as médias comparadas pelo teste de Scott-Knott ( $P < 0,05$ ).

### **3 RESULTADOS E DISCUSSÃO**

Poucas diferenças foram observadas na massa seca da parte aérea (MSPA) entre os genótipos cultivados em alta ou em baixa disponibilidade de P (Tabela 1). Entretanto, a MSPA foi menor no baixo P que no alto P, para todos os genótipos.

A massa seca radicular (MSR) da maioria dos genótipos foi menor no baixo P (Tabela 1). Somente IBM 15, OWR 14 e OWR 62 apresentaram os mesmos valores de MSR em ambas as concentrações de P. Houve diferença entre os genótipos tanto na alta quanto na baixa disponibilidade de P para a MSR.

Sob baixa concentração de P, a razão raiz/parte aérea (R/PA) foi maior para todos os genótipos, exceto para IBM 31, OWR 14 e OWR 2 (Tabela 1). Para aumentar a razão R/PA, deve haver uma redução na MSPA ou um aumento na MSR. Entretanto, a redução na MSPA e o aumento na MSR, quando os

genótipos IBM 31, OWR 14 e OWR 2 foram cultivadas sob baixo P, foram muito semelhantes. Então, a razão R/PA destes três genótipos foi semelhante entre as duas disponibilidades de P. O aumento da razão R/PA é uma resposta típica de várias espécies cultivadas sob baixa concentração de P. As plantas tendem a crescer mais as raízes que a parte aérea, a fim de aumentar a aquisição P por meio da maior alocação de biomassa na raiz (NIELSEN; ESHEL; LYNCH, 2001). Os genótipos IBM 118, IBM 31 e IBM 360 apresentaram a maior razão R/PA em baixo P. Bayuelo-Jiménez et al. (2011) observaram que a tolerância ao estresse de P, em algumas variedades de milho, foi associada ao maior desenvolvimento da parte aérea e das raízes adventícias ou ao aumento da razão R/PA e da formação de tricomas radiculares.

O tamanho da raiz é importante para que as plantas aumentem a aquisição de recursos escassos no solo (HO et al., 2005). Entretanto, a biomassa radicular não é, necessariamente, um indicativo da área de absorção radicular e modificações de outras características das raízes podem ocorrer sem que haja mudanças na biomassa total radicular (HODGE, 2004). O aumento na razão R/PA pode ser vantajoso porque aumenta a aquisição do recurso limitante no solo. Entretanto, a maior alocação de biomassa para as raízes tem um custo metabólico que pode resultar na redução do crescimento da planta (NIELSEN; ESHEL; LYNCH, 2001). Assim, enquanto o tamanho da raiz é importante para a aquisição de recursos, características da morfologia radicular, como comprimento, área de superfície e volume, também são importantes, por distribuírem melhor a biomassa alocada na raiz.

O sistema radicular de milho é composto pelas raízes seminais e adventícias. As raízes seminais são mais importantes para a absorção de água e nutrientes nos estágios iniciais do desenvolvimento da planta. Por outro lado, as

raízes adventícias são dominantes nos estágios posteriores (HOCHHOLDINGER et al., 2004).

Em milho, uma grande proporção do sistema radicular consiste de raízes adventícias (BAYUELO-JIMENEZ et al., 2011). Isso pode ser verificado na Tabela 1, ou seja, a maior parte da MSR é composta pela massa seca das raízes adventícias (MSRA). Houve diferença entre os genótipos tanto na MSRA quanto na massa seca das raízes seminais (MSRS). Entretanto, os resultados da MSR foram mais semelhantes aos da MSRA que aos resultados da MSRS.

Não houve interação entre genótipo e disponibilidade de P para comprimento total das raízes adventícias (CTRA), área superficial total das raízes adventícias (ASTRA) e volume total das raízes adventícias (VTRA) (Tabela 2). Sob baixo P, observou-se menor desenvolvimento dessas raízes para todos os genótipos, o que pode ser verificado com os baixos valores de CTRA, ASTRA e VTRA. Independente da concentração de P no meio, os quatro genótipos de milho da população IBM apresentaram os maiores valores para CTRA, ASTRA e VTRA, o que é vantajoso para o aumento da aquisição de P.

Como a taxa de difusão do P no solo é muito lenta, é necessário aumentar o contato da raiz com o P presente no mesmo, bem como aumentar o volume de solo explorado. Um sistema radicular com comprimento das raízes maior pode alcançar sítios no solo com maior disponibilidade de P. Entretanto, é importante também ter a área superficial e o volume radiculares maiores, a fim de que a planta possa explorar mais o recurso encontrado (HARPER; JONES; SACKVILLE-HAMILTON, 1991).

A resposta do sistema radicular das plantas à disponibilidade de P é variável entre espécies e genótipos. Não houve diferença na área da superfície radicular de genótipos de milho cultivados em solução nutritiva sob baixa



Tabela 1 Massa seca da parte aérea e massa seca total das raízes, razão raiz/parte aérea, massa seca das raízes adventícias e massa seca das raízes seminais de genótipos de milho cultivados com 31  $\mu\text{mol L}^{-1}$  e 2,5  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de fósforo

P	Genótipos								Média
	IBM 118	IBM 15	IBM 31	IBM 360	OWR 14	OWR 2	OWR 62	OWR 91	
	Massa seca da parte aérea (g)								
31	1,69 Aa	1,64 Aa	1,69 Aa	1,42 Ba	1,74 Aa	1,73 Aa	1,43 Ba	1,81 Aa	1,64 a
2,5	0,65 Ab	0,88 Ab	0,69 Ab	0,88 Ab	0,87 Ab	0,62 Ab	0,84 Ab	0,83 Ab	0,78 b
Média	1,17 A	1,26 A	1,19 A	1,15 A	1,31 A	1,18 A	1,14 A	1,32 A	
	Massa seca total da raiz (g)								
31	0,51 Aa	0,33 Ca	0,55 Aa	0,41 Ba	0,28 Ca	0,41 Ba	0,28 Ca	0,37 Ba	0,39 a
2,5	0,28 Bb	0,27 Ba	0,26 Bb	0,37 Ab	0,15 Ca	0,18 Cb	0,24 Ca	0,22 Cb	0,25 b
Média	0,40 A	0,30 B	0,41 A	0,39 A	0,21 B	0,31 B	0,26 B	0,30 B	
	Razão raiz/parte aérea								
31	0,30 Ab	0,20 Bb	0,32 Aa	0,28 Ab	0,17 Ba	0,23 Ba	0,20 Bb	0,21 Bb	0,24 b
2,5	0,43 Aa	0,30 Ba	0,38 Aa	0,43 Aa	0,16 Ca	0,30 Ba	0,27 Ba	0,27 Ba	0,32 a
Média	0,37 A	0,25 B	0,35 A	0,36 A	0,16 C	0,27 B	0,23 B	0,24 B	
	Massa seca das raízes adventícias (g)								
31	0,37 Ba	0,23 Ca	0,47 Aa	0,30 Ca	0,15 Da	0,27 Ca	0,16 Da	0,19 Da	0,27 a
2,5	0,17 Bb	0,15 Ba	0,17 Bb	0,24 Aa	0,08 Cb	0,10 Cb	0,04 Cb	0,10 Cb	0,13 b
Média	0,27 B	0,19 C	0,32 A	0,27 B	0,11 D	0,18 C	0,10 D	0,14 D	
	Massa seca das raízes seminais (g)								
31	0,080 Ba	0,023 Da	0,040 Ca	0,118 Aa	0,033 Da	0,040 Ca	0,055 Ca	0,080 Ba	0,06 a
2,5	0,068 Aa	0,018 Da	0,040 Ca	0,048 Bb	0,033 Ca	0,038 Ca	0,040 Ca	0,050 Bb	0,04 b
Média	0,073 A	0,020 D	0,040 C	0,082 A	0,033 C	0,039 C	0,048 C	0,065 B	

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha (comparação dos genótipos dentro da mesma concentração de P) e letra minúscula (comparação das concentrações de P dentro do mesmo genótipo) na coluna não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Scott-Knott ( $P < 0,05$ )

concentração de P (MACHADO; FURLANI, 2004). De acordo com estes autores, a morfologia radicular dos genótipos diferiu apenas quanto ao comprimento radicular. Segundo Miller et al. (2003), os genótipos de feijão eficientes ao P, quando comparados aos ineficientes, apresentaram maior comprimento de raiz na baixa e média disponibilidade de P. Zhu e Lynch (2004) constataram que os genótipos de milho com o maior crescimento das raízes adventícias, em baixo P, demonstraram maior capacidade de adquirir P e manter o crescimento da planta.

Os genótipos IBM 31 e IBM 118, quando cultivados sob baixo P, apresentaram maior razão CTRA/MSPA (Tabela 2) do que quando cultivados sob alto P. Na baixa disponibilidade de P, a razão CTRA/MSPA dos genótipos da população IBM foi maior que a razão apresentada pelos genótipos da população OWR. Esses resultados foram semelhantes aos observados para a razão R/PA.

Não houve interação entre genótipo e concentração de P para o comprimento específico das raízes adventícias (CERA) (Tabela 3). Independentemente da disponibilidade de P, os genótipos IBM 15, OWR 14 e OWR 62 apresentaram o maior CERA. Observou-se que o CERA foi maior na menor concentração de P para todos os genótipos. O CERA é uma característica do sistema radicular relacionada aos aspectos econômicos e um indicativo do custo, em biomassa radicular, para ter um potencial retorno, em comprimento das raízes (RYSER, 2006). As raízes com maior CERA são capazes de explorar um maior volume de solo por unidade de investimento metabólico em seus tecidos. Assim, essas plantas podem ser mais eficientes na aquisição de água e nutrientes por unidade de carbono consumido (FITTER, 1991).

O comprimento radicular específico tem sido utilizado como um indicador da finura de raiz. Genótipos com raízes mais finas podem ser mais

eficientes na absorção de P (GAHOONIA; NIELSEN, 2004). Diferenças genotípicas no comprimento radicular específico e na concentração de P nas raízes laterais de milho foram associadas ao menor investimento em biomassa e P para o crescimento das raízes laterais. Diâmetro menor e comprimento radicular específico maiores foram associados ao crescimento mais rápido das raízes laterais que, por sua vez, foi associado ao aumento do crescimento da parte aérea e da eficiência ao P (ZHU; LYNCH, 2004).

Tabela 2 Comprimento, área superficial e volume total das raízes adventícias e razão comprimento das raízes adventícias/massa seca da parte aérea de genótipos de milho cultivados com 31  $\mu\text{mol L}^{-1}$  e 2,5  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de P

P	Genótipos								Média
	IBM 118	IBM 15	IBM 31	IBM 360	OWR 14	OWR 2	OWR 62	OWR 91	
Comprimento das raízes adventícias (cm)									
31	3600	4074	4071	3564	2974	3107	3128	2839	3420 a
2,5	3015	2763	3420	3456	1563	1677	897	1599	2299 b
Média	3307 A	3418 A	3746 A	3510 A	2268 B	2392 B	2012 B	2219 B	
Área superficial das raízes adventícias (cm <sup>2</sup> )									
31	591,3	579,5	595,1	546,6	329,5	446,6	457,4	387,6	491,7 a
2,5	544,6	395,7	453,8	495,7	164,6	306,0	122,0	217,3	337,5 b
Média e	567,97 A	487,6 A	524,5 A	521,1 A	247,0 B	376,3 B	289,7 B	302,4 B	
Volume das raízes adventícias (cm <sup>3</sup> )									
31	6,84	6,87	8,72	6,76	3,25	6,55	4,71	4,21	5,99 a
2,5	4,64	3,70	4,83	5,77	1,91	2,53	1,11	2,44	3,37 b
Média	5,74 A	5,28 B	6,77 A	6,27 A	2,58 C	4,54 B	2,91 C	3,33 C	
Comprimento das raízes adventícias/massa seca da parte aérea (cm/g)									
31	2131 Ab	2477 Aa	2384 Ab	2505 Aa	1706 Aa	1811 Aa	2198 Aa	1561 Aa	2097 b
2,5	4670 Aa	3262 Aa	5028 Aa	3995 Aa	1803 Ba	2722 Ba	1045 Ba	1941 Ba	3058 a
Média	3400 A	2869 A	3706 A	3250 A	1754 B	2267 B	16221 B	1751 B	

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha (comparação dos genótipos dentro da mesma concentração de P) e letra minúscula (comparação das concentrações de P dentro do mesmo genótipo) na coluna não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Scott-Knott (P<0,05)

Tabela 3 Comprimento específico das raízes adventícias de genótipos de milho cultivados com 31  $\mu\text{mol L}^{-1}$  e 2,5  $\mu\text{mol L}^{-1}$  de P

P	Genótipos								Média
	IBM 118	IBM 15	IBM 31	IBM 360	OWR 14	OWR 2	OWR 62	OWR 91	
	Comprimento específico das raízes adventícias (cm/g)								
31	9877	19170	8789	11846	16987	11769	19669	14938	14130 b
2.5	17363	19602	19701	13653	20226	17113	20888	16827	18171 a
Média	13620 B	19386 A	14244 B	12749 B	18606 A	14441 B	20278 A	15882 B	

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha (comparação entre os genótipos dentro da mesma concentração de P) e letra minúscula na coluna (comparação entre as concentrações de P dentro do mesmo genótipo) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Scott-Knott ( $P < 0,05$ )

#### 4 CONCLUSÕES

Em geral, observou-se mais diferença na morfologia radicular entre as populações IBM e OWR que entre os genótipos de cada população.

Os genótipos IBM 15, OWR 14 e OWR 62 apresentaram maior comprimento radicular sob o mesmo investimento de massa seca radicular.

#### REFERÊNCIAS

BAYUELO-JIMÉNEZ, J. S. et al. Genotypic variation for root traits of maize (*Zea mays* L.) from the Purhepecha Plateau under contrasting phosphorus availability. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 121, n. 3, p. 350-362, Apr. 2011.

BIELESKI, R. L. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v. 24, p. 225-252, 1973.

FITTER, A. H. Characteristics and functions of root systems. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **Plant roots: the hidden half**. New York: M. Dekker, 1991. p. 3-25.

GAHOONIA, T. S.; NIELSEN, N. E. Root traits as tools for creating phosphorus: efficient crop varieties. **Plant and Soil**, The Hague, v. 260, n. 1, p. 47-57, 2004.

HAMMOND, J. P. et al. Shoot yield drives phosphorus use efficiency in Brassica oleracea and correlates with root architecture traits. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 60, n. 7, p. 1953-1968, July 2009.

HARPER, J. L.; JONES, M.; SACKVILLE-HAMILTON, N. R. The evolution of roots and the problems of analysing their behaviour. In: ATKINSON, D. (Ed.). **Plant root growth: an ecological perspective**. Oxford: Blackwell, 1991. p. 3-22.

HILL, J. O. et al. The phosphorus and nitrogen requirements of temperate pasture species and their influence on grassland botanical composition. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, v. 56, n. 10, p. 1027-1039, Oct. 2005.

HO, M. et al. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 32, n. 8, p. 737-748, 2005.

HOCHHOLDINGER, F. et al. Genetic dissection of root formation in maize (*Zea mays*) reveals root-type specific development programmes. **Annals of Botany**, Oxford, v. 93, n. 4, p. 359-368, Feb. 2004.

HODGE, A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. **New Phytologist**, Cambridge, v. 162, n. 1, p. 9-24, Apr. 2004.

LAMBERS, H.; ATKIN, O.; MILLENAAR, F. F. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAKI, K. (Ed.). **Plant roots, the hidden half**. New York: M. Dekker, 2002. p. 521-552.

LYNCH, J. P. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 156, p. 1041-1049, July 2011.

\_\_\_\_\_. Roots of the second green revolution. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 55, n. 5, p. 493-512, Aug. 2007.

LYNCH, J. P. et al. An automated greenhouse sand culture system suitable for studies of P nutrition. **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 13, p. 547-554, Aug. 1990.

LYNCH, J. P.; LAUCHLI, A.; EPSTEIN, E. Vegetative growth of the common bean in response to phosphorus nutrition. **Crop Science**, Madison, v. 31, n. 2, p. 380-387, 1991.

MACHADO, C. T. T.; FURLANI, A. M. C. Kinetics of phosphorus uptake and root morphology of local and improved varieties of maize. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 61, n. 1, p. 69-76, 2004.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition in plants**. San Diego: Academic, 1995. 889 p.

MILLER, C. R. et al. Genetic variation for adventitious rooting in response to low phosphorus availability: potential utility for phosphorus acquisition from stratified soils. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 30, n. 9, p. 973-985, 2011.

MOLLIER, A.; PELLERIN, S. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 50, n. 333, p. 487-497, Apr. 1999.

NIELSEN, K. L.; ESHEL, A.; LYNCH, J. P. The effect of phosphorus availability on the carbon economy of contrasting common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 52, n. 355, p. 329-339, Feb. 2001.

RAIJ, B. V. **Fertilidade do solo e manejo de nutrientes**. Piracicaba: International Plant Nutrition Institute, 2011. 420 p.



ROBINSON, D. Integrated root responses to variations in nutrient supply. In: BASSIRIRAD, H. (Ed.). **Nutrient acquisition by plants: an ecological perspective**. Berlin: Springer-Verlag, 2005. p. 43-62.

RYSER, P. The mysterious root length. **Plant and Soil**, The Hague, v. 286, n. 1, p. 1-6, 2006.

STEINGROBE, B. Root renewal of sugar beet as a mechanism of P uptake efficiency. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, Tharandt, v. 164, n. 5, p. 533-539, Oct. 2001.

ZHU, J.; LYNCH, J. P. The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays* L.) seedlings. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 31, n. 10, p. 949-958, 2004.