

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Eficiência de uso de fósforo por cultivares de café e adaptação morfológica
do sistema radicular sob deficiência do nutriente**

Ana Paula Neto

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora em
Ciências. Área de concentração: Fitotecnia

**Piracicaba
2013**

Ana Paula Neto
Engenheira Agrônoma

**Eficiência de uso de fósforo por cultivares de café e adaptação morfológica
do sistema radicular sob deficiência do nutriente**
versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:
Prof. Dr. **JOSÉ LAÉRCIO FAVARIN**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora em
Ciências. Área de concentração: Fitotecnia

Piracicaba
2013

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP**

Neto, Ana Paula

Eficiência de uso de fósforo por cultivares de café e adaptação morfológica do sistema radicular sob deficiência do nutriente / Ana Paula Neto. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2014.
97 p: il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2013.

1. *Coffea arabica* 2. *Coffea canephora* 3. Eficiência de absorção 4. Eficiência de utilização 5. Variação genotípica 6. Raízes I. Título

CDD 633.73
N469e

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte -O autor"

DEDICO

Aos meus pais José Aparecido Neto e
Aparecida de Fátima Nascimento Neto, pela vida, amor incondicional,
e por serem exemplos de trabalho e perseverança

As minhas irmãs Ana Maria e Juliana,
eternamente partes de mim.

As minhas sobrinhas Lorena e Melissa,
por toda a renovação que proporcionam.

Ao Tiago Cavalheiro Barbosa,
por todo apoio, carinho e companheirismo .

AGRADECIMENTOS

A Deus, fonte de toda sabedoria, por nos dar a conhecer tantas coisas. Por sua infinita misericórdia e amor. Por sonhar conosco o nosso sonho.

À Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" ESALQ/USP, por ser berço de conhecimento e formação pessoal.

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo - FAPESP - pela concessão da bolsa de estudos e do financiamento para esta pesquisa.

Ao eterno Mestre, Professor José Laércio Favarin, pela amizade, paciência, confiança, ensinamentos e pelo entusiasmo em ensinar. Serei eternamente grata por sua acolhida e pela boa convivência durante este período. À Graça Favarin, pela acolhida, amizade e carinho com cada orientado.

Aos Professores integrantes da banca examinadora de qualificação José Dias Costa (ESALQ), José Lavres Junior (CENA) e Rodrigo Marcelli Boaretto (IAC) pela disposição e pelas considerações realizadas durante o exame.

Ao IAC, em especial ao pesquisador Oliveira Guerreiro Filho, pela disponibilização dos materiais para a realização desta pesquisa.

Ao Professor Hilton Thadeu Zarate do Couto pela colaboração nas análises estatísticas, pela disposição e amizade.

Aos Professores integrantes da banca examinadora de doutorado Dirceu de Mattos Jr (IAC), Hermínia Emília Prieto Martinez (UFV), Milton Ferreira de Moraes (UFMT), José Dias Costa (ESALQ) pelas contribuições e considerações realizadas durante a defesa de doutorado.

Thanks to University of Western Australia (UWA) for receiving me in the School of Plant Biology. Thanks shall be particularly given to Professor John Hammond for having kindly received me and shared patiently his brilliant knowledge with me. That period has provided me a personal and intellectual growth. Thanks to colleagues of the laboratory for pleasant moments and for having provided me an intense learning time. I will take this experience for my whole life.

Aos colegas da SALA 7: Tiago Tezotto (Sauipi), Adriene Woods Pedrosa (Dri), Rodrigo Estevam Munhoz de Almeida (Txarli), Priscila Oliveira, Luiz César Bonfim Gottardo (Gota), Felipe Brendler Oliveira (K-sk-ta), Bruno Cocco Lago (Bóia), Silas Maciel (Lasko), Clóvis Pierozan Junior (Ganta), Pedro Paulo de Carvalho Teixeira (Leva-Prego), Rosemari Aires, Rafaela Alenbrant Migliavacca (Mastite), André Borja Reis (Dipé) e Wolmar Trevisol pela ajuda na realização dos trabalhos e pelos inúmeros momentos e conhecimentos partilhados.

Aos estagiários: Pedro Teixeira (Leva-Prego), Bruno Carvalho (Lecxotã), Nalin Campos Cáceres Sousa (π -riguete), Gabriela Barbosa Neves (Torrak), Luiza Macedo (Ú-tima), Ana Luisa Vasconcelos (Cervicin) Heitor Ayres (Sida), Davi Carlos de Jesus (Maomé), Nelson (K- π tinga), Gabriel Costa Junqueira (Cumpaño), Diogo Guerreiro (Xena), Karina Sousa (Mirna) e aos grupos GEA e PACES pela ajuda na realização dos trabalhos.

Aos funcionários do Setor de Agricultura Adilson Aparecido Dias, Ananias Ferreira de Souza, Antonio Pereira Andrade, César Renato Galvão Desidério, Claudinei Martins Valério, Cláudio do Espírito Santo Ferraz, Daniel Luiz Theodoro, Edson Ademir de Moraes, Erreinaldo Donizeti Bortolazzo, João Rodrigues, José dos Reis Lopes Santos, Laerte Tibério, Luís Cláudio Pereira de Sousa, Osvaldo de Jesus Pelissari, Rodrigo Camargo Campos, Wilson Góes da Silva pelas ajudas nos experimentos.

Às colegas de pós-graduação Priscila Oliveira Martins, pelo auxílio na instalação de um experimento e a Maria Isabel Vega Martinez, pela colaboração na realização das análises do ICP.

Ao colega Eduardo de Almeida (CENA) pela colaboração nas análises de EDX.

Ao Professor Milton Ferreira Moraes pelas colaborações nas discussões do projeto desta pesquisa.

À Denise de Lourdes Colombo Mescolotti pelas colaborações nas análises de micorrizas.

Aos funcionários do Prédio da Agricultura Silvia Borgeshi, Celestino Alves Ferreira, Gustavo São João, Jouly Marla, Silvia Adriana e Marcelo Valente pelas colaborações e amizade.

Ao programa de Pós graduação em Fitotecnia, aos Professores e colegas da pós-graduação pelos momentos de aprendizado e descontração partilhados.

À secretária do Programa de pós-graduação em Fitotecnia Luciane Aparecida Lopes Toledo pela paciência e por ser tão prestativa.

Às bibliotecárias Eliana e Silvia e demais funcionários da Biblioteca pela auxílio prestado aos alunos.

À Salete Aparecida Gaziola, ao Professor Ricardo Antunes de Azevedo pelas contribuições nas análises de fracionamento.

Ao Professor Paulo Mazzafera e Adriana Brombini dos Santos pelo treinamento nas técnicas moleculares.

À Cleusa Pereira Cabral pela amizade e pelo auxílio nos momentos que precisei.

Às meninas da República Minas Sul Adriene Woods Pedrosa, Kelly Justin, Ana Clara Maria Arantes, Maria Isabel Vega Martinez e a Rafaela Carolina Constantino Roma pela convivência, amizade, longos papos e carinho durante estes anos.

Ao GOU Água Viva por sonhar comigo os meus sonhos. Eternamente em meu coração.

A todos que me apoiaram e contribuíram de alguma forma para a realização desta pesquisa e partilharam comigo desta experiência.

Muito obrigada!

"Que Deus me permita falar como eu quisera, e ter pensamentos dignos dos dons que recebi, por que é Ele mesmo quem guia a sabedoria e emenda os sábios, porque nós estamos nas suas mãos, nós e nossos discursos, toda a nossa inteligência e nossa habilidade; foi ele quem me deu a verdadeira ciência de todas as coisas, quem me fez conhecer a constituição do mundo e as virtudes dos elementos, o começo, o fim e o meio dos tempos, a sucessão dos solstícios e as mutações das estações, os ciclos dos anos e as posições dos astros, a natureza dos animais e os instintos dos brutos, os poderes dos espíritos e os pensamentos dos homens, a variedade das plantas e as propriedades das raízes. Tudo o que está escondido e tudo que está aparente eu conheço: porque foi a sabedoria criadora de todas as coisas, que me ensinou."

Sab 7, 15-20

SUMÁRIO

RESUMO	11
ABSTRACT	13
1 INTRODUÇÃO	15
Referências	18
2 EFICIÊNCIA DE USO DE FÓSFORO POR CULTIVARES DE CAFÉ	25
Resumo	25
Abstract	25
2.1 Introdução	26
2.2 Material e métodos	28
2.3 Resultados	32
2.4 Discussão	50
2.5 Conclusões	57
Referências	57
3 ADAPTAÇÃO MORFOLÓGICA DO SISTEMA RADICULAR DE CULTIVARES DE CAFÉ SOB DEFICIÊNCIA DE FÓSFORO	67
Resumo	67
Abstract	67
3.1 Introdução	68
3.2 Material e métodos	70
3.3 Resultados	76
3.4 Discussão	88
3.5 Conclusões	91
Referências	91

RESUMO

Eficiência de uso de fósforo por cultivares de café e adaptação morfológica do sistema radicular sob deficiência do nutriente

O fósforo (P) é um elemento essencial à produção agrícola, finito e insubstituível em suas funções no metabolismo vegetal. A baixa disponibilidade do nutriente nos solos tropicais está relacionada à sua forte interação com os colóides e íons na solução do solo, por meio da adsorção e precipitação, que reduzem a fração disponível. As plantas desenvolvem mecanismos de adaptação sob deficiência de P nos solos. Diversos estudos indicam variação genotípica das plantas em relação ao uso eficiente do nutriente. O aumento da eficiência de uso pode ser conseguida pelo aumento da aquisição do nutriente do solo (eficiência de absorção) e pelo aumento da produção por unidade de P absorvido (eficiência de utilização). Esta pesquisa foi realizada com o objetivo de caracterizar os cultivares das espécies *Coffea arabica* e *Coffea canephora* quanto ao uso de P, agrupar em relação a eficiência e resposta ao nutriente, e avaliar as adaptações morfológicas do sistema radicular do cafeeiro submetido a baixa disponibilidade de P. O crescimento do cafeeiro reduziu sob baixa disponibilidade de P, e a concentração do nutriente foi superior nos cultivares de *C. canephora*. As folhas jovens concentraram mais P, principalmente na forma de Pi. A colonização micorrízica em *C. arabica* foi superior nas raízes sob deficiência de P, e a atividade da enzima fosfatase ácida não variou com os níveis do nutriente. Os cultivares de *C. canephora* foram eficientes na absorção de P, enquanto os cultivares de *C. arabica* eficientes na utilização do nutriente. A eficiência de P variou entre os cultivares de café, em que E16 Shoa, E22 Sidamo, Iêmen e Acaíá foram eficientes e responsivos. A deficiência de P reduziu o crescimento e o acúmulo de biomassa no cafeeiro, mas aumentou a razão raiz/parte aérea em *C. arabica*. As raízes sob deficiência de P foram mais finas e cresceram menos. A eficiência de absorção de P correlacionou positivamente com a área superficial, comprimento, volume de raízes, número de ramificações e densidade de tecido de raiz, e negativamente com o comprimento específico. A eficiência de utilização correlacionou positivamente com a altura, número de folhas, massa seca e razão raiz/parte aérea, e negativamente com a concentração e acúmulo de P nos tecidos. Os cultivares mais eficientes em P apresentaram maior área superficial, comprimento, volume de raízes e densidade de tecido radicular, e menor comprimento específico sob deficiência do nutriente. Os cultivares mais eficientes em P foram: E22 Sidamo, Acaíá, Jimma Tane, Obatã, Ouro Verde, Caturra Amarelo, Icatu Precoce e Guarini.

Palavras-chave: *Coffea arabica*; *Coffea canephora*; Eficiência de absorção; Eficiência de utilização; Variação genotípica; Raízes

ABSTRACT

Phosphorus use efficiency by coffee cultivars and morphological adaptation of the root system under nutrient deficiency

Phosphorus is a nutrient essential to agricultural production, finite and irreplaceable in their functions in plant metabolism. Low P availability in tropical soils is related to its strong interaction with colloids and ions in soil solution by means of adsorption and precipitation, which reduce the fraction available. Plants develop adaptation mechanisms under P deficiency in soils. Several studies indicate genotypic variation of plants in relation to the efficient use of P. Increased use efficiency can be achieved by increasing soil nutrient acquisition (uptake efficiency) and by enhancing production per unit of P absorbed (utilization efficiency). The objective of this study was to characterize cultivars of the species *Coffea arabica* and *Coffea canephora* regarding the use of P, group them in terms of efficiency and response to P and assess the morphological adaptations of the root system of coffee cultivars subjected to low availability of P. Coffee growth reduced under low availability of P, and P concentration was higher in cultivars of *C. canephora*. Young leaves concentrated more P, mostly in the form of Pi. Mycorrhizal colonization of *C. arabica* was higher in the roots under P deficiency, and the activity of the phosphatase acid enzyme did not vary with nutrient levels. Cultivars of *C. canephora* were efficient in P uptake, while the cultivars of *C. arabica* were more efficient in nutrient utilization. P efficiency varied between the coffee cultivars, and E16 Shoa, E22 Sidamo, Iêmen and Acaiá were efficient and responsive. P deficiency reduced growth and biomass accumulation in the coffee plant, but increased the root/shoot ratio in *C. arabica*. Roots under P deficiency were thinner and grew less. The P uptake efficiency correlated positively with the surface area, length, root volume, number of branches and root tissue density, and negatively with the specific length. P utilization efficiency correlated positively with height, number of leaves, dry matter and root/shoot ratio, and negatively with the concentration and accumulation of P in the tissues. Cultivars that were more efficient in P uptake showed more surface area, length, root volume and root tissue density, and smaller specific length under P deficiency. The most P efficient cultivars were: E22 Sidamo, Acaiá, Jimma Tane, Obatã, Ouro Verde, Caturra Amarelo, Icatu Precoce and Guarini.

Keywords: *Coffea arabica*, *Coffea canephora*, Uptake efficiency, Utilization efficiency; Genotypic variation; Roots

1 INTRODUÇÃO

A atividade agrícola depende cada vez mais do uso eficiente dos fatores de produção, como água e nutrientes. Dentre os nutrientes, o fósforo (P) é que mais limita a produção agrícola (GOLDSTEIN; BAERTIEIN; MCDANIEL 1988), principalmente nos solos intemperizados de regiões tropicais e sub-tropicais (HINSINGER, 2001). A longevidade das reservas mundiais de fosfatos, economicamente exploráveis, foi estimada entre 100 e 400 anos, com base na demanda atual (JOHNSTON, 2008; USGS, 2012). Portanto, o aumento da eficiência de uso do P é essencial para manter ou aumentar a produção agrícola (CORDELL; DRANGERT; WHITE, 2009).

O P é essencial em diversos processos metabólicos, genéticos, estruturais e regulatórios das plantas, tais como, na transferência de energia, transdução de sinais, biossíntese de macromoléculas, síntese de ácidos nucleicos, fotossíntese e respiração. Assim, o crescimento das plantas e a produção agrícola dependem desse nutriente. Na literatura há resultados que evidenciam resposta do cafeeiro ao fornecimento de P, principalmente nas fases iniciais de desenvolvimento, quando o seu suprimento é muito importante, visto que a planta ainda possui um pequeno sistema radicular (MELO et al., 2005).

A correção da baixa disponibilidade de P por meio da adição excessiva de fertilizantes não é viável econômica e ambientalmente, uma vez que a eficiência do P aplicado é, aproximadamente, 20% (MCLAUGHLIN; FILLERY; TILL, 1991; BOLLAND; GILKES, 1998; NOVAIS; SMYTH, 1999; SOUSA; LOBATO, 2003). Há, no entanto, outra estratégia para aumento da produção agrícola, como a exploração da variação genotípica a fim de aumentar a eficiência do uso de P (RENGEL, 1999; HASH; SCHAFFERT; PEACOCK., 2002). Diversas pesquisas evidenciaram variação genotípica das plantas em relação a eficiência de uso dos nutrientes, como no caso do P (FAGERIA; BALIGAR, 1997; ROMER; SCHENK, 1998; WISSUWA; AE, 2001; FURLANI et al., 2002; OSBORNE; RENGEL, 2002; GILL et al., 2004; OZTURK et al., 2005; WANG et al., 2005; GUNES et al., 2006; AKHTAR; OKI; ADACHI, 2008a; GORNY; GARCZYNSKI, 2008; HAMMOND et al., 2009; DUAN et al., 2009; YASEEN; MALHI, 2009; KORKMAZ et al., 2009; HAFEEZ et al., 2010). No entanto, um verdadeiro progresso só será alcançado se os mecanismos que controlam estas variações forem elucidados e incorporados em futuros programas de melhoramento (AHMAD; GILL, QURESHI, 2001).

Algumas pesquisas em café evidenciaram variação entre genótipos quanto a eficiência de uso de nutrientes. Reis e Martinez (2002) constataram que a eficiência de

absorção e translocação de P e zinco (Zn) pelo cv. Catuaí (*C. arabica*) foi maior em relação ao Conilon (*C. canephora*), enquanto a eficiência de utilização foi superior no cv. Conilon. Genótipos de *C. arabica* (Catuaí, Oeiras, H 419, H 514) variaram quanto a eficiência de absorção e translocação de Ca, Mg, S (TOMAZ et al., 2003), Zn, Cu e Mn (TOMAZ et al., 2006). Tomaz et al. (2008) observaram variação da eficiência nutricional para K, Ca e Mg em razão da combinação enxerto/porta-enxerto, e na maioria das vezes as plantas enxertadas apresentaram menor eficiência de absorção, translocação e utilização em relação ao pé-franco. Para Ferreira et al. (2013), houve redução da eficiência de absorção de B, Fe e Mn e aumento da translocação desses nutrientes em mudas enxertadas. O acúmulo de Zn foi maior no cv Apoatã em relação ao Mundo Novo e ao Mundo Novo enxertado sobre Apoatã (FAVARIN et al., 2007). Tomaz et al. (2011) verificaram que o cultivar Catuaí foi mais eficiente na produção de massa seca e utilização de B e Zn, quando combinado com materiais genéticos de conilon ES 26 e ES 23. Apesar do grande número de trabalhos que constata diferença entre os genótipos quanto à eficiência de uso de nutrientes, os mecanismos responsáveis pelo aumento da eficiência ainda não foram esclarecidos.

Os principais mecanismos de aumento da eficiência de P estão relacionados ao aumento da absorção e utilização do nutriente pelas plantas (RENGEL, 1999; RAGHOTHAMA, 1999; VANCE; UHDE-STONE; ALLAN, 2003). A compreensão das bases fisiológicas e moleculares desses processos contribuiria para o desenvolvimento de cultivares produtivos com menor fornecimento de nutrientes, pela otimização da absorção, transporte, remobilização e utilização interna dos nutrientes (NARANG; BRUENE; AITMANN, 2000).

A eficiência de absorção corresponde a capacidade da planta em absorver nutrientes do solo. Dentre os aspectos que interferem na eficiência de absorção de P podem ser destacados a morfologia e arquitetura do sistema radicular, liberação de ácidos orgânicos, simbiose com micorrizas e a expressão de transportadores de P (WANG; SHEN; LIAO, 2010). A distribuição do P no perfil do solo é desuniforme, e a maior ou menor exploração dos solos pelas raízes depende da arquitetura do sistema radicular. A eficiência de absorção de P em solos deficientes depende do volume de solo explorado, o qual varia com o crescimento das raízes basais, raízes adventícias, pela maior dispersão das raízes laterais (MILLER et al., 2003; ZHU; KAEPLER; LYNCH, 2005; LYNCH; BROWN, 2008) e formação de pelos radiculares (BATES; LYNCH, 2001; JUNGK, 2001; ZHU; LONG; ORT, 2010). Para Wissuwa (2003), pequenas alterações nas raízes provocam grandes diferenças na absorção dos nutrientes.

A liberação de ácidos orgânicos presente nos exsudados radiculares (RYAN, DELHAIZE, JONES, 2001) e as enzimas fosfatases exógenas (YUN; KAEPLER, 2001; NANAMORI et al., 2004; CIERESZKO; SZCZYGLA; ZEBROWSKA, 2011) aumentam a disponibilidade de P a partir de fontes orgânicas parcialmente solúveis (JOHNSON; VANCE; ALLAN, 1996), o que favorece absorção do nutriente. A expressão dos genes associados as fitases e fosfatase ácida leva a significativos aumentos da eficiência de absorção de P (GEORGE et al., 2005; WASAKI et al., 2009). No entanto, os papéis dos ácidos orgânicos, fitases e fosfatases permanecem controversos, devido falta de entendimento sobre suas interações no solo (GEORGE et al., 2005). Os transportadores de alta afinidade de P também são importantes para a absorção do nutriente (AI et al., 2009).

Uma grande variedade de espécies de fungos e bactérias é capaz de solubilizar e absorver diversas formas de P mineral (GEORGE; RICHARDSON, 2008). Os fungos micorrízicos arbusculares apresentam mecanismo de absorção de alta afinidade de P, e são particularmente importantes para o aumento da absorção desse nutriente (ADESEMOYE; KLOEPPER, 2009). No entanto, a sua presença implica em custos energéticos para a planta. Além disso, os cultivares modernos possuem menor capacidade de resposta às micorrizas que os cultivares mais antigos (ZHU et al., 2001). Diversos programas de melhoramento selecionaram as variedades modernas em condições de alta disponibilidade de nutrientes, a fim de se obter altas produtividades (WISSUWA; MAZZOLA; PICARD, 2009). No entanto, sob estas condições, alguns genes relacionados a eficiência de absorção de P podem ser perdidos, uma vez que o nutriente está disponível e as características adaptativas podem representar um custo adicional às plantas.

A eficiência de utilização refere-se a capacidade de produção de biomassa por unidade de P acumulado nos tecidos e é atribuída, em grande parte, ao transporte e remobilização do P armazenado nos tecidos. O transporte de P das partes menos ativas metabolicamente para órgãos e tecidos em crescimento aumenta a eficiência de utilização de P, em *Brassica napus* sob baixo suprimento de P (AKHTAR et al., 2007; AKHTAR; OKI; ADACHI, 2008b). A atividade da fosfatase ácida contribui para o aumento da utilização de P pela sua remobilização das folhas velhas (KOUAS et al., 2009). A remobilização de P ocorre não somente em plantas em senescência, mas pode ocorrer mesmo em tecidos jovens. Há também transporte de P da parte aérea para as raízes sob deficiência do nutriente, o que aumenta o crescimento do sistema radicular (AKHTAR; OKI; ADACHI, 2008b).

A eficiência de utilização de P pode ser tratada ainda a nível de frações de P nos tecidos. O P está presente nas plantas na forma de fosfato inorgânico (Pi) ou como fosfato

orgânico (Po). O Po encontra-se nas formas de ácidos nucleicos, fosfolipídios, compostos fosforilados de baixo peso molecular (P-éster) e proteínas fosforiladas. Em condições de suficiência de P as plantas armazenam Pi nos vacúolos, para ser usado em situações desfavoráveis à absorção do nutriente. Portanto, o Pi é a fração mais variável nas plantas (LAUER; BLEVINS; SIERZPUTOWSKA-GRACZ, 1989; MIMURA et al., 1990) e pode ser usado como indicador do estado nutricional (BOLLONS; BARRACLOUGH, 1999).

As plantas em geral remobilizam mais de 50% do P das folhas senescentes (AERTS, 1996), importante para o crescimento de tecidos novos, especialmente em condições de baixo suprimento de P no solo. Sob deficiência, as plantas desenvolvem respostas adaptativas (PLAXTON; TRAN, 2011) e a remobilização de P de tecidos senescentes ajuda a manter a sua concentração em folhas jovens (LYNCH; BROWN, 2006). Os principais desafios, portanto, consistem na compreensão dos mecanismos de absorção de P e a eficiência de utilização interna.

Referências

- ADESEMOYE, A.O.; KLOEPPER, J.W. Plant-microbes interactions in enhanced fertilizer-use efficiency. **Applied Microbiology and Biotechnology**, Berlin, v. 85, p. 1–12, 2009.
- AERTS, R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? **Journal of Ecology**, Oxford, v. 84, p. 597–608, 1996.
- AHMAD, Z.; GILL, M.A.; QURESHI, R.H. Genotypic variations of phosphorus utilization efficiency of crops. **Journal Plant Nutrition**, New York, v. 24, n. 8, p. 1149-1171, 2001.
- AI, P.; SUN, S.; ZHAO, J.; FAN, X.; XIN, W.; GUO, Q.; YU, L.; SHEN, Q.; WU, P.; MILLER, A.J.; XU, G. Two rice phosphate transporters, OsPht1;2 and OsPht1;6, have different functions and kinetic properties in uptake and translocation. **The Plant Journal**, Oxford, v. 57, p. 798–809, 2009.
- AKHTAR, M.S.; OKI, Y.; ADACHI, T. Genetic variability in phosphorus acquisition and utilization efficiency from sparingly soluble P-sources by Brassica cultivars under P-stress environment. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Malden, v. 194, p. 380–392, 2008a.
- AKHTAR, M.S.; OKI, Y.; ADACHI, T. Intraspecific variations of phosphorus absorption and remobilization, P forms, and their internal buffering in Brassica cultivars exposed to a P-stressed environment. **Journal of Integrative Plant Biology**, CAS, v. 50, p. 703–716, 2008b.
- AKHTAR, M.S.; OKI, Y.; ADACHI, T.; MURATA, Y.; KHAN, M.H.R. Relative phosphorus utilization efficiency, growth response, and phosphorus uptake kinetics of Brassica cultivars under a phosphorus stress environment. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 38, p. 1061–1085, 2007.

BATES, T.; LYNCH, J.P. Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. **Plant and Soil**, The Hague, v. 236, p. 243–250, 2001.

BOLLAND, M.D.A.; GILKES, R.J. The chemistry and agronomic effectiveness of phosphate fertilizers. In: RENGEL, Z. **Nutrient use in crop production**. New York: The Haworth Press, 1998. p. 139-163.

BOLLONS, H.; BARRACLOUGH, P. Assessing the phosphorus status of winter wheat crops: inorganic orthophosphate in whole shoots. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 133, p. 285–295, 1999.

CIERESZKO, I.; SZCZYGLA, A.; ZEBROWSKA, E. Phosphate deficiency affects acid phosphatase activity and growth of two wheat varieties, **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 34, p. 815–829, 2011.

CORDELL, D.; DRANGERT, J-O.; WHITE, S. The story of phosphorus: global food security and food for thought. **Global Environmental Change**, Guildford, v. 19, p. 292–305, 2009.

DUAN, H.Y.; SHI, L.; YE, X.S.; WANG, Y.H.; XU, F.S. Identification of phosphorous efficient germplasm in oilseed rape. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 32, p. 1148–1163, 2009.

FAGERIA, N.K.; BALIGAR, V.C. Phosphorus-use efficiency by corn genotypes. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 20, p. 1267–1277, 1997.

FAVARIN, J.L.; VITTI, G.C.; DOURADO NETO, D.; FAVARIN JUNIOR, J.L.; SALGADO, P.R. Teor de zinco no café como variável da disponibilidade no solo e extrator. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 31, p. 1191-1196, 2007.

FERREIRA, A.D.; CARVALHO, G.R.; ABRAHÃO, J.C.R.; REZENDE, R.M.; BOTELHO, C.E.; CARVALHO, A.M. Dinâmica dos micronutrientes em cafeeiros enxertados. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 60, n. 2, p. 262-269, 2013.

FURLANI, A.M.C; FURLANI, P.R.; TANAKA, R.T.; MASCARENHAS, H.A.A.; DELGADO, M.D.P. Variability of soybean germplasm in relation to phosphorus uptake and use efficiency. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 59, n. 3, p. 529-536, 2002.

GEORGE, T.S.; RICHARDSON, A.E. Potential and limitations to improving crops for enhanced phosphorus utilization. In: WHITE, P.J.; HAMMOND, J.P. (Ed.). **Ecophysiology of Plant–Phosphorus Interactions**. Netherlands: Springer, 2008. p. 247–270.

GEORGE, T.S.; SIMPSON, R.J.; HADOBAS, P.A.; RICHARDSON, A.E. Expression of a fungal phytase gene in *Nicotiana tabacum* improves phosphorus nutrition of plants grown in amended soils. **Plant Biotechnology Journal**, Oxford, v. 3, p. 129–140, 2005.

GILL, H.S.; SINGH, A.; SETHI, S.K.; BEHL, R.K. Phosphorus uptake and use efficiency in different varieties of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Archives of Agronomy and Soil Science**, Halle, v. 56, p. 563–572, 2004.

GOLDSTEIN, A.H.; BAERTIEIN, D.A.; MCDANIEL, R.G. Phosphate starvation inducible metabolism in *Lycopersicon esculentum*. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 87, p.711-715, 1988.

GÓRNY, A.G.; GARCZYNSKI, S. Nitrogen and phosphorus efficiency in wild and cultivated species of wheat. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 31, p. 263–279, 2008.

GUNES, A.; INAL, A.; ALPASLAN, M.; CAKMAK, I. Genotypic variation in phosphorus efficiency between wheat cultivars grown under greenhouse and field conditions. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 52, p. 470–478, 2006.

HAFEEZ, F.; AZIZ, T.; MAQSOOD, M.A.; AHMED, M.; FAROOQ, M. Differences in rice cultivars for growth and phosphorus acquisition from rock phosphate and monoammonium phosphate sources. **International Journal of Agriculture and Biology**, Faisalabad, v. 12, p. 907–910, 2010.

HAMMOND, J.P.; BROADLEY, M.R.; WHITE, P.J.; KING, G.J.; BOWEN, H.C.; HAYDEN, R., MEACHAM, M.C.; MEAD, A.; OVERS, T.; SPRACKLEN, W.P.; GREENWOOD, D.J. Shoot yield drives phosphorus use efficiency in *Brassica oleracea* and correlates with root architecture traits. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 60, p. 1953–1968, 2009.

HASH, C.T.; SCHAFFERT, R.E.; PEACOCK, J.M. Prospects for using conventional techniques and molecular biological tools to enhance performance of ‘orphan’ crop plants on soils low in available phosphorus. **Plant and Soil**, The Hague, v. 245, p. 135–146, 2002.

HINSINGER, P. Bio-availability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root induced chemical changes: a review. **Plant and Soil**, The Hague, v. 237, p. 173– 195, 2001.

JOHNSON, J.F.; VANCE, C.P.; ALLAN, D.L. Phosphorus deficiency in *Lupinus albus*. Altered lateral root development and enhanced expression of phosphoenolpyruvate carboxylase **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 112, p. 31–41, 1996.

JOHNSTON, A.E. Resource or waste: the reality of nutrient recycling to land. **Proceedings 630**. York, UK: International Fertiliser Society, 2008.

JUNGK, A. Root hairs and the acquisition of plant nutrients from soil. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, Tharandt, v. 164, p. 121–129, 2001.

KORKMAZ, K.; IBRIKCI, H.; KARNEZ, E.; BUYUK, G.; RYAN, J.; ULGER, A.C.; OGUZ, H. Phosphorus use efficiency of wheat genotypes grown in calcareous soils. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 32, p. 2094–2106, 2009.

KOUAS, S.; DEBEZ, A.; SLATNI, T.; LABIDI, N.; DREVON, J.J.; ABDELLEY, C. Root proliferation, proton efflux, and acid phosphatase activity in common bean (*Phaseolus vulgaris*) under phosphorus shortage. **Journal of Plant Biology**, Korea, v. 52, p. 395–402, 2009.

LAUER, M.J.; BLEVINS, D.G.; SIERZPUTOWSKA-GRACZ, H. ³¹P-Nuclear Magnetic Resonance determination of phosphate compartmentation in leaves of reproductive soybeans (*Glycine max* L.) as affected by phosphate nutrition. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 89, p. 1331–1336, 1989.

LYNCH, J.P.; BROWN, K. Whole-plant adaptations to low phosphorus availability. In: HUANG, B. (Ed.). **Plant-environment interactions**. 3rd ed. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 2006. p.209–242.

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**. Netherlands :Springer, , 2008. p. 83–116.

MCLAUGHLIN, M.J.; FILLERY, I.R.; TILL, A.R. Operation of the phosphorus, sulphur and nitrogen cycles. In: GIFFORD, R.M.; BARSON, M.M. (Ed.). **Australia’s Renewable Resources: Sustainability and Global Change**. Canberra, Australia: Bureau of Rural Resources, 1991. p. 67-116.

MELO, B.; MARCUZZO, K.V.; TEODORO, R.E.F.; CARVALHO, H.P. Fontes e doses de fósforo no desenvolvimento e produção do cafeeiro em um solo originalmente sob vegetação de cerrado de Patrocínio – MG. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 29, n. 2, p. 315-321, 2005.

MILLER, C.R.; OCHOA, I.; NIELSEN, K.L.; BECK, D.; LYNCH, J.P. 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, p. 973–985, 2003.

MIMURA, T.; DIETZ, K.J.; KAISER, W.; SCHRAMM, M.J.; KAISER, G.; HEBER, U. Phosphate transport across biomembranes and cytosolic phosphate homeostasis in barley leaves. **Planta**, Berlin, v. 180, p. 139–146, 1990.

NANAMORI, M.; SHINANO, T.; WASAKI, J.; YAMAMURA, T.; RAO, I.M.; OSAKI, M. Low phosphorus tolerance mechanisms: Phosphorus recycling and photosynthate partitioning in the tropical forage grass, brachiaria hybrid cultivar mulato compared with rice. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 45, p. 460-469, 2004.

NARANG, R.A.; BRUENE, A.; AITMANN, T. Analysis of phosphate acquisition efficiency in Arabidopsis accessions. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 124, p.1786 –1799, 2000.

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

OSBORNE, L.D.; RENGEL, Z. Screening cereals for genotypic variation in the efficiency of phosphorus uptake and utilization. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 53, p. 295–303, 2002.

OZTURK, L.; EKER, S.; TORUN B.; CAKMAK, I. Variation in phosphorus efficiency among 73 bread and durum wheat genotypes grown in a phosphorus-deficient calcareous soil. **Plant and Soil**, The Hague, v. 269, p. 69–80, 2005.

PLAXTON, W.C.; TRAN, H.T. Metabolic adaptations of phosphate-starved plants. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 156, p.1006–1015, 2011.

RAGHOTHAMA, K.G. Phosphate acquisition. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 50, p. 665–693, 1999.

REIS JR, R.A.; MARTINEZ, H.E.P. Adição de Zn e absorção, translocação e utilização de Zn e P por cultivares de cafeeiro. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 59, n. 3, p. 537-542, 2002.

RENGEL, Z. Physiological mechanisms underlying differential nutrient efficiency of crop genotypes. In: RENGEL, Z. (Ed). **Mineral Nutrition of Crops: Fundamental Mechanisms and Implications**. New York:Haworth Press, 1999. p. 227–265.

ROMER, W.; SCHENK, H. Influence of genotype on phosphate uptake and utilization efficiencies in spring barley. **European Journal Agronomy**, Montpellier, v. 8, p. 215–224, 1998.

RYAN, P.R.; DELHAIZE, E.; JONES, D.L. Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 52, p. 527–560, 2001.

SOUSA, D.M.G.; LOBATO, E. **Adubação fosfatada em solos da região do Cerrado**. Piracicaba, Potafos, 2003. 16p.

TOMAZ, M.A.; MARTINEZ, H.E.P.; CRUZ, C.D.; FERRARI, R.B.; ZAMBOLIM, L.; SAKIYAMA, N.S. Diferenças genéticas na eficiência de absorção, na translocação e na utilização de K, Ca e Mg em mudas enxertadas de cafeeiro. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 38, n. 6, p.1540-1546, 2008.

TOMAZ, M.A.; MARTINEZ, H.E.P.; RODRIGUES, W.N.; FERRARI, R.B.; PEREIRA, A.A.; SAKIYAMA, N.S. Efficiency of absorption and utilization of boron, zinc, copper and manganese in grafted coffee seedlings. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 58, n. 1, p. 108-114, 2011.

TOMAZ, M.A.; MARTINEZ, H.E.P.; SAKIYAMA, N.S.; CRUZ, C.D.; PEREIRA, A.A. Absorção, translocação e utilização de zinco, cobre e manganês por mudas enxertadas de *Coffea arabica*. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, Viçosa, v. 30, p. 377-384, 2006.

TOMAZ, M.A.; SILVA, S.R.; SAKIYAMA, N.S.; MARTINEZ, H.E.P. Eficiência de absorção, translocação e uso de cálcio, magnésio e enxofre por mudas enxertadas de *Coffea arabica*. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 27, p. 885-892, 2003.

USGS. United State Geological Survey. **Mineral commodity summaries 2012**. U.S. Geological Survey, 198 p. Disponível em:
<http://minerals.er.usgs.gov/minerals/pubs/mcs/2012/mcs2012.pdf>. Acesso em: 21 maio 2012.

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, p. 423–447, 2003.

WANG, Q.R.; LI, J.Y.; LI, Z.S.; CHRISTIE, P. Screening Chinese wheat germplasm for phosphorus efficiency in calcareous soils. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 28, p. 489–505, 2005.

WANG, X.; SHEN, J.; LIAO, H. Acquisition or utilization, which is more critical for enhancing phosphorus efficiency in modern crops? **Plant Science**, Davis, v 179, n. 4, p. 302–306, 2010.

WASAKI, J.; MARUYAMA, H.; TANAKA, M.; YAMAMURA, T.; DATEKI, H.; SHINANO, T.; ITO, S.; OSAKI, M. Overexpression of the LASAP2 gene for secretory acid phosphatase in white lupin improves the phosphorus uptake and growth of tobacco plants. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 55, p. 107–113, 2009.

WISSUWA, M. How do plants achieve tolerance to phosphorus deficiency? Small causes with big effects. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 133, p. 1947–1958, 2003.

WISSUWA, M.; AE, N. Genotypic variation for tolerance to phosphorus deficiency in rice and the potential for its exploitation in rice improvement. **Plant Breeding**, Bonn, v. 120, p. 43–48, 2001.

WISSUWA, M.; MAZZOLA, M.; PICARD, C. Novel approaches in plant breeding for rhizosphere-related traits. **Plant and Soil**, The Hague, v. 321, p. 409–430, 2009.

YASEEN, M.; MALHI, S.S. Variation in yield, phosphorus uptake, and physiological efficiency of wheat genotypes at adequate and stress phosphorus levels in soil. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 40, p. 3104–3120, 2009.

YUN, S. J.; KAEPLER, S. M. Induction of maize acid phosphatase activity under phosphorus starvation. **Plant and Soil**, The Hague, v. 237, p. 109–115, 2001.

ZHU, J.; KAEPLER, S.M.; LYNCH, J.P. Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays* L.). **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 32, p. 749–762, 2005.

ZHU, X.G.; LONG, S.P.; ORT, D.R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 61, p. 235–261, 2010.

ZHU, Y.G.; SMITH, S.E.; BARRITT, A.R.; SMITH, F.A. Phosphorus (P) efficiencies and mycorrhizal responsiveness of old and modern wheat cultivars. **Plant and Soil**, The Hague, v. 237, p. 249–255, 2001.

2 EFICIÊNCIA DE USO DE FÓSFORO POR CULTIVARES DE CAFÉ

Resumo

O fósforo (P) é um dos nutrientes que mais restringe a produção agrícola nos solos brasileiros. Além da baixa concentração do nutriente no material de origem, este elemento pode ser adsorvido nos minerais oxídicos e/ou precipitado pelos íons ferro e alumínio, que resulta na baixa eficiência da adubação fosfatada. Esta pesquisa foi realizada com o objetivo de caracterizar os cultivares das espécies *Coffea arabica* e *Coffea canephora* quanto ao uso de P, e agrupar em relação a eficiência e resposta ao nutriente. As plantas de vinte e um cultivares de *C. arabica* e quatro cultivares de *C. canephora* foram caracterizadas pela biometria, acúmulo de biomassa, concentração e acúmulo de P nas partes da planta e por índices de eficiência de uso de P. Ainda, foram avaliadas a colonização micorrízica, atividade da fosfatase ácida foliar e frações de P nos órgãos. O crescimento do cafeeiro reduziu sob baixa disponibilidade de P, e a concentração do nutriente foi superior nos cultivares de *C. canephora*. As folhas jovens concentraram mais P, principalmente na forma de Pi. A colonização micorrízica em *C. arabica* foi superior nas raízes sob deficiência de P, e a atividade da enzima fosfatase ácida não variou com os níveis do nutriente. Os cultivares de *C. canephora* foram eficientes na absorção de P, enquanto os cultivares de *C. arabica* eficientes na utilização do nutriente. A eficiência de P variou entre os cultivares de café, em que E16 Shoa, E22 Sidamo, Iêmen e Acaiá foram eficientes e responsivos.

Palavras-chave: *Coffea arabica*; *Coffea canephora*; Colonização micorrízica; Frações de P; Concentração; Acúmulo; Fosfatase ácida; Eficiência de absorção; Eficiência de utilização

Abstract

Phosphorus (P) is one of the most limiting nutrients for agricultural production in Brazilian soils due to low soil Pi concentrations and rapid fixation of fertilizer Pi by adsorption to oxidic minerals and/or precipitation by iron and aluminum ions. The objectives of this study were to quantify phosphorus (P) uptake and use efficiency in cultivars of the species *Coffea arabica* and *Coffea canephora*, and group them in terms of efficiency and response to Pi availability. Plants of twenty-one cultivars of *C. arabica* and four cultivars of *C. canephora* were grown under contrasting soil P availabilities. Biomass accumulation, tissue P concentration and accumulation and efficiency indices for P use were measured. Mycorrhizal colonization, acid phosphatase activity and P fractions in the organs were also analyzed. Coffee plant growth was reduced under low P availability, and P concentration was higher in cultivars of *C. canephora*. The young leaves concentrated more P, mostly in the form of inorganic P. The mycorrhizal colonization of *C. arabica* roots was higher under low P availability and the activity of the acid phosphatase enzyme did not vary with nutrient levels. The cultivars of *C. canephora* were efficient in P uptake, while the cultivars of *C. arabica* were more efficient in P utilization. The P efficiency was different among coffee cultivars and E16 Shoa, E22 Sidamo, Iêmen and Acaiá cultivars were efficient and responsive..

Keywords: *Coffea arabica*; *Coffea canephora*; Mycorrhizal colonization; P Fractions; Concentration; Content; Acid phosphatase; Uptake efficiency; Utilization efficiency

2.1 Introdução

Grande parte da produção brasileira de café ocorre em solos altamente intemperizados, com baixa disponibilidade de fósforo (P). Nesses solos, o P presente no solo ou fornecido via fertilizante pode ser adsorvido pelos minerais da fração argila ou precipitado pelo ferro (Fe^{2+}) e alumínio (Al^{3+}), o que reduz a quantidade do nutriente disponível à absorção pelas plantas. A aplicação de fertilizantes fosfatados é indispensável para aumentar a produtividade das culturas, ainda que somente 10 a 20% do P aplicado seja recuperado pelas plantas (BOLLAND; GILKES, 1998; NOVAIS; SMYTH, 1999; SOUSA; LOBATO, 2003).

O P é um recurso finito e não renovável (CORDELL; DRANGERT; WHITE, 2009) e a longevidade das reservas mundiais de fosfatos está estimada entre 100 e 400 anos (JOHNSTON, 2008; USGS, 2012). Dessa forma, são necessárias alternativas econômicas e sustentáveis que melhorem a eficiência dos fertilizantes, sem a dependência, exclusiva, do aumento da dose de fertilizante fosfatado (VANCE; UHDE-STONE; ALLAN, 2003; YAN, 2005).

O melhoramento genético pode ser uma dessas alternativas para o aumento da eficiência de uso de nutrientes e uma série de estudos indicaram variação genotípica das plantas em relação ao uso eficiente de P (ROMER; SCHENK, 1998; WISSUWA; AE, 2001; MANSKE et al., 2001; 2002; OSBORNE; RENGEL, 2002a,b; OZTURK et al., 2005; GUNES et al., 2006; CORRALES et al., 2007; DUAN et al., 2009; HAMMOND et al., 2009). Esta variação é hereditária e pode ser usada em programas de melhoramento das plantas.

Existem inúmeras definições e métodos de cálculos para obter a eficiência de uso do P. Nesta pesquisa, adotou-se eficiência de P como a habilidade de produzir biomassa em condição deficiente e suficiente do nutriente (BATTEN, 1992; LYNCH, 1998; WISSUWA; MAZZOLA; PICARD, 2009; WANG; SHEN; LIAO, 2010). A eficiência de P pode ser dividida em eficiência de absorção e eficiência de utilização do nutriente. A eficiência de absorção se refere à capacidade da planta de obter P do solo, e a eficiência de utilização à capacidade de produção de biomassa ou grãos por unidade de P absorvido. A eficiência de P pode ser explorada tanto pelo aumento da capacidade de absorção, quanto da utilização (MANSKE et al, 2001; SHENOY; KALAGUDI, 2005; PARENTONI; JUNIOR, 2008). No entanto, a capacidade de cada processo varia em termos de espécie, cultivar e condições ambientais.

As plantas apresentam diversas respostas adaptativas à baixa disponibilidade de P. Os processos de absorção e utilização do P dependem de parâmetros morfológicos, fisiológicos e bioquímicos (HAMMOND; BROADLEY; WHITE, 2004). A absorção do nutriente é afetada pela morfologia e arquitetura das raízes (NIELSEN et al., 1998; ZHU et al., 2006; LYNCH; BROWN, 2008), associação com micorrizas (VAAST; ZASOSKI; BLEDSOE, 1996; SIQUEIRA et al., 1998; MIGUEL et al., 2013), transportadores de P (SHINANO et al., 2005; LI; LIU; LIAN, 2010; HAMMOND et al., 2011) e exsudados radiculares (JONES, 1998;. RYAN; DELHAIZE; JONES, 2001; SHANE; LAMBERS, 2005). A utilização do P pela planta, por sua vez, depende da remobilização do nutriente entre os órgãos, dos transportadores de Pi, da atividade da fosfatase, da liberação do Pi dos vacúolos, e das vias bioquímicas (WANG; SHEN; LIAO, 2010).

Pesquisas sobre eficiência de uso de P devem considerar a alocação interna do nutriente e sua utilização no metabolismo da planta. Este nutriente está presente em diversas frações nos órgãos vegetais, como constituinte de ácidos nucleicos, fosfolipídios de membranas (estrutural), e P metabolicamente ativo, como ésteres fosfato, Pi, ATP e açúcares fosfatados (glicose-6-fosfato) (BIELESKI, 1973; KEDROWSKI, 1983; MARSCHNER, 1995). Sob deficiência de P, as plantas otimizam a sua alocação entre as frações, a fim de garantir a produção. Nesse caso, o Pi é remobilizado entre as células para atender a demanda por P dos diferentes órgãos. O estudo das frações de P nas plantas ajuda a compreender as variações na concentração do P nas partes da planta (HIDAKA; KITAYAMA, 2011), e a adaptação das plantas à baixa disponibilidade do nutriente.

O cafeeiro apresenta alta variabilidade genética e diversas pesquisas indicam variação entre diferentes genótipos de café em relação à eficiência de uso de nutrientes (REIS; MARTINEZ, 2002; TOMAZ et al., 2003; TOMAZ et al., 2008; AMARAL et al., 2011; TOMAZ et al., 2011; MARTINS et al., 2013; FERREIRA et al., 2013), porém poucos exploram a eficiência de uso de P e não apresentam uma padronização nos métodos de cálculos de eficiência. Na pesquisa realizada por Martins et al. (2013), os autores observaram maior crescimento em altura, diâmetro do caule, área foliar, volume e comprimento de raízes em clones de *C. canephora* submetidos a maiores doses de P, mas estes dados também não foram correlacionados com a eficiência de uso de P.

Esta pesquisa foi realizada com o objetivo de caracterizar os cultivares das espécies *Coffea arabica* e *Coffea canephora* quanto ao uso de fósforo e agrupar em relação a eficiência e resposta ao nutriente.

2.2 Material e métodos

Material genético

As plantas de vinte e um cultivares de café da espécie *Coffea arabica* L. e quatro cultivares da espécie *Coffea canephora* (Tabela 1) foram cultivadas em casa de vegetação. Os materiais utilizados na presente pesquisa foram selecionadas do banco de germoplasma do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC). Os cultivares de *C. arabica* utilizados no Brasil até a década de 1970 apresentam uma estreita base genética, com elevado parentesco entre os cultivares. Por essa razão foram usados, também, introduções exóticas de outros países, seleções e formas botânicas representativas das duas principais espécies cultivadas.

Tabela 1- Identificação dos materiais genéticos de café utilizados na pesquisa

	Espécie	Identificação	Registro IAC	Natureza	País
1	<i>C. arabica</i>	Typica		Sem seleção	Brasil
2	<i>C. arabica</i>	Bourbon Vermelho	IAC 662	Melhorado/Cultivar	Brasil
3	<i>C. arabica</i>	Bourbon Amarelo	IAC J19	Melhorado/Cultivar	Brasil
4	<i>C. arabica</i>	Mundo Novo	IAC 376-4	Melhorado/Cultivar	Brasil
5	<i>C. arabica</i>	Acaiá	IAC 474-19	Melhorado/Cultivar	Brasil
6	<i>C. arabica</i>	Caturra Vermelho	IAC 477	Melhorado/Cultivar	Brasil
7	<i>C. arabica</i>	Caturra Amarelo	IAC 476	Melhorado/Cultivar	Brasil
8	<i>C. arabica</i>	Catuaí Vermelho	IAC 144	Melhorado/Cultivar	Brasil
9	<i>C. arabica</i>	Catuaí Amarelo	IAC 62	Melhorado/Cultivar	Brasil
10	<i>C. arabica</i>	Icatu Precoce	IAC 3282	Melhorado/Cultivar	Brasil
11	<i>C. arabica</i>	Ouro Verde	IAC H5010-5	Melhorado/Cultivar	Brasil
12	<i>C. arabica</i>	Obatã	IAC 1669-20	Melhorado/Cultivar	Brasil
13	<i>C. arabica</i>	Tupi	IAC 1669-33	Melhorado/Cultivar	Brasil
14	<i>C. arabica</i>	E534 Kaffa	IAC 2197	Sem seleção/Prospecção	Etiópia
15	<i>C. arabica</i>	E208 Illubabor	IAC 2092	Sem seleção/Prospecção	Etiópia
16	<i>C. arabica</i>	E22 Sidamo	IAC 2032	Sem seleção/Prospecção	Etiópia
17	<i>C. arabica</i>	E16 Shoa	IAC 2027	Sem seleção/Prospecção	Etiópia
18	<i>C. arabica</i>	E12 Harar	IAC 2026	Sem seleção/Prospecção	Etiópia
19	<i>C. arabica</i>	Jimma Tane	IAC 1124-2	Melhorado/Cultivar exótica	Etiópia
20	<i>C. arabica</i>	Geisha	IAC 2210	Melhorado/Cultivar exótica	Etiópia
21	<i>C. arabica</i>			Melhorado/Cultivar exótica	Iemen
22	<i>C. canephora</i>	Apoatã	IAC 2258	Melhorado/Cultivar	Brasil
23	<i>C. canephora</i>	Robusta	IAC 2292	Sem seleção	Brasil
24	<i>C. canephora</i>	Bukobensis	IAC 451Col 2	Sem seleção	Brasil
25	<i>C. canephora</i>	Guarini		Sem seleção	Brasil

Condução do experimento

O experimento foi conduzido no Departamento de Produção Vegetal da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", em Piracicaba/SP, de julho de 2010 a agosto de 2011.

As sementes dos materiais genéticos germinaram em areia lavada, irrigadas com água deionizada e as plântulas foram transplantadas em vasos de 9 dm³, antes da emissão das folhas cotiledonares.

O solo utilizado no experimento, classificado como Latossolo Vermelho-Amarelo, textura média, foi coletado abaixo de 20 cm da superfície, a fim de eliminar o efeito de fertilizações anteriores. O nível de P deficiente consistiu no teor original determinado na amostra de solo (8 mg dm⁻³), pelo método da resina. O nível suficiente foi obtido com o fornecimento de 3,7 g de fosfato de amônio monobásico (NH₄H₂PO₄) e 1,56 g de fosfato de potássio monobásico (KH₂PO₄) por vaso, com teor final de 120 mg dm⁻³ de P. Os demais nutrientes foram fornecidos nas seguintes doses (mg dm⁻³): N - 50; K - 50; S - 50; B - 1; Co - 0,1; Cu - 1; Cl - 5; Mn - 5; Mo - 0,15; Ni - 0,1 e Zn - 3. Nos tratamentos sem P, o nitrogênio e o potássio foram corrigidos, de modo que todas as plantas recebessem a mesma dose de N e K. O calcário e os fertilizantes foram misturados ao solo e incubados por 20 dias, com umidade mantida a 60% da capacidade de retenção de água. Após a correção da fertilidade do solo e antes do plantio do café coletaram-se amostras de solo para análise química e física, e os resultados estão apresentados nas tabelas 2 e 3. A dose de N e K foi complementada em cobertura, em quatro aplicações, na forma de solução (mg dm⁻³): N - 200, K - 200 e S - 25.

Tabela 2 – Resultados da análise química do solo, após a incubação e correção da fertilidade

P-solo	pH	MO	P-resina	K	Ca	Mg	Al	CTC	Cu	Fe	Zn	Mn	B
		g dm ⁻³	mg dm ⁻³	----	mmol _c dm ⁻³	-----			-----	DTPA	-----	água quente	
	CaCl ₂			----									
P-def	5	11	8	4	24	11	0	59	1	42	3	13	0,23
P-suf	4,8	10	120	4	22	10	1	61	1	56	3	16	0,29

Tabela 3 – Resultados da análise granulométrica e classe de textura do solo

Argila	Silte	Areia total	Areia grossa	Areia fina	Classe de textura do solo
		g kg ⁻¹			
189	41	770	320	450	média

Biometria das plantas

A altura, o diâmetro do caule e o número de ramos foram obtidas mensalmente até o nono mês, a fim de se determinar o incremento mensal. A altura foi medida entre o nível do solo e o ápice do ramo ortotrópico, e o diâmetro do caule a dois cm da base do caule. No fim do experimento obteve-se o número de folhas jovens e maduras, a área foliar, a massa seca de folhas jovens, folhas maduras, caule+ramos e raízes. Como folha madura

consideraram-se as que estavam completamente expandidas e cor verde intensa; e como folha jovens, as que ainda estavam em expansão, e cor verde clara. A área foliar foi determinada em um medidor de área foliar modelo LiCor 3100 (LiCor, Nebraska, EUA).

Todo material foi lavado em água deionizada. Os ramos plagiotrópicos, caule e raízes foram secos em estufa com circulação de ar à 65 °C e 72 horas. As folhas jovens e maduras foram liofilizadas, para posterior análise de fracionamento de P. Após a secagem obteve-se a massa seca de cada parte e, posteriormente, os materiais foram moídos.

Concentração e acúmulo de fósforo

A concentração de P nas raízes, caule+ramos, folhas maduras e folhas jovens do cafeeiro foi determinada por espectrometria de fluorescência de raio-X por energia dispersiva (EDXRF), conforme metodologia proposta por Tezotto et al. (2013). Para determinação do teor de P nas amostras, usou um grama de material vegetal moído e disposto em cubetas de polietileno cobertos com filme de polipropileno. O acúmulo de P foi obtido pelo produto entre a concentração de P e a massa seca das partes da plantas

Eficiência nutricional no uso de fósforo

A eficiência relativa (ERP, %) dos cultivares foi calculada pela razão entre a massa seca da planta sob deficiência de P e a massa seca sob suficiência do nutriente, como descrito por Ozturk et al. (2005):

$$ERP = \left(\frac{MS_{P\text{-deficiente}}}{MS_{P\text{-suficiente}}} \right) \times 100$$

O índice de eficiência agrônômica de P (IEAP, g MS g⁻¹ P) foi obtido pela expressão adaptada de Oliveira et al. (1987):

$$IEAP = \frac{MS_{P\text{-suficiente}} - MS_{P\text{-deficiente}}}{\text{diferença entre os teores de solo suficiente e deficiente}}$$

A separação dos cultivares foi feita com base na produção de massa seca quando o teor de P era deficiente (eixo x) e na capacidade de resposta das mesmas em P suficiente, dado obtido pelo IEAP (eixo y), de forma a obter quatro quadrantes: (i) cultivares eficientes e não responsivos (**ENR**); (ii) cultivares eficientes e responsivos (**ER**); (iii) cultivares não eficientes e responsivos (**NER**); e (iv) cultivares não eficientes e não responsivos (**NENR**) (GERLOFF, 1977).

A eficiência de uso de P foi dividida em eficiência de absorção (EAbP) e eficiência de utilização (EUtP), as quais foram obtidas segundo Gerloff e Gabelman (1983).

A eficiência de absorção de P pelas raízes foi obtida pela razão entre o P acumulado na planta e a quantidade de P aplicado ($\text{mg P g}^{-1} \text{ P}$):

$$EAbP = \frac{P_{\text{acumulado}}}{P_{\text{aplicado}}}$$

A eficiência de utilização de P foi obtida pela massa seca produzida por unidade de P acumulado na planta ($\text{g MS mg}^{-1} \text{ P}$):

$$EUtP = \frac{MS}{P_{\text{acumulado}}}$$

A eficiência fisiológica de uso de P (EFUP, $\text{g}^2 \text{ MS g}^{-1} \text{ P}$) corresponde a massa seca produzida por unidade de P presente na mesma porção de massa seca (WHITE et al., 2005; WHITE; HAMMOND, 2008):

$$EFUP = \frac{MS_{P\text{-suficiente}}}{[P]_{\text{suficiente}}} \quad \text{ou} \quad EFUP = \frac{MS_{P\text{-deficiente}}}{[P]_{\text{deficiente}}}$$

Atividade da enzima fosfatase ácida (EC 3.1.3.2)

A atividade da enzima fosfatase ácida foi determinada no tecido foliar *in vivo*, no quinto mês após a emergência das plantas. Para esta análise coletou-se 1,0 g de folhas maduras, as quais foram incubadas em tubo de ensaio com 8 mL de 250 μM paranitrofenilfosfato (p-NPP) em banho-maria, por 30 minutos, à 30 °C. Após a incubação pipetou-se 2 mL do sobrenadante e adicionou em tubo de ensaio contendo 2 mL de hidróxido de sódio 2 M (NaOH). Após homogeneização, fez-se a leitura em espectrofotômetro com comprimento de onda 410 nm. A atividade da fosfatase ácida foi expressa em μmol de p-NPP por hora por grama de massa fresca ($\mu\text{mol p-NPP h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ MF}$) (McLACHLAN, 1982; SILVA; BASSO, 1993).

Colonização micorrízica

Amostras de raízes ao final do experimento foram armazenadas em álcool 50% para determinação da colonização radicular por fungos micorrízicos (FMAs). A colonização radicular foi determinada pelo método de Vierheilig (1998). A porcentagem de colonização radicular foi feita em microscópio estereoscópico, pelo método da placa quadriculada (GIOVANNETTI; MOSSE, 1980).

Fracionamento do fósforo na planta

O fracionamento do P foi realizado conforme metodologia adaptada por Close e Beadle (2004), com base no método de fracionamento pelo ácido tricloroacético (TCA). Amostras de 0,3 g de material vegetal seco (raízes, caule+ramos, folhas maduras e folhas jovens) foram extraídas inicialmente com 30 mL de TCA 0,3 M a 4 °C por 1 hora, com agitação a cada 10 minutos. A amostra foi centrifugada por 15 minutos, a 12.000 g e 4 °C. Em seguida, o sobrenadante foi removido e procedeu a reextração do resíduo em TCA 0,3M a 90 °C por 1 hora. Uma sub-amostra de 15 mL do sobrenadante de cada procedimento de extração a frio e a quente foi evaporada a 100 °C e digerida para a determinação do P.

Por este procedimento obteve-se as seguintes frações de P: inorgânico (Pi) e P-açúcar, ambos extraídos com TCA a 4 °C; P-ácido nucléico, extraído em TCA a 90 °C e P-insolúvel (residual). A concentração de P em cada uma das frações foi determinada em ICP-OES (plasma de emissão atômica). A determinação da concentração total de P nas folhas foi obtida por espectrometria de fluorescência de raio-X por energia dispersiva (EDXRF) (TEZOTTO et al., 2013).

Análises estatísticas

Os dados foram analisados por análise de variância, pelo programa SAS (SAS, 2000) e as médias comparadas pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade. A correlação entre massa seca e eficiência relativa de P foram analisadas por análises de regressão. A correlação entre os dados foi realizada pelo programa SAS, usando o coeficiente de correlação de Spearman e adotou-se o nível de significância de 1%.

2.3 Resultados

Baixa disponibilidade de fósforo reduz o crescimento do cafeeiro

O crescimento das plantas em P suficiente foi superior às cultivadas em P deficiente até o quinto mês para a espécie *C. arabica*, e sexto mês em *C. canephora* (Tabela 4). A partir desta época as taxas de crescimento foram semelhantes independentemente do teor de P disponível. A taxa de crescimento reduziu a partir de 6 meses, em ambas as espécies e nos dois níveis de P. A altura das plantas de *C. arabica* foi superior às de *C. canephora* no final do experimento, nove meses após a emergência, nos dois níveis de P (Figura 1).

Tabela 4 - Taxa de crescimento em altura e incremento do número de pares de ramos em *C. arabica* e *C. canephora* sob P-deficiente e suficiente

Idade (meses)	Taxa de crescimento em altura (cm mês ⁻¹)				Incremento do número de pares de ramos (pares mês ⁻¹)			
	<i>C. arabica</i>		<i>C. canephora</i>		<i>C. arabica</i>		<i>C. canephora</i>	
	P-def	P-suf	P-def	P-suf	P-def	P-suf	P-def	P-suf
2	3,34b	3,89a	2,86a	3,05a	-	-	-	-
3	5,61b	6,52a	2,62b	3,97a	-	-	-	-
4	8,55b	12,33a	4,38b	6,69a	0,04b	0,13a	0,00a	0,00a
5	8,54b	11,48a	5,09b	7,34a	0,68b	1,31a	0,00a	0,05a
6	6,46a	6,20a	5,87b	7,67a	0,84a	0,88a	0,05a	0,35a
7	4,50a	4,42a	6,34a	7,53a	0,57a	0,64a	0,10b	0,60a
8	4,75a	4,52a	3,43a	3,65a	0,85b	1,09a	0,15a	0,55a
9	5,15a	5,34a	4,59a	3,82a	0,87a	0,83a	0,40a	0,65a
Média por mês	5,86	6,84	4,4	5,46	0,64	0,812	0,117	0,367
Altura final	50,2Ab	58,6Aa	38Bb	46,8Ba	4Ab	5,3Aa	0,7Bb	2,2Ba

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na horizontal (entre níveis de P) e pela mesma letra maiúscula na horizontal (entre espécies) não diferem entre a 5% de probabilidade

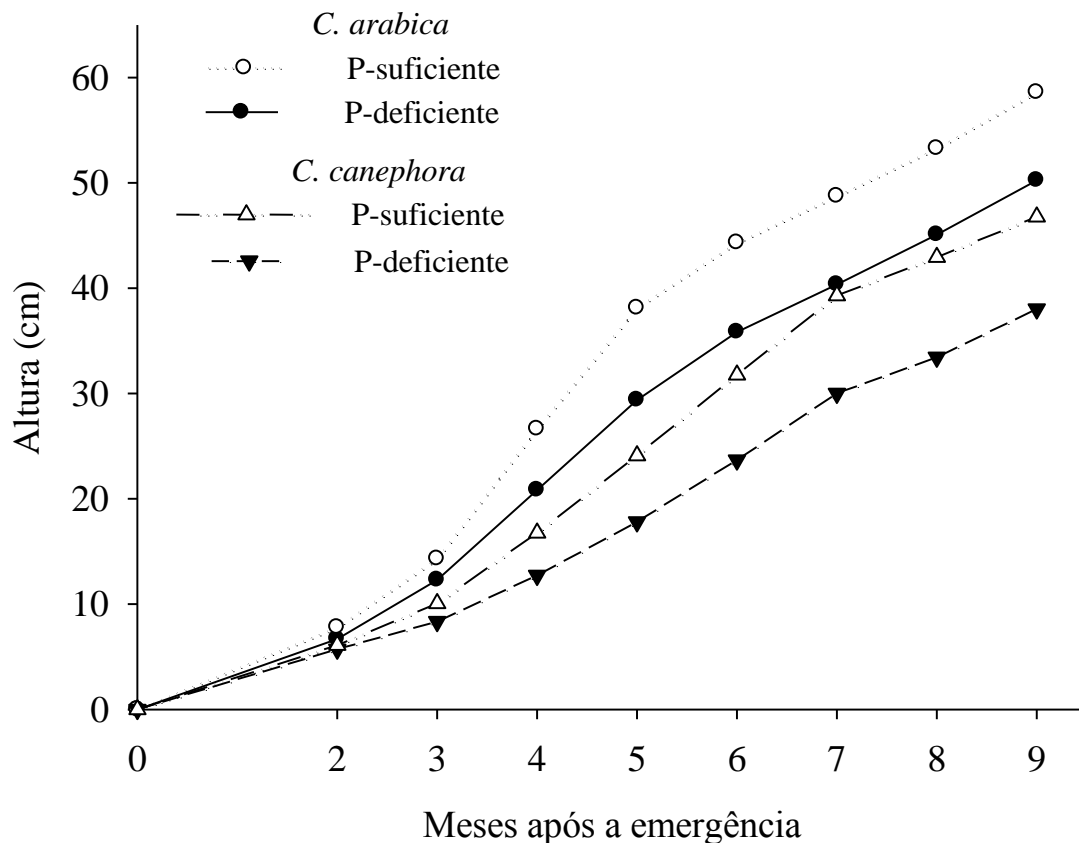


Figura 1 - Altura das mudas de *Coffea arabica* e *C. canephora* sob P-suficiente e P-deficiente. As mudas cresceram em casa de vegetação entre os meses de novembro e agosto de 2011, em Piracicaba-SP.

A emissão dos primeiros pares de ramos plagiotrópicos nas plantas P-deficiente ocorreu a partir do quinto mês após a emergência para os cultivares de *C. arabica*, e somente

a partir do sétimo mês para os cultivares de *C. canephora*. As plantas P-suficiente apresentaram os primeiros ramos no quarto mês após a emergência nos cultivares de *C. arabica*, e a partir do sexto mês em *C. canephora* (Tabela 4). Ao final do experimento, os cultivares de *C. arabica* apresentaram, em média, entre quatro e cinco pares de ramos, enquanto os cultivares de *C. canephora*, no máximo, 2 pares de ramos desta espécie (Figura 2).

A taxa de aumento do diâmetro do caule de plantas sob deficiência de P foi inferior ao observado em plantas sob P-suficiente nas duas espécies, durante todo o período de avaliação.

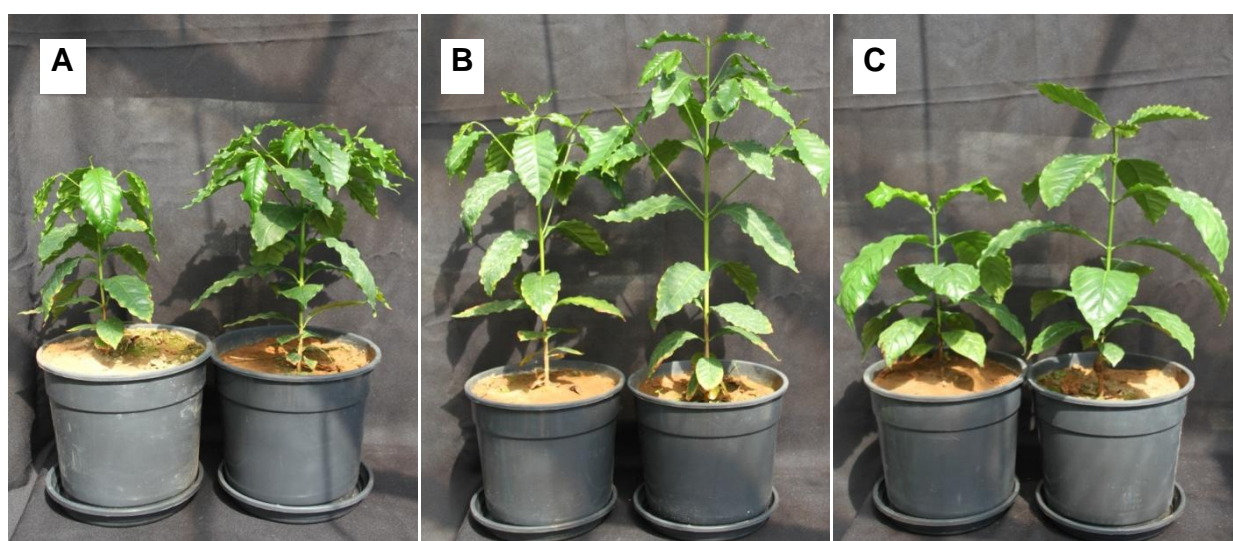


Figura 2 - Cultivares Ouro Verde (A) e Shoa (B) (*C. arabica*) e Bukobensis (C) (*C. canephora*) sob P- deficiente e suficiente, seis meses após a emergência

Tabela 5 - Massa seca (g) da parte aérea e das raízes e razão raiz/parte aérea de *C. arabica* e *C. canephora*

Fósforo	Espécie	Raiz	Parte aérea	Total	Raiz/PA
Deficiente	<i>C. arabica</i>	6,2Bb	23,0Ba	29,3Ba	0,27Ab
	<i>C. canephora</i>	7,3Ba	18,0Bb	25,4Ba	0,40Aa
Suficiente	<i>C. arabica</i>	10,9Ab	37,9Aa	49,2Aa	0,29Ab
	<i>C. canephora</i>	13,4Aa	32,8Aa	46,3Aa	0,43Aa
Teste F		54,9*	60,4*	62,7*	22,0*
Espécie (E)		31,3*	15,1*	2,56 ^{ns}	145,8*
Nível de P (P)		230*	208*	222,5*	0 ^{ns}
Interação E x P		6,5*	0,74 ^{ns}	0,19 ^{ns}	1,03 ^{ns}

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na vertical (entre espécies) e médias seguidas pela mesma letra maiúscula na vertical (entre níveis de P) não diferem a 5% de probabilidade

A massa seca das partes da planta foi superior em solo com alto suprimento de P, nas duas espécies (Tabela 5). Os cultivares de *C. canephora* produziram mais biomassa de

raízes que os cultivares de *C. arabica*, independentemente do nível de suprimento de P, o que resultou no aumento da razão raiz/parte aérea nos cultivares de *C. canephora* (Tabela 5).

O comportamento das variáveis em razão do nível de P pode ser visualizado na figura 3. A massa seca das plantas reduziu cerca de 50% em deficiência de P, sendo que a maior redução ocorreu para massa seca dos ramos com apenas 43% da biomassa acumulada sob P-suficiente. Todos os demais parâmetros reduziram-se sob deficiência de P, com exceção da colonização micorrízica, que foi em média 90% maior nessas condições.

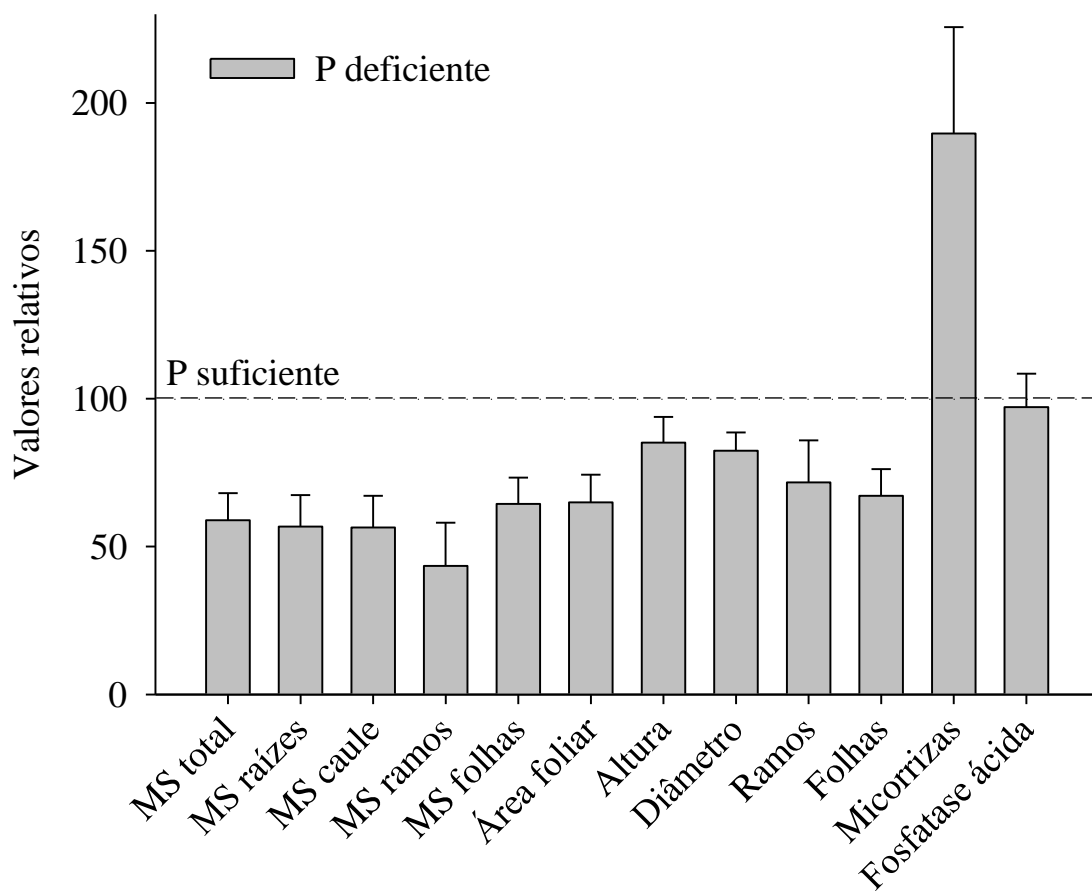


Figura 3 – Valores relativos de 12 parâmetros avaliados em cafeeiro sob P-deficiente e suficiente (valores de P-suficiente = 100%). MS - massa seca

A colonização micorrízica em *C. arabica* aumentou em plantas cultivadas em solo deficiente de fósforo

A colonização micorrízica foi superior nos materiais de *C. arabica* em relação aos de *C. canephora* nos dois níveis de P ($P > 0,05$), com média de 25% de micorrização em P-deficiente e 13% sob P-suficiente. Os valores observados em *C. canephora* foram, em média, 18% em P-deficiente e 8% em P-suficiente.

A colonização micorrízica variou entre os genótipos de 34% (E22 Sidamo) a 13% (Guarini) em P-deficiente, e de 26% (Bourbon Amarelo) a 3% (Robusta) em P-suficiente. A colonização micorrízica foi superior sob P-deficiente, exceto para os cv. Bourbon Amarelo e Catuaí Amarelo. Os cv. E12 Harar e Robusta apresentaram cerca de cinco vezes mais colônias micorrízicas em solo deficiente de P (Figura 4).

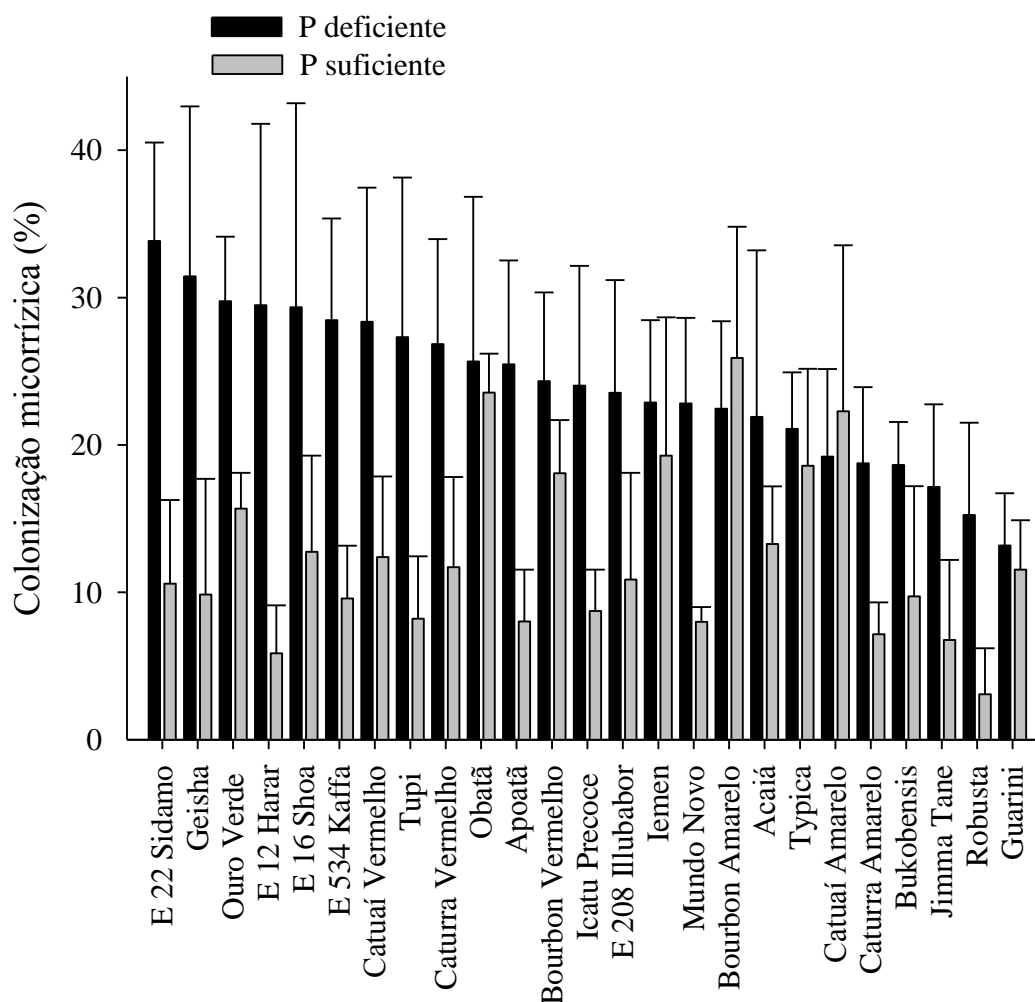


Figura 4 - Porcentagem de colonização micorrízica em 25 cultivares de café em solo P-deficiente e suficiente

A atividade da enzima fosfatase ácida em folhas não variou com o suprimento de fósforo

A atividade da fosfatase ácida (EC 3.1.3.2) não variou com o suprimento de P (Figura 5). Embora a maioria dos cultivares apresentou maior atividade da fosfatase ácida em P-suficiente, em alguns cultivares a mesma foi nula ou inversa (Icatu e Bukobensis). A atividade da fosfatase ácida variou entre 11,4 (Mundo Novo) e 18,5 $\mu\text{mol p-NPP h}^{-1} \text{g}^{-1} \text{MF}$ (Tupi) em P-deficiente, e entre 12,2 (Bourbon Amarelo) e 19,6 $\mu\text{mol p-NPP h}^{-1} \text{g}^{-1} \text{MF}$ (Ouro Verde) em P-suficiente.

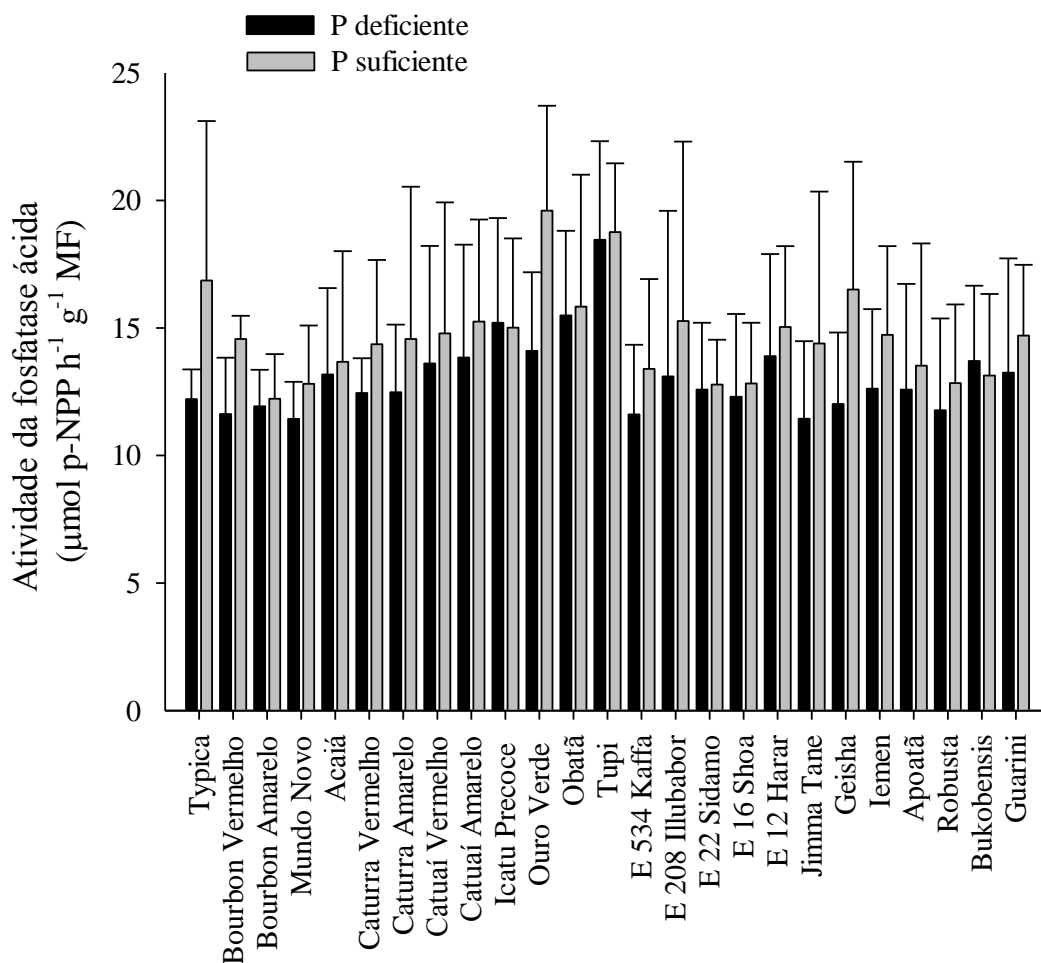


Figura 5 - Atividade da enzima fosfatase ácida ($\mu\text{mol p-NPP h}^{-1} \text{g}^{-1} \text{MF}$) em folhas maduras de 25 cultivares de café sob P-deficiente e suficiente

A concentração de fósforo foi superior em cultivares de *C. canephora*

Como esperado, as maiores concentrações e acúmulos de P ocorreram nas plantas supridas com P suficiente. A concentração de P foi maior em plantas da espécie *C. canephora*, nos dois níveis de P. O acúmulo de P não diferiu entre as espécies em P-deficiente, mas foi maior em plantas de *C. canephora* sob P-suficiente. Houve grande variação na concentração e acúmulo de P entre os cultivares. A concentração de P variou

entre 0,61 (E22 Sidamo) e 0,90 g kg⁻¹ (Apoatã) em P-deficiente, e entre 1,03 (E22 Sidamo) e 1,96 g kg⁻¹ (Guarini) em P-suficiente (Tabela 6, Figura 6). O acúmulo de P variou entre 14,8 (Catuaí Amarelo) e 25,7 mg planta⁻¹ (Geisha) em P-deficiente, e entre 49,2 (Obatã) e 92,3 mg planta⁻¹ (Guarini) em P-suficiente, com aumento entre 160% e 459% quando em solo com alto teor de P (Tabela 6).

Os cultivares da espécie *C. canephora* apresentaram maiores concentrações que os de *C. arabica* em todos os órgãos, nos dois níveis de P, exceto nas raízes sob P-deficiente. Em plantas de *C. arabica* sob P-suficiente, as maiores concentrações foram obtidas nas folhas jovens, seguidas das folhas maduras, caule+ramos e raízes. Sob deficiência, as maiores concentrações do nutriente foram obtidas nas folhas jovens, folhas maduras, raízes e caule+ramos. Em *C. canephora* sob P-suficiente, as maiores concentrações foram obtidas em folhas jovens, seguidas de caule+ramos, folhas maduras e raízes. Por fim, sob P-deficiente as maiores concentrações foram obtidas em folhas jovens, folhas maduras, caule+ramos e raízes (Tabela 7).

As concentrações de P nos órgãos variaram entre os cultivares. Em solo com baixo suprimento de P as concentrações nas raízes variaram entre 0,43 (Catuaí Amarelo) e 0,60 g kg⁻¹ (Acaiá); no caule+ramos, entre 0,43 (Geisha) e 0,89 g kg⁻¹ (Apoatã); nas folhas maduras, entre 0,62 (Acaiá) e 0,99 g kg⁻¹ (Guarini); e nas folhas jovens, entre 0,91 (E22 Sidamo, Tupi,) e 1,85 g kg⁻¹ (Guarini). Em solos com alto suprimento de P as concentrações nas raízes variaram de 0,73 (Bourbon Vermelho; Geisha; E208 Ilubabor) a 1,00 g kg⁻¹ (Bukobensis); no caule+ramos, de 0,73 (E22 Sidamo) a 2,28 g kg⁻¹ (Guarini); nas folhas maduras, de 1,17 (E22 Sidamo) a 2,14 g kg⁻¹ (Guarini); e nas folhas jovens, de 1,68 (Geisha) a 2,96 g kg⁻¹ (Guarini) (Tabela 7).

O maior acúmulo de P sob P-deficiente foi observado nas folhas maduras, seguidas das folhas jovens, caule+ramos e raízes. Em P-suficiente, os maiores acúmulos foram obtidos em folhas maduras, caule+ramos, folhas jovens e raízes. O acúmulo de P nos órgãos variou entre os cultivares. Em solo com baixo teor de P as plantas acumularam nas raízes de 2,1 (Catuaí Amarelo) a 4,8 mg P planta⁻¹ (Geisha); no caule+ramos, de 2,6 (Catuaí Amarelo) a 6,0 mg P planta⁻¹ (Geisha); nas folhas maduras, de 5,1 (Typica) a 10,4 mg P planta⁻¹ (Geisha); e nas folhas jovens, de 3,6 (Guarini) a 6,8 mg P planta⁻¹ (Caturra Vermelho). Em solo com alto suprimento de P as raízes acumularam de 7,2 (Obatã) a 14,6 mg P planta⁻¹ (Bukobensis); no caule+ramos, de 10,5 (Obatã) a 27,7 mg P planta⁻¹ (Guarini); nas folhas maduras, de 17,2 (Obatã) a 35,5 mg P planta⁻¹ (Guarini); e nas folhas jovens, de 9,0 (Geisha) a 18,8 mg P planta⁻¹ (Apoatã).

Tabela 6 - Concentração e acúmulo de fósforo em 25 cultivares de café sob P-deficiente e suficiente

Cultivares	Concentração de P (g kg^{-1})		Acúmulo de P (mg planta^{-1})	
	P-def	P-suf	P-def	P-suf
<i>Coffea arabica</i>				
Typica	0,62	1,28	15,3	68,0
Bourbon Vermelho	0,65	1,07	15,9	55,9
Bourbon Amarelo	0,66	1,12	21,5	55,8
Mundo Novo	0,64	1,29	17,7	70,3
Acaiá	0,63	1,18	19,3	61,4
Caturra Vermelho	0,74	1,42	22,0	67,9
Caturra Amarelo	0,70	1,46	21,5	64,6
Catuai Vermelho	0,69	1,35	20,1	60,6
Catuai Amarelo	0,66	1,40	14,8	64,8
Icatu Precoce	0,63	1,20	21,5	61,7
Ouro Verde	0,82	1,39	21,6	62,1
Obatã	0,69	1,24	18,4	49,2
Tupi	0,65	1,34	19,3	65,3
E534 Kaffa	0,66	1,18	16,9	62,7
E208 Illubabor	0,68	1,05	19,1	50,6
E22 Sidamo	0,61	1,03	18,1	54,8
E16 Shoa	0,64	1,17	19,4	64,8
E12 Harar	0,65	1,14	22,7	60,5
Jimma Tane	0,69	1,22	15,9	53,0
Geisha	0,63	1,06	25,7	51,9
Iemen	0,64	1,19	20,0	63,5
Média	0,67Bb	1,23Ab	19,4Ba	60,4Ab
<i>Coffea canephora</i>				
Apoatã	0,90	1,92	23,0	86,4
Robusta	0,77	1,60	22,0	77,0
Bukobensis	0,83	1,45	22,8	63,5
Guarini	0,88	1,96	16,5	92,3
Média	0,85Ba	1,74Aa	21,1Ba	79,8Aa
Teste F	29,58*		16,18*	
Cultivares (C)	12,32*		1,78*	
Tratamentos de P(P)	1172*		746*	
Interação C x P	3,83*		1,72*	
DMS	0,14	0,45	10,28	40,63

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na horizontal e minúscula na vertical não diferem a 5% de probabilidade

Tabela 7 - Concentração de P em raízes, caule+ramos, folhas maduras e folhas jovens de 25 cultivares de café sob P-deficiente e suficiente

Cultivares	Raízes		Caule+ramos		Folhas maduras		Folhas jovens	
	Def	Suf	Def	Suf	Def	Suf	Def	Suf
<i>Coffea arabica</i>								
Typica	0,49	0,74	0,47	1,10	0,67	1,59	0,95	1,88
Bourbon V.	0,56	0,73	0,49	0,79	0,71	1,34	0,95	1,97
Bourbon A.	0,53	0,78	0,47	0,80	0,73	1,34	1,07	1,87
Mundo Novo	0,54	0,89	0,46	0,97	0,68	1,69	1,04	1,88
Acaiaá	0,60	0,95	0,46	0,81	0,62	1,50	0,99	1,91
Caturra V.	0,55	0,92	0,53	1,24	0,80	1,69	1,14	1,99
Caturra A.	0,54	0,87	0,53	1,16	0,75	1,78	1,11	2,26
Catuaí V.	0,51	0,86	0,51	1,14	0,75	1,48	1,13	2,03
Catuaí A.	0,43	0,82	0,50	1,16	0,71	1,74	1,08	2,06
Icatu Precoce	0,52	0,79	0,46	0,83	0,69	1,54	0,99	2,04
Ouro Verde	0,60	0,94	0,62	1,16	0,85	1,56	1,27	2,13
Obatã	0,51	0,82	0,53	1,03	0,71	1,31	1,06	1,90
Tupi	0,55	0,86	0,57	1,37	0,63	1,40	0,91	1,91
E534 Kaffa	0,53	0,96	0,46	0,97	0,72	1,35	1,14	1,93
E208 Illubabor	0,53	0,73	0,48	0,80	0,78	1,25	1,12	1,81
E22 Sidamo	0,50	0,81	0,49	0,73	0,63	1,17	0,91	1,79
E16 Shoa	0,51	0,90	0,45	0,87	0,75	1,42	1,02	1,96
E12 Harar	0,54	0,87	0,45	0,90	0,75	1,41	1,06	1,74
Jimma Tane	0,46	0,86	0,55	0,96	0,72	1,43	1,27	1,93
Geisha	0,56	0,73	0,43	0,85	0,74	1,24	1,07	1,68
Iemen	0,50	0,81	0,48	1,08	0,74	1,38	1,05	1,88
Média	0,53	0,84	0,49	0,99	0,72	1,46	1,06	1,93
	Ba	Ab	Bb	Ab	Bb	Ab	Bb	Ab
<i>Coffea canephora</i>								
Apoatã	0,51	0,97	0,89	2,20	0,95	2,01	1,68	2,91
Robusta	0,50	0,85	0,74	1,87	0,88	1,88	1,25	2,46
Bukobensis	0,57	1,00	0,84	1,81	0,80	1,42	1,63	2,32
Guarini	0,49	0,97	0,67	2,28	0,99	2,14	1,85	2,96
Média	0,52	0,95	0,79	2,04	0,91	1,86	1,60	2,66
	Ba	Aa	Ba	Aa	Ba	Aa	Ba	Aa
Teste F	15,98*		31,54*		17,29*		22,58*	
Cultivares (C)	252*		26,14*		4,92*		11,6*	
Tratamentos (P)	711*		802*		745*		868*	
Interação C x P	1,66*		9,55*		1,88*		1,81*	
DMS	0,17	0,27	0,19	0,53	0,18	0,72	0,39	0,74

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na horizontal e minúscula na vertical não diferem a 5% de probabilidade

Tabela 8 - Acúmulo de P em raízes, caule+ramos, folhas maduras e folhas jovens de 25 cultivares de café sob P-deficiente e suficiente

Cultivares	Raízes		Caule+ramos		Folhas maduras		Folhas jovens	
	Def	Suf	Def	Suf	Def	Suf	Def	Suf
mg planta ⁻¹								
<i>Coffea arabica</i>								
Typica	2,60	8,05	3,45	22,60	5,09	24,90	4,16	12,47
Bourbon Vermelho	2,72	8,90	4,11	15,58	5,13	19,79	3,92	11,59
Bourbon Amarelo	3,51	7,54	4,81	13,41	8,04	21,92	5,14	12,88
Mundo Novo	3,09	10,60	3,81	19,03	6,07	27,10	4,71	13,52
Acaiaá	3,77	10,12	4,23	15,53	6,25	23,47	5,07	12,28
Caturra Vermelho	3,76	10,95	3,57	14,98	7,96	25,22	6,76	16,78
Caturra Amarelo	4,26	10,19	3,76	12,35	7,65	26,34	5,79	15,72
Catuai Vermelho	3,45	8,49	3,52	12,72	8,26	22,83	4,91	16,58
Catuai Amarelo	2,06	9,81	2,59	13,29	6,14	26,78	4,05	14,89
Icatu Precoce	3,53	7,74	5,10	15,65	7,45	25,70	5,47	12,59
Ouro Verde	3,66	10,20	3,44	12,94	7,80	24,47	6,68	14,46
Obatã	3,19	7,18	3,13	10,46	6,52	17,16	5,55	14,43
Tupi	3,32	9,30	4,15	16,14	6,32	23,52	5,49	16,35
E534 Kaffa	2,26	9,95	4,17	20,14	5,79	21,84	4,66	10,81
E208 Illubabor	2,84	7,81	4,56	13,75	6,73	17,72	4,93	11,28
E22 Sidamo	2,91	8,06	4,59	13,85	5,64	19,70	5,01	13,19
E16 Shoa	3,20	10,81	4,22	17,61	7,64	23,50	4,36	12,90
E12 Harar	3,72	11,02	5,09	17,03	8,77	20,56	5,10	11,87
Jimma Tane	2,67	8,76	3,04	14,09	5,76	18,17	4,39	12,02
Geisha	4,79	8,01	6,01	14,71	10,36	20,17	4,58	8,96
Iemen	3,39	10,21	5,09	22,02	6,92	20,36	4,63	10,93
	3,27	9,22	4,12	15,61	6,97	22,44	5,02	13,17
Média	Ba	Ab	Ba	Ab	Bb	Ab	Ba	Ab
<i>Coffea canephora</i>								
Apoatã	3,68	10,60	4,59	26,88	10,01	30,10	4,72	18,81
Robusta	4,55	13,01	4,11	20,86	9,70	28,46	3,66	14,69
Bukobensis	4,40	14,59	4,79	18,28	8,78	20,66	4,84	9,94
Guarini	2,59	12,36	2,74	27,66	7,54	35,51	3,62	16,77
Média	3,80	12,64	4,06	23,42	9,01	28,69	4,21	15,05
	Ba	Aa	Ba	Aa	Ba	Aa	Bb	Aa
Teste F	13,08*		9,53*		15,95*		18,66*	
Cultivares (C)	2,45*		2,01*		2,59*		2,67*	
Tratamentos (P)	588*		390*		707*		873*	
Interação C x P	1,77*		1,91*		1,83*		1,3 ^{ns}	
DMS	2,27	7,29	2,81	16,66	4,35	15,21	2,92	9,05

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na horizontal e minúscula na vertical não diferem a 5% de probabilidade

As folhas jovens apresentaram as maiores concentrações de fósforo, principalmente na forma de Pi

As frações de P nos órgãos foram determinados nos cultivares de *C. arabica* com menor (E22 Sidamo) e maior (Caturra Amarelo) concentração de P, e no cv. Apoatã, de *C. canephora* (Apoatã). As plantas sob deficiência de P apresentaram redução da concentração de P total, e conseqüentemente, menor concentração de Pi, P-ácidos nucléicos, P-açúcares e P-residual em todos as partes da planta (Tabela 9, Figura 6).

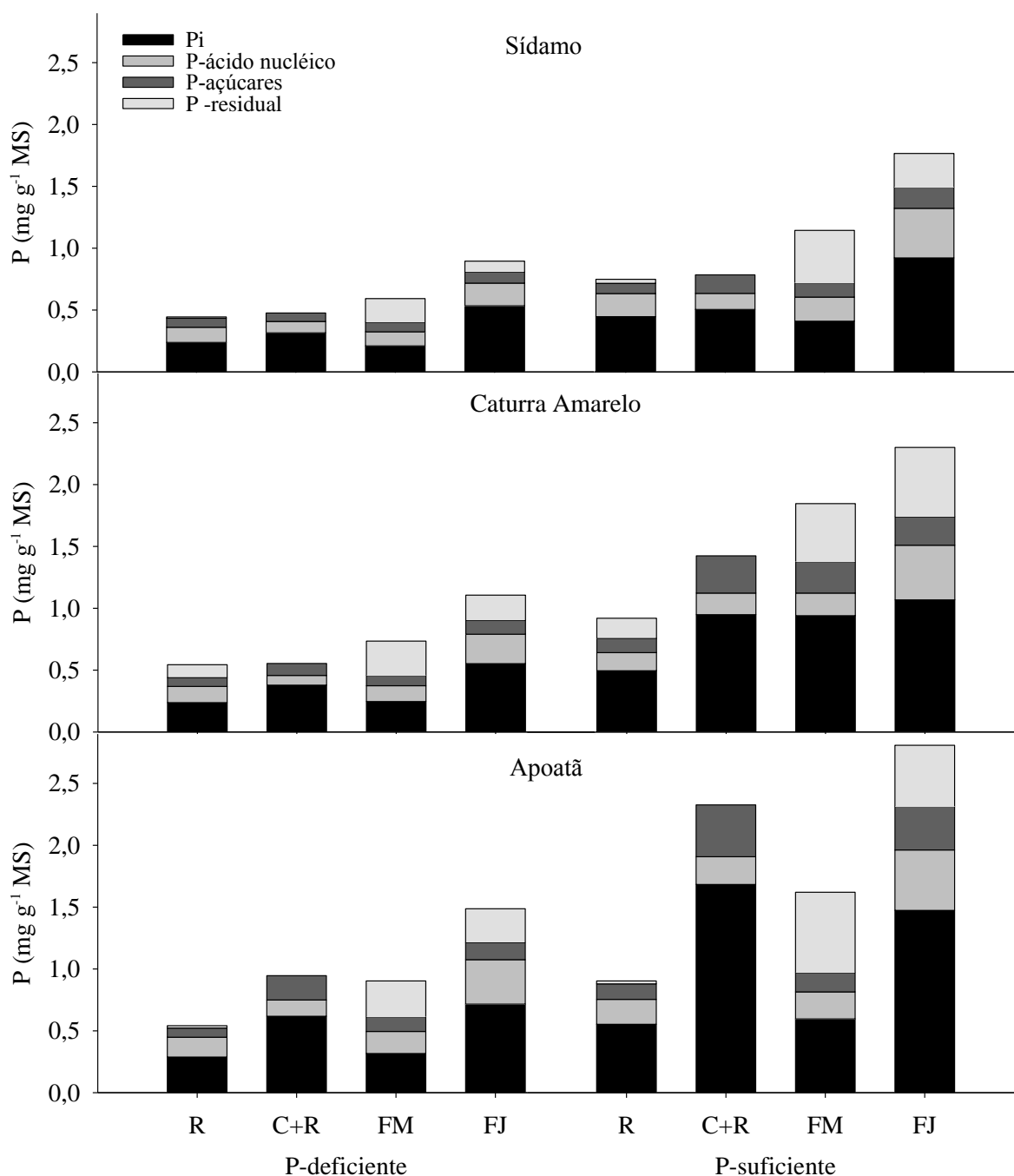


Figura 6 - Fracionamento de fósforo em raízes, caule+ramos, folhas maduras e folhas jovens de três cultivares de café sob P deficiente e suficiente

Sob deficiência de P, os cultivares E22 Sidamo e Caturra Amarelo apresentaram maiores concentrações de Pi nas folhas jovens. O cv. Apoatã apresentou maior concentração de Pi nas folhas jovens e caule+ramos. Em P-suficiente, a concentração de Pi foi superior em folhas jovens do cv. Sidamo, não variou entre as folhas jovens, maduras e caule+ramos de Caturra Amarelo e foi superior no caule+ramos de Apoatã.

Na forma de ácidos nucléicos houve concentração em folhas jovens, independentemente do suprimento de P, que representou entre 36 e 47% dessa forma de P acumulado na planta (Tabela 9). Como açúcares, a concentração foi maior em caule+ramos e folhas jovens do cv. Apoatã, independentemente do nível de P, e em folhas jovens, maduras e caule+ramos do Caturra Amarelo, nos dois níveis de P. No cv. E22 Sidamo não houve variação na concentração sob P-deficiente, enquanto em P-suficiente, as maiores concentrações foram observadas em folhas jovens e caule+ramos (Tabela 9).

Tabela 9 - Frações de fósforo em raízes, caule+ramos, folhas maduras e folhas jovens de três cultivares de café sob P-deficiente e suficiente

	Nível de P	Tecido	Pi		P ácido nucléico		P açúcares		P residual		Total	
			mg g ⁻¹	%	mg g ⁻¹	%	mg g ⁻¹	%	mg g ⁻¹	%	mg g ⁻¹	%
E22 Sidamo	deficiente	Raízes	0,24bB	18	0,12bB	24	0,07aA	24	0,01aAB	4	0,44bB	19
		C+R	0,32bB	24	0,09aB	18	0,07bA	22			0,46aB	19
		FM	0,21bB	16	0,11bB	22	0,08aA	25	0,19bA	70	0,59bB	25
		FJ	0,53bA	41	0,18bA	36	0,09bA	29	0,09aAB	32	0,89bA	37
	suficiente	Raízes	0,45aB	20	0,19aB	20	0,08aC	16	0,03aB	5	0,75aC	17
		C+R	0,50aB	22	0,13aB	14	0,15aAB	29			0,73aC	17
		FM	0,41aB	18	0,19aB	21	0,12aBC	22	0,42aA	63	1,14aB	26
		FJ	0,92aA	40	0,40aA	44	0,17aA	33	0,27aAB	41	1,77aA	40
Caturra Amarelo	deficiente	Raízes	0,24bC	17	0,13aB	23	0,07bB	19	0,11aAB	20	0,54aB	19
		C+R	0,38bB	27	0,08bB	14	0,10bAB	27			0,50bB	17
		FM	0,25bBC	17	0,13aB	22	0,08bAB	23	0,28aA	52	0,73bB	25
		FJ	0,55bA	39	0,24bA	41	0,11bA	31	0,20bA	38	1,11bA	38
	suficiente	Raízes	0,49aB	14	0,15aB	15	0,11aB	13	0,16aBC	16	0,92aA	15
		C+R	0,95aAB	27	0,17aB	18	0,30aA	34			1,23aBC	20
		FM	0,94aAB	27	0,18aB	19	0,25aA	28	0,47aAB	47	1,85aAB	29
		FJ	1,07aA	31	0,44aA	47	0,23aAB	25	0,56aA	56	2,30aA	37
Apoatã	deficiente	Raízes	0,29aA	15	0,16aB	19	0,08bB	14	0,02aB	4	0,54aB	14
		C+R	0,62bA	32	0,13bB	16	0,20bA	37			0,89bAB	23
		FM	0,32bA	16	0,18bB	21	0,12aB	22	0,29bA	55	0,90bAB	24
		FJ	0,72aA	37	0,36aA	43	0,14aAB	26	0,27bA	52	1,49aA	39
	suficiente	Raízes	0,55aB	13	0,20aB	18	0,13aB	12	0,02aB	2	0,90aC	12
		C+R	1,68aA	39	0,22aB	20	0,42aA	40			2,28aAB	30
		FM	0,60aB	14	0,22aB	19	0,16aB	15	0,65aA	58	1,62aB	21
		FJ	1,47aA	34	0,49aA	43	0,35aA	33	0,49aA	44	2,81aA	37

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na vertical (doses de P) e médias seguidas pela mesma letra maiúscula na vertical (órgãos da planta) não diferem a 5% de probabilidade

A eficiência de fósforo variou entre as cultivares de café

A eficiência relativa do P (ERP), obtida pela razão entre massa seca em P-deficiente e em P-suficiente, foi inferior a 100% em todos os cultivares. A maior ERP foi obtida com os cultivares Caturra Amarelo (70%) e Geisha (83%). A média de ERP foi 61% para os cultivares de *C. arabica* e 55% para *C. canephora* (Tabela 10). Houve uma grande variação na produção de massa seca entre os genótipos, com produção de 18,9 (Guarani) a 41 g planta⁻¹ (Geisha) sob P-deficiente; e de 39,8 (Obatã) a 55,4 g planta⁻¹ (E16 Shoa) sob P-suficiente.

O agrupamento em diferentes grupos de eficiência e resposta ao P utilizou a massa seca das plantas sob P-deficiente (eixo x) e o índice de eficiência agrônômica (eixo y) de cada cultivar (Figura 7), conforme descrito por Gerloff (1977). Os grupos de genótipos foram estabelecidos em: cultivares eficientes e responsivos (ER: E16 Shoa, E22 Sidamo, Iemen e Acaiá); eficientes e não responsivos (ENR: Tupi, Robusta, Caturra Vermelho, E12 Harar, Bourbon Amarelo, Icatu Precoce, Catuaí Vermelho, Caturra Amarelo, Geisha); não eficientes e responsivos (NER: Guarini, E534 Kaffa, Bourbon Vermelho, Mundo Novo, Typica, Catuaí Amarelo, Jimma Tane, Apoatã); e não eficientes e não responsivos (NENR: E208 Illubabor, Ouro Verde, Bukobensis, Obatã) (Figura 7; Tabela 10).

A produção média de massa seca de cultivares não eficientes foi de 25,2 g em deficiência de P, enquanto os cultivares eficientes produziram, em média, 31,8 g de massa seca nas mesmas condições. A capacidade de resposta das plantas ao fornecimento de P variou de 52% nos cultivares não responsivos a 92,8% nos cultivares responsivos (Figura 8; Tabela 10).

Tabela 10- Massa seca (MS), eficiência relativa de fósforo (ERP) e índice de eficiência agrônômica de fósforo (IEAP) dos 25 cultivares e respectivas classes: eficientes responsivas (ER), eficientes e não responsivas (ENR), não-eficientes e responsivas (NER) e não eficientes e não responsivas (NENR)

Cultivares	Massa seca (g planta ⁻¹)		ERP (%)	IEAP (g MS g ⁻¹ P)
	P-suficiente	P-deficiente		
ER				
E16 Shoa	55,4	30,3	55	24,9
E22 Sidamo	53,5	30,1	56	23,2
Iemen	53,4	31,6	59	21,6
Acaiá	51,8	31,0	60	20,7
ENR				
Tupi	49,3	29,5	60	19,7
Robusta	46,6	28,9	62	17,6
Caturra Vermelho	47,3	29,6	63	17,7
E12 Harar	52,6	35,1	67	17,3
Bourbon Amarelo	49,2	32,7	66	16,4
Icatu Precoce	50,6	34,3	68	16,1
Catuai Vermelho	44,4	29,2	66	15,1
Caturra Amarelo	44,2	30,8	70	13,3
Geisha	49,4	41,0	83	8,4
NER				
Guarini	48,0	18,9	39	28,9
E534 Kaffa	52,9	25,8	49	26,9
Bourbon Vermelho	51,6	24,6	48	26,8
Mundo Novo	54,5	27,6	51	26,7
Typica	51,7	25,2	49	26,3
Catuai Amarelo	45,8	22,2	48	23,4
Jimma Tane	44,5	22,9	51	21,5
Apoatã	46,8	26,2	56	20,4
NENR				
E208 Illubabor	48,1	28,05	58	19,9
Ouro Verde	44,0	26,42	60	17,4
Bukobensis	43,8	27,56	63	16,1
Obatã	39,8	26,53	67	13,2
Valores de referência da fig 7	28,6			19,97

Test F: 14,93*

Cultivares (C): 3,36*

Tratamentos de P (P): 618,7*

Interação C x P: 3,05*

DMS 11,4 22,3

ERP foi calculada como $([MS\ P_{def} / MS\ P_{suf}] \times 100)$. IEAP foi calculado como $([MS\ P_{suf} - MS\ P_{def}] / \text{teor } P_{suf} - \text{teor } P_{def})$. Os dados representam média de cinco repetições, para teor P_{def} (8mg dm⁻³) e P_{suf} (120 mg dm⁻³)

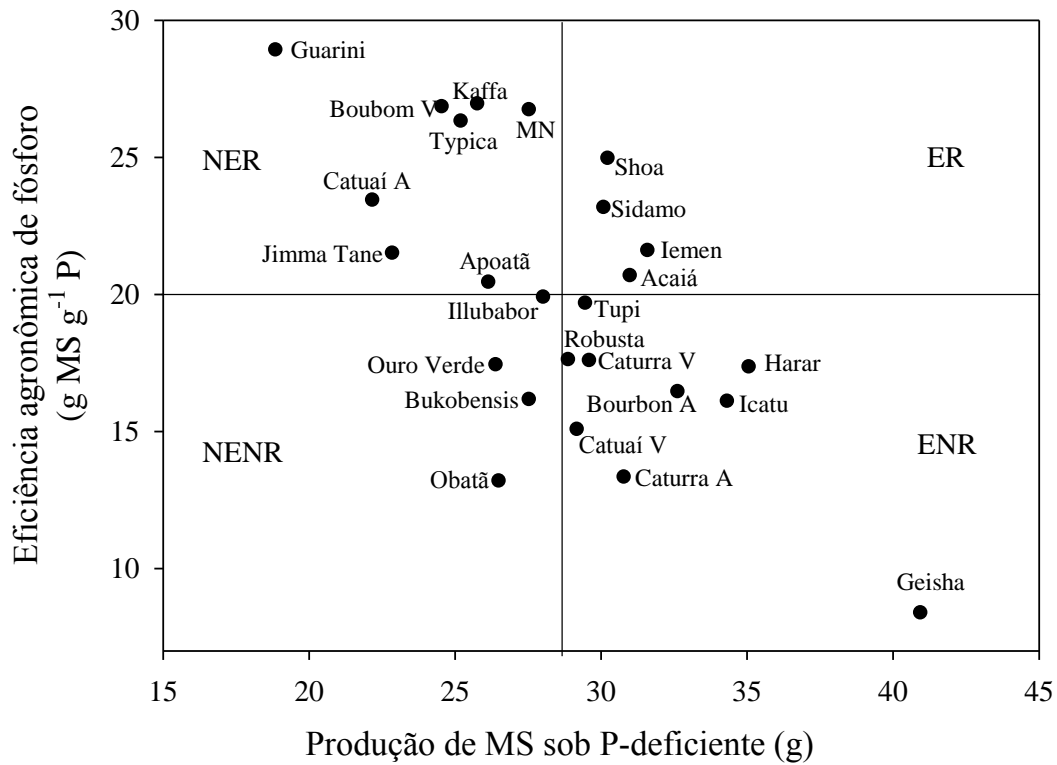


Figura 7 - Agrupamentos de cultivares de café sob P deficiente e suficiente. A média da eficiência agrônômica de uso do P (19,97 - linha horizontal) separa acima os cultivares responsivos e abaixo os não responsivos; e a média da massa seca sob P-deficiente (28,6 - linha vertical), separa a direita os eficientes e à esquerda os não eficientes

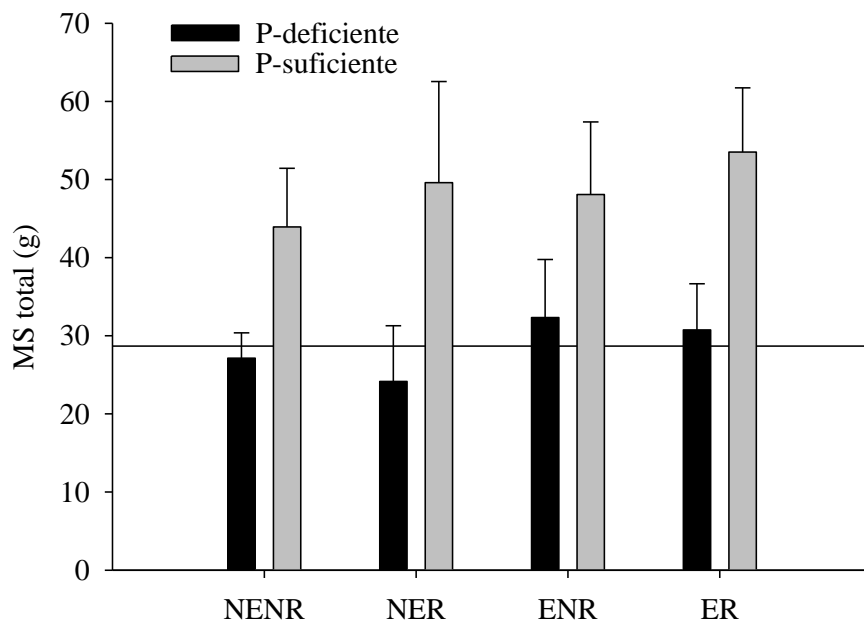


Figura 8 - Resposta e eficiência nutricional de 25 cultivares de café de acordo com Gerloff (1977). Cultivares eficientes tiveram massa seca sob P deficiente maior que 28,64 g planta⁻¹ e cultivares responsivos apresentaram valores acima de 19,28 g MS g⁻¹ P como resultado da aplicação de fósforo

Cultivares de *C. canephora* são mais eficientes na absorção de fósforo e cultivares de *C. arabica* são mais eficientes na utilização de fósforo

A eficiência de absorção e utilização de P variou entre os materiais genéticos. A eficiência de absorção de P, quantidade de P absorvido por unidade de P disponível, foi superior em plantas sob P-deficiente. Os cultivares de *C. canephora* apresentaram maior eficiência de absorção de P comparado a *C. arabica* nos dois níveis de P. A eficiência de absorção de P variou entre 206 (cv. Catuaí Amarelo) e 319 mg P_{absorvido} g⁻¹ P_{disponível} (Apoatã) sob deficiência de P e entre 46 (Obatã) e 85 mg P_{absorvido} g⁻¹ P_{disponível} (Guarini) sob alto suprimento do nutriente (Tabela 11).

A eficiência de utilização de P, quantidade de massa seca produzida por unidade de P absorvido, também foi superior em plantas sob P-deficiente. A eficiência de utilização de P foi superior em plantas de *C. arabica* em ambos os suprimentos de P. Em P-deficiente variou de 1,12 (Apoatã) a 1,66 g MS mg⁻¹ P_{absorvido} (E22 Sidamo); e em P-suficiente de 0,52 (Guarini) a 0,97 g MS mg⁻¹ P_{absorvido} (E22 Sidamo).

Outro índice de eficiência de P utilizado foi a eficiência fisiológica de uso (EFUP, g² MS mg⁻¹ P), obtida pela razão entre a massa seca (g) produzida e a concentração de P nos tecidos (mg g⁻¹ MS). Na média, a EFUP foi superior nas plantas cultivadas sob deficiência de P, devido a capacidade da plantas em produzir maior quantidade de massa seca por unidade de concentração de P presente na planta. Ainda, a EFUP foi superior em plantas da espécie *C. arabica* nos dois níveis de P.

Entre os genótipos a EFUP variou de 21,3 (Guarini) a 64,9 g²MS mg⁻¹ P_{absorvido} (Geisha) em condições de baixo suprimento de P; e sob P-suficiente variou de 24,4 (Guarini) a 51,6 g²MS mg⁻¹ P_{absorvido} (E22 Sidamo). Em condições de deficiência de P, os cultivares que apresentaram maior EFUP foram Geisha, Icatu Precoce e E12 Harar e os que apresentaram menor EFUP foram Guarani, Apoatã, Bukobensis e Ouro Verde.

Tabela 11 - Eficiência de absorção de P (EAbP), eficiência de utilização de P (EUtP) e eficiência fisiológica de uso de P (EFUP) por cultivares de café sob P-deficiente e suficiente

Cultivares	EAbP (mg P absorvido g ⁻¹)		EUtP (g MS mg ⁻¹ P)		EFUP (g ² MS mg ⁻¹ P)	
	P-disponível)		(g MS mg ⁻¹ P)		(g ² MS mg ⁻¹ P)	
	P-def	P-suf	P-def	P-suf	P-def	P-suf
<i>Coffea arabica</i>						
Typica	213	63	1,64	0,79	40,6	40,5
Bourbon Vermelho	221	52	1,56	0,95	38,0	48,3
Bourbon Amarelo	299	52	1,53	0,9	49,7	43,9
Mundo Novo	245	65	1,56	0,79	42,7	42,3
Acaíá	268	57	1,60	0,86	49,5	43,9
Caturra Vermelho	306	63	1,36	0,72	39,7	33,1
Caturra Amarelo	298	60	1,44	0,69	44,0	30,3
Catuaí Vermelho	280	56	1,46	0,75	42,3	32,8
Catuaí Amarelo	206	60	1,54	0,73	33,6	32,7
Icatu Precoce	299	57	1,61	0,84	54,7	42,0
Ouro Verde	300	57	1,22	0,73	32,1	31,5
Obatã	255	46	1,45	0,81	38,2	32,0
Tupi	268	60	1,53	0,83	44,9	36,7
E534 Kaffa	234	58	1,52	0,86	39,0	44,6
E208 Illubabor	265	47	1,48	0,96	41,1	45,8
E22 Sidamo	252	51	1,66	0,97	49,4	51,6
E16 Shoa	270	60	1,56	0,87	46,9	47,4
E12 Harar	315	56	1,54	0,88	53,8	45,9
Jimma Tane	220	49	1,45	0,83	32,9	36,5
Geisha	358	48	1,59	0,95	64,9	47,4
Iemen	278	59	1,57	0,85	49,4	44,9
Média	269Ab	56Bb	1,52Aa	0,84Ba	44,2Aa	40,7Ba
<i>Coffea canephora</i>						
Apoatã	319	80	1,12	0,53	28,9	24,3
Robusta	306	71	1,31	0,65	37,5	29,1
Bukobensis	317	59	1,22	0,69	33,2	30,2
Guarini	254	85	1,15	0,52	21,3	24,4
Média	301Aa	74Ba	1,20Ab	0,60Bb	30,2Ab	27,0Bb
Teste F:	30,66*		45,61*		13,69*	
Cultivares (C)	2,08*		12,81*		15,1*	
Tratamentos (P)	1504*		2065*		18,46*	
Interação C x P:	1,95*		1,40 ^{ns}		2,52*	
DMS	15,7	14,3	0,30	0,25	15,7	14,3

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na horizontal e minúscula na vertical não diferem a 5% de probabilidade

Tabela 12 - Coeficiente de correlação de Spearman entre as variáveis analisadas de 25 cultivares de café e os índices de eficiência de P (Coeficientes de correlação em negrito são significantes a 5% de probabilidade)

	Nível de P	Massa seca	EAbP	EUtP	EFUP
Altura	P-def	0,45	0,20	0,53	0,43
	P-suf	0,48	0,10	0,36	0,54
Diâmetro do caule	P-def	0,81	0,67	0,25	0,41
	P-suf	0,83	0,60	0,02	0,37
Número de Ramos	P-def	0,39	0,22	0,32	0,28
	P-suf	0,28	0,10	0,18	0,32
Número de folhas	P-def	0,61	0,41	0,45	0,51
	P-suf	0,38	0,15	0,19	0,34
MS	P-def		0,85	0,30	0,57
	P-suf		0,74	-0,02	0,41
MS raízes	P-def	0,84	0,83	0,02	0,36
	P-suf	0,69	0,68	-0,28	0,01
MS caule+ramos	P-def	0,82	0,54	0,55	0,59
	P-suf	0,82	0,39	0,33	0,68
MS folhas maduras	P-def	0,86	0,84	0,11	0,43
	P-suf	0,84	0,68	-0,11	0,25
MS folhas jovens	P-def	0,49	0,44	0,14	0,23
	P-suf	0,51	0,54	-0,24	0,03
Micorrizas	P-def	0,21	0,12	0,20	0,25
	P-suf	-0,07	-0,19	0,16	0,04
Fosfatase	P-def	-0,02	-0,05	0,04	0,15
	P-suf	-0,08	-0,08	0,05	0,05
Concentração P raízes	P-def	0,13	0,31	-0,30	-0,18
	P-suf	0,09	0,46	-0,58	-0,28
Concentração P caule+ramos	P-def	-0,36	0,05	-0,83	-0,49
	P-suf	0,05	0,59	-0,87	-0,49
Concentração P folhas maduras	P-def	-0,08	0,32	-0,81	-0,36
	P-suf	0,14	0,68	-0,87	-0,31
Concentração P folhas jovens	P-def	-0,16	0,20	-0,66	-0,33
	P-suf	-0,20	0,27	-0,65	-0,41
Concentração P total	P-def	-0,30	0,19		-0,55
	P-suf	0,02	0,65		-0,51
Acúmulo P raízes	P-def	0,78	0,85	-0,12	0,24
	P-suf	0,60	0,79	-0,51	-0,11
Acúmulo P caule+ramos	P-def	0,83	0,75	0,18	0,45
	P-suf	0,76	0,87	-0,43	0,21
Acúmulo P folhas maduras	P-def	0,66	0,86	-0,29	0,18
	P-suf	0,61	0,92	-0,67	-0,05
Acúmulo P folhas jovens	P-def	0,47	0,63	-0,23	0,09
	P-suf	0,40	0,66	-0,55	-0,15
Acúmulo total	P-def	0,85		-0,19	0,28
	P-suf	0,74		-0,65	0
EAbP	P-def	0,85		-0,19	0,28
	P-suf	0,74		-0,65	0
EUtP	P-def	0,30	-0,19		0,55
	P-suf	-0,02	-0,65		0,51
EFUP	P-def	0,57	0,28	0,55	
	P-suf	0,41	0	0,51	

Vários índices de eficiência correlacionaram significativamente com as variáveis biométricas, de concentração e acúmulo de P na planta (Tabela 12). A eficiência de absorção de P correlacionou positivamente com o diâmetro do caule (0,67), número de folhas (0,41), massa seca total (0,85), das raízes (0,83), de caule+ramos (0,54), de folhas maduras (0,84), de folhas jovens (0,44), concentração de P nas raízes (0,31), nas folhas maduras (0,32) e acúmulo de P nas raízes (0,85), no caule+ramos (0,75), nas folhas maduras (0,86) e folhas jovens (0,63), sob deficiência de P (Tabela 12).

A eficiência de utilização correlacionou com a altura (0,53), número de ramos (0,32), diâmetro do caule (0,25), número de ramos (0,32), número de folhas (0,45), massa seca total (0,30), de caule+ramos (0,55), e negativamente com a concentração de P nas partes da planta, em deficiência de P. A eficiência fisiológica de uso de P correlacionou positivamente com a altura (0,43), diâmetro do caule (0,41), número de ramos (0,28), número de folhas (0,51), massa seca total (0,57), de raízes (0,36), de caule+ramos (0,59), de folhas maduras (0,43), micorrizas (0,25), acúmulo de P no caule+ramos (0,45) e total (0,25); e negativamente com a concentração de P no caule+ramos (-0,49), nas folhas maduras (-0,36), nas folhas jovens (-0,33), e total (-0,55).

2.4 Discussão

Os cafeeiros cultivados em condições de deficiência de P apresentaram redução dos parâmetros biométricos (altura, número de ramos e diâmetro do caule). O P atua na síntese de proteínas, como constituinte de nucleoproteínas necessárias à divisão celular, atua no processo de absorção iônica, síntese de ATP, fornece energia para o transporte de assimilados, armazenamento e transferência de energia, aumento das células e, também, na transferência de informações genéticas (FRAÚSTO DA SILVA; WILLIANS, 1991). A taxa de crescimento em altura das plantas sob P-deficiente foi reduzida até o quinto mês para o *C. arabica* e sexto mês em *C. canephora* (Tabela 4). A partir dessa época, a taxa de crescimento não variou com o nível de P, o que sugere a ação de um mecanismo compensatório para aumento da eficiência de uso de P dos cultivares sob deficiência. A taxa de incremento do diâmetro do caule foi inferior em P-deficiente, em todo o período analisado. Neste caso, não se observou a existência de mecanismo compensatório. A formação dos vasos xilemáticos está associada a proteínas que utilizam P como um dos principais compostos. Assim, em deficiência de P as plantas reduzem o crescimento radial do caule e, por consequência, a condutividade hidráulica (BLEVINS, 1999). A redução da condutividade hidráulica do

xilema, por sua vez, reduz a disponibilidade de água e nutrientes, restringe a capacidade de alongamento das células e a eficiência fotossintética da planta (RADIN; MATTHEWS, 1989).

Na presente pesquisa observou-se uma grande variação entre os cultivares em razão do suprimento de P no cafeeiro. Os cultivares de café diferiram em crescimento e produção de massa seca em P-deficiente e, também, em resposta ao fornecimento de P (Tabela 10). A eficiência relativa de P entre os cultivares variou de 39% (cv. Guarini) a 85% (cv. Geisha), ou seja, a produção de massa seca no cv. Guarini reduziu significativamente em P-deficiente, enquanto no cv. Geisha a variação foi discreta (Tabela 10).

A existência de variação genotípica sob deficiência de P é fundamental para a obtenção de novos genótipos em programas de melhoramento. Diversos estudos também verificaram variação na eficiência de P, como na cevada (ROMER; SCHENK, 1998; GÓRNY; RATAJCZAK, 2008); canola (AKHTAR; OKI; ADACHI, 2008; 2009; DUAN et al., 2009; HAMMOND et al., 2009); feijão (FAGERIA; COSTA, 2000; ARAÚJO; TEIXEIRA; ALMEIDA, 1997); milho (FAGERIA; BALIGAR, 1997a; CORRALES et al., 2007; PARENTONI; JUNIOR, 2008; CHEN et al., 2009); arroz (FAGERIA; WRIGHT; BALIGAR, 1988; HEDLEY; KIRK; SANTOS, 1994; FAGERIA; BALIGAR, 1997b; SAHRAWAT; JONES; DIATTA, 1997; SALEQUE et al., 1998; WISSUWA; AE, 2001; HAFEEZ et al., 2010); triticale (ORACKA; LAPINSKI, 2006); trigo (FAGERIA; BALIGAR, 1999; MANSKE et al., 2001; 2002; OSBORNE; RENGEL, 2002a,b; GILL et al., 2004; OZTURK et al., 2005, WANG et al., 2005; GUNES et al., 2006; GORNY; GARCZYNSKI, 2008; KORKMAZ et al., 2009; YASEEN; MALHI, 2009; CAO et al., 2009) e soja (FURLANI et al., 2002; ZHANG et al., 2009).

A finalidade do melhoramento genético de plantas é o aumento de produção de grãos ou massa seca, as quais são usadas em todos os índices para fins de cálculo de eficiência de uso de P. O aumento destas variáveis, com ou sem alteração na concentração de P nos tecidos, resultará em maior eficiência de uso de P (HAMMOND et al., 2009). A correlação entre a produção de massa seca das plantas P-deficiente e o índice de eficiência relativa de P foi altamente significativa ($R^2 = 0,74^{**}$). Os genótipos com maior eficiência relativa de P produziram mais biomassa sob P-deficiente (Figura 9), o que indica que a massa seca sob P deficiente é um bom parâmetro para fins de pesquisas sobre eficiência de P, o que também foi observado por Ozturk et al. (2005) em genótipos de trigo. No entanto, o conhecimento da produção de massa seca ou de grãos não é suficiente para a compreensão dos processos relacionados a eficiência de uso de P, e tampouco a capacidade de resposta ao P externo.

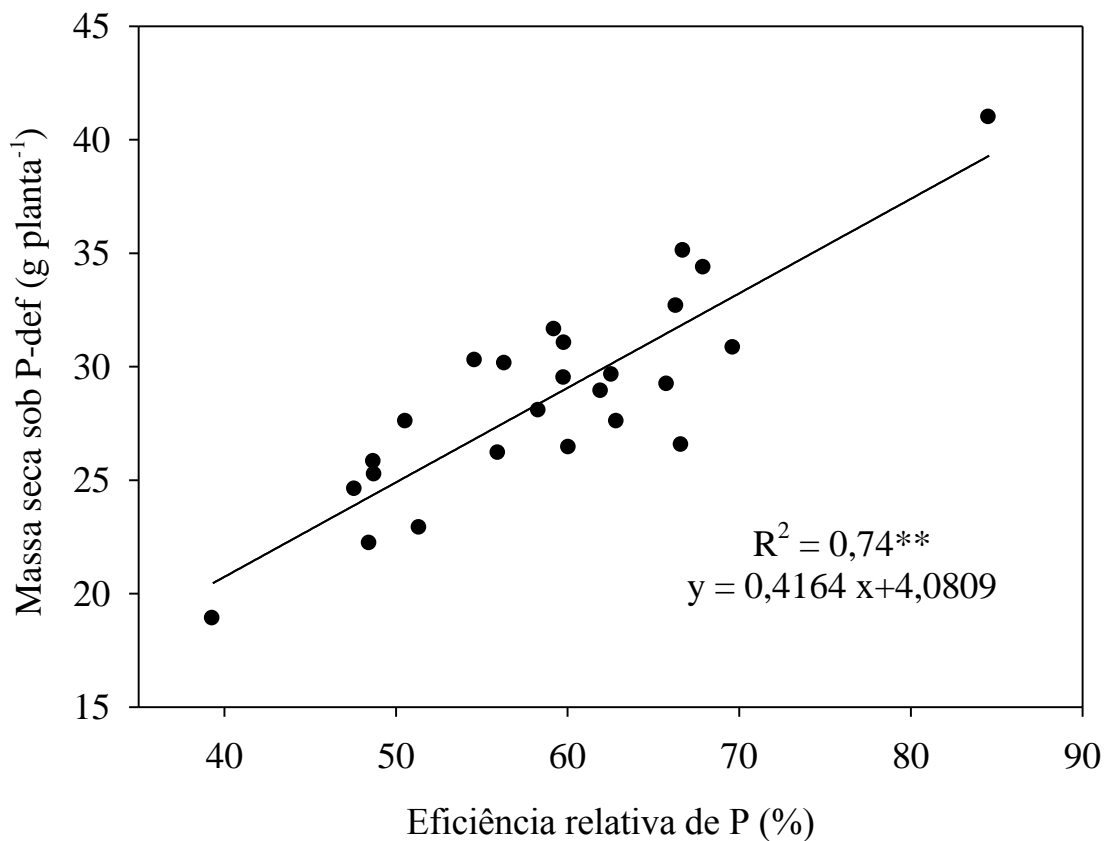


Figura 9 - Relação entre eficiência relativa de fósforo e produção de massa seca de 25 cultivares de café sob deficiência de P (8 mg dm⁻³)

Entre os parâmetros de massa seca, o que mais variou entre os cultivares foi a massa seca de raiz. As plantas de *C. canephora* possuem maior sistema radicular, nos dois suprimentos de P (Tabela 5), uma explicação para a maior eficiência de absorção de P desses materiais (Tabela 11). Esta espécie possui um sistema radicular mais vigoroso, razão porque é utilizada como porta enxerto para plantas de *C. arabica*. A evolução do *C. canephora* exposto ao sol e em região com temperatura média de 23 °C possivelmente contribuiu para o maior desenvolvimento do sistema radicular, a fim de aumentar a absorção de água como consequência da elevada transpiração, necessária para regular a temperatura foliar. Outro aspecto que reforça essa afirmação é a existência de maior quantidade de estômatos por milímetro quadrado de área foliar, em relação aos cultivares de *C. arabica* (VOLTAN; FAHL; CARELLI, 1992). A difusão é o mecanismo que regula o contato do P com as raízes. Em condições de P-deficiente os cultivares que possuem um sistema radicular mais desenvolvido são favorecidos, como ocorreu nos cultivares de *C. canephora*. Outro aspecto a considerar é a maior absorção hídrica desse material, que também contribui, de certo modo, para o contato do nutriente com as raízes.

Os mecanismos que regulam a eficiência variam de acordo com o genótipo e podem ser totalmente diferentes de um vegetal para outro (OZTURK et al., 2005). Ainda, um mecanismo identificado em um genótipo não pode ser utilizado para explicar o que ocorre em outro genótipo, ainda que da mesma espécie (GUNES et al., 2006).

As plantas desenvolvem vários mecanismos para aumentar a absorção de P e, conseqüentemente, a eficiência de absorção, como o aumento do volume de solo explorado pelas raízes (ANGHINONI; BARBER, 1980; LYNCH; HO, 2005), a simbiose com fungos micorrízicos (SMITH; ROBSON; ABBOT, 1992), a liberação de exudados na rizosfera, capazes de liberar P de compostos metálicos ou complexos orgânicos (MOORBY; WHITE; NYE, 1988; MARSCHNER, 1995; JOHNSON; ALLAN; VANCE, 1996) e aumento da produção de fosfatases (GOLDSTEIN, 1992; BARIOLA et al., 1994).

A colonização micorrízica pode ser um parâmetro de seleção de cultivares em relação a eficiência de uso de P. Diversos trabalhos relatam diferenças na colonização micorrízica entre cultivares de várias espécies de plantas (KRISHNA et al., 1985; KOIDE et al., 1988; BRYLA; KOIDE, 1990; MERCY; SHIVANSHANKER; BAGYARAJ, 1990; KRESAVA RAO; TILAK; ARUNACHALAM, 1990; BAON; SMITH; ALSTON, 1993; HETRICK; WILSON; COX, 1993; KHALIL; LOYNACHAN; TABTABAI, 1994). Entre os materiais estudados, observa-se maior porcentagem de colonização micorrízica em P-deficiente nos cultivares oriundos da Etiópia (E22 Sidamo, Geisha, E12 Harar e E16 Shoa, E532 Kaffa, com 33%, 31%, 29%, 29% e 28% de micorrização) (Figura 4). Essa característica pode ter sido perdida com o melhoramento genético (HETRICK; WILSON; COX, 1993; ZHU et al., 2001), uma vez que os materiais modernos são selecionados, em geral, sob alto suprimento de P. Assim, a seleção de materiais genéticos para eficiência de P, por meio da micorrização, deve ser feita sob limitação do nutriente.

A simbiose com micorrizas é um mecanismo adaptativo importante das plantas sob deficiência de P (JEFFRIES et al., 2003; LEKBERG; KOIDE; TWOMLOW, 2008; SURI; CHOUDHARY, 2013; CHU et al., 2013). Na presente pesquisa observou equivalência das taxas de crescimento a partir do 5º mês em *C. arabica* e 6º mês em *C. canephora* (Tabela 4), tanto em P deficiente quanto em P-suficiente, cuja explicação pode ser a elevada micorrização dos cultivares submetidos a deficiência de P (Figura 4). O aumento da absorção de P pelas plantas micorrizadas pode ser explicado pela exploração mais abrangente do solo, a difusão de P em toda extensão das hifas dos fungos e a sua solubilização (BOLAN, 1991). As hifas tem capacidade de absorver P além dos limites da zona de depleção da rizosfera (LI; MARSCHNER; GEORGE, 1991) e apresentam um mecanismo de absorção de alta afinidade

(ADESEMOYE; KLOEPPER, 2009). Cultivares classificadas como eficientes (E22 Sídamo, Geisha, E12 Harar e E 16 Shoa) apresentaram alta porcentagem de colonização micorrízica. Por sua vez, cultivares classificadas como não eficientes apresentaram baixa porcentagem de colonização micorrízica sob deficiência de P (Guarini, Jimma Tane e Bukobensis) (Figura 4; 6).

A atividade da fosfatase ácida não foi um bom parâmetro para caracterização do uso de P pelo cafeeiro. A atividade da enzima nas folhas maduras não variou em razão do suprimento de P. Esta enzima está envolvida na hidrólise e mobilização de Pi a partir de P orgânicos, e normalmente a sua atividade aumenta quando a concentração de P no tecido é baixa (LEE, 1988). O aumento da atividade desta enzima atua como resposta adaptativa das plantas submetidas a deficiência de P em diversas culturas, como observado em milho (YUN; KAEPLER, 2001), arroz (NANAMORI et al., 2004) e trigo (CIERESZKO; SZCZYGLA; ZEBROWSKA, 2011). A não constatação do aumento da atividade da fosfatase ácida em P-deficiente pode ser explicada pelo fato das mudas não apresentarem deficiência no par de folhas amostrado, embora apresentassem crescimento reduzido.

O baixo suprimento de P resultou em uma significativa redução da concentração e acúmulo de P nos genótipos (Figura 10). Os valores relativos de concentração de P (%) nas raízes, caule+ramos, folhas maduras e jovens nas plantas sob deficiência foram entre 40 e 60% dos obtidos sob P-suficiente. Plantas de *C. canephora* em condições de P-suficiente concentram P no caule+ramos, o que é reduzido a 40% em deficiência de P. Já o acúmulo foi da ordem de 20 a 40% do encontrado em P-suficiente, ou seja, plantas em condições de alto suprimento de P acumularam até 5 vezes mais P no caule e ramos que as deficientes, o que indica que esta parte atua como fonte de P em deficiência do nutriente.

Os cultivares de *C. canephora* apresentaram maior concentração de P nos tecidos, em ambas as condições de suprimento de P (Tabela 7), o que pode ser explicado pelo efeito de concentração de P, em razão do menor crescimento das plantas. Sob P-suficiente, os cultivares de *C. canephora* apresentaram maior concentração de P nas folhas jovens e sob deficiência de P, obteve-se altas concentrações de P nas folhas jovens e em caule+ramos, o que indica que o caule e os ramos armazenem o P em condições de alta disponibilidade do nutriente.

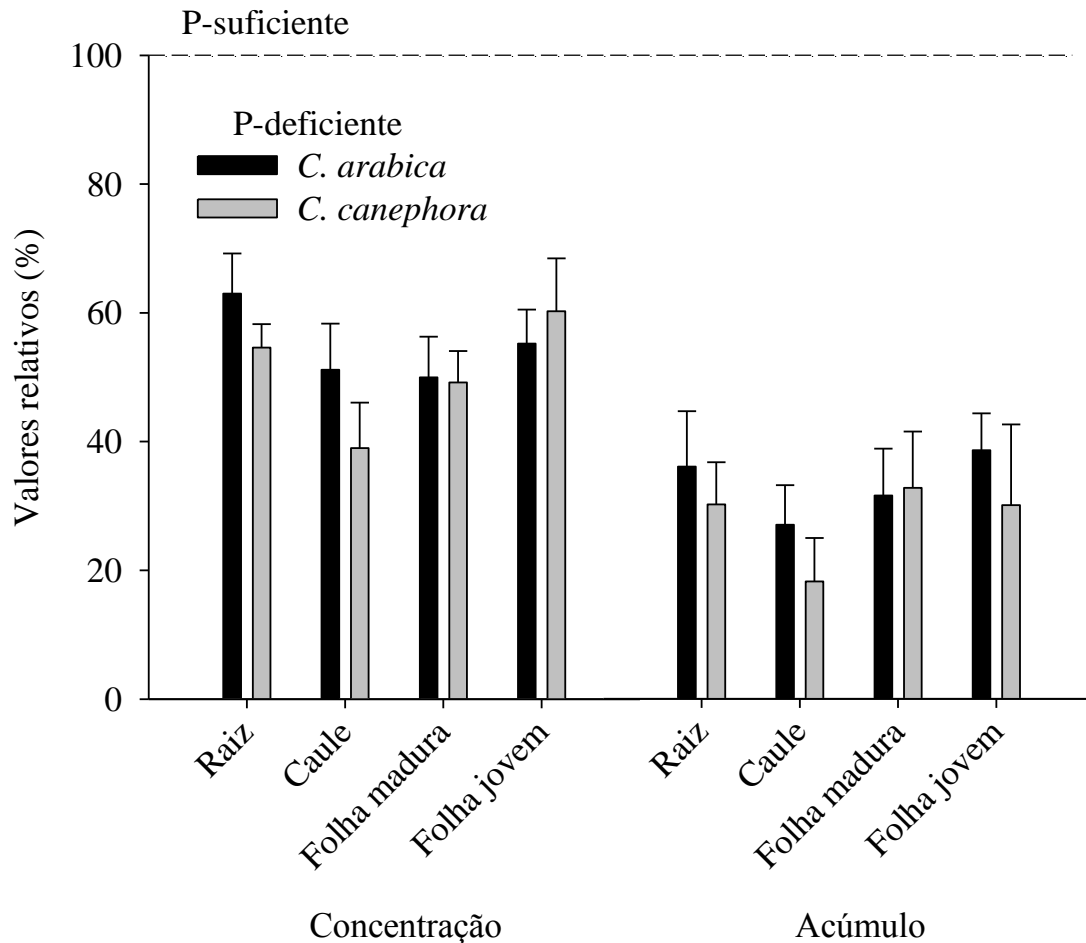


Figura 10 - Valores relativos de concentração e acúmulo de P nos tecidos de café sob condições de P deficiente e suficiente (Valores de P suficiente = 100%)

Do total de P acumulado nos cultivares de *C. arabica* em P-deficiente 36% estavam nas folhas maduras, 26% nas folhas jovens, 21% nos caule+ramos e 17% nas raízes. Por sua vez, do total de P acumulado em *C. canephora* 43% encontravam-se nas folhas maduras, 20% nas folhas jovens, 19% nos caule+ramos e 18% nas raízes (Tabela 8). Embora os tecidos jovens e em expansão sejam os principais drenos de P, as folhas maduras são as estruturas com maior acúmulo de P em mudas de cafeeiro, com cerca de 40% do P acumulado, mesmo em condições de deficiência de P. Bragança et al. (2008) observaram acúmulo de 33% em caule+ramos, 24% em folhas, 16% em frutos e 15% em raízes de *C. canephora* em produção. Correa et al. (1985) encontraram maior acúmulo em folhas (33%), seguida por frutos (27%), ramos (18%), caule+ramos (13%) e raízes (9%). Os cultivares de *C. canephora* em alto suprimento de P acumularam mais P em todas as partes, comparativamente aos de *C. arabica* (Tabela 8). Esse maior acúmulo de P em *C. canephora* pode ser explicado pela maior quantidade de raízes observada na espécie (Tabela 5). Bragança et al. (2008) também obtiveram valores superiores de acúmulo de P em *C. canephora*,

comparada a *C. arabica*. Do total de P acumulado pelos cultivares de *C. canephora* 37% estavam nas folhas maduras, 26% nos caule+ramos, 22% nas folhas jovens e 15 % nas raízes. Para *C. arabica* 36% acumulou nas folhas maduras, 29 % nos caule+ramos, 19% nas folhas jovens e 16 % nas raízes.

A partição do P entre os órgãos da planta também varia com a fase fenológica do cafeeiro, em razão da alteração do dreno. Cietto, Haag e Dechen (1991) encontraram 55% do P nos frutos, na fase de amadurecimento dos grãos, seguido por folhas (32%), ramos (8%) e caule+ramos (5%). Após a colheita dos frutos 56% do P foi encontrado nos ramos, seguido por folhas (24%) e caule+ramos (20%). Na fase de enchimento dos grãos, as folhas apresentaram 34%, seguida dos frutos (33%), ramos (17%) e caule (16%).

Os cultivares apresentaram maior concentração de P nas folhas jovens, nos dois níveis de P, em maior proporção sob P-suficiente. Neste órgão também foi obtido maior quantidade de P_i , seguida de P-ácido nucléico, P-residual e menor fração de P-açúcar. Esta observação corrobora o que fora observado por Furtini Neto et al. (1998) em *Eucalyptus*. A concentração das frações fosfatadas em folhas jovens deve-se a maior atividade metabólica dos órgãos em crescimento. O cv. Sídamo, em ambos os suprimentos de P, acumulou maior porcentagem de P nas folhas jovens na forma de P_i , o que pode estar relacionada aos maiores índices de eficiência de utilização (EUtP) e eficiência fisiológica de P (EFUP) obtidos nesse cultivar.

A eficiência fisiológica de uso de P (EFUP) representa a produção de massa seca por unidade de P presente na mesma porção da referida massa. Neste experimento, a EFUP apresentou correlação positiva com os parâmetros biométricos, como altura, diâmetro, número de folhas, ramos e MS total das plantas. Esta observação explica-se pelo fato das variáveis biométricas serem relacionadas com a massa seca das plantas. O aumento da micorrização em plantas sob P-deficiente proporcionou maior EFUP, a qual também foi influenciada pelo acúmulo de P em plantas sob deficiência deste nutriente. Por sua vez, a concentração de P correlacionou negativamente com a EFUP, ou seja, plantas que concentraram mais P nos tecidos apresentaram menor EFUP (Tabela 11). Os cultivares com maior EFUP apresentaram menor concentração de P em caule+ramos e folhas maduras. A menor concentração neste órgão se deve a remobilização para tecidos em crescimento, como folhas jovens e raízes.

Em condições de deficiência de P, os cultivares que apresentaram maior EFUP foram Geisha, Icatu Precoce e E12 Harar e os que apresentaram menor EFUP foram Guarani, Apatã, Bukobensis e Ouro Verde. Esta classificação condiz com a classificação da figura 7, que separa os cultivares em eficientes e responsivos. Nesse caso, os cultivares que apresentam

maior EFUP foram também classificados como eficientes e apresentaram menor concentração de P no caule+ramos e folhas maduras comparados aos cultivares com menor EFUP.

Os cultivares Obatã, Ouro Verde e Bukobensis, classificados como não eficientes e não responsivos, apresentaram menor eficiência de utilização e eficiência fisiológica de uso de P. O Obatã ainda apresentou baixa eficiência de absorção em P-suficiente, o que explica a baixa capacidade de resposta ao P adicionado.

2.5 Conclusões

O crescimento do cafeeiro reduz sob baixa disponibilidade de fósforo.

A colonização micorrízica em *C. arabica* aumenta em plantas cultivadas em solos deficientes de fósforo.

A atividade da enzima fosfatase ácida em folhas maduras não varia com o suprimento de fósforo.

A concentração de fósforo é superior nos cultivares de *C. canephora*, principalmente na forma de Pi nas folhas jovens das duas espécies.

Os cultivares de *C. canephora* são mais eficientes na absorção de fósforo, e os cultivares de *C. arabica* são mais eficientes na utilização de fósforo.

A eficiência de fósforo varia entre os cultivares de café, em que os cultivares E16 Shoa, E22 Sidamo, Iêmen e Acaia são eficientes e responsivos.

Referências

ADESEMOYE, A.O.; KLOPPER, J.W. Plant–microbes interactions in enhanced fertilizer-use efficiency. **Applied Microbiology and Biotechnology**, Berlin, v.85, n.1, p.1-12, 2009.

AKHTAR, M.S.; OKI, Y.; ADACHI, T. Genetic variability in phosphorus acquisition and utilization efficiency from sparingly soluble P-sources by Brassica cultivars under P-stress environment. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Malden, v. 194, p. 380–392, 2008.

AKHTAR, M.S.; OKI, Y.; ADACHI, T. Mobilization and acquisition of sparingly soluble P-sources by Brassica cultivars under P-starved environment I. Differential growth response, P-efficiency characteristics and P-remobilization. **Journal of Integrative Plant Biology**, CAS, v. 51, p. 1008–1023, 2009.

AMARAL, J.F.T.; MARTINEZ, H.E.P.; LAVIOLA, B.G.; FILHO, E.I.F.; CRUZ, C.D. Eficiência de utilização de nutrientes por cultivares de cafeeiro. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.41, p.621-629, 2011.

ANGHINONI, I.; BARBER, S.A. Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influenced by phosphorus supply. **Agronomy Journal**, Madison, v. 72, p. 682-688, 1980.

ARAÚJO, A.P.; TEIXEIRA, M.G.; de ALMEIDA, D.L. Phosphorus efficiency of wild and cultivated genotypes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under biological nitrogen fixation. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 29, p. 951-957, 1997.

BAON, J.B.; SMITH, S.E.; ALSTON, A.M. Mycorrhizal responses of barley cultivars differing in P efficiency. **Plant and Soil**, The Hague, v. 157, p. 97-105, 1993.

BARIOLA, P.A.; HOWARD, C.J.; TAYLOR, C.B.; VERBURG, M.T.; JAGLAN, V.D.; GREEN, P.J. The Arabidopsis ribonuclease gene RSN1 is tightly controlled in response to phosphate limitation. **Plant Journal**, Oxford, v. 6, p. 673-685, 1994.

BATTEN, G.D. A review of phosphorus efficiency in wheat. **Plant and Soil**, The Hague, v. 146, p. 163-168, 1992.

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

BLEVINS, D.G. Better crops. **Norcross**, cidade, v. 83, n.2, p.29, 1999.

BOLAN, N.S. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. **Plant and Soil**, The Hague, v. 134, p. 189-207, 1991.

BOLLAND, M.D.A.; GILKES, R.J. The chemistry and agronomic effectiveness of phosphate fertilizers. In: RENGEL, Z. **Nutrient use in crop production**. New York;The Haworth Press, 1998. p. 139-163,

BRAGANÇA, S.M.; MARTINEZ, H.E.P.; LEITE, H.G.; SANTOS, L.P.; SEDIYAMA, C.S.; VICTOR, H.A.V.; LANI, J.A. Accumulation of Macronutrients for the Conilon Coffee Tree. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.31, n.1, p. 103-120, 2008.

BRYLA, D.R.; KOIDE, R.T. Regulation of reproduction in wild and cultivated *Lycopersicon esculentum* Mill. by vesicular-arbuscular mycorrhizal infection. **Oecologia**, Berlin, v. 84, p. 74-81, 1990.

CAO, H.X.; ZHANG, Z.B.; SUN, C.X.; SHAO, H.B.; SONG, W.Y.; XU, P. Chromosomal location of traits associated with wheat seedling water and phosphorus use efficiency under different water and phosphorus stresses. **International Journal of Molecular Sciences**, Basel, v. 10, p. 4116-4136, 2009.

CHEN, J.; XU, L.; CAI, Y.; XU, J. Identification of QTLs for phosphorus utilization efficiency in maize (*Zea mays* L.) across P levels. **Euphytica**, Wageningen, v. 167, p. 245-252, 2009.

CHU, Q; WANG, X.; YANG Y.; CHEN, F.; ZHANG, F.; FENGAL, G. Mycorrhizal responsiveness of maize (*Zea mays* L.) genotypes as related to releasing date and available P content in soil. **Mycorrhiza**, Oregon, v. 23, p. 497-505, 2013.

CIERESZKO, I.; SZCZYGLA, A.; ZEBROWSKA, E. Phosphate deficiency affects acid phosphatase activity and growth of two wheat varieties, **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 34, p. 815–829, 2011.

CIETTO, S.; HAAG, H.P.; DECHEN, A.R. N, P and K storage by coffee plants (*Coffea arabica* L. cv. Catuaí) two, three, four and five years old growing in a Red-Yellowlatossol. **Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz**, Piracicaba, v. 48, p. 245–268, 1991.

CLOSE, D.C.; BEADLE, L.C. Total, and chemical fractions, of nitrogen and phosphorus in Eucalyptus seedling leaves: Effects of species, nursely fertiliser management and transplanting. **Plant and Soil**, The Hague, v. 259, p. 85-95, 2004.

CORDELL, D.; DRANGERT, J.O.; WHITE, S. The story of phosphorus: global food security and food for thought. **Global Environmental Change**, Guildford, v. 19, p. 292-305, 2009.

CORRALES, I.; AMENÓS, M.; POSCHENREIDER, C.; BARCELO, J. Phosphorus efficiency and root exudates in two contrasting tropical maize varieties. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 30, p. 887–900, 2007.

CORRÊA, J.B.; GARCIA, A.W.R.; COSTA, P.C. Extração de nutrientes pelo cafeeiro Mundo Novo e Catuaí. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS CAFEEIRAS, 12., 1985. Caxambú. **Resumos...** Caxambú, 1985. p. 35-41.

DUAN, H.Y.; SHI, L.; YE, X.S.; WANG, Y.H.; XU, F.S. Identification of phosphorous efficient germplasm in oilseed rape. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 32, p. 1148–1163, 2009.

FAGERIA, N.K.; BALIGAR, V.C. Phosphorus-use efficiency by corn genotypes. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 20, p. 1267–1277, 1997a.

FAGERIA, N.K.; BALIGAR, V.C. Phosphorus-use efficiency in wheat genotypes. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 22, p. 331–340, 1999.

FAGERIA, N.K.; BALIGAR, V.C. Upland rice genotypes evaluation for phosphorus use efficiency. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 20, p. 499–509, 1997b.

FAGERIA, N.K.; COSTA, J.G.C. Evaluation of common bean genotypes for phosphorus use efficiency. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 23, p. 1145–1152, 2000.

FAGERIA, N.K.; WRIGHT, R.J.; BALIGAR, V.C. Rice cultivar evaluation for phosphorus use efficiency. **Plant and Soil**, The Hague, v. 111, p. 105–109, 1988.

FERREIRA, A.D.; CARVALHO, G.R.; ABRAHÃO, J.C.R.; REZENDE, R.M.; BOTELHO, C.E.; CARVALHO, A.M. Dinâmica dos micronutrientes em cafeeiros enxertados. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 60, n. 2, p. 262-269, 2013.

FRAÚSTO DA SILVA, J.J.R.; WILLIAMS, R.J.P. **The Biological Chemistry of the Elements: The Inorganic Chemistry of Life**. Oxford:Clarendon Press, , 1991. p. 437-438.

- FURLANI, A.M.C; FURLANI, P.R.; TANAKA, R.T.; MASCARENHAS, H.A.A.; DELGADO, M.D.P. Variability of soybean germplasm in relation to phosphorus uptake and use efficiency, **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 59, n. 3, p. 529-536, 2002.
- FURTINI NETO, A.E.; BARROS, N.F.; NOVAIS, R.F.; OLIVEIRA, M.F.G. Frações fosfatadas em mudas de Eucalyptus. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 22, p. 267-274, 1998.
- GERLOFF, G.C. Plant efficiencies in the use of N, P and K. In: WRIGHT, M.J. (Ed). **Plant adaptation to mineral stress in problem soils**. New York: Cornell University Press, 1977. p. 161-174.
- GERLOFF, G.C.; GABELMAN, W.H. Genetics basis of inorganic plant nutrition. In: LAUCHLI, A.; BIELESKI, R.L. (Ed.). **Inorganic plant nutrition**. New York: Springer-Verlag, 1983. p. 453-480.
- GILL, H.S.; SINGH, A.; SETHI, S.K.; BEHL, R.K. Phosphorus uptake and use efficiency in different varieties of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Archives of Agronomy and Soil Science**, Halle, v. 56, p. 563–572, 2004.
- GIOVANNETTI, M.; MOSSE, B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. **New Phytologist**, Cambridge, v. 84, p. 489-500, 1980.
- GOLDSTEIN, A.H. Phosphate starvation inducible enzymes and proteins in higher plants. In: WRAY, J.L. (Ed.) **Inducible plant proteins**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1992. (Society for Experimental Biology Seminar Series 49.) p. 25-44.
- GÓRNY, A.G.; GARCZYNSKI, S. Nitrogen and phosphorus efficiency in wild and cultivated species of wheat. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 31, p. 263–279, 2008.
- GÓRNY, A.G.; RATAJCZAK, D. Efficiency of nitrogen and phosphorus utilization in progenies of factorial crosses between European and exotic cultivars of spring barley (*Hordeum vulgare* L.). **Journal of Applied Genetics**, Poland, v. 49, n. 4, p. 349-355, 2008.
- GUNES, A.; INAL, A.; ALPASLAN, M.; CAKMAK, I. Genotypic variation in phosphorus efficiency between wheat cultivars grown under greenhouse and field conditions. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 52, p. 470–478, 2006.
- HAFEEZ, F.; AZIZ, T.; MAQSOOD, M.A.; AHMED, M.; FAROOQ, M. Differences in rice cultivars for growth and phosphorus acquisition from rock phosphate and monoammonium phosphate sources. **International Journal of Agriculture and Biology**, Faisalabad, v. 12, p. 907–910, 2010.
- HAMMOND, J.P.; BROADLEY, M.R.; BOWEN, H.C.; SPRACKLEN, W.P.; HAYDEN, R.M.; WHITE, P.J. Gene Expression Changes in Phosphorus Deficient Potato (*Solanum tuberosum* L.) Leaves and the Potential for Diagnostic Gene Expression Markers. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 6, n. 9, p.e24606, 2011.
- HAMMOND, J.P.; BROADLEY, M.R.; WHITE, P.J. Genetic Responses to Phosphorus Deficiency. **Annals of Botany**, London, v. 94, p. 323-332, 2004.

- HAMMOND, J.P.; BROADLEY, M.R.; WHITE, P.J.; KING, G.J.; BOWEN, H.C.; HAYDEN, R., MEACHAM, M.C.; MEAD, A.; OVERS, T.; SPRACKLEN, W.P.; GREENWOOD, D.J. Shoot yield drives phosphorus use efficiency in *Brassica oleracea* and correlates with root architecture traits. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 60, p. 1953–1968, 2009.
- HEDLEY, M.J.; KIRK, G.J.D.; SANTOS, M.B. Phosphorus efficiency and the forms of soil phosphorus utilized by upland rice cultivars. **Plant and Soil**, The Hague, v. 158, p. 53–62, 1994.
- HETRICK, B.A.D.; WILSON, G.W.T.; COX, T.S. Mycorrhizal dependence of modern wheat cultivars and ancestors: A synthesis. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 71, p. 512–518, 1993.
- HIDAKA, A.; KITAYAMA, K. Allocation of foliar phosphorus fractions and leaf traits of tropical tree species in response to decreased soil phosphorus availability on Mount Kinabalu, Borneo. **Journal of Ecology**, London, v. 99, p. 849–857, 2011.
- JEFFRIES, P.; GIANINAZZI, S.; PEROTTO, S.; TURNAU, K.; BAREA, J.M. The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 37, n. 1, p. 1-16, 2003.
- JOHNSON, J.F.; ALLAN, D.L.; VANCE, C.P. Phosphorus deficiency in *Lupinus albus*: altered lateral root development and enhanced expression of phosphoenolpyruvate carboxylase. **Plant Physiology**, Palo Alto, v. 112, p. 31–41, 1996.
- JOHNSTON, A.E. Resource or waste: the reality of nutrient recycling to land. **Proceedings 630**. York, UK: International Fertiliser Society, 2008.
- JONES, D.L. Sorption of organic acids in acid soils and its implications in the rhizosphere. **European Journal of Soil Science**, Oxford, v. 49, p. 447–455, 1998.
- KEDROWSKI, R. A.Extraction and analysis of nitrogen, phosphorus and carbon fractions in plant material. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 6, p. 989-1011, 1983.
- KHALIL, S.; LOYNACHAN, T.E.; TABTABAI, M.A. Mycorrhizal dependency and nutrient uptake by improved and unimproved corn and soybean cultivars. **Agronomy Journal**, Madison, v. 86, p. 949–958, 1994.
- KOIDE, R.T.; LI, M.; LEWIS, J.; IRBY, C. Role of mycorrhizal infection in the growth and reproduction of wild vs. cultivated plants. I. Wild vs. cultivated oats. **Oecologia**, Berlin, v. 77, p. 537–543, 1988.
- KORKMAZ, K.; IBRIKCI, H.; KARNEZ, E.; BUYUK, G.; RYAN, J.; ULGER, A.C.; OGUZ, H. Phosphorus use efficiency of wheat genotypes grown in calcareous soils. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 32, p. 2094–2106, 2009.
- KRESAVA RAO, P.S.; TILAK, K.V.B.R.; ARUNACHALAM, V. Genetic variation for VA mycorrhiza-dependent phosphate mobilisation in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). **Plant and Soil**, The Hague, v. 122, p. 137–142, 1990.

- KRISHNA, K.R.; SHETTY, K.G.; DART, P.J.; ANDREWS, D.J. Genotype dependent variation in mycorrhizal colonisation and response to inoculation of pearl millet. **Plant and Soil**, The Hague, v. 86, p. 113–125, 1985.
- LEE, R.B. Phosphate influx and extracellular phosphatases activity in barley roots and rose cells. **New Phytologist**, Cambridge v. 109, p. 141-148, 1988.
- LEKBERG, Y.; KOIDE, R.T.; TWOMLOW, S.J. Effect of agricultural management practices on arbuscular mycorrhizal fungal abundance in low-input cropping systems of southern Africa: A case study from Zimbabwe. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 44, n. 7, p. 917-923, 2008.
- LI, L.; LIU, C.; LIAN, X. Gene expression profiles in rice roots under low phosphorus stress. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 72, p. 423–432, 2010.
- LI, X-L.; MARSCHNER, H.; GEORGE, E. Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root to shoot transport in white clover. **Plant and Soil**, The Hague, v. 136, p. 49-57, 1991.
- LYNCH, J.P. The role of nutrient-efficiency crops in modern agriculture. **Journal of Crop Production**, Manhattan, v. 1, p. 241–264, 1998.
- 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**. Netherlands: Springer, 2008. p. 83–116.
- LYNCH, J.P.; HO, M.D. Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and Soil**, The Hague, v. 269, p. 45–56, 2005.
- MANSKE, G.G.B.; ORTIZ-MONASTERIO, J.I.; VAN GINKEL, M.; GONZALEZ, R.M.; FISCHER, R.A.; RAJARAM, S.; VLEK, P.L.G. Importance of P uptake efficiency versus P utilization for wheat yield in acid and calcareous soils in Mexico. **European Journal of Agronomy**, Montpellier, v. 14, p. 261–274, 2001.
- MANSKE, G.G.B.; ORTIZ-MONASTERIO, J.I.; VAN GINKEL, M.; RAJARAM, S.; VLEK, P.L.G. Phosphorus use efficiency in tall, semi-dwarf and dwarf near-isogenic lines of spring wheat. **Euphytica**, Wageningen, v. 125, p. 113–119, 2002.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. San Diego: Academic Press. 1995. 889p.
- MARTINS, L.D.; TOMAZ, M.A.; AMARAL, J.F.T.; CHRISTO, L.F.; RODRIGUES, W.N.; COLODETTI, T.V.; BRINATI, S.V.B. Morphological changes in conilon coffee clones submitted to phosphorus levels. **Scientia Plena**, Sergipe, v. 9, n. 4, p. 1-11, 2013.
- McLACHLAN, K.D. Leaf acid phosphatase activity and the phosphorus status of field-grown wheat. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 33, p. 453-464, 1982.
- MERCY, M.A.; SHIVANSHANKER, G.; BAGYARAJ, D.J. Mycorrhizal colonization in cowpea is host dependent and heritable. **Plant and Soil**, The Hague, v. 121, p. 292–294, 1990.

- MIGUEL, M.A.; WIDRIG, A.; VIEIRA, R.F.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Basal root whorl number: a modulator of phosphorus acquisition in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Annals of Botany**, London, v. 112, p. 973–982, 2013.
- MOORBY, H.; WHITE, R.E.; NYE, P.H. The influence of phosphate nutrition on H ion efflux from the roots of young rape plants. **Plant and Soil**, The Hague, v. 105, p. 247–256, 1988.
- NANAMORI, M.; SHINANO, T.; WASAKI, J.; YAMAMURA, T.; RAO, I.M.; OSAKI, M. Low phosphorus tolerance mechanisms: Phosphorus recycling and photosynthate partitioning in the tropical forage grass, brachiaria hybrid cultivar mulato compared with rice. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 45, p. 460-469, 2004.
- NIELSEN, K.L.; BOUMA, T.J.; LYNCH, J.; EISSENSTAT, D.M. Effects of phosphorus availability and vesicular-arbuscular mycorrhizas on the carbon budget of common bean (*Phaseolus vulgaris*). **New Phytologist**, Cambridge, v. 139, p. 647–656, 1998.
- NOVAIS, R.F.; SMYTH, T.J. **Fósforo em solo e planta em condições tropicais**. Viçosa, MG: UFV, DPS, 1999. 399p.
- OLIVEIRA, I.P.; THUNG, M.; KLUTHCOUSHI, J.; AIDAR, H.; CARVALHO, J.R.P. Avaliação de cultivares de feijão quanto à eficiência no uso do fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.21, n.1, p.39-45, 1987.
- ORACKA, T.; LAPINSKI, B. Nitrogen and phosphorus uptake and utilization efficiency in D(R) substitution lines of hexaploid triticale. **Plant Breeding**, Bonn, v. 125, p. 221–224, 2006.
- OSBORNE, L.D.; RENGEL, Z. Genotypic differences in wheat for uptake and utilisation of P from iron phosphate. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 53, p. 837–844, 2002b.
- OSBORNE, L.D.; RENGEL, Z. Screening cereals for genotypic variation in the efficiency of phosphorus uptake and utilization. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 53, p. 295–303, 2002a.
- OZTURK, L.; EKER, S.; TORUN B.; CAKMAK, I. Variation in phosphorus efficiency among 73 bread and durum wheat genotypes grown in a phosphorus-deficient calcareous soil. **Plant and Soil**, The Hague, v. 269, p. 69–80, 2005.
- PARENTONI, S.N.; JÚNIOR, C.L.S. Phosphorus acquisition and internal utilization efficiency in tropical maize genotypes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, p. 893–901, 2008.
- RADIN, J.W.; MATTHEWS, M.A. Water transport properties of cortical cells in roots of nitrogen and phosphorus deficient cotton seedlings. **Plant physiology**, Palo Alto, v. 89, p. 264-268, 1989.
- REIS JR, R.A.; MARTINEZ, H.E.P. Adição de Zn e absorção, translocação e utilização de Zn e P por cultivares de cafeeiro. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 59, n. 3, p. 537-542, 2002.

- ROMER, W.; SCHENK, H. Influence of genotype on phosphate uptake and utilization efficiencies in spring barley. **European Journal Agronomy**, Montpellier, v. 8, p. 215–224, 1998.
- RYAN, P.R.; DELHAIZE, E.; JONES, D.L. Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 52, p. 527–560, 2001.
- SAHRAWAT, K.L.; JONES, M.P.; DIATTA, S. Direct and residual fertilizer phosphorus effects on yield and phosphorus efficiency of upland rice in an Ultisol. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, Dordrecht, v. 48, p. 209–215, 1997.
- SALEQUE, M.A.; ABEDIN, M.J.; PANAUULLAH, G.M.; BHUIYAN, N.I. Yield and phosphorus efficiency of some lowland rice varieties at different levels of soil-available phosphorus. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 29, p. 2905–2916, 1998.
- SAS Institute Inc. Statistical Analysis System. SAS User's Guide, 8. ed. Cary: SAS Institute, 2000.
- SHANE, M.W.; LAMBERS, H. Cluster roots: a curiosity in context. **Plant and Soil**, The Hague, v. 274, p. 99-123, 2005.
- SHENOY, V.V., KALAGUDI, G.M. Enhancing plant phosphorus use efficiency for sustainable cropping. **Biotechnology Advances**, New York, v. 23, p. 501–513, 2005.
- SHINANO, T.; NANAMORI, M.; DOHI, M.; WASAKI, J.; OSAKI, M. Evaluation of phosphorus starvation inducible genes relating to efficient phosphorus utilization in rice. **Plant and Soil**, The Hague, v. 269, n.1/2, p. 81-87, 2005.
- SILVA, F.C.; BASSO, L.C. Avaliação da atividade in vivo da fosfatase ácida na folha na diagnose da nutrição fosfórica em cana-de-açúcar. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v.17, p. 371-375, 1993.
- SIQUEIRA, J.O.; SAGGIN-JÚNIOR, O.J.; FLORES-AYLAS, W.W.; GUIMARÃES, P.T.G. Arbuscular mycorrhizal inoculation and superphosphate application influence plant development and yield of coffee in Brazil. **Mycorrhiza**, Oregon, v. 7, n. 6, p. 293-300, 1998.
- SMITH, S.E.; ROBSON, A.D.; ABBOT, L.K. The involvement of mycorrhizas in assessment of genetically dependent efficiency of nutrient uptake and use. **Plant and Soil**, The Hague, v. 146, p 169-179, 1992.
- SOUSA, D.M.G.; LOBATO, E. **Adubação fosfatada em solos da região do Cerrado**. Piracicaba:Potafos, 2003. 16p. (Informações Agrônômicas, 102)
- SURI, V.K.; CHOUDHARY, A.K. Effects of vesicular arbuscular mycorrhizae and applied phosphorus through targeted yield precision model on root morphology, productivity, and nutrient dynamics in soybean in an acid alfisol. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 44, n. 17, p. 2587-2604, 2013
- TEZOTTO, T.; FAVARIN, J.L.; NETO, A.P.; GRATÃO, P.L.; AZEVEDO, R.A.; MAZZAFERA, P. Simple procedure for nutrient analysis of coffee plant with energy

dispersive X-ray fluorescence spectrometry (EDXRF). **Scientia Agricola**, Piracicaba, v.70, n.4, p.219-297, 2013.

TOMAZ, M.A.; MARTINEZ, H.E.P.; CRUZ, C.D.; FERRARI, R.B.; ZAMBOLIM, L.; SAKIYAMA, N.S. Diferenças genéticas na eficiência de absorção, na translocação e na utilização de K, Ca e Mg em mudas enxertadas de cafeeiro. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 38, n. 6, p.1540-1546, 2008.

TOMAZ, M.A.; MARTINEZ, H.E.P.; RODRIGUES, W.N.; FERRARI, R.B.; PEREIRA, A.A.; SAKIYAMA, N.S. Efficiency of absorption and utilization of boron, zinc, copper and manganese in grafted coffee seedlings. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 58, n. 1, p. 108-114, 2011

TOMAZ, M.A.; SILVA, S.R.; SAKIYAMA, N.S.; MARTINEZ, H.E.P. Eficiência de absorção, translocação e uso de cálcio, magnésio e enxofre por mudas enxertadas de *Coffea arabica*. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 27, p. 885-892, 2003.

USGS. United State Geological Survey. **Mineral commodity summaries 2012**. U.S. Geological Survey, 198p. Disponível em: <http://minerals.er.usgs.gov/minerals/pubs/mcs/2012/mcs2012.pdf>. Acesso em 21 maio 2012.

VAAST, P.H.; ZASOSKI, R.J.; BLEDSOE, C.S. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculation at different soil P availabilities on growth and nutrient uptake of in vitro propagated coffee (*Coffea arabica* L.) plants. **Mycorrhiza**, Oregon, v. 6, p. 493–497, 1996.

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, p. 423–447, 2003.

VIERHEILIG, H.; GOUGHLAN, A.P.; WYSS, U.; PICHÉ, Y. Ink and Vinegar, a simple staining technique for arbuscular - mucorhizal fungi. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 64, p. 5004-5007, 1998.

VOLTAN, R.B.Q.; FAHL, J.I.; CARELLI, M.L.C. Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, São Carlos, v.4, n.2, p.99-105, 1992.

WANG, Q.R.; LI, J.Y.; LI, Z.S.; CHRISTIE, P. Screening Chinese wheat germplasm for phosphorus efficiency in calcareous soils. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 28, p. 489–505, 2005.

WANG, X.; SHEN, J.; LIAO, H. Acquisition or utilization, which is more critical for enhancing phosphorus efficiency in modern crops? **Plant Science**, Watsonville, v. 179, p. 302–306, 2010.

WHITE, P.J.; BROADLEY, M.R.; GREENWOOD, D.J.; HAMMOND, J.P. Genetic modifications to improve phosphorus acquisition by roots. **Proceedings 568**. York, UK: International Fertiliser Society. 2005.

WHITE, P.J.; HAMMOND, J.P. Phosphorus nutrition of terrestrial plants. In: WHITE, P.J.; HAMMOND, J.P. (Ed.). **The ecophysiology of plant– phosphorus interactions**. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2008. p.51–81,

WISSUWA, M.; AE, N. Genotypic variation for tolerance to phosphorus deficiency in rice and the potential for its exploitation in rice improvement. **Plant Breeding**, Bonn, v. 120, p. 43–48, 2001.

WISSUWA, M.; MAZZOLA, M.; PICARD, C. Novel approaches in plant breeding for rhizosphere-related traits. **Plant and Soil**, The Hague, v. 321, 409–430, 2009.

YAN, X. The roots of phosphorus-efficient soybean: theories and practices. In: LI, C.J.; ZHANG, F.S.; DOBERMANN, A. (Ed.) **Plant nutrition for food security, human health and environmental protection**. Beijing: Tsinghua University Press, 2005. p. 36–37.

YASEEN, M.; MALHI, S.S. Variation in yield, phosphorus uptake, and physiological efficiency of wheat genotypes at adequate and stress phosphorus levels in soil. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 40, p. 3104–3120, 2009.

YUN, S. J.; KAEPLER, S. M. Induction of maize acid phosphatase activity under phosphorus starvation. **Plant and Soil**, The Hague, v. 237, p. 109–115, 2001.

ZHANG, D.; CHENG, H.; GENG, L. Y.; KAN, G.Z.; CUI, S.Y.; MENG, Q.C.; GAI, J.Y.; YU, D.Y. Detection of quantitative trait loci for phosphorus deficiency tolerance at soybean seedling stage. **Euphytica**, Wageningen, v. 167, p. 313–322, 2009.

ZHU, J.; MICKELSON, S.M.; KAEPLER, S.M.; LYNCH, J.P. Detection of quantitative trait loci for seminal root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under differential phosphorus levels. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 113, p. 1–10, 2006.

ZHU, T.; BUDWORTH, P.; HAN, B.; BROWN, D.; CHANG, H-S.; ZOU, Z.; WANG, X. Towards elucidating global gene expression in developing Arabidopsis: parallel analysis of 8.300 genes. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 39, p. 221–242, 2001.

3 ADAPTAÇÃO MORFOLÓGICA DO SISTEMA RADICULAR DE CULTIVARES DE CAFÉ SOB DEFICIÊNCIA DE FÓSFORO

Resumo

A cafeicultura brasileira está localizada em solos intemperizados, com baixa disponibilidade de fósforo (P). As plantas possuem mecanismos adaptativos às condições de baixa disponibilidade de P. A presença de sistema radicular bem desenvolvido é essencial à absorção desse nutriente pelas plantas, em virtude da sua baixa mobilidade no solo. Esta pesquisa foi realizada com o objetivo de avaliar as adaptações morfológicas do sistema radicular de cultivares de cafeeiro, submetidos a baixa disponibilidade de P. No sistema radicular de dezenove cultivares de *C. arabica* e quatro cultivares de *C. canephora* foi determinado parâmetros morfológicos, como área superficial, comprimento, volume, diâmetro médio de raízes, número de ramificações, finura de raízes, comprimento específico e densidade de tecido das raízes. A deficiência de P reduziu o crescimento e o acúmulo de biomassa no cafeeiro, mas aumentou a razão raiz/parte aérea em *C. arabica*. As raízes sob deficiência de P foram mais finas e cresceram menos. A eficiência de absorção de P correlacionou positivamente com a área superficial, comprimento, volume de raízes, número de ramificações e densidade de tecido de raiz, e negativamente com o comprimento específico. A eficiência de utilização correlacionou positivamente com a altura, número de folhas, massa seca e razão raiz/parte aérea, e negativamente com a concentração e acúmulo de P nos tecidos. Os cultivares mais eficientes em P apresentaram maior área superficial, comprimento, volume de raízes e densidade de tecido radicular, e menor comprimento específico sob deficiência do nutriente. Os cultivares mais eficientes em P foram: E22 Sidamo, Acaíá, Jimma Tane, Obatã, Ouro Verde, Caturra Amarelo, Icatu Precoce e Guarini.

Palavras-chave: *Coffea arabica*; *Coffea canephora*; Eficiência de absorção; eficiência de utilização; Winrhizo; Biometria; Raízes; Biomassa

Abstract

The Brazilian coffee production occurs in weathered soils with low P availability. Plants have adaptive mechanisms to low availability of P. The presence of a well-developed root system is essential for nutrient uptake by plants, due to low P mobility in soil. This study aimed to assess the morphological adaptations of the root system of coffee cultivars, subjected to low availability of P. In the root system of 19 cultivars of *C. arabica* and four cultivars of *C. canephora*, morphological parameters such as surface area, length, volume, average diameter of roots, number of branches, root fineness, length and specific root tissue density were determined. P deficiency reduced growth and biomass accumulation in the coffee plant, but increased the root/shoot ratio in *C. arabica*. The roots under P deficiency were thinner and grew less. The P uptake efficiency correlated positively with the surface area, length, root volume, number of branches and root tissue density, and negatively with the specific length. Utilization efficiency correlated positively with height, number of leaves, dry matter and root/shoot ratio, and negatively with the concentration and accumulation of P in the tissues. Cultivars that were more efficient in P absorption showed more surface area, length, root volume and root tissue density, and smaller specific length under P deficiency. The most P efficient cultivars were: E22 Sidamo, Acaíá, Jimma Tane, Obatã, Ouro Verde, Caturra Amarelo, Icatu Precoce and Guarini.

Keywords: *Coffea arabica*; *Coffea canephora*; Uptake efficiency; Utilization efficiency; WinRhizo; Biometrics; Roots; Biomass

3.1 Introdução

O fósforo (P) é um dos nutrientes que mais restringe a produção agrícola nos solos tropicais da América Latina, África e Ásia (VANCE; UHDE-STONE; ALLAN, 2003; LYNCH, 2007), em razão da baixa concentração no material de origem, adsorção nos minerais oxídicos e pela precipitação pelos íons de ferro e alumínio, causas da baixa eficiência de uso do P. No solo estima-se que mais de 80% do fertilizante fosfatado pode ser rapidamente transformado em formas não disponíveis para as plantas (SANCHEZ; SALINAS, 1981; DOBERMANN et al., 1998). Desta forma, é importante explorar alternativas que aumentem o aproveitamento do P fornecido às plantas, como a utilização de cultivares adaptados a condições de baixa disponibilidade de P.

As plantas possuem mecanismos de adaptação aos solos com baixa disponibilidade de nutrientes. Esses mecanismos estão associados ao aumento na eficiência de absorção e utilização, a partir de características morfológicas e fisiológicas das plantas (ROCHA et al., 2010). A baixa disponibilidade de P promove mudanças morfológicas e na arquitetura de raízes (NIELSEN et al., 1998; FAN et al., 2003; ZHU et al., 2006), crescimento de pelos radiculares (BATES; LYNCH, 1996; BATES; LYNCH, 2001; MA; RYAN; DELHAIZE, 2001; LYNCH, 2007), associação com fungos micorrízicos (VAAST; ZASOSKI; BLEDSOE, 1996; SIQUEIRA et al., 1998; GLICK et al., 1999; SMITH; JARMAN; OSBORN, 1999; MIGUEL et al., 2013), produção de fosfatases (YUN; KAEPLER, 2001; NANAMORI et al., 2004; CIERESZKO; ZEBROWSKA; RUMINOWICZ, 2011; CIERESZKO; SZCZYGLA; ZEBROWSKA, 2011), exsudação de ácidos orgânicos (JONES, 1998; HINSINGER, 2001; SHANE; LAMBERS, 2005; RYAN et al., 2012) e maior expressão de transportadores de P (RAGOTHAMA, 2005; SHINANO et al., 2005; LI; LIU; LIAN, 2010; HAMMOND et al., 2011).

A arquitetura, a morfologia e exsudação radicular estão diretamente ligados a capacidade das plantas em absorver nutrientes do solo, em particular o P, e conseqüentemente influenciam a eficiência de uso de P e a capacidade de resposta ao P do solo (LYNCH, 1995; WHITE et al., 2005, 2007; LYNCH, 2007; WHITE; HAMMOND, 2008). Na literatura há relatos sobre a ocorrência de alterações nas características radiculares de diversas culturas, quando estas foram cultivadas sob baixo suprimento de P, como forma de adaptação

fenotípica da planta (HAMMOND et al., 2009; HENRY et al., 2010; HENRY et al., 2011; BURTON; BROWN; LYNCH, 2013; BURTON; LYNCH; BROWN, 2013).

Pesquisas demonstraram a existência de variação genotípica quanto à morfologia do sistema radicular em solo deficiente em P. Em genótipos de milho e feijão observaram-se diferenças genotípicas associadas a extensão das raízes na camada superficial do solo (BONSER et al., 1996; GE; RUBIO; LYNCH, 2000; LIAO et al., 2001; HO et al., 2005; ZHU; KAEPLER; LYNCH, 2005), que inclui o crescimento superficial de raízes basais, maior enraizamento adventício e dispersão das raízes laterais. Genótipos mais eficientes estabelecem sistema radicular mais longo e com maior distribuição na camada superficial (AO et al., 2010).

Algumas pesquisas com cafeeiros evidenciaram variação genotípica entre cultivares de café quanto a eficiência de uso de nutrientes (TOMAZ et al., 2003; TOMAZ et al., 2006; FAVARIN et al., 2007; MARTINS et al., 2013; PEDROSA et al., 2013). O sistema radicular do cafeeiro pode ser um importante fator de variação entre os cultivares. No entanto, são poucas as pesquisas que relacionam a eficiência de absorção com o sistema radicular do cafeeiro. Martins et al. (2013) verificaram redução do volume e comprimento de raízes de 13 genótipos de *C. canephora* sob deficiência de P. Dessa forma, mais trabalhos são necessários para relacionar os parâmetros radiculares e a eficiência de P em cultivares de café. O aumento da eficiência de uso de P por meio de seleções de campo é um desafio, devido a variabilidade do solo, da disponibilidade do P, da sua interação com variáveis do ambiente e características das plantas relacionadas a absorção e utilização do nutriente (DORLODOT et al., 2007). Portanto, o melhoramento genético por meio da seleção de características específicas das raízes pode ser mais proveitoso. No entanto, é indispensável conhecer os parâmetros que conferem eficiência de P ao cafeeiro.

Esta pesquisa foi realizada com o objetivo de avaliar as adaptações morfológicas do sistema radicular de cultivares de cafeeiro submetidos a baixa disponibilidade de P e relacioná-las à eficiência de uso desse nutriente.

3.2 Material e métodos

Instalação do experimento

O experimento foi realizado em casa de vegetação do Departamento de Produção Vegetal da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" da USP, em Piracicaba/SP, de setembro de 2011 a maio de 2012.

As sementes de 19 cultivares da espécie *C. arabica* e quatro cultivares da espécie *C. canephora* foram obtidas junto ao banco de germoplasma do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC). A semeadura foi realizada em vasos de 9 dm³ com solo arenoso, nos quais foram distribuídas dez sementes por vaso. O delineamento experimental foi em blocos ao acaso, em esquema fatorial com 23 cultivares (Tabela 1) e dois níveis de P (P-deficiente e P-suficiente), com quatro repetições.

Tabela 1- Identificação dos materiais genéticos de café utilizados na pesquisa

	Espécie	Identificação	Registro IAC	Natureza	País
1	<i>C. arabica</i>	Typica		Sem seleção	Brasil
2	<i>C. arabica</i>	Bourbon Vermelho	IAC 662	Melhorado/Cultivar	Brasil
3	<i>C. arabica</i>	Bourbon Amarelo	IAC J19	Melhorado/Cultivar	Brasil
4	<i>C. arabica</i>	Acaia	IAC 474-19	Melhorado/Cultivar	Brasil
5	<i>C. arabica</i>	Caturra Vermelho	IAC 477	Melhorado/Cultivar	Brasil
6	<i>C. arabica</i>	Caturra Amarelo	IAC 476	Melhorado/Cultivar	Brasil
7	<i>C. arabica</i>	Catuai Vermelho	IAC 144	Melhorado/Cultivar	Brasil
8	<i>C. arabica</i>	Catuai Amarelo	IAC 62	Melhorado/Cultivar	Brasil
9	<i>C. arabica</i>	Icatu Precoce	IAC 3282	Melhorado/Cultivar	Brasil
10	<i>C. arabica</i>	Ouro Verde	IAC H5010-5	Melhorado/Cultivar	Brasil
11	<i>C. arabica</i>	Obatã	IAC 1669-20	Melhorado/Cultivar	Brasil
12	<i>C. arabica</i>	Tupi	IAC 1669-33	Melhorado/Cultivar	Brasil
13	<i>C. arabica</i>	E 534 Kaffa	IAC 2197	Sem seleção/Prospecção	Etiópia
14	<i>C. arabica</i>	E 12 Harar	IAC 2026	Sem seleção/Prospecção	Etiópia
15	<i>C. arabica</i>	E 22 Sidamo	IAC 2032	Sem seleção/Prospecção	Etiópia
16	<i>C. arabica</i>	E 16 Shoa	IAC 2027	Sem seleção/Prospecção	Etiópia
17	<i>C. arabica</i>	Jimma Tane	IAC 1124-2	Melhorado/Cultivar exótica	Etiópia
18	<i>C. arabica</i>	Geisha	IAC 2210	Melhorado/Cultivar exótica	Etiópia
19	<i>C. arabica</i>			Melhorado/Cultivar exótica	Iêmen
20	<i>C. canephora</i>	Apoatã	IAC 2258	Melhorado/Cultivar	Brasil
21	<i>C. canephora</i>	Robusta	IAC 2292	Sem seleção	Brasil
22	<i>C. canephora</i>	Bukobensis	IAC 451 Col 2	Sem seleção	Brasil
23	<i>C. canephora</i>	Guarini		Sem seleção	Brasil

As doses de P foram fornecidas semanalmente via solução nutritiva, a partir da emissão das folhas cotiledonares. Inicialmente aplicou-se 200 mL de solução nutritiva por semana, durante oito semanas e, posteriormente, 400 mL de solução por semana, durante 18 semanas, com concentração final de 0,134 mmol dm⁻³ P (P-deficiente) e 1,34 mmol dm⁻³ de P

(P-suficiente). Os demais nutrientes foram fornecidos com solução nutritiva proposta por Epstein e Bloom (2005) (Tabela 2).

Tabela 2 - Volume das soluções empregadas no preparo das soluções nutritivas para os níveis de fósforo (Adaptada de Epstein e Bloom, 2005)

Soluções		P deficiente	P suficiente
		volume (mL L ⁻¹)	
Ca(NO ₃) ₂	1 mol L ⁻¹	4	4
KNO ₃	1 mol L ⁻¹	4	4
NH ₄ NO ₃	1 mol L ⁻¹	2	2
KH ₂ PO ₄	1 mol L ⁻¹	0,2	2
KCl	1 mol L ⁻¹	1,8	-
MgSO ₄	1 mol L ⁻¹	1	1
Micros*		1	1
Fe-EDTA**		0,5	0,5

* Composição da solução de micronutrientes (mg L⁻¹): H₃BO₃ = 0,27; MnSO₄.10H₂O = 0,11; ZnSO₄.7H₂O = 0,13; CuSO₄.5H₂O = 0,03 e Na₂MoO₄.2H₂O = 0,05; NiSO₄.6H₂O = 0,06.

** Dissolveu 26,1 g de EDTA dissódico em 286 mL de NaOH 1 mol L⁻¹, e misturou com 24,0 g de FeSO₄.7H₂O, arejando por uma noite e completou a 1 L com água deionizada.

Após a germinação das sementes as plântulas foram protegidas por um sombrite com 50% de sombreamento para evitar escaldadura foliar. O experimento foi finalizado aos seis meses após a semeadura. As amostras de solo foram retiradas dos vasos para análise química (Tabela 3, 4 e 5). Para facilitar a remoção da planta dos vasos aplicou-se água corrente para eliminar a areia.

Tabela 3 - Parâmetros químicos do solo após a correção da fertilidade

P-solo	pH	MO	P-resina	K	Ca	Mg	Al	SB	CTC	V
	CaCl ₂	g dm ⁻³	mg dm ⁻³	mmol _c dm ⁻³					%	
P-suf	5,7	2	39	5,1	17	5	0	27	38	71
P-def	5,6	2	5,6	6,8	23	7	0	37	47	79

Tabela 4 - Teor de fósforo (mg dm⁻³) no final do experimento em diferentes profundidades

Profundidade	P-resina (mg dm ⁻³)	
	P-deficiente	P-suficiente
0-5	11	105
5-10	4	21
10-15	3,5	16,8
15-20	4	13,3

Tabela 5 - Resultados da análise granulométrica do solo e classe de textura do solo

P-solo	Argila	Silte	Areia total	Areia grossa	Areia fina	Classe de textura do solo
	g kg ⁻¹					
P-suf	25	15	960	610	350	arenoso
P-def	39	11	950	640	310	

Biometria das plantas

As plantas foram separadas em parte aérea e raiz. Na parte aérea avaliou-se a altura da planta (cm), o número de folhas (NF) e o diâmetro do caule (mm). O diâmetro do caule foi medido dois centímetros abaixo da inserção das folhas cotiledonares, com um paquímetro. A altura da planta foi feita entre a base do ramo ortotrópico e a inserção do primeiro par de folhas na região meristemática.

As raízes foram separadas da parte aérea, lavadas e acondicionadas solução de álcool 70% até a realização das avaliações morfológicas. Após as avaliações, os materiais foram submetidos à secagem em estufa com circulação de ar a 65 °C durante 72 horas. Posteriormente, determinou-se a massa seca da parte aérea (MSPA), de raízes (MSR) e total (MS) e a razão entre a massa seca de raízes e a massa seca da parte aérea (RRPA).

Morfologia das raízes

A análise morfológica do sistema radicular foi feita com uso do *software* WinRhizo versão 4.1c (Regent Instr. Inc.) acoplado a um *scanner* Epson XL 10000. O procedimento de análise seguiu a metodologia proposta por Bouma, Nielson e Koutstaal (2000), com algumas adaptações. As imagens digitais das raízes foram obtidas com resolução de 600 dpi e a calibração do equipamento seguiu as normas do fabricante. Não foi necessária a coloração das raízes para melhorar o contraste. As raízes foram integralmente dispostas sobre uma cuba de acrílico com água, evitando a sobreposição das mesmas, comum nesse tipo de análise (Figura 1). A lâmina de água para recobrimento das raízes variou com o tamanho do material, de modo que a raiz ficasse completamente submersa na água.



Figura 1 - Raiz de café disposta dentro da cuba com água sobre o scanner

A análise foi feita com base na classificação da tonalidade de cinza de cada um dos *pixels* que compõem a imagem (método “*Thresholding*”). Neste método, o programa estabelece um valor de tonalidade de cinza automaticamente, a partir do qual identifica o que é raiz na imagem (*pixels* mais escuros).



Figura 2 - Imagem obtida pelo scanner para determinar parâmetros morfológicos das raízes

O estudo da morfologia das raízes foi feita com base nas seguintes variáveis:

- Área da superfície radicular total (AST, cm²), de raízes muito finas (ASMF, cm²), de raízes finas, (ASF, cm²) e de raízes grossas (ASG, cm²);
- Comprimento total de raízes (CT, cm), de raízes muito finas (CRMF, cm), de raízes finas (CF, cm) e de raízes grossas (CG, cm);
- Volume total de raízes (VTR, cm³), de raízes muito finas (VMF, cm³), de raízes finas (VF, cm³) e de raízes grossas (VG, cm³);
- Diâmetro médio de raízes (DMR, mm);
- Número de ramificações (NR).

O agrupamento em classes de diâmetro para os parâmetros área superficial, comprimento e volume de raízes seguiu o critério proposto por Bhom (1979): raízes muito finas ($d < 0,5$ mm), raízes finas ($0,5 \text{ mm} < d < 2$ mm) e raízes grossas ($d > 2$ mm). O comprimento específico (CE, cm g⁻¹) foi obtido pela razão entre o comprimento total de raízes (CT, cm) e a massa seca de raízes (MSR, g), a finura de raízes (cm cm⁻³) pela razão entre o comprimento total (CT, cm) e o volume total de raízes (VTR, cm³) (LIU, 2009). A densidade de tecido de raiz (DTR, g cm⁻³) obteve-se pela razão entre a massa seca de raízes (MSR, g) e o volume total das raízes (VTR, cm³) (RYSER, 1996).

Concentração e acúmulo de fósforo

A concentração de P (g kg⁻¹) foi determinada na parte aérea das plantas após digestão do material vegetal em uma solução nítrico-perclórica (EMBRAPA, 1997). O acúmulo de P (g planta⁻¹) obteve-se pelo produto da concentração de P (g kg⁻¹) na parte aérea e a massa seca da parte aérea de cada planta (g).

Eficiência nutricional

A eficiência do P foi dividida em eficiência de absorção (EAbP) e eficiência de utilização (EUtP), as quais foram obtidas pelas expressões de acordo com Gerloff e Gabelman (1983).

A eficiência de absorção de P pelas raízes foi obtida pela razão entre o P acumulado na parte aérea e a quantidade de P aplicada (mg P g⁻¹ P):

$$EAbP = \frac{P_{acumulado}}{P_{aplicado}}$$

A eficiência de utilização de P foi obtida pela massa seca produzida por unidade de P acumulado na parte aérea (g MSPA mg⁻¹ P):

$$EUtP = \frac{MS_{PA}}{P_{acumulado}}$$

Análises estatísticas

As análises estatísticas foram realizadas com auxílio do programa SAS (SAS, 2000). Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

A correlação entre os dados foi obtida pelo programa SAS, usando o coeficiente de correlação de Spearman e adotou-se o nível de significância de 5%.

A eficiência de P dos cultivares foi obtida pelo índice de eficiência de P (IEP), segundo Pan et al. (2008). O IEP foi determinado pela análise de componentes principais dos valores padronizados dos parâmetros biométricos e de raízes em P-deficiência em relação aos valores em P-suficiência. A análise de componentes principais foi calculada pelo procedimento FACTOR SAS com a opção PRIN e o método VARIMAX (SAS, 2000) em todos os cultivares de café. Os componentes principais cujos autovalores foram maiores que um foram retidos e envolvidos no cálculo do valor de IEP. O peso relativo de cada componente principal foi ponderado pela taxa de contribuição correspondente de todas os parâmetros biométricos e de raízes que apresentavam diferenças genotípicas significativas. Os valores de IEP de cada cultivar foram calculados de acordo com o componente principal retido e seu peso relativo, segundo a equação: $IEP = \sum_{i=1}^{23} CP_i \times PR_i$, onde CP é o componente principal e o PR é o peso relativo. O critério utilizado para classificação de genótipos de café foi determinado pelo método de análise de cluster e os 23 genótipos foram divididos em 3 categorias de eficiência, pelo método de agrupamento de Ward.

3.3 Resultados

Uma visão ampla dos efeitos da deficiência de P no crescimento dos cultivares de café, em termos de valores relativos dos parâmetros de crescimento da planta e morfologia da raiz, está apresentada na Figura 3. A deficiência de P reduziu a maioria dos parâmetros estudados, com exceção da finura das raízes (FR), do comprimento específico (CE) e da razão raiz/parte aérea (RRPA).

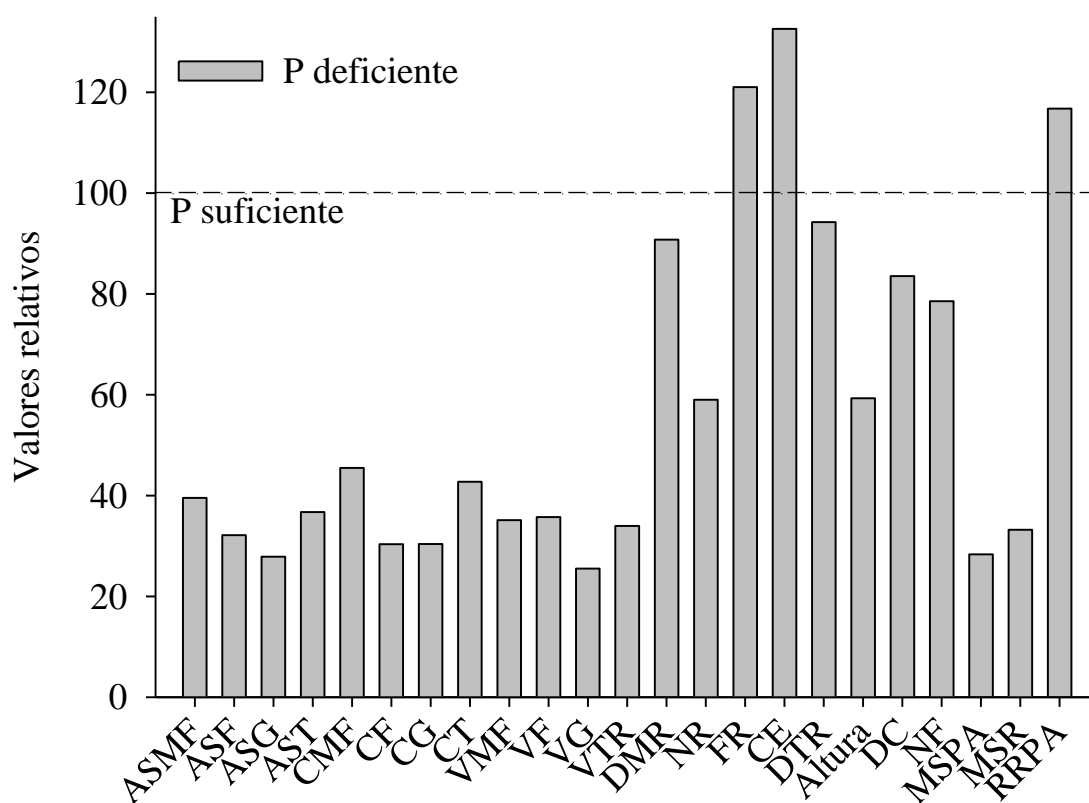


Figura 3 - Valores relativos de 17 caracteres morfológicos de raízes e seis caracteres biométricos em cafeeiro sob P-deficiente e suficiente (P-suficiente = 100%) AS - área superficial, C - comprimento, V - volume, DMR - diâmetro médio de raízes, NR - número de ramificações, FR - finura de raízes, CE - comprimento específico, DTR - diâmetro total de raízes, DC - diâmetro do caule, NF - número de folhas, MSPA, massa seca de parte aérea, MSR - massa seca de raízes, RRPA - razão raiz:parte aérea. Raízes MF - muito finas, F - finas, G - grossas

A deficiência de P reduz o crescimento e acúmulo de biomassa de plantas de cafeeiro e aumenta razão raiz/parte aérea em *C. arabica*

As plantas de café sob P-suficiente apresentaram maior altura, número de folhas, massa seca da parte aérea, de raízes e massa seca total em ambas as espécies (Tabela 6). Por

outro lado, a razão raiz/parte aérea foi maior em plantas sob P-deficiente em *C. arabica* e não diferiu em *C. canephora*. O diâmetro do caule foi superior em *C. arabica* sob P-suficiente e não diferiu com o suprimento de P em *C. canephora*.

As plantas da espécie *C. arabica* em P-suficiente apresentaram maior altura, diâmetro do caule e massa seca de parte aérea e massa seca total, em relação as plantas de *C. canephora*. Para P-deficiente não houve variação entre as espécies, com exceção do diâmetro do caule. O número de folhas foi superior em plantas de *C. arabica*, independentemente do suprimento de P, e a razão raiz/parte aérea foi superior em *C. arabica* em P-deficiente e não diferiu entre as espécies em P-suficiente.

Tabela 6 - Médias dos parâmetros biométricos de cafeeiros das espécies *C. arabica* e *C. canephora* em dois níveis de fósforo, aos seis meses após a semeadura

	Nível de P	<i>C. arabica</i>	<i>C. canephora</i>
Altura* (cm)	P-deficiente	7,50Ab	7,57Ab
	P-suficiente	13,3Aa	9,7Ba
Diâmetro do caule (DC)* (mm)	P-deficiente	2,02Ab	1,98Aa
	P-suficiente	2,44Aa	2,27Ba
Número de folhas (NF)*	P-deficiente	3,7Ab	2,2Bb
	P-suficiente	4,76Aa	3,0Ba
Massa seca de parte aérea (MSPA)* (g)	P-deficiente	0,26Ab	0,22Ab
	P-suficiente	0,98Aa	0,57Ba
Massa seca de raízes (MSR) (g)	P-deficiente	0,047Ab	0,034Bb
	P-suficiente	0,140Aa	0,110Aa
Massa seca total (MS)* (g)	P-deficiente	0,312Ab	0,256Ab
	P-suficiente	1,118Aa	0,687Ba
Razão raiz/parte aérea (RRPA)*	P-deficiente	0,180Aa	0,141Ba
	P-suficiente	0,144Ab	0,169Aa

⁽¹⁾ Médias seguidas pela mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade

*Interação genótipo x nível de P significativa a 5% de probabilidade

Tabela 7 - Concentração e acúmulo de P na parte aérea e índices de eficiência de P em cafeeiros das espécies *C. arabica* e *C. canephora* em dois níveis de fósforo, aos seis meses após a semeadura

	Nível de P	<i>C. arabica</i>	<i>C. canephora</i>
Concentração de P na parte aérea* (g kg ⁻¹)	P-deficiente	0,64Bb	0,83Ab
	P-suficiente	1,21Ba	1,70Aa
Acúmulo de P na parte aérea* (mg planta ⁻¹)	P-deficiente	0,18Ab	0,16Ab
	P-suficiente	1,25Aa	0,89Aa
Eficiência de absorção de P (EAbP)* (mg P g ⁻¹ P aplicado)	P-deficiente	4,31Aa	4,68Aa
	P-suficiente	3,33Ab	2,37Ab
Eficiência de utilização de P* (EUtP) (g MSPA mg ⁻¹ P)	P-deficiente	1,75Aa	1,23Ba
	P-suficiente	0,89Ab	0,65Bb

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade

*Interação genótipo x nível de P significativa a 5% de probabilidade

A concentração e o acúmulo de P foram superiores sob P-suficiente nas duas espécies (Tabela 7). As plantas de *C. canephora* apresentaram maior concentração de P nos dois níveis do nutriente. Por sua vez, o acúmulo de P não diferiu entre as espécies. Tanto *C. arabica* quanto *C. canephora* apresentaram maior eficiência de absorção e utilização de P sob deficiência do nutriente. A eficiência de absorção não diferiu entre as espécies. As plantas de *C. arabica* foram mais eficientes em utilizar o P absorvido, independentemente do suprimento do nutriente.

As raízes sob deficiência de fósforo são mais finas e crescem menos

Nas plantas P-deficiente houve redução dos parâmetros morfológicos de raízes: área superficial, comprimento, volume e número de ramificações nas duas espécies, além da redução do diâmetro médio de raízes em *C. canephora*. Por outro lado, nas plantas de *C. arabica* sob P-deficiente foi superior a finura de raízes (raízes mais finas) e o comprimento específico de raízes (comprimento de raízes por unidade de massa) (Tabela 8). A densidade de tecido da raiz não variou com o suprimento de P.

As plantas de *C. arabica* apresentaram maior área superficial, comprimento e volume de raízes nos dois suprimentos de P, e aumento da finura de raízes e do número de ramificações em P-deficiente. As plantas de *C. canephora*, por sua vez, apresentaram maior diâmetro médio de raízes sob deficiência de P e aumento da densidade de tecido da raiz em P-suficiente (Tabela 8).

Tabela 8 - Média dos parâmetros morfológicos de raízes de cafeeiros das espécies *C. arabica* e *C. canephora* em dois níveis de fósforo, aos seis meses após a semeadura

		Nível de P	<i>C. arabica</i>	<i>C. canephora</i>
Área superficial de raízes (cm ²)	Muito finas* (ASMF)	P-deficiente	12,7Ab	7,1Bb
		P-suficiente	31,6Aa	20,8Ba
	Finas (ASF)	P-deficiente	5,2Ab	4,0Bb
		P-suficiente	16,5Aa	11,3Ba
	Grossas* (ASG)	P-deficiente	0,45Ab	0,24Bb
		P-suficiente	1,53Aa	1,17Aa
	Total (AST)	P-deficiente	18,4Ab	11,3Bb
		P-suficiente	49,6Aa	33,4Ba
Comprimento de raízes (cm)	Muito finas* (CMF)	P-deficiente	159Ab	89Bb
		P-suficiente	342Aa	226Ba
	Finas (CF)	P-deficiente	22Ab	16Bb
		P-suficiente	74Aa	49Ba
	Grossas* (CG)	P-deficiente	0,60Ab	0,32Bb
		P-suficiente	1,88Aa	1,50Aa
	Total (CT)	P-deficiente	181Ab	105Bb
		P-suficiente	418Aa	276Ba
Volume de raízes (cm ³)	Muito finas* (VMF)	P-deficiente	0,092Ab	0,051Bb
		P-suficiente	0,250Aa	0,169Ba
	Finas (VF)	P-deficiente	0,114Ab	0,090Bb
		P-suficiente	0,323Aa	0,237Aa
	Grossas* (VG)	P-deficiente	0,027Ab	0,014Bb
		P-suficiente	0,103Aa	0,075Aa
	Total (VTR)	P-deficiente	0,233Ab	0,155Bb
		P-suficiente	0,683Aa	0,481Ba
Diâmetro médio de raízes*(mm) (DMR)		P-deficiente	0,36Bb	0,38Aa
		P-suficiente	0,40Aa	0,40Aa
Finura de raízes (cm cm ⁻³) (FR)		P-deficiente	771Aa	701Ba
		P-suficiente	621Ab	654Aa
Número de ramificações (NR)		P-deficiente	159Ab	127Bb
		P-suficiente	266Aa	232Aa
Comprimento específico*(cm g ⁻¹) (CE)		P-deficiente	4066Aa	4167Aa
		P-suficiente	3106Ab	2961Aa
Densidade de tecido de raiz*(g cm ⁻³) (DTR)		P-deficiente	0,197Aa	0,197Aa
		P-suficiente	0,205Ba	0,226Aa

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade

*Interação genótipo x nível de P significativa a 5% de probabilidade

Os cultivares de café variam quanto a resposta a deficiência de P

A interação genótipo e nível de P foi significativa para a área superficial de raízes muito finas (ASMF) e grossas (ASG), comprimento de raízes muito finas (CRMF) e grossas (CRG), comprimento de raízes total (CRT), volume de raízes muito finas (VRMF) e grossas (VRG), diâmetro médio de raízes (DR), comprimento específico (CE), densidade de tecido de raiz (DTR), altura (ALT), diâmetro do caule (DC), número de folhas (NF), massa seca de parte aérea (MPA), massa seca total (MS) e razão raiz/parte aérea (RRPA), concentração de P na parte aérea, acúmulo de P na parte aérea, eficiência de absorção e utilização de P.

A correlação de Spearman identificou diversas correlações entre os parâmetros das raízes dos 23 cultivares sob deficiência de P (Tabela 9). A área superficial de raízes (AST) correlacionou positivamente com o comprimento de raízes (CT - 0,99), volume de raízes (VTR - 0,96), número de ramificações (NR - 0,62), finura de raízes (0,37) e densidade de tecido da raiz (DTR - 0,35). O comprimento de raízes correlacionou positivamente com o volume de raízes (0,92), número de ramificações (0,63), finura de raízes (FR) e densidade de tecido da raiz (0,37). O volume total de raízes, além da correlação positiva com o número de ramificações (0,64) e a densidade de tecido das raízes (0,36), também correlacionou negativamente com o comprimento específico de raízes (-0,24). O diâmetro médio das raízes correlacionou negativamente com a finura de raízes (-0,79) e o comprimento específico de raízes (-0,30). O número de ramificações correlacionou negativamente com o comprimento específico de raízes (-0,28).

Outras correlações também foram observadas, como dos parâmetros de raízes com os parâmetros biométricos e índices de eficiência de P pelas plantas (Tabela 9). A altura das plantas correlacionou positivamente com a área superficial, comprimento, volume e densidade de tecido das raízes, e com a eficiência de absorção e utilização de P. O diâmetro do caule correlacionou positivamente com a área superficial de raízes, o volume total e a eficiência de absorção. O número de folhas correlacionou positivamente com a área superficial, comprimento, volume de raízes, número de ramificações e finura de raízes, além da eficiência de absorção e utilização de P, e negativamente com o diâmetro médio das raízes. A massa seca da parte aérea, das raízes e a massa seca total correlacionaram positivamente com a área superficial, comprimento, volume de raízes, número de ramificações, densidade de tecido das raízes, e com a eficiência de absorção e utilização de P pelas plantas; e negativamente com o comprimento específico. A razão raiz/parte aérea correlacionou positivamente com a área superficial, comprimento, volume de raízes, número de ramificações, finura das raízes, densidade de tecido das raízes, e com a eficiência de

absorção de P pelas plantas; e negativamente com o comprimento específico. A concentração de P nos tecidos correlacionou positivamente com o diâmetro médio das raízes e a eficiência da absorção. Por outro lado, correlacionou negativamente com a área superficial, comprimento, volume, número de ramificações, finura de raízes, densidade de tecidos das raízes e eficiência de utilização. O acúmulo de P e a eficiência de absorção de P correlacionaram com a área superficial, comprimento, volume, número de ramificações e densidade dos tecidos da raiz; e negativamente com o comprimento específico e a eficiência de utilização. A eficiência de utilização correlacionou positivamente com a área superficial, comprimento, volume, número de ramificações e densidade de tecido das raízes.

Tabela 9 - Coeficiente de correlação de Spearman entre os parâmetros das raízes de plantas de café com os parâmetros biométricos e índices de eficiência de P sob deficiência de P (Coeficientes de correlação em negrito são significativos a 5% de probabilidade)

	AST	CT	VTR	DMR	NR	FR	CE	DTR	Altura	DC	NF	MSPA	MSR	MS	RRPA	Conc	Acum	EfAb
CT	0,99																	
VTR	0,97	0,93																
DMR	-0,17	-0,31	-0,05															
NR	0,66	0,65	0,68	-0,18														
FR	0,37	0,48	0,15	-0,79	0,14													
CE	-0,18	-0,13	-0,26	-0,3	-0,29	0,28												
DMR	0,3	0,31	0,3	-0,17	0,45	0,17	-0,76											
Altura	0,22	0,22	0,25	-0,09	0,19	0,06	-0,16	0,32										
DC	0,21	0,18	0,27	0,08	0,14	-0,15	0,08	-0,08	0,22									
NF	0,48	0,51	0,48	-0,33	0,3	0,23	-0,09	0,17	0,24	0,11								
MSPA	0,64	0,62	0,71	-0,1	0,57	0,04	-0,38	0,54	0,54	0,25	0,43							
MSR	0,87	0,85	0,9	-0,08	0,74	0,17	-0,53	0,65	0,31	0,19	0,39	0,77						
MS	0,7	0,68	0,77	-0,1	0,62	0,07	-0,42	0,57	0,52	0,25	0,43	0,99	0,83					
RRPA	0,55	0,54	0,5	-0,05	0,37	0,25	-0,36	0,38	-0,1	-0,08	0,17	-0,05	0,56	0,06				
Conc	-0,41	-0,43	-0,41	0,32	-0,35	-0,26	0,2	-0,39	-0,39	0,03	-0,38	-0,47	-0,46	-0,48	-0,23			
Acum	0,41	0,38	0,47	0,07	0,35	-0,07	-0,26	0,29	0,25	0,23	0,2	0,67	0,47	0,66	-0,13	0,27		
EfAb	0,41	0,38	0,47	0,07	0,35	-0,07	-0,26	0,29	0,25	0,23	0,2	0,67	0,47	0,66	-0,13	0,27	1	
EfUt	0,32	0,33	0,32	-0,19	0,26	0,17	-0,23	0,35	0,29	-0,04	0,31	0,33	0,39	0,35	0,27	-0,86	-0,38	-0,38

A eficiência de P está correlacionada com os parâmetros radiculares

A eficiência de P foi avaliada pelo método de componentes principais de 10 parâmetros biométricos e de P na planta, e 9 parâmetros morfológicos de raízes, que apresentaram variação significativa entre genótipos. Os seis componentes principais cujo autovalor foi maior que 1 representaram 92% de contribuição cumulativa. Os genótipos foram classificados em 3 categorias de eficiência de P: Grupo I ($IEP > 0,63$) - Alta eficiência; Grupo II ($0,53 < IEP < 0,62$) - média eficiência; Grupo III ($IEP < 0,53$) - Baixa eficiência. Dessa forma, os cultivares foram classificados em: alta eficiência (E22 Sidamo, Acaia, Jimma Tane, Obatã, Ouro Verde, Caturra Amarelo, Icatu Precoce, Guarini, Apoatã); média eficiência (Catuaí Vermelho, Bukobensis, Tupi, Bourbon Amarelo, Catuaí Amarelo, Caturra Vermelho) e baixa eficiência (E534 Kaffa, Robusta, E12 Harar, Bourbon Vermelho, Typica, Iêmen, Geisha, E16Shoa) (Figura 4).

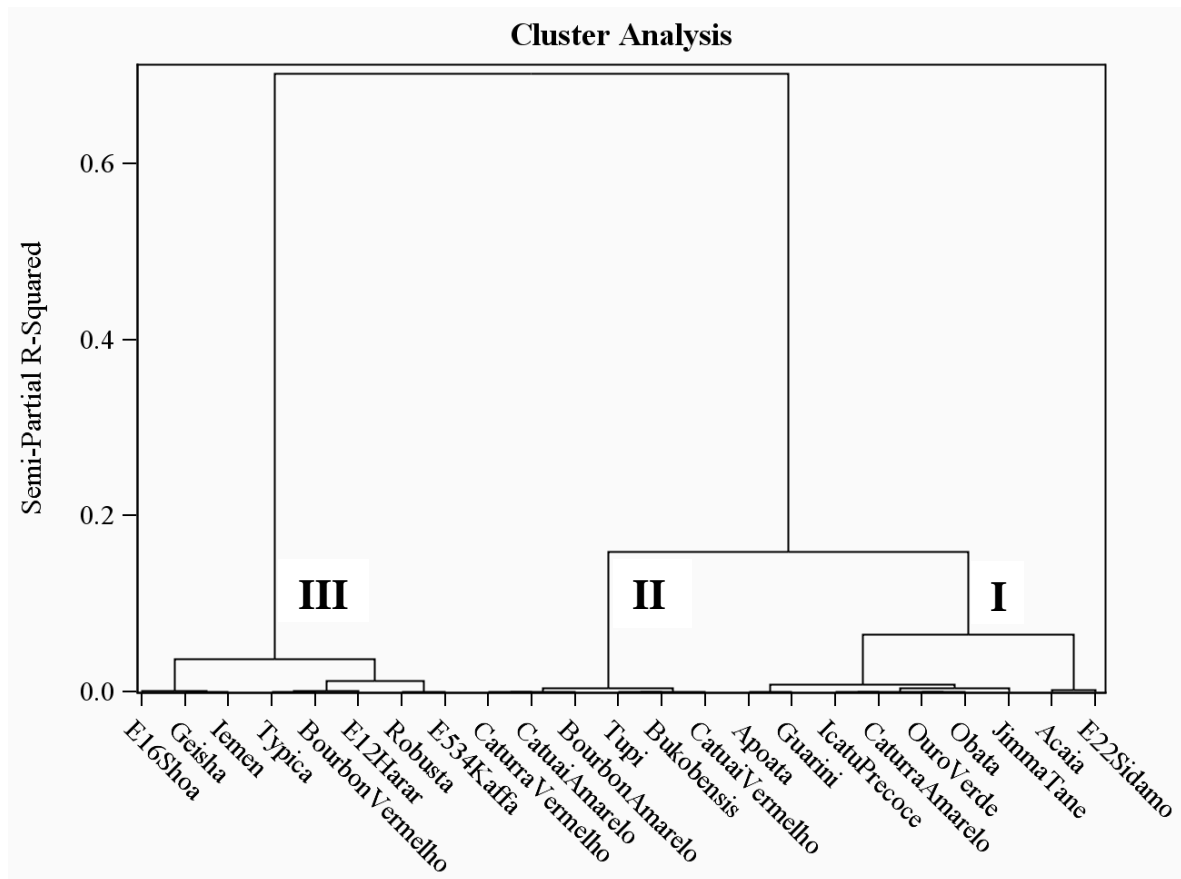


Figura 4 - Agrupamento dos 23 cultivares de café pelo método de agrupamento de Ward de acordo com o índice de eficiência de P de cada cultivar, obtido pelo método de componentes principais. Grupo I - Alta eficiência, Grupo II - média eficiência, Grupo III - Baixa eficiência

Tabela 10 - Correlação de Spearman entre os índices de eficiência de P (IEP) e os parâmetros biométricos, de P e de raízes de 23 cultivares de café

Parâmetros	Coeficiente de correlação		
	P-deficiente	P-suficiente	P-deficiente/ P-suficiente
Área superficial de raízes muito finas (cm ²)	0,49	0,00	0,49
Área superficial de raízes finas (cm ²)	0,42	-0,10	0,27
Área superficial de raízes grossas (cm ²)	0,15	-0,33	0,38
Área superficial (cm ²)	0,53	-0,03	0,48
Comprimento de raízes muito finas (cm)	0,50	-0,02	0,46
Comprimento de raízes finas (cm)	0,40	-0,10	0,31
Comprimento de raízes grossas (cm)	0,18	-0,27	0,39
Comprimento de raízes (cm)	0,51	0,01	0,48
Volume de raízes muito finas (cm ³)	0,52	0,01	0,47
Volume de raízes finas (cm ³)	0,42	-0,05	0,30
Volume de raízes grossas (cm ³)	0,17	-0,37	0,39
Volume de raízes (cm ³)	0,46	-0,10	0,53
Diâmetro médio de raízes (mm)	-0,15	-0,18	0,03
Número de ramificações	0,36	-0,06	0,33
Finura de raízes (cm cm ⁻³)	0,30	0,27	-0,03
Comprimento específico de raízes (cm g ⁻¹)	-0,43	0,34	-0,64
Densidade de tecido das raízes (g cm ⁻³)	0,56	-0,33	0,57
Altura (cm)	0,12	-0,25	0,48
Diâmetro do caule (mm)	0,20	-0,42	0,49
Número de folhas	0,45	0,03	0,30
Massa seca de parte aérea (g)	0,67	-0,13	0,79
Massa seca de raízes (g)	0,70	-0,17	0,80
Massa seca (g)	0,68	-0,12	0,81
Razão raiz/parte aérea	0,05	-0,16	0,19
Concentração de P (g kg ⁻¹)	-0,26	-0,07	-0,07
Acúmulo de P (mg planta ⁻¹)	0,44	-0,04	0,37
Eficiência de absorção de P (mg P g ⁻¹ P)	0,44	-0,04	0,37
Eficiência de utilização de P (g MSPA mg ⁻¹ P)	0,30	0,18	0,12

O resultado da análise de correlação entre os índices de eficiência com os parâmetros biométricos e de raízes de 23 cultivares de café indicou que a eficiência de P correlacionou positivamente com a área superficial de raízes muito finas, finas e total, comprimento de raízes muito finas e total, volume de raízes muito finas, finas e total, densidade de tecido de raízes, número de folhas, massa seca da parte aérea, de raízes e total, acúmulo de P e eficiência de absorção de P, e negativamente com o comprimento específico de raízes, em deficiência de P. A eficiência de P correlacionou negativamente com o diâmetro

do caule, em P-suficiente. Ainda, a eficiência de P correlacionou com os valores relativos entre P-deficiente e P-suficiente (Tabela 10).

Os valores médios dos parâmetros biométricos e de raízes de cada grupo estão apresentados nas figuras 5 e 6. Os cultivares eficientes (Grupo I) apresentaram maior eficiência de absorção e de utilização de P, massa seca, acúmulo de P sob deficiência de P, comparado aos grupos II e III. Ainda, apresentaram maior área superficial, comprimento e volume de raízes, finura de raízes e densidade de tecido da raiz e menor comprimento específico, sob deficiência de P.

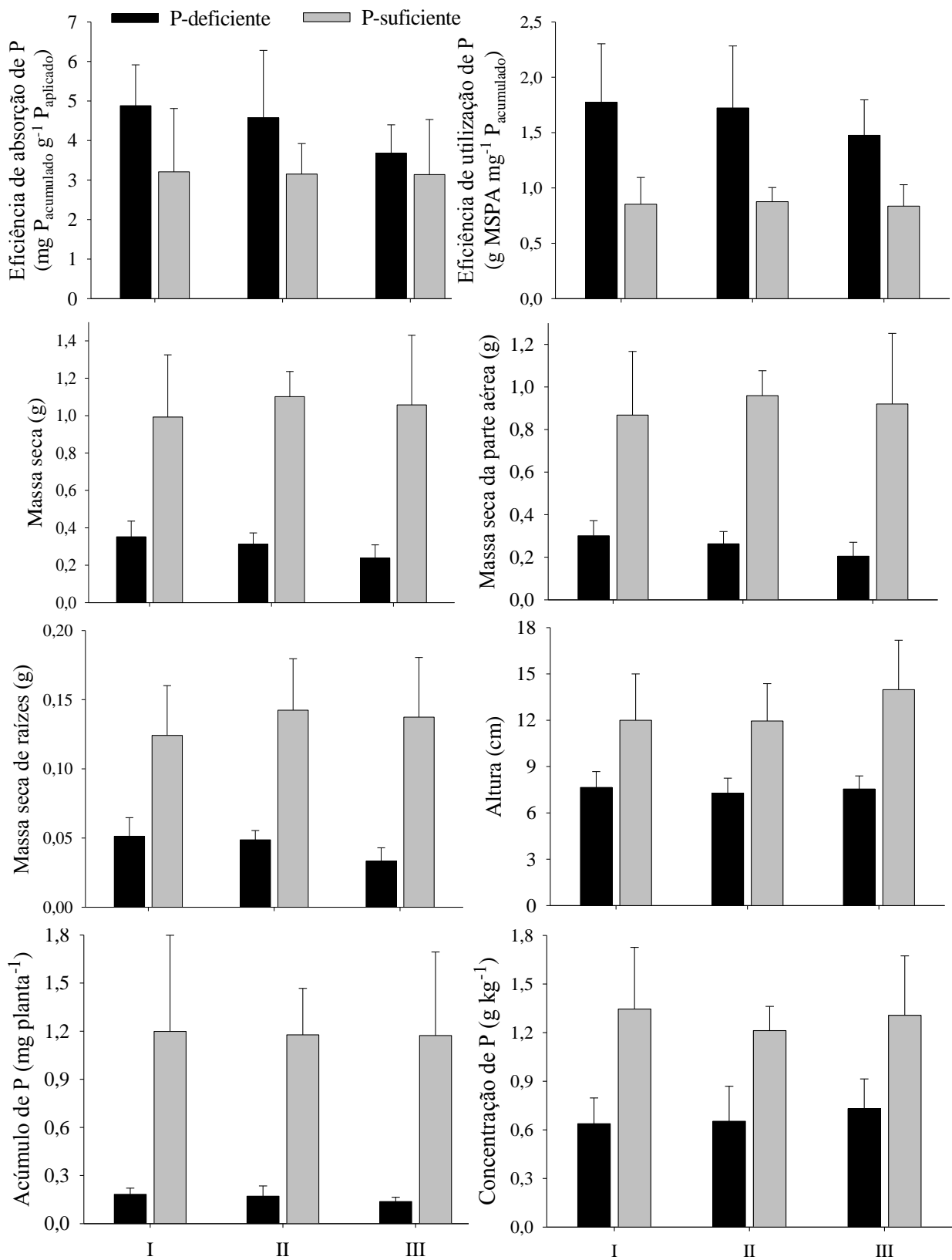


Figura 5 - Mudanças nos parâmetros biométricos e de P sob P-deficiente e P-suficiente, com o aumento da eficiência de P. A eficiência de P foi obtida pela análise de componentes principais e análise de agrupamento. Grupo I - Alta eficiência, Grupo II - média eficiência, Grupo III - Baixa eficiência

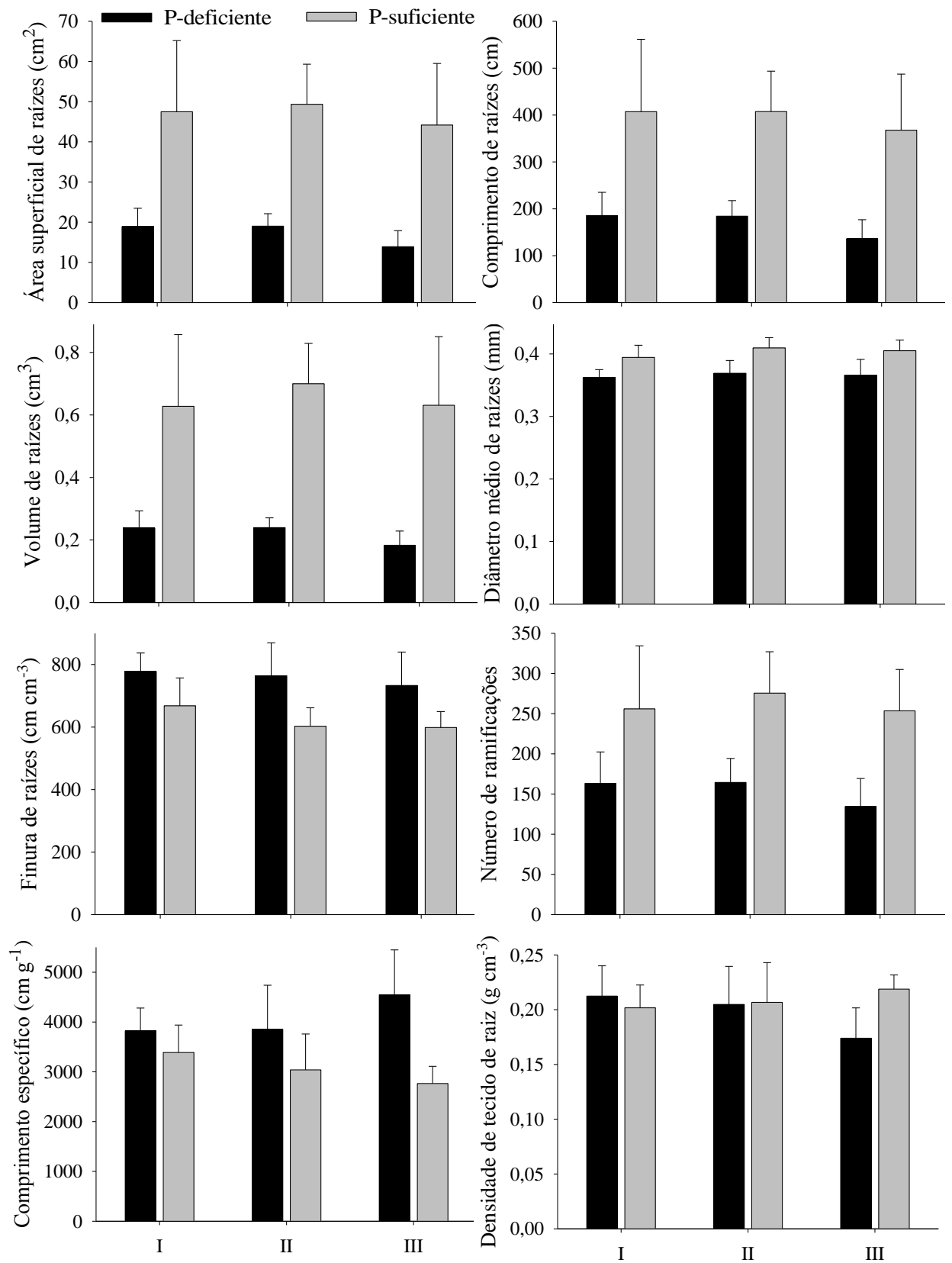


Figura 6 - Mudanças nos parâmetros radiculares de cafeeiros sob P-deficiente e P-suficiente, com o aumento da eficiência de P. A eficiência de P foi obtida pela análise de componentes principais e análise de agrupamento. Grupo I - Alta eficiência, Grupo II - média eficiência, Grupo III - Baixa eficiência

3.4 Discussão

Mecanismos de eficiência de P: alocação de massa seca para as raízes

A redução do crescimento em altura, número de folhas e massa seca da parte aérea e de raízes sob deficiência de P explica-se pela importância do nutriente na fotossíntese e respiração das plantas (PLAXTON; CARSWELL, 1999; HAMMOND; BROADLEY; WHITE, 2004). Em condição de deficiência de P a fotossíntese é reduzida, devido ao acúmulo de amido no cloroplasto, uma vez que a saída da triose-fosfato para o citosol, formada pela assimilação do carbono, depende da entrada de Pi no cloroplasto (WALKER, 1980).

A massa seca das raízes foi maior sob P-suficiente. Este dado difere de vários resultados de pesquisas que obtiveram maior crescimento do sistema radicular das plantas em condições limitantes de P (FAGERIA, 1998; MOLLIER; PELLERIN, 1999; LYNCH; BROWN, 2008; WILLIAMSON et al., 2001). No entanto, plantas de *C. arabica* sob P-deficiente apresentaram maior razão raiz/parte aérea. Verificou-se ainda que os cultivares do Grupo I (mais eficientes) apresentaram maior massa seca de raízes e este correlacionou com o índice de eficiência de P (Figura 5; Tabela 10). O aumento da razão raiz/parte aérea em plantas P-deficiente se dá pela maior alocação de carboidratos às raízes, em detrimento do crescimento da parte aérea (KHAMIS et al., 1990; MARSCHNER, 1995). Trata-se de uma adaptação morfológica do sistema radicular, comum em espécies eficientes na absorção de P (RAGHOTAMA, 1999; ZHU; KAEPLER; LYNCH, 2005; GAHOONIA et al., 2006; BAYUELO-JIMÉNEZ et al., 2011). No entanto, o aumento das raízes implica em maior gasto energético pela respiração, o que reduz o crescimento da planta (NIELSEN et al, 1998). Em feijão, Nielsen, Eshel e Lynch (2001) verificaram que plantas submetidas a deficiência de P direcionam uma maior quantidade de fotoassimilados às raízes.

Mecanismo de eficiência de P: morfologia das raízes

Os cultivares eficientes em P (Grupo I) apresentaram aumento dos seguintes parâmetros radiculares sob deficiência de P: área superficial de raízes muito finas, área superficial de raízes finas, área superficial, comprimento de raízes muito finas, comprimento de raízes, volume de raízes muito finas, volume de raízes finas, volume de raízes e densidade de tecido das raízes; e redução do comprimento específico de raízes. Esta observação indica que estas sejam respostas adaptativas de plantas eficientes à deficiência de P (Figura 6).

Os cultivares apresentaram redução dos parâmetros morfológicos de raízes (área superficial, comprimento, volume e número de ramificações) sob deficiência de P. Apesar de muitos autores afirmarem que as plantas ampliam o sistema radicular em condições de deficiência de P (FAGERIA, 1998; RAGHOTAMA, 1999), existe muita controvérsia a respeito desse tema na literatura. Mollier e Pellerin (1999) estudaram os efeitos da deficiência de P em raízes de milho e observaram que, inicialmente, as plantas sob P deficiente apresentaram maior comprimento de raízes laterais. No entanto, com o passar do tempo, o comprimento das raízes laterais foi severamente reduzido, acompanhando o pequeno crescimento da parte aérea. Segundo os autores, o aumento do desenvolvimento do sistema radicular é uma adaptação de curto prazo à privação de P, provocada pela alteração na alocação de carboidratos entre as raízes e a parte aérea. Nesse caso, as plantas priorizam o desenvolvimento das raízes em detrimento da parte aérea. No decorrer do tempo, a restrição na produção de carboidratos afeta o crescimento das plantas de forma geral. Assim, é de se esperar que no longo prazo, como observado na presente pesquisa, as raízes em P suficiente sejam maiores. Da mesma forma, Martins et al. (2013) observaram aumento linear no comprimento e volume das raízes em função do fornecimento de P em cultivares de *C. canephora*.

Os cultivares de *C. arabica* sob deficiência de P apresentaram maior comprimento específico de raízes (comprimento de raízes por unidade de massa) e maior finura de raízes (comprimento de raízes por volume do sistema radicular). A redução do comprimento específico da raiz é documentada na literatura como resposta a disponibilidade de nutrientes (ATKINSON, 1985; FITTER, 1985; CHENG et al., 2011). Geralmente, plantas que crescem mais rápido apresentam maior comprimento específico de raízes, associado a alta taxa de respiração das raízes finas, o que provavelmente reflete na atividade metabólica relacionada a absorção e assimilação de nutriente (ROUMET; URCELAY; DÍAZ, 2006). Isto é vantajoso para a exploração do solo, pois permite que as raízes ocupem um maior volume de solo por unidade de investimento metabólico na raiz (LYNCH; HO, 2005). Os cultivares de café apresentaram diferenças na alocação de massa seca às raízes. Os materiais de *C. arabica* sob deficiência de P possuem maior finura de raízes. Por sua vez, os cultivares de *C. canephora* tiveram maior densidade de tecido de raiz em P-suficiente. Ou seja, para cada cm^{-3} de raiz, os cultivares de *C. canephora* tinham mais massa de raízes (g), enquanto nos cultivares de *C. arabica* apresentaram maior comprimento de raiz (cm).

Mecanismo de eficiência de P: absorção e utilização

A eficiência de absorção dos cultivares variou com o crescimento do sistema radicular. As plantas com maior área superficial, comprimento, volume, número de ramificações e densidade dos tecidos da raiz foram mais eficientes na absorção de P. No entanto, quanto maior o comprimento específico menor foi a eficiência de absorção. O comprimento específico relaciona o comprimento das raízes com a quantidade de biomassa da raiz. Quanto maior for o comprimento específico, maior será o volume de solo ocupado pelas raízes em relação ao seu custo metabólico. Plantas mais eficientes possuem um sistema radicular que explora maior volume de solo, com menor custo metabólico. A eficiência na absorção de P em solos deficientes do nutriente depende do volume de solo ocupado por raízes, variável com o crescimento das raízes basais, raízes adventícias, e pela maior dispersão das raízes laterais (MILLER et al., 2003; ZHU; KAEPLER; LYNCH, 2005; LYNCH; BROWN, 2008). Em feijão, o ângulo de ramificação das raízes basais e o número de ramificações laterais por centímetro de raiz correlacionaram positivamente com a eficiência de absorção de P (LYNCH; BEEBE, 1995). A distribuição lateral das raízes também influenciou a eficiência de absorção em soja (ZHAO et al., 2004), por não haver sobreposição de raízes. Em cevada, a produção de pelos radiculares longos aumentou a absorção de P sob baixa disponibilidade de P (GAHOONIA; NIELSEN, 2004). Fageria (1998) avaliou os efeitos de três doses de P na cultura do feijoeiro e constatou que o comprimento radicular aumentou em P deficiente. Lynch e Brown (2008) associaram a eficiência do P com a direção das raízes basais, dispersão de raízes laterais, número de raízes adventícias e a plasticidade destes processos, pois aumentam a exploração e o aproveitamento do P presente no horizonte superficial, onde sua disponibilidade é maior em muitos solos.

A eficiência de utilização foi superior em plantas com maior área superficial, comprimento, volume de raízes, número de ramificações e densidade dos tecidos das raízes. Ainda, a eficiência de utilização foi superior com o aumento da altura, número de folhas, massa seca de parte aérea, de raízes, massa seca total e razão raiz/parte aérea. Dessa forma, as plantas cresceram mais por unidade de P absorvido. Por sua vez, a eficiência de utilização reduziu quando aumentou a concentração e o acúmulo de P nos tecidos, o que também fora observado em outras pesquisas (FAGERIA, 1998; HEDLEY; KIRK; SANTOS, 1994; OSBORNE; RENGEL, 2002a,b; SALEQUE et al., 1998). Portanto, a conversão em biomassa foi menos eficiente a cada unidade adicional de P absorvido.

3.5 Conclusões

A deficiência de fósforo reduz o crescimento e o acúmulo de biomassa no cafeeiro, mas aumenta a razão raiz/parte aérea em *C. arabica*.

As raízes sob deficiência de fósforo são mais finas e crescem menos.

A eficiência de absorção de fósforo correlaciona positivamente a área superficial, comprimento, volume de raízes, número de ramificações e densidade de tecido de raiz e negativamente ao comprimento específico.

A eficiência de utilização correlaciona positivamente a altura, número de folhas, massa seca e razão raiz/parte aérea, e negativamente com a concentração e acúmulo de fósforo nos tecidos.

Os cultivares mais eficientes em fósforo apresentam maior área superficial, comprimento, volume de raízes e densidade de tecido radicular, e menor comprimento específico sob deficiência de P.

Os cultivares mais eficientes em fósforo são: E22 Sidamo, Acaiá, Jimma Tane, Obatã, Ouro Verde, Caturra Amarelo, Icatu Precoce e Guarini.

Referências

- AO, J.H.; FU, J.B.; TIAN, J.; YAN, X.L.; LIAO, H. Genetic variability for root morph-architecture traits and root growth dynamics as related to phosphorus efficiency in soybean.. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 37, p. 304–312, 2010.
- ATKINSON, D. Spatial and temporal aspects of root distribution as indicated by the use of root observation laboratory. In: FITTER, A.H.; ATKINSON, D.; READ, D.J.; USHER, M.B. (Ed.). **Ecological interactions in soil**, 1985. p. 43-66.
- BATES, T.; LYNCH, J.P. Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. **Plant and Soil**, The Hague, v. 236, p. 243–250, 2001.
- BATES, T.R.; LYNCH, J.P. Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 19, p. 529–538, 1996.
- BAYUELO-JIMÉNEZ, J.S; GALLARDO-VALDÉZ, M.; PÉREZ-DECELIS, V.A.; MAGDALENO-ARMAS, L.; OCHOA, I.; LYNCH, J.P. Genotypic variation for root traits of maize (*Zea mays* L.) from the Purhepecha Plateau under contrasting phosphorus availability, **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 121. p. 350–362, 2011.
- BHOM, W. **Methods of studying root systems**. New York: Springer-Verlag, 1979. 189p.

BONSER, A.M.; LYNCH, J.P.; SNAPP, S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots of *Phaseolus vulgaris* L. **New Phytologist**, Cambridge, v. 132, p. 281–288, 1996.

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, p. 185-196, 2000.

BURTON, A.L.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Phenotypic Diversity of Root Anatomical and Architectural Traits in Zea Species. **Crop Science**, Madison, v. 53, p. 1042-1055, 2013.

BURTON, A.L.; LYNCH, J.P.; BROWN, K.M. Spatial distribution and phenotypic variation in root cortical aerenchyma of maize (*Zea mays* L.). **Plant and soil**, The Hague, v. 367, p. 263-274, 2013.

CHENG, L.; BUCCIARELLI, B.; SHEN, J.; ALLAN, D.L.; VANCE, C.P. Update on white lupin cluster roots acclimation to phosphorus deficiency. **Plant Physiology**, Mineapolis, v. 156, p. 1025–1032, 2011.

CIERESZKO, I.; SZCZYGLA, A.; ZEBROWSKA, E. Phosphate deficiency affects acid phosphatase activity and growth of two wheat varieties, **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 34, p. 815–829, 2011.

CIERESZKO, I.; ZEBROWSKA, E.; RUMINOWICZ, M. Acid phosphatases and growth of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars under diverse phosphorus nutrition. **Acta Physiologiae Plantarum**, Heidelberg, v. 33, p.2355-2368, 2011.

DOBERMANN, A.; CASSMAN, K.G.; MAMARIL, C.P.; SHEEHY, J.E. Management of phosphorus, potassium and sulfur in intensive irrigated lowland rice. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 56, p. 113–138, 1998.

DORLODOT, S.; FORSTER, B.; PAGÈS, L.; PRICE, A.; TUBEROSA, R.; DRAYE, X. Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops. **Trends in Plant Science**, Oxford, v.12, p.474-481, 2007.

EMBRAPA, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Manual de métodos de análises de solo**. 2.ed. Rio de Janeiro: Ministério da Agricultura e do Abastecimento, 1997. 212p.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A.J. **Mineral Nutrition of plants: principles and perspective**. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2005. 400p

FAGERIA, N.K. Eficiência de uso de fósforo pelos genótipos de feijão, **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande v. 2, n. 2, p. 128-131, 1998.

FAN, M.; ZHU, J.; RICHARDS, C.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 30, p. 493–506, 2003.

FAVARIN, J.L.; VITTI, G.C.; DOURADO NETO, D.; FAVARIN JUNIOR, J.L.; SALGADO, P.R. Teor de zinco no café como variável da disponibilidade no solo e extrator. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 31, p. 1191-1196, 2007.

- FITTER, A.H. Functional significance of root morphology and root system architecture. In: FITTER, A.H.; ATKINSON, D.; READ, D.J.; USHER, M.B. (Ed.). **Ecological Interactions in Soil: Plants, Microbes and Animals**, Oxford: British Ecological Society Special Publication: Blackwell Scientific Publications, 1985, n. 4, p. 87–106.
- GAHOONIA, T.S.; ALI, O.; SARKER, A.; NIELSEN, N.E., RAHMAN, M. Genetic variation in root traits and nutrient acquisition of lentil accessions. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 29, p. 643–655, 2006.
- GAHOONIA, T.S.; NIELSEN, N.E. Root traits as tools for creating phosphorus efficient crop varieties. **Plant and Soil**, The Hague, v. 260, p. 47–57, 2004.
- GE, Z.; RUBIO, G.; LYNCH, J.P. The importance of root gravitropism for inter - root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model. **Plant and Soil**, The Hague, v. 218, p. 159-171, 2000.
- GERLOFF, G.C.; GABELMAN, W.H. Genetics basis of inorganic plant nutrition. In: LAUCHLI, A.; BIELESKI, R.L. (Ed.). **Inorganic plant nutrition**. New York, Springer-Verlag, 1983. p. 453-480.
- GLICK, B.R.; PATTEN, C.L.; HOLGIN, G.; PENROSE, D.M. **Biochemical and genetic mechanisms used by plant growth promoting bacteria**. London:Imperial College Press, 1999. 267p.
- HAMMOND JP, BROADLEY MR, WHITE PJ, KING, G.J; BOWEN, H.C.; HAYDEN, R.; MEACHAM, M.C.; MEAD, A.; OVERS, T.; SPRACKLEN, W.P.; GREENWOOD, D.J. Shoot yield drives phosphorus use efficiency in *Brassica oleracea* and correlates with root architecture traits. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 60, p.1953–1968, 2009.
- HAMMOND, J.P.; BROADLEY, M.R.; BOWEN, H.C.; SPRACKLEN, W.P.; HAYDEN, R.M.; WHITE, P.J. Gene expression changes in phosphorus deficient potato (*Solanum tuberosum* L.) leaves and the potential for diagnostic gene expression markers. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 6, n.9, p.e24606, 2011.
- HAMMOND, J.P.; BROADLEY, M.R.; WHITE, P.J. Genetic responses to phosphorus deficiency. **Annals of Botany**, London, v. 94, p. 323-332, 2004.
- HEDLEY, M.J.; KIRK, G.J.D.; SANTOS, M.B. Phosphorus efficiency and the forms of soil phosphorus utilized by upland rice cultivars. **Plant and Soil**, The Hague, v. 158, p. 53–62, 1994.
- HENRY, A.; CHAVES, N.F.; KLEINMAN, P.J.A.; LYNCH, J.P. Will nutrient-efficient genotypes mine the soil? Effects of genetic differences in root architecture in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) on soil phosphorus depletion in a low-input agro-ecosystem in Central America. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 115, p. 67–78, 2010.
- HENRY, A.; GOWDA, V.R.P.; TORRES, R.O.; MCNALLY, K.L.; SERRAJ, R. Variation in root system architecture and drought response in rice (*Oryza sativa*): phenotyping of the OryzaSNP panel in rainfed lowland fields. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 120, p. 205–214, 2011.

- HINSINGER, P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review; **Plant and Soil**, The Hague, v. 237, p. 173–195, 2001.
- HO, M.D.; ROSAS, J.C.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 32, p. 737-748, 2005.
- JONES, D.L. Organic acids in the rhizosphere – a critical review. **Plant and Soil**, The Hague, v. 205, p. 25-44, 1998.
- KHAMIS, S.; LAMAZE, T.; LEMOINE, Y.; FOYER, C. Adaptation of the photosynthetic apparatus in maize leaves as a result of nitrogen limitation. Relationships between electron transport and carbon assimilation. **Plant Physiology**, Minneapolis, n. 94, p. 1436-1443, 1990.
- LI, L.; LIU, C.; LIAN, X. Gene expression profiles in rice roots under low phosphorus stress. **Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 72, p. 423–432, 2010.
- LIAO, H.; RUBIO, G.; YAN, X.L.; CAO, A.Q.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean. **Plant and Soil**, The Hague, v. 232, p. 69–79, 2001.
- LIU, W. Correlation between specific fine root length and mycorrhizal colonization of maize in different soil type. **Frontiers of Agriculture in China**, Xangai, v. 3, n. 1, p. 13–15, 2009.
- LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Topsoil foraging – an architectural adaptation of plants to low phosphorus Availability. **Plant and Soil**, The Hague, v. 237, p. 225–237, 2001.
- LYNCH, J.P. Root architecture and plant productivity. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 109, p. 7–13, 1995.
- LYNCH, J.P. Roots of the second green revolution. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 55, p. 493–512, 2007.
- LYNCH, J.P., HO, M.D. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and Soil**, The Hague, v. 268, p. 45–56, 2005.
- LYNCH, J.P.; BEEBE, S.E. Adaptation of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) to low phosphorus availability. **HortScience**, Alexandria, v. 30, p. 1165-1171, 1995.
- LYNCH, J.P.; BROWN, K.M. Root strategies for phosphorus acquisition. In: WHITE, P.J., HAMMOND, J.P. (Eds.), **The Ecophysiology of Plant–Phosphorus Interactions**. Netherlands:Springer., 2008. p. 83–116.
- MA, J.F.; RYAN, P.R.; DELHAIZE, E. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 6, p. 273–327, 2001.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. San Diego: Academic Press, 1995. 889p.
- MARTINS, L.D.; TOMAZ, M.A.; AMARAL, J.F.T.; CHRISTO, L.F.; RODRIGUES, W.N.; COLODETTI, T.V.; BRINATI, S.V.B. Alterações morfológicas em clones de cafeeiro conilon submetidos a níveis de fósforo, **Scientia Plena**, Sergipe, v.9, n. 4, p 1-11, 2013.

- MIGUEL, M.A.; WIDRIG, A.; VIEIRA, R.F.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Basal root whorl number: a modulator of phosphorus acquisition in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Annals of Botany**, London, v. 112, p. 973–982, 2013
- MILLER, C.R.; OCHOA, I.; NIELSEN, K.L.; BECK, D.; LYNCH, J.P. 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, p. 973–985, 2003.
- 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, 1999.
- NANAMORI, M.; SHIMANO, T.; WASAKI, J.; YAMAMURA, T.; RAO, I.M. & OSAKI, M. Low phosphorus tolerance mechanisms: phosphorus recycling and photosynthate partitioning in tropical forage grass, *Brachiaria* hybrid cultivar mulato compared with rice. **Plant Cell Physiology**, Kyoto, v. 45, p.460-469, 2004.
- NIELSEN, K.L.; BOUMA, T.J.; LYNCH, J.P.; EISSENSTAT, D.M. Effects of phosphorus availability and vesicular-arbuscular mycorrhizas on the carbon budget of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **New Phytologist**, Cambridge, v. 139, p. 647–656, 1998.
- 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, 2001.
- OSBORNE, L.D.; RENGEL, Z. Genotypic differences in wheat for uptake and utilisation of P from iron phosphate. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 53, p. 837–844, 2002b.
- OSBORNE, L.D.; RENGEL, Z. Screening cereals for genotypic variation in the efficiency of phosphorus uptake and utilization. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 53, p. 295–303, 2002a.
- PAN, X.W.; LI, W.B.; ZHANG, Q.Y.; LI, Y.H.; LIU, M.S. Assessment on phosphorus efficiency characteristics of soybean genotypes in phosphorus-deficient soils. **Agricultural Sciences in China**, Beijing, v. 7, n. 8, p. 958- 969, 2008.
- PEDROSA, A.W. ; Martinez, H.E.P.; Cruz, C.D.; DaMatta, F.M.; Clemente, J.M.; Neto, A.P. Characterizing zinc use efficiency in varieties of Arabica coffee. **Acta Scientiarum. Agronomy**, Maringá, v. 35, p. 343-348, 2013.
- PLAXTON, W.C.; CARSWELL, M.C. Metabolic aspects of phosphate starvation in plants. In: LERNER, H.R. (Ed.) **Plant responses to environmental stresses: from phytohormones to genome reorganization**. New York, USA: Marcel Dekker; 1999. p. 349-372.
- RAGHOTHAMA, K.G. Phosphate acquisition. **Annual Reviews Plant Physiology**, cidade, v. 50, p. 665-693, 1999.
- RAGHOTHAMA, K.G. Phosphorus and plant nutrition: An overview. In: SIMS, J.T.; SHARPLEY, A.N. (Ed.) **Phosphorus: Agriculture and the environment**. Madison, WI:ASA, CSSA, and SSSA, 2005. p. 355–378.

- ROCHA, M.C.; MIRANDA, G.M.; VASCONCELOS, M.J.V.; MAGALHÃES, P.C.; JÚNIOR, G.A.C.; SILVA, L.A.; SOARES, M.O.; CANTÃO, F.R.O.; RODRIGUES, F.; SCHAFFERT, R. E. Caracterização da morfologia 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.
- ROUMET, C.; URCELAY, C.; DÍAZ, S. Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. **New Phytologist**, Cambridge, v. 170, p.357-368, 2006.
- RYAN, M.H.; TIBBETT, M.; EDMONDS-TIBBETT, T.; SURIYAGODA, L.D.B.; LAMBERS, H.; CAWTHRAY, G.R.; PANG, J. Carbon trading for phosphorus gain: the balance between rhizosphere carboxylates and mycorrhizal symbiosis in plant phosphorus acquisition. **Plant Cell and Environmental**, Malden, v. 35, p. 2061–2220, 2012.
- RYSER, P. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses, **Functional Ecology**, Oxford, v. 10, p. 717-723, 1996.
- SALEQUE, M.A.; ABEDIN, M.J.; PANAULLAH, G.M.; BHUIYAN, N.I. Yield and phosphorus efficiency of some lowland rice varieties at different levels of soil-available phosphorus. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 29, p. 2905–2916, 1998.
- SANCHEZ, P.A.; SALINAS, J.G. Low-input technology for managing Oxisols and Ultisols in Tropical America. **Advances in agronomy**, Madison, v. 34, p. 281-283, 1981.
- SAS Institute Inc. Statistical Analysis System. SAS User's Guide, 8. ed. Cary: SAS Institute, 2000.
- SHANE, M.W.; LAMBERS, H. Cluster roots: a curiosity in context. **Plant and Soil**, The Hague, v. 274, p.101–125, 2005.
- SHINANO, T.; NANAMORI, M.; DOHI, M.; WASAKI, J.; OSAKI, M. Evaluation of phosphorus starvation inducible genes relating to efficient phosphorus utilization in rice. **Plant and Soil**, The Hague, v. 269, n.1/2,p. 81-87, 2005.
- SIQUEIRA, J.O.; SAGGIN-JUNIOR, O.J.; FLORES-AYLAS, W.W.; GUIMARÃES, P.T.G. Arbuscular mycorrhizal inoculation and superphosphate application influence plant development and yield of coffee in Brazil. **Mycorrhiza**, Oregon, v. 7, p. 293–300, 1998.
- SMITH, J.A.; JARMAN, M.; OSBORN, M. Doing interpretative phenomenological analysis. In: MURRAY, M.; CHAMBERLAIN, K. (Ed.). **Qualitative Health Psychology: Theories and Methods**. London: Sage Publications, 1999. p. 218–240.
- TOMAZ, M.A.; MARTINEZ, H.E.P.; SAKIYAMA, N.S.; CRUZ, C.D.; PEREIRA, A.A. Absorção, translocação e utilização de zinco, cobre e manganês por mudas enxertadas de *Coffea arabica*. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, Viçosa, v. 30, p. 377-384, 2006.
- TOMAZ, M.A.; SILVA, S.R.; SAKIYAMA, N.S.; MARTINEZ, H.E.P. Eficiência de absorção, translocação e uso de cálcio, magnésio e enxofre por mudas enxertadas de *Coffea arabica*. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 27, p. 885-892, 2003.

VAAST, P.H.; ZASOSKI, R.J.; BLEDSOE, C.S. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculation at different soil P availabilities on growth and nutrient uptake of in vitro propagated coffee (*Coffea arabica* L.) plants. **Mycorrhiza**, Oregon, v. 6, p. 493–497, 1996.

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, p. 423–447, 2003.

WALKER, D.A. Regulation of starch synthesis in leaves – the role of orthophosphate. COLLOQUIUM INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE, 15, 1980. Bern, **Proceedings**...Bern, 1980. p. 195–207.

WHITE, P.J.; BROADLEY, M.R.; GREENWOOD, D.J.; HAMMOND, J.P. **Genetic modifications to improve phosphorus acquisition by roots**. York, UK: International Fertiliser Society. 2005.(Proceedings, 568)

WHITE, P.J.; HAMMOND, J.P. Phosphorus nutrition of terrestrial plants. In: WHITE, P.J.; HAMMOND, J.P. (Ed.) **The ecophysiology of plant– phosphorus interactions**. Dordrecht: The Netherlands: Springer, 2008. p. 51–81,

WHITE, P.J.; WHEATLEY, R.E.; HAMMOND, J.P.; ZHANG, K. Minerals, soils and roots. In: VREUGDENHIL, D.; BRADSHAW, J.; GEBHARDT, C.; GOVERS, F.; TAYLOR, M.A.; MACKERRON, D.K.L.; ROSS, H.A. (Ed.) **Potato biology and biotechnology: advances and perspectives**. Oxford: Elsevier Science, 2007. p. 739–752.

WILLIAMSON, L.C.; RIBRIOUX, S.P.P; FITTER, A.H. OTTOLINE LEYSER, H.M. Phosphate availability regulates root system architecture in arabidopsis. **Plant Physiology**, Palo Alto, v. 126, p. 875-882, 2001.

YUN, S.J.; KAEPLER, S.M. Induction of maize acid phosphatase activities under phosphorus starvation. **Plant and Soil**, The Hague, v. 237, p.109-115, 2001.

ZHAO, C.X.; DENG, X.P.; ZHANG, S.Q.; YE, Q.; STEUDLE, E.; SHAN, L. Advances in the studies on water uptake by plant roots. **Acta Botanica Sinica**, Peiping, v. 46, p. 505–514, 2004.

ZHU, J.; KAEPLER, S.M.; LYNCH, J.P. Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays* L.). **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 32, p. 749–762, 2005.

ZHU, J.; MICKELSON, S.M.; KAEPLER, S.M.; LYNCH, J.P. Detection of quantitative trait loci for seminal root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under differential phosphorus levels. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 113, n. 1, p. 1-10, 2006.