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

**Eficiência de absorção e utilização de fósforo por diversos cultivares de
arroz e feijão do Brasil**

Nericlenes Chaves Marcante

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em
Ciência. Área de concentração: Solos e Nutrição de
Plantas

**Piracicaba
2015**

Nericleles Chaves Marcante
Engenheiro Agrônomo

**Eficiência de absorção e utilização de fósforo por diversos cultivares de arroz e feijão do
Brasil**

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:
Prof. Dr. **TAKASHI MURAOKA**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em
Ciência. Área de concentração: Solos e Nutrição de
Plantas

Piracicaba
2015

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

Marcante, Nericleles Chaves

Eficiência de absorção e utilização de fósforo por diversos cultivares de arroz e feijão do Brasil / Nericleles Chaves Marcante. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2015.

119 p. : il.

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

1. Eficiência nutricional 2. Disponibilidade de fósforo 3. Arquitetura radicular
4. Radioisótopo ³²P e ³³P I. Título

CDD 633.18
M298e

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

À minha mãe por todo o esforço de uma vida para que esse sonho um dia torna-se realidade.

Ao meu pai e irmão pelo inestimável apoio durante essa longa jornada, e compreensão da minha ausência em tempos alegres e tristes da nossa família.

À minha noiva Eliana Vera Geremia pelo amor, convívio e grande apoio.

À toda a minha família.

AGRADECIMENTOS

É com muita satisfação que expresso aqui o mais profundo agradecimento a todos aqueles que tornaram a realização deste trabalho possível.

Gostaria de agradecer a todas as pessoas que fizeram parte dessa minha trajetória ao longo desses anos de pós graduação, aos ensinamentos adquiridos, as oportunidades que pessoas e instituições me concederam e a paciência de todos em esperar por esse momento.

Primeiramente, gostaria de agradecer aos meus familiares, em especial minha mãe (Claudenira Chaves Ribeiro Marcante), meu pai (Neri Marcante), meu irmão (Claudionery Chaves Marcante), a minha avó e aos meus tios (a) e primos (a) por toda força e incentivo para continuar nesse sonho por mim desejado desde de criança. Lamento, por não poder compartilhar esse momento pessoalmente com minha amada mãe, mas gostaria de dizer que sem o seu amor, sua coragem, sua perseverança e inspiração, eu com certeza não seria a pessoa que sou e não teria chegado onde cheguei, mãe obrigado por tudo o que a senhora fez por mim em todos esses anos.

Gostaria ainda de agradecer:

À minha noiva, Eliana Vera Geremia, pelo amor, carinho, companheirismo, pelo inestimável apoio que me deu nesses quase três anos de convívio, pela sua bondade e por tudo o que representa para mim.

Muito especialmente, desejo agradecer ao meu orientador Takashi Muraoka, pela amizade, ótimos anos de convivência, disponibilidade, atenção dispensada, paciência, dedicação e profissionalismo. Gostaria de agradecer os seus ensinamentos e orientação a mim passados ao longo desses anos, os quais com certeza contribuíram no desenvolvimento desse trabalho e na minha formação acadêmica e pessoal.

Aos colegas de salinha, Aijânio, Alinne, Camacho, Camila, Cristiano, Diogo, Fábio, Fernando, Guilherme, Luiz, Marco, Rafael, Raphael, Rodrigo, Roger e Thais pelo convívio e amizade.

Agradeço especialmente a Alinne da Silva pelo apoio e sugestões para a realização do projeto e ótima revisão da tese.

Aos amigos Hugo, Lucas, Steben e Camila pela inestimável amizade e companheirismo durante todos esses anos.

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ/USP) pela oportunidade de realizar esse doutorado.

Ao programa de pós-graduação em Solos e Nutrição de Plantas da ESALQ/USP pela oportunidade de cursar esse doutorado.

Ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA/USP) pela infra-estrutura e ambiente de trabalho.

A todos os funcionários da ESALQ e CENA que de alguma forma ajudaram na realização desse projeto.

À Pennsylvania State University (Penn State) por me receber entre os meses de Janeiro a Dezembro de 2014 para realização do meu estágio sanduíche do doutorado.

Ao professor Jonathan Lynch e a professora Kathleen Brown por ter-me recebido no Roots Lab da Penn State, pela excelente orientação e pelo agradável convívio.

Aos amigos da Penn State, Anica, Chis, Jimmy, Larry, Tania, Molly, Harini, Gustavo e Jennifer pela amizade, convívio, apoio e troca de conhecimentos. Um agradecimento especial a Anica, Chris e Jimmy (Bean team) pela ajuda no desenvolvimento dos trabalhos realizados.

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização desse trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO	11
ABSTRACT	13
1 INTRODUÇÃO.....	15
2 EFICIÊNCIA DE ABSORÇÃO E UTILIZAÇÃO DE FÓSFORO – DO SOLO A PLANTA	17
2.1 Fósforo como um elemento	17
2.2 O que faz do P um elemento especial?	19
2.3 Eficiência de utilização de fósforo	20
2.4 Melhoria na eficiência de utilização de fósforo.....	22
2.5 Importância da arquitetura radicular na melhoria da eficiência de uso de fósforo.....	25
Referências	27
3 VARIAÇÃO GENOTÍPICA DO FEIJÃO EM RESPOSTA À DIFERENTES DISPONIBILIDADES DE FÓSFORO NO SOLO.....	35
3.1 Introdução.....	36
3.2 Material e métodos	37
3.2.1 Experimento de casa de vegetação	37
3.2.1.1 Solo.....	37
3.2.1.2 Delineamento experimental.....	38
3.2.1.3 Marcação do solo (^{32}P), semeadura e adubação	38
3.2.1.4 Colheita e análises	39
3.2.2 ‘Cigar roll’	40
3.2.3 Experimento de campo	41
3.2.3.1 Cultivares.....	41
3.2.3.2 Local e solo.....	41
3.2.3.3 Adubação e semeadura	41
3.2.3.4 Colheita da parte aérea e raiz.....	42
3.2.4 Análise estatística	42
3.3 Resultados.....	42
3.4 Discussão	48
3.5 Conclusão	52
Agradecimentos.....	52

Referências.....	52
4 VARIAÇÃO GENOTÍPICA DO ARROZ EM FUNÇÃO DA DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO NO SOLO	57
4.1 Introdução	58
4.2 Material e métodos.....	60
4.2.1 Experimento de casa de vegetação.....	60
4.2.1.1 Solo	60
4.2.1.2 Delineamento experimental	60
4.2.1.3 Marcação do solo (^{32}p), semeadura e adubação	61
4.2.1.4 Colheita e análises.....	62
4.2.2 Experimento de campo.....	62
4.2.2.1 Local e solo	62
4.2.2.2 Adubação e semeadura.....	63
4.2.2.3 Colheita da parte aérea e raiz	63
4.2.3 Análise estatística.....	64
4.3 Resultados	64
4.4 Discussão	70
4.5 Conclusão.....	74
Agradecimentos	74
Referências.....	74
5 APROVEITAMENTO DO FÓSFORO DISPONÍVEL EM DIFERENTES PROFUNDIDADES DO SOLO PELAS PLANTAS DE ARROZ E FEIJÃO	79
5.1 Introdução	80
5.2 Material e métodos.....	81
5.2.1 Solo	81
5.2.2 Delineamento experimental	82
5.2.3 Marcações com ^{32}p e ^{33}p	82
5.2.5 Adubação e semeadura.....	83
5.2.6 Colheita e análises.....	84
5.2.7 Análise estatística.....	84
5.3 Resultados	85
5.3.1 Arroz	85
5.3.2 Feijão.....	87
5.4 Discussão	90

5.5 Conclusão	94
Agradecimentos	94
Referências	95
6 ESTIOLAÇÃO DA RAIZ BASAL COMO UMA ESTRATÉGIA PARA BAIXA DISPONIBILIDADE DE P NO SOLO EM FEIJÃO	99
6.1 Introdução	100
6.2 Material e métodos	101
6.2.1 Material genético	101
6.2.2 Experimentos de casa de vegetação.....	102
6.2.3 Experimento de campo	103
6.2.4 Análise estatística	104
6.3 Resultados.....	105
6.4 Discussão	113
6.5 Conclusão	117
Agradecimento.....	117
Referências	117

RESUMO

Eficiência de absorção e utilização de fósforo de diversos cultivares de arroz e feijão comum do Brasil

O fósforo (P) é um elemento essencial para todas as formas de vida do nosso planeta e desempenha papel crucial na agricultura mundial. Porém, a sua escassez irá aumentar nas próximas décadas. A população mundial atingiu 7,3 bilhões de pessoas e está projetada para alcançar 9 bilhões até 2050. Para sustentar essa população crescente será necessário que a agricultura mundial triplice a produção de alimentos nos próximos 35 anos. A eficiência de utilização de P é definida como o aumento da quantidade de biomassa ou produto de interesse econômico (grãos, frutas, fibras ou etanol) produzido por unidade de P absorvido. O uso de plantas com alta eficiência de utilização de nutrientes pode representar o alicerce na construção de uma agricultura com alta produtividade, reduzido custo de produção e baixo impacto ambiental. A hipótese testada nesse trabalho foi de que existe variação genotípica entre as cultivares comerciais de arroz e feijão e que é possível identificar características nas plantas ligadas com maior eficiência de absorção e utilização de P. O objetivo deste trabalho foi identificar cultivares de arroz e feijão mais eficientes em absorver e utilizar P e características das plantas ligadas com a sua maior eficiência de utilização. Foi realizado um conjunto de experimentos de casa de vegetação e campo afim de verificar a variabilidade existente entre 16 e 19 cultivares de arroz e feijão, respectivamente, em alta e baixa disponibilidade de P no solo. As características anatômicas radiculares de um grupo de genótipos de feijão foram avaliadas através de experimentos realizados nos Estados Unidos. Os resultados mostraram que existe variação significativa entre as cultivares para a maioria das características analisadas. Foi observada substancial variação genotípica entre as cultivares de feijão para número de espirais de raízes basais (NERB) e número de raízes basais (NRB) ($P < 0.01$). As cultivares de arroz com resultados similares de matéria seca da parte aérea no alto P variaram significativamente no baixo P. A eficiência de utilização do P pelas cultivares de arroz aumentou no baixo P. Os resultados das características radiculares anatômicas de feijão confirmaram que a estiolação da raiz basal melhora a capacidade das plantas de suportar o stress causado pela baixa disponibilidade de P no solo. A conclusão do trabalho foi de que realmente existe variação genética entre as cultivares de arroz e feijão para eficiência de absorção e utilização de P, e foi possível identificar materiais mais eficientes em absorver e utilizar P sob baixa disponibilidade de P no solo.

Palavras-chave: Eficiência nutricional; Disponibilidade de fósforo; Arquitetura radicular; Radioisótopo ^{32}P e ^{33}P

ABSTRACT

Phosphorus uptake and use efficiency of diverse brazilian rice and common bean cultivars

The phosphorus (P) is an essential element for all life forms on our planet and plays a crucial role in world agriculture. However, its scarcity will increase in next decades. The world population has reached 7.3 billions people and is projected for 9 billions by 2050. To support this growing population, global agriculture will have to triplicate food production in the next 35 years. The P utilization efficiency is defined as the increased amount of biomass or a product of economic interest (fruit, grains, fibers and ethanol) obtained per unit of absorbed P. The use of high nutrient efficient plants may represent the foundation in building agriculture with high productivity, reduced production costs and low environmental impact. The hypothesis tested in this study was that there is genetic variation among the commercial cultivars of rice and common beans and it is possible to identify plant traits linked with increased P uptake and utilization efficiency. The aim of this study was to identify more P efficient rice and beans cultivars and identify plant traits that may be linked with increased P use efficiency. We carried out a set of experiments (greenhouse and field) in order to check the genetic variability among 16 and 19 rice and bean cultivars, respectively, in high and low soil P availability. The root anatomical traits of a group of bean genotypes were evaluated through experiments conducted in the United States. The results from the experiments showed that there was significant variation among cultivars for most of evaluated traits. We observed substantial genotypic variation among the bean cultivar for basal root whorl number and basal root number. Rice cultivars were similar to shoot production in high P availability, however varied among them in low P availability. The rice and bean cultivars P use efficiency increased in low P. The results of bean anatomic root traits confirmed the hypothesis that basal root etiolation improves bean plants growth under P limiting conditions by increasing P acquisition. The genetic variation for P use efficiency among rice and bean cultivars was confirmed.

Keywords: Nutritional efficiency; Phosphorus availability; Root architectural; ^{32}P and ^{33}P Radioisotopes

1 INTRODUÇÃO

O fósforo (P) é um elemento essencial para todas as formas de vida do nosso planeta e desempenha papel crucial na agricultura mundial. Porém, a sua escassez irá aumentar nas próximas décadas (CORDELL et al., 2009). A população mundial atingiu 7,3 bilhões de pessoas e está projetada para alcançar 9 bilhões até 2050. Para sustentar essa população crescente, a agricultura mundial terá que triplicar a produção de alimentos nos próximos 40 anos (RONALD, 2011). Será possível alcançar essa meta com recursos limitados e não renováveis tal como o P?

De forma semelhante ao petróleo, o P é um recurso não renovável. A maior parte do fosfato utilizado pelas indústrias de fertilizantes é derivado de rochas fosfáticas, que são depósitos sedimentares com alta concentração de P encontrados na crosta terrestre (FILIPPELLI, 2011).

A mineração dessas rochas têm se tornado uma preocupação mundial, pois segundo estimativas, o pico de produção de fertilizantes fosfatados vai ocorrer em 2030 e depois disso haverá uma declinação recorrente a escassez de rochas fosfática (CORDELL et al., 2009; CORDELL; WHITE 2015). Outra preocupação em relação ao P é de aspecto político, dado que cinco países (Marrocos, EUA, China, Rússia e Jordânia) detêm 88% das reservas mundiais e 82% da mineração anual de rochas fosfáticas (JASINSKI, 2014). A distribuição geográfica dessas reservas deu origem a preocupações geopolíticas em relação à insegurança do acesso do P a todos.

Dado a importância do P, a vulnerabilidade dos sistemas agrícolas à escassez de P e a possível tensão geopolítica, há um crescente incentivo para aprimorar práticas e tecnologias sustentáveis no uso economicamente e ambientalmente sustentável do P, principalmente na agricultura, que é responsável pela utilização de 95% da produção de P. Portanto, uma série de estudos vêm sendo realizados buscando melhorar a eficiência dos fertilizantes fosfatados (fonte, dose e modo de aplicação), aprimorar o manejo do solo (conservação, plantio direto e rotação de cultura), realizar seleção de cultivares mais eficientes na absorção e utilização de P, e identificar características (morfológicas ou fisiológicas) nas plantas que permitam potencializar o uso de P.

A escassez de P seguramente será um dos novos desafios mundiais para as próximas décadas, portanto, melhorar a eficiência do seu uso na agricultura poderia substancialmente reduzir essa demanda global por P, e assim, estender a vida útil das reservas de rochas

fosfáticas, além de garantir segurança alimentar para uma população crescente (CORDELL et al., 2009; IPCC, 2014, LYNCH, 2014; CORDELL; WHITE 2015).

Diante do exposto, a hipótese testada nesse trabalho foi de que entre as cultivares comerciais de arroz e feijão comum existe variabilidade da expressão genética para eficiência de absorção e utilização do P.

Objetivou-se, assim, identificar cultivares de arroz e feijão comum mais eficientes em absorver e utilizar fósforo e identificar características das plantas ligadas com a maior eficiência de utilização do fósforo.

2 EFICIÊNCIA DE ABSORÇÃO E UTILIZAÇÃO DE FÓSFORO – DO SOLO A PLANTA

2.1 Fósforo

O P foi descoberto em 1669 pelo alquimista alemão Henning Brandt e definido como elemento um século depois pelo pai da química moderna, Antoine Lavoisier (ASHLEY et al., 2011). O nome fósforo é derivado do grego “phosphoros” que significa portador de luz. É um elemento químico com o número atômico 15 (15 prótons e 15 elétrons) e massa atômica igual a 31. O P possui dois isótopos emissores de radiação (partículas β^-) de alta e baixa energia, ^{32}P (1,71 Mev) e ^{33}P (0,249 Mev), respectivamente (VOSE, 1980).

Na natureza o P é considerado um elemento incomum, pois não é encontrado em forma livre, devido a sua alta reatividade com outros elementos. Diferente da maioria dos outros elementos (C, O, H e N), não possui uma forma gasosa e não pode circular livremente pela atmosfera. Os compostos de fósforo são vitais para todas as formas de vida, sendo o sexto elemento mais abundante nos organismos vivos (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Na crosta terrestre o P é o décimo primeiro elemento mais abundante, conteúdo aproximadamente $5-10 \times 10^{-8}$ milhões de toneladas de P (BRUNNER, 2010). A maioria das rochas sedimentares possui uma concentração de P de 0,1%, entretanto, em certas condições, esta concentração pode aumentar para 10-20%, formando assim as rochas fosfáticas (FILIPPELLI, 2011; COOPER et al., 2011).

Fontes orgânicas, tais como resíduo vegetal e esterco animal, geralmente possuem baixa concentração de P. Para atender as exigências nutricionais das plantas em relação ao P, essas fontes orgânicas precisam ser aplicadas em grandes quantidades no solo, tornando-se muitas vezes economicamente inviável (CHIEN et al., 2011).

O P orgânico necessita ser convertido em P inorgânico através do processo de mineralização no solo, porém, essa transformação é relativamente lenta, sendo assim, a adubação orgânica pode não ser suficiente para suprir a demanda necessária exigida pelas plantas nos estágios iniciais de desenvolvimento, podendo acarretar em baixas produtividade (NACHIMUTHU et al., 2009; SILVA et al., 2012).

Por esse e outros motivos, os fertilizantes fosfatados inorgânicos solúveis tornaram-se um dos mais importantes insumos da agricultura moderna, permitindo construir uma fertilidade do solo capaz de sustentar elevadas produtividades das culturas (SCHOLE; SCHOLE, 2013).

Dentre os principais fertilizantes fosfatados utilizados na agricultura destacam-se os superfosfato simples (SSP), superfosfato triplo (TSP), fosfato monoamônico (MAP) e fosfato diamônico (DAP). A aplicação de fertilizantes fosfatados no solo tem aumentado significativamente a produção de alimentos, ração animal, fibras, biocombustíveis, entre outros produtos vegetais.

O P no solo pode ser encontrado em frações orgânicas e minerais (HAVLIN, 2005). A fração orgânica, na maioria das vezes, compreende a maior parte do P no solo, podendo variar de 20 a 80%, sendo o ácido fítico o principal componente que contém P. Na fração mineral pode ser encontrado até 170 diferentes formas minerais que apresentam o P na sua estrutura.

Em geral, a absorção de P pelas raízes representa um problema para as plantas, pois a concentração de P inorgânico (P_i) na solução do solo é muito baixa, muitas vezes abaixo daquela presente nos tecidos de plantas ($155\text{--}620\text{ mg L}^{-1}$) (RAGHOTHAMA; KARTHIKEY, 2005).

A baixa disponibilidade de P no solo para as plantas é mais proeminente em solos altamente intemperizados das regiões tropicais e subtropicais e nos solos alcalinos ou calcários ($\text{pH} > 7,0$) (HAVLIN, 2005). Quando os fertilizantes fosfatados são aplicados nestes solos, uma série de reações químicas ocorrem entre o fosfato e os constituintes do solo, denominada fixação de P (BRADY; WEIL, 2008). Como consequência da fixação, o P torna-se aprisionado à estrutura dos minerais de baixa solubilidade, ficando menos disponíveis para absorção das plantas.

Na maioria dos solos, o P pode ser removido da solução através da formação de ligações covalentes com os óxidos e hidróxidos de ferro (Fe) e alumínio (Al), além de ser precipitado com íons de Fe, Al e cálcio (Ca) presentes na solução do solo, formando compostos pouco solúveis (BRADY; WEIL, 2008). O P pode ainda ficar “preso” na fração orgânica, dependendo do conteúdo e natureza da matéria orgânica do solo (RITTMANN et al., 2011). Portanto, embora a quantidade total de P no solo possa ser alta, a maioria desse P está em formas indisponíveis para as plantas (NOVAIS; SMITH, 1999; RAMAEKERS et al., 2010).

Nas plantas, o comportamento do P é diferente ao do N e S, permanecendo na sua forma oxidada. Após ser absorvido, principalmente como H_2PO_4^- , o P continua na forma inorgânica (P_i) ou pode se ligar a cadeias carbônicas como éster de fosfato (açúcar fosfatado) ou, ainda, ligar a um outro fosfato (ATP) (MARSCHNER, 2012).

Na nutrição de plantas, o P desempenha funções biológicas básicas como um elemento estrutural em ácidos nucleicos (DNA), como transportador de informações genéticas (RNA),

fosfolipídios, no metabolismo energético (ATP), metabolismo de carboidratos, regulação fotossintética e como regulador de enzimas (MARSCHNER, 2012).

As raízes das plantas absorvem P nas formas H_2PO_4^- ou HPO_4^{2-} dependendo do pH do solo. Em pH abaixo de 6,0, predomina na solução do solo a forma monovalente de H_2PO_4^- , enquanto a forma HPO_4^{2-} irá estar em menor proporção. Em pH próximo de 7,2 ocorre absorção de quantidades similares de H_2PO_4^- e HPO_4^{2-} . A faixa de pH preferencial para absorção de P pela planta é entre 5,0 e 6,0, onde a forma H_2PO_4^- domina (SCHACHTMAN et al., 1998).

2.2 O que faz do P um elemento especial?

A sociedade depende de uma larga e contínua oferta de P para atender a demanda global por alimentos, fibras e energia (SCHRÖDER et al., 2010). É considerado um recurso finito, e as rochas fosfáticas são as únicas fontes de P para produção de fertilizantes (CORDELL et al., 2009). Os solos com baixo teor de P, quando não adubados, possuem baixa capacidade de sustentar a produção de qualquer cultura (NOVAIS; SMITH, 1999), já que a deficiência de P na planta causa queda na produtividade (MARSCHNER, 2012). Todas essas afirmações com certeza poderiam responder a questão “O que faz do P um elemento especial”, e devido a isso, há um crescente entendimento dos novos desafios que envolvem a manutenção e fornecimento do P em toda a cadeia da agricultura mundial (COOPER et al., 2011).

Nas últimas décadas, têm-se intensificado os estudos com P, na tentativa de entender como esse elemento se comporta desde a sua extração das rochas fosfáticas, passando pelos fertilizantes, solo, planta e corpos aquáticos, esse último, principalmente devido à eutrofização causada pelo excesso de aplicação de P e erosão da camada superficial do solo. Na atualidade, o P representa o desafio de construir e sustentar a alta fertilidade dos solos em um cenário mundial com diminuição da longevidade das fontes, do aumento de preço dos fertilizantes, crescimento populacional e preocupação com impactos ambientais (GILBERT, 2009; COOPER et al., 2011, ELSER; BENNETT, 2011).

Alguns trabalhos da literatura têm sugerido que a solução para esse desafio talvez esteja no aperfeiçoamento do manejo de toda a cadeia do P, iniciando pelo desenvolvimento de indicadores de P que possam ser úteis para a compreensão dos fatores que melhoram ou agravam a segurança mundial de P (CORDELL; WHITE, 2015), aumentando a eficiência dos fertilizantes fosfatados (TIMILSENA et al., 2015), utilizando fonte e dose apropriada de P, no local correto e no momento certo (CHIEN et al., 2011; SCHRÖDER et al., 2011). Adicionalmente, seria desejável o desenvolvimento de culturas e sistemas de cultivo com maior tolerância aos estresses edáficos e resiliência, e reduzida exigência de P (ELSER;

BENNETT, 2011; CORDEL; WHITE, 2014; LYNCH, 2014), diminuindo o seu uso e reciclando o P aplicado (CORDEL et al., 2009).

2.3 Eficiência de utilização de fósforo

A eficiência de utilização de P (EUP) pode ser definida, como o aumento da quantidade de biomassa ou produto de interesse econômico (grãos, frutas, fibras ou etanol) produzido por unidade de P absorvido (BALIGAR et al., 2001; VENEKLAAS et al., 2012). Entretanto, muitas vezes essas definições acabam sendo confusas, por causa das várias maneiras de interpretação, e isso, acaba dificultando a comparação dos trabalhos encontrados na literatura (GOURLEY et al., 1994; FAGERIA et al., 2008; WANG et al., 2010; VENEKLAAS et al., 2012).

Dentre as definições encontradas, vale destaque: (i) uma planta que absorve, transloca e utiliza mais P do que outra sob semelhantes condições de cultivo (SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMERICA, 2008), (ii) a habilidade de uma planta em obter alta produção em um solo que tenha limitada disponibilidade de P (GRAHAM, 1984); (iii) a habilidade de uma planta de adquirir P do solo para incorporar ou utilizar na produção da parte aérea e raiz ou material de interesse econômico (BLAIR, 1993); (iv) relação entre biomassa e a quantidade do nutriente acumulado no tecido da planta (SIDDIQI; GLASS, 1984); (v) uma planta que tenha alta e econômica produção com uma determinada quantidade de P absorvido, comparado com outra, sob similares condições de cultivo (baixo ou alto P) (FAGERIA et al., 2008).

Estudos de avaliação da EUP de plantas permitem detectar a variabilidade da expressão genética entre cultivares, genótipos ou híbridos de uma mesma espécie ou entre espécies diferentes (LYNCH, 2007). A EUP pode ser utilizada como um parâmetro capaz de demonstrar a capacidade de uma planta em absorver e utilizar o P em solos com diferente disponibilidade de P (BALIGAR et al., 2001). O uso de plantas com alta eficiência de utilização de nutrientes pode representar o alicerce na construção de uma agricultura com alta produtividade, reduzido custo de produção e baixo impacto ambiental (FAGERIA et al., 2008).

O desenvolvimento de plantas eficientes, conjuntamente com a adoção de práticas de manejo que permitam que as plantas expressem todo o seu potencial genético, é certamente um desafio para a atual agricultura (LYNCH, 2014).

O aproveitamento dos fertilizantes fosfatados aplicados ao solo pelas plantas é baixo, relatos na literatura apontam para valores em torno de 10-20% (CHIEN et al., 2011), existe uma enorme oportunidade de se obter ganhos com a ampliação da EUP nas plantas, buscando aumentar essa porcentagem de aproveitamento (LYNCH, 2007; VENEKLAAS et al., 2012).

A EUP pode ser dividida em eficiência de absorção de P (EAP) e eficiência de utilização interna do P (EUIP). A EAP refere-se à habilidade de planta em absorver P do solo, fertilizante e/ou solo + fertilizante, enquanto a EUIP é a habilidade da planta em produzir biomassa utilizando o P absorvido. A melhoria na EUP de uma planta pode ser alcançada tanto pela maior EAP quanto por maior EUIP. Entretanto, a contribuição da EAP ou EUIP para a EUP pode variar com a espécie vegetal, tipo de solo, competição entre plantas e com o ambiente (WANG et al., 2010).

Avaliando 47 genótipos de milho (*Zea mays*) com diferentes EUP, Parentoni; Souza Júnior (2008) concluíram que a EAP foi duas e três vezes mais importante para a EUP do que a EUIP em solos com baixa e alta disponibilidade de P, respectivamente. Por outro lado, a EUIP foi responsável por 60-63% da variação de produção de grão de genótipos de trigo (*Triticum aestivum*) cultivados em um solo calcário com alta disponibilidade de P (MANSKE et al., 2001). A importância relativa da EAP e EUIP para a EUP, portanto, varia conforme o status de disponibilidade de P no solo, demonstrando que para obter a melhoria da EAP e EUIP em uma mesma planta é necessário a avaliação e seleção de plantas submetidas à alta e baixa disponibilidade de P no solo (MANSKE et al., 2001).

Em muitos solos a aquisição de P pelas plantas é relativamente baixa, devido à reduzida concentração e difusão do P na solução do solo, e limitada capacidade do P ser reabastecido na interface solo-raiz (GEORGE; RICHARDSON, 2006). No entanto, muitas espécies de plantas têm evoluído em solos com baixa disponibilidade de P, desenvolvendo uma grande variedade de características adaptativas, que proporcionou a melhoria da EUP (RAGHOTAMA, 1999).

As plantas podem responder à deficiência de P de várias maneiras, como mudanças na expressão de um grande número de genes (HAMMOND, 2004), que podem ser classificados em (i) genes precoce, que respondem rapidamente, porém na maioria das vezes não são especificamente para deficiência de P, e os (ii) genes tardios, que tem impacto direto sobre a morfologia, fisiologia e metabolismo das plantas (HAMMOND, 2004). Em feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) duas proteínas fosfatase putativa (PvPS2:1 e PvPS2:2) foram identificadas e caracterizadas, cujos níveis de transcrição nas raízes e folhas foram significativamente aumentadas quando as plantas de feijão eram submetidas a baixa disponibilidade de P (LIANG et al., 2012).

Essas adaptações da planta à baixa disponibilidade de P no solo incluem estratégias de conservar e utilizar o P na manutenção e construção de tecidos da planta (EUIP) e estratégias para melhorar o acesso da planta as reservas de P no solo (EAP) através de modificação da

estrutura do sistema radicular e associação mutualista com fungos micorrízicos (VANCE et al., 2003; GEORGE; RICHARDSON, 2006).

Cerca de 82% das espécies de plantas possuem a capacidade de formar uma associação simbiótica com fungos micorrízicos (LAMBERS et al., 2006). Em tomate (*Solanum lycopersicum*), as plantas com associação com micorrizas arbusculares (MA) foram mais eficientes em absorver P do que as plantas sem associação (WATTS-WILLIAMS et al., 2014). Entretanto, nem sempre é observado significativo efeito da associação de MA com o aumento da EUP, conforme demonstrado por Fort et al. (2015), os quais verificaram em 13 leguminosas forrageiras sob quatro condições de disponibilidade de P e água no solo, que as taxas de desenvolvimento de MA nas raízes foram negativamente relacionadas com a produção da biomassa aérea.

Para melhorar a EUP de uma espécie de planta, há o envolvimento de abordagens do melhoramento genético tradicional e tecnologia de engenharia genética. Porém, em ambos os casos é necessário (i) identificar alguma característica ou gene da planta que afeta potencialmente a absorção de utilização do P, (ii) encontrar ou gerar variação genética suficiente para essas características dentro de um germoplasma, e (iii) hibridação introgressiva (mistura complexa de genes parentais) da característica de forma adequada (GEORGE; RICHARDSON, 2006).

2.4 Melhoria na eficiência de utilização de fósforo

As raízes das plantas absorvem o P a partir da solução do solo, onde esse nutriente está em equilíbrio com os fosfatos da fração orgânica e mineral do solo (SMITH, 2002). Entretanto, essas frações podem atuar como fontes ou dreno de P solúvel para a solução do solo, dependendo dentre vários fatores do solo, da mineralogia e da aplicação de fertilizantes fosfatados (NOVAIS; SMITH, 1999).

A primeira estratégia utilizada para sustentar altas produções em um solo com baixa concentração de P total (lábil, moderadamente lábil e não lábil) é a aplicação de fertilizante fosfatado (NOVAIS; SMITH, 1999; BRADY; WEIL, 2008; RAMAEKERS et al., 2010) . Entretanto, em muitos solos, especialmente aqueles muito intemperizados, a presença de óxidos de Fe e Al é elevada, promovendo o processo de fixação de P, consequentemente o P aplicado via fertilizante se torna indisponível para as plantas em um espaço de tempo relativamente curto. Nesses solos as plantas podem responder à aplicação de P, mas é necessário a reposição via fertilização anualmente (SOUSA; LOBATO, 2002; PAVINATO et al., 2009).

Em situações em que a disponibilidade do P na solução do solo é muito baixa, algumas plantas apresentam a capacidade de empregar uma variedade de respostas fisiológicas e morfológicas na tentativa de adaptar-se ao estresse causado pela falta de P (LYNCH & BROWN, 2006; RAMAEKERS et al., 2010; WANG et al., 2010). Dentre essas, pode-se destacar o aumento da relação raiz parte aérea, redistribuição do crescimento das diferentes classes de raiz, estímulo do crescimento de pelos radiculares, aumento da exploração de camadas superficiais do solo, exploração do solo pelas raízes com um custo metabólico mínimo, aumento da expressão de transportadores de alta afinidade com P, simbiose com microrganismos e o aumento da exsudação de ácidos orgânicos de baixo peso molecular e fosfatase ácida (HERMANS et al., 2006; LYNCH, 2007; RICHARDSON et al., 2011).

No entanto, a utilização isolada de plantas eficientes na absorção e utilização de P certamente não é suficiente para manter e sustentar padrões de elevada produtividade, necessitando da adição de fertilizantes fosfatados no solo (SÁNCHEZ, 2010). O uso dessas plantas pode proporcionar uma oportunidade de ganhos iniciais na produtividade agrícola, e melhoraria no acesso das plantas ao P fornecido via fertilizantes (LYNCH, 2007).

Dado a necessidade de melhorar todo o manejo da cadeia do P, vários trabalhos têm demonstrado que a seleção e uso de plantas mais eficientes em absorver e utilizar P é uma alternativa que pode proporcionar redução das doses de fertilizantes na agricultura, aumentando o aproveitamento do P moderadamente lábil do solo e reduzindo os custos de produção. Decisões como essas permitirão a implantação da agricultura em solos pobres em P, além de diminuir o risco de contaminação de corpos aquáticos pelo carreamento do P (VENEKLAAS et al., 2012).

A produção de milheto (*Pennisetum glaucum* L.) nos países do oeste africano é severamente afetada pela baixa disponibilidade de P no solo, Gemenet et al. (2015) observaram significativa variação genética para absorção e utilização de P entre 180 híbridos de milheto em solos com baixo teor de P, e concluíram que é possível integrar a seleção de materiais mais eficientes em utilizar o P com outros sistemas de pesquisa (adubação, manejo e conservação do solo), visando assegurar maior produção dessa cultura, a qual é considerada alimento básico para a população local.

Avaliando características morfológicas da planta que poderiam favorecer o desenvolvimento de genótipos de feijão comum em solos pobres em P de Moçambique, Miguel et al. (2013) observaram que aquelas plantas com maior número de espirais de raízes basais (NERB) tiveram maior capacidade de exploração da camada superior do solo, onde há

uma maior concentração de P, devido a rotineira aplicação de fertilizantes, acúmulo de restos vegetais, maior atividade microbiana e maior teor de matéria orgânica (LYNCH, 2007).

No entanto, a melhoraria da eficiência de utilização do P para o crescimento da planta exige, além de maior eficiência de absorção de P do solo, a maior eficiência na distribuição e redistribuição interna do P na planta, permitindo máximo crescimento e maior alocação de biomassa (VENEKLAAS et al., 2012). Bayuelo-Jiménez; Ochoa-Cadavid (2014) analisaram a contribuição da eficiência de absorção de P (EAP) e eficiência de utilização interna do P (EUP) de 20 híbridos de milho (*Zea mays* L.) cultivados um solo Andino do Eixo Vulcânico Transversal do México, e observaram que alguns híbridos tiveram maior EUP, e que esses híbridos apresentaram maior redistribuição da matéria seca para a produção de grãos, menor concentração de P no grãos. Adicionalmente, os autores concluíram que essas características podem ser consideradas adaptativas a solos com baixa disponibilidade de P.

O conhecimento sobre a resposta de plantas a diversos fatores de estresses e a relação entre a condição subótima e o crescimento da planta, permitiram a identificação e a compreensão de uma série de características genéticas, anatômicas e hormonais ligadas a maior tolerância à deficiência de P das plantas (LÓPEZ-ARREDONDO et al., 2014). Em arroz (*Oryza sativa*) foi identificado um QTL (“Quantitative Trait Loci”) denominado Phosphorus uptake1 (Pup1). Híbridos com a presença desse QTL foram três vezes mais produtivos em solos com baixa disponibilidade de P quando comparado com híbridos com ausência de Pup1 (WISSUWA; AE, 2001).

Em milho e feijão, Zhu et al. (2010) e Miguel et al. (2015), respectivamente, demonstraram que há variação genotípica para a plasticidade dos pelos radiculares como forma de adaptação a solos com baixa disponibilidade de P, observando que as plantas com longos pelos radiculares tiveram crescimento superior da parte aérea e raiz, maior absorção de P e baixo custo metabólico de construção e manutenção de toda a planta do que genótipos com pelos radiculares curtos.

Hormônios como etileno, auxina e citocinina estão envolvidos em processos de adaptação do sistema radicular a estresses causados pela baixa disponibilidade de P no solo, eles atuam no aumento da superfície radicular através da formação e alongação de mais pelos radiculares, na exsudação de ácidos orgânicos, tais quais são capazes de melhorar a absorção de P pelas plantas (WITTENMAYER; MERBACH, 2005).

2.5 Importância da arquitetura radicular na melhoria da eficiência de uso de fósforo

Em resposta a baixa disponibilidade de P no solo, as plantas apresentam mudanças na morfologia e arquitetura do sistema radicular, buscando aumentar a área de superfície, melhorando a absorção de P. Essas mudanças resultam tipicamente de uma inibição do crescimento da parte aérea, ocorrendo em maior alocação de biomassa para as raízes (GREGORY, 2006).

Variabilidade da expressão genética relacionada ao crescimento da raiz principal, número de raízes basais, número de raízes adventícias e densidade e comprimento de pelos radiculares têm sido relatado para a maioria das espécies de plantas. Todos esses componentes do sistema radicular influenciam na formação da arquitetura radicular, considerada de extrema importância para a adaptação da planta em solos com pouca disponibilidade de P (LYNCH; BROWN, 2001).

O termo arquitetura radicular é usado para referenciar a configuração espacial do sistema radicular, sem considerar as características anatômicas e morfológicas de uma raiz individual, porém incluindo todas as classes de raízes do sistema radicular (LYNCH, 1995; LYNCH, 2005). Embora os sistemas radiculares das plantas apresentem grande plasticidade e complexidade, dentro de uma espécie específica, é possível observar uma padronização da arquitetura radicular, isso permite com que estudos possam ser realizados, buscando entender características radiculares envolvidas com a adaptabilidade das plantas a solos com restrições edáficas (WANG et al., 2014).

A configuração da arquitetura radicular de uma planta é uma característica particularmente importante para a absorção do P, devido a sua baixa mobilidade no solo e a variação espacial desse nutriente ao longo do perfil do solo, controlada por fatores como pH do solo, atividade microbiana e presença de óxidos de Fe e Al. A arquitetura radicular determina a distribuição de todas as classes de raiz e a exploração de novos domínios de solo, onde o P ainda não foi esgotado (LYNCH; BROWN, 2001).

Para uma planta se adaptar a um solo com heterogeneidade de disponibilidade de P, ela necessita de uma arquitetura do sistema radicular com alta plasticidade e composta por vários tipos de raízes com funções específicas, que permitem a exploração de um maior volume de solo. Muitos esforços têm sido feitos para integrar a variação da arquitetura radicular em programa de melhoramento genético, com o objetivo de desenvolver variedades com melhor desempenho em solos com baixa fertilidade e/ou baixa aplicação de adubos, o que

proporcionaria um profundo impacto para a agricultura e a segurança alimentar (ROGERS; BENFEY, 2015).

Devido a importância do P para a produção vegetal, a dinâmica da arquitetura do sistema radicular em resposta a heterogeneidade desse elemento ao longo do perfil do solo vem sendo estudado em grande detalhe. Vários trabalhos identificaram características radiculares associadas ao melhor desempenho de plantas em solos com baixa disponibilidade de P. O uso dessas plantas permitiu aumentar a produção em locais onde antes se obtinha baixas produtividades devido à limitação do P (MIGUEL et al., 2013).

Em milho, a formação de aerênquima favoreceu a adaptação das plantas a solos com baixo P, reduzindo a respiração e a necessidade de P para a formação de tecidos da raiz (FAN et al., 2003). Genótipos de milho com maior formação de raízes laterais obtiveram maiores produção de biomassa da parte aérea, acúmulo de P e taxa de crescimento relativo comparado com aqueles com baixa formação de raízes laterais quanto submetidos à baixa disponibilidade de P no solo (ZHU; LYNCH, 2004). Consistente com esse trabalho, genótipos de milho com alta densidade de ramificação de raízes laterais, porém raízes curtas, foram adequados para absorção de P, e o aumento da ramificação lateral não aumentou a competição com as outras classes de raízes (POSTMA et al., 2014).

O desenvolvimento de pelos radiculares é estimulado pela baixa disponibilidade de P no solo. A densidade e comprimento dos pelos aumenta a aquisição de P através da expansão de exploração do volume de solo. Zhu et al. (2010) observaram que genótipos de milho com menor número de pelos radiculares porém mais compridos se adaptaram melhor quando submetido ao baixo P no solo do que genótipos com mais pelos porém mais curtos. Essa característica adaptativa permitiu as plantas um menor custo metabólico para formação do sistema radicular e maior alocação de biomassa na parte aérea. Em feijão, Miguel et al. (2015) observaram sinergismo entre maior concentração de raízes basais perto da superfície do solo e maior densidade de pelos radiculares longos, tendo os genótipos com essas características sido superiores na produção de biomassa sob baixa disponibilidade de P no solo, tanto em condições de casa de vegetação como em campo.

Há vantagens e desvantagens para a planta na alocação de biomassa radicular perto da superfície do solo em relação à exploração de camadas mais profundas. Não há uma arquitetura radicular ideal que irá conferir alta produtividade em qualquer ambiente (ROGERS; BENFEY, 2015). Porém, o P, por concentrar-se preferencialmente perto da superfície do solo, plantas com raízes superficiais se sobressaem àquelas com raízes profundas em locais onde a disponibilidade de P é restrita. Porém, essa característica radicular

é desvantajosa para locais que apresentem baixa disponibilidade de água e N, pois plantas com raízes que se desenvolvem em profundidade são mais eficientes em absorver água e N pela maior extensão de exploração do solo (NIU, 2012; YORK et al., 2013; LYNCH, 2014).

A caracterização da arquitetura radicular pode ser feita com a combinação de técnicas denominada shovelomics, que consiste em um processo de escavação, lavagem e quantificação individual de raízes (TRACHSEL et al., 2011; COLOMBI et al., 2015), com imagens digitais. Essa combinação permitiu a avaliação da configuração da arquitetura radicular de genótipos de milho e feijão-caupi cultivados em condições de campo, onde os resultados demonstraram a possibilidade de avaliar um número enorme de características radiculares ligadas a diversidade genética ou a variação induzida pela baixa disponibilidade de P (BUCKSCH et al., 2014).

Vários QTLs, genes e hormônios ligados a características fisiológicas e morfológicas de adaptação da planta à baixa disponibilidade de P têm sido descobertos nas últimas décadas. No entanto, muito poucos genes foram introduzidos em novas variedades com sucesso. A introdução de genes e QTLs relacionados à características radiculares pelos programas de melhoramento que visem maior produtividade em solos com baixa disponibilidade de P poderá permitir o desenvolvimento de culturas melhoradas, com alta eficiência de absorção e utilização do P (KONG et al., 2015). Por fim, a arquitetura radicular é uma característica promissora com alta variabilidade da expressão genética e que tem substancial impacto na eficiência de absorção de P (LYNCH, 2005).

Referências

- ASHLEY, K.; CORDELL, D.; MAVINIC, D. A brief history of phosphorus: From the philosopher's stone to nutrient recovery and reuse. **Chemosphere**, Oxford, v. 84, p. 737-746, 2011.
- BALIGAR, V.C.; FAGERIA, N.K.; HE, L.Z. Nutrient use efficiency in plants. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, Philadelphia, v. 32, p. 921-950, 2001.
- BAYUELO-JIMÉNEZ, J.S.; OCHOA-CADAVID, I. Phosphorus acquisition and internal utilization efficiency among maize landraces from the central Mexican highlands. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 156, p. 123-134, 2014.
- BLAIR, G. Nutrient efficiency-what do we really mean. In: RANDALL, P.J.; DELHAIZE, E.; RICHARDS, R.A.; R. MUNNS, R. (Ed.). **Genetic aspects of mineral nutrition**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1993. p. 209-242.
- BRADY, N.C.; WEIL, R.R. **The nature and properties of soils**. 14th. ed. New Jersey: Pearson Prentice Hall, 2008. 914p.

- BRUNNER P.H. Substance flow analysis as a decision support tool for phosphorus management. **Journal of Industrial Ecology**, Hoboken, v. 14, n. 6, p. 870–873, 2010.
- BUCKSCH, A.; BURRIDGE, J.; YORK, L.M.; DAS, A.; NORD, E.; WEITZ, J.S.; LYNCH, J.P. Image-based high-throughput field phenotyping of crop roots. **Plant Physiology**, London, v. 166, n. 2, p. 470–486, 2014.
- COLOMBI, T.; KIRCHGESSNER, N.; LE MARIÉ, C.; YORK, L.M.; LYNCH, J.P.; HUND A. Next generation shovelomics: set up a tent and REST. **Plant Soil**, Dordrecht, v. 388, p. 1–20, 2015.
- COOPER, J.; LOMBARDI, R.; BOARDMAN, D.; CARLIELL-MARQUET, C. The future distribution and production of global phosphate rock reserves. **Resources, Conservation and Recycling**, Melbourne, v. 57, p. 78–86, 2011.
- CORDELL, D.; DRANGERT, J.O.; WHITE, S. The story of phosphorus: global food security and food for thought. **Global Environmental Change**, Oxford, v.19, n. 2, p. 292–305, 2009.
- CORDELL, D.; WHITE, S. Tracking phosphorus security: indicators of phosphorus vulnerability in the global food system. **Food Security**, New York, v.7, p. 337–350, 2015.
- CHIEN, S.H.; PROCHNOW, L.I.; TU, S.; SNYDER, C.S. Agronomic and environmental aspects of phosphate fertilizers varying in source and solubility: an update review. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, Dordrecht, v. 89, p. 229–255, 2011.
- ELSER, J.; BENNETT, E. A broken biogeochemical cycle. **Nature**, London, v. 478, p. 29–31, 2011.
- FAGERIA, N.K.; BALIGAR, V.C.; LI, Y.C. The Role of Nutrient Efficient Plants in Improving Crop Yields in the Twenty First Century. **Journal of Plant Nutrition**. Philadelphia, v. 31, p. 1121–1157, 2008.
- FAN, M.; ZHU, J.; RICHARDS, C.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Physiological roles for aerenchyma formation in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, Oxford, v. 30, n. 5, p. 493–506, 2003.
- FILIPPELLI, G.M. Phosphate rock formation and marine phosphorus geochemistry: the deep time perspective. **Chemosphere**, Oxford, v. 84, n. 6, p. 759–66, 2011.
- FORT, F.; CRUZ, P.; CATRICE, O.; DELBRUT, MANUELA, L.; STROIA, C.; JOUANY, C. Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 110, p. 62–72, 2015.
- GEMENET, D.C.; HASH, C.T.; SANOGO, M.D.; SY, O.; ZANGRE, R.G.; LEISER, W.L.; HAUSSMANN, B.I.G. Phosphorus uptake and utilization efficiency in West African pearl millet inbred lines. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 171, n. 1, p. 54–66, 2015.

GEORGE, T.S.; RICHARDSON, A.E. Potential and limitations to improving crops for enhanced phosphorus utilization. In: HUANG, B. (Ed.). **Plant-Environment Interactions**. New York: CRC Press, 2006, chap. 11. p. 247-270.

GILBERT, N. The disappearing nutrient. **Nature**. London, v. 461, n. 8, p. 716-718, 2009.

GOURLEY, C.J.P.; ALLAN, D.L.; RUSSELLE, M.P. Plant nutrient efficiency: A comparison of definitions and suggested improvement. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 158, p. 29-37, 1994.

GRAHAM, R.D. Breeding for nutritional characteristics in cereals. In: TINKER, P.B.; LAUCHI, A. (Eds.). **Advances in plant nutrition**. New York: Praeger Publisher, 1984. p. 57-102.

GREGORY, P. **Plant Roots: growth, activity and interaction with soil**. Oxford: Blackwell Publishing, 2006. 308p.

HAMMOND, J.P.; BROADLEY, M.R.; WHITE, P.J. Genetic responses to phosphorus deficiency. **Annals of Botany**, Oxford, v. 94, p. 323-332, 2004.

HAVLIN, J.L. et al. **Soil fertility and fertilizers: an introduction to nutrient management**. 7th. ed. New Jersey: Pearson Prentice Hall, 2005. 515p.

HERMANS, C.; HAMMOND, J.P.; WHITE, P.J.; VERBRUGGEN, N. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation?. **Trends in Plant Science**, London, v. 11, n. 12, p. 610-617, 2006.

IPCC. **Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability**. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, 2014, 1132p.

JASINSKI, S.M. **Phosphate rock, U.S. Geological Survey**, Mineral Commodity Summaries, January 2014. 199p.

KONG, X.; ZHANG, M.; DE SMET, I.; DING, Z. Designer crops: optimal root system architecture for nutrient acquisition. **Trends in Biotechnology**, London, v. 32, n. 12, 597-598, 2015.

LAMBERS, H.; SHANE, M.W.; CRAMER, M.D.; PEARSE, S.J.; VENEKLAAS, E.J. Root Structure and Functioning for Efficient Acquisition of Phosphorus: Matching Morphological and Physiological Traits. **Annals of Botany**, Oxford, v. 98, p. 693-713, 2006.

LIANG, C.; CHEN, Z.; YAO, Z.; TIAN, J.; LIAO, H. Characterization of Two Putative Protein Phosphatase Genes and Their Involvement in Phosphorus Efficiency in *Phaseolus vulgaris*. **Journal of Integrative Plant Biology**, Hoboken, v. 54, n. 6, p. 400-411, 2012.

LÓPEZ-ARREDONDO D.L.; LEYVA-GONZÁLEZ, M.A.; GONZÁLEZ-MORALES, S.I.; LÓPEZ-BUCIO, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate Nutrition: Improving Low-Phosphate Tolerance in Crops. **Annual Review of Plant Biology**, Oxford, v. 65, n. 2, p. 95-123, 2014.

LYNCH, J.P. Root architecture and plant productivity. **Plant Physiology**, Oxford, v. 109, p. 7–13, 1995.

LYNCH J.P.; BROWN K. Whole plant adaptations to low phosphorus availability. In: HUANG, B. (Ed.). **Plant-Environment Interactions**. New York: CRC Press, 2006. chap. 8. p. 209-242.

LYNCH, J.P.; BROWN, K. Topsoil foraging - an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. **Plant Soil**, Dordrecht, v. 237, p. 225-237, 2001.

LYNCH, J.P. Root Architecture and Nutrient Acquisition. In: BASSIRIRAD, H. (Ed.). **Nutrient Acquisition by plants. An ecological perspective**. New York: Springer, 2005. chap. 7. p. 147-183.

LYNCH, J.P. Roots of the second green revolution. **Australian Journal of Botany**, Victoria, v. 55, p. 1–20, 2007.

LYNCH, J.P. Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. **Plant, Cell and Environment**, Hoboken, v 37, p. 1-10, 2014.

MANSKE, G.G.B.; Ortiz-Monasterio, J.I.; van Ginkel, M.; GonzÁlez, 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**, Amsterdam, v. 14, p. 261-274, 2001.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 3rd .ed. London: London Academic Press, 2012. 651p.

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**, Oxford, v.112, n. 6, p. 973-982, 2013.

MIGUEL, M.A.; POSTMA, J.A.; LYNCH, J.P. Phene synergism between root hair length and basal root growth angle for phosphorus acquisition. **Plant Physiology**, Rockville, 2015. In press.

NACHIMUTHU, G.; GUPPY, C.; KRISTIANSEN, P.; LOCKWOOD, P. Isotopic tracing of phosphorus uptake in corn from ³³P labeled legume residues and ³²P labeled fertilizers applied to a sandy loam soil. **Plant Soil**, Dordrecht, v. 314, p. 303–310, 2009.

NIU, Y.F. Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. **Annals of Botany**, Oxford, v. 112, n. 2, p. 1-18, 2012.

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

PARENTONI, S.N.; SOUZA JÚNIOR, C.L. Phosphorus acquisition and internal utilization efficiency in tropical maize genotypes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 7, p. 893-901, 2008.

- PAVINATO, P.S.; MERLIN, A.; ROSOLEM, C.A. Phosphorus fractions in Brazilian Cerrado soils as affected by tillage. **Soil & Tillage Research**, Amsterdam, v.105, p. 149-155, 2009.
- POSTMA, J.A.; DATHE, A.; LYNCH, J.P. The optimal lateral root branching density for maize depends on nitrogen and phosphorus availability. **Plant Physiology**, London, v. 166, p. 590–602, 2014.
- RAGHOTHAMA, K.G.; KARTHIKEYAN, A.S. Phosphate acquisition. **Plant and Soil**. Dordrecht, v. 274, p. 37-49, 2005.
- RAMAEKERS, L.; REMANS, R.; RAO, I.M.; BLAIR, M.W.; VANDERLEYDEN, J. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.117, n. 3, p.169-176, 2010.
- RITTMANN, B.E.; MAYER, B.; WESTERHOFF, P.; EDWARDS, M. Capturing the lost phosphorus. **Chemosphere**, Oxford, v. 84, p. 846-853, 2011.
- RICHARDSON, A.E.; LYNCH, J.P.; RYAN, P.R.; DELHAIZE, E.; SMITH, F.A.; SMITH, S.E.; HARVEY, P.R.; RYAN, M.H.; VENEKLAAS, E.F.; LAMBERS, H.; OBERSON, A.; CULVENOR, R.A.; SIMPSON, R.J. Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency of agriculture. **Plant Soil**. Dordrecht, v. 349, p. 121-156, 2011.
- ROGERS, E.D.; BENFEY, P.N. Regulation of plant root system architecture: implications for crop advancement. **Current Opinion in Biotechnology**, London, v. 32, p. 93–98, 2015.
- RONALD, P. Plant Genetics, Sustainable Agriculture and Global Food Security. **Genetics**, Bethesda, v. 188, p. 11-20, 2011.
- SÁNCHEZ, P.A. Tripling crop yields in tropical Africa. **Nature Geoscience**, New York, v. 3, p. 299–300, 2010.
- SCHACHTMAN, D.P; REID, R.J.; AYLING, S.M. Phosphorus Uptake by Plants: From Soil to Cell. **Plant Physiology**, Oxford, v. 116, p. 447-453, 1998.
- SCHOLES, M.C.; SCHOLES, R.J. Dust Unto Dust. **Science**, Washington D.C, v. 342, p. 565-566, 2013.
- SCHRÖDER, J.J.; CORDELL, D.; SMIT, A.L.; ROSEMARIN, A. Sustainable use of phosphorus. **European Union Contract ENV.B.1/ETU/2009/0025**. Report 357, Plant Research International, Wageningen University and Research Centre, Wageningen, The Netherlands, 2010. 122p.
- SCHRÖDER, J.J.; SMIT, A.L.; CORDEL, D.; ROSEMARIN, A. Improved phosphorus use efficiency in agriculture: A key requirement for its sustainable use. **Chemosphere**, Oxford, v. 84, p. 822-831, 2011.

SIDDIQI, M.Y.; GLASS, A.D.M. Utilization index: A modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. **Journal of Plant Nutrition**. Philadelphia, v. 4, n. 3, p. 289-302, 1984.

SILVA, E.C.; MURAOKA, T.; FRANZINI, V.I.; VILLANUEVA, F.C.A.; BUZETTI, S.; MORETI, D. Phosphorus utilization by corn as affected by green manure, nitrogen and phosphorus fertilizers. **Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília**, v. 47, n. 8, p. 1150-1157, 2012.

SMITH, F.W. The phosphate uptake mechanism. **Plant Soil**, Dordrecht, v. 245, p. 105-114, 2002.

SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMERICA. **Glossary of soil science terms**. Madison, Wisconsin: Soil Science Society of America, 2008. 93p.

SOUSA, D.M.G.; LOBATO, L. **Cerrado: correção do solo e adubação**. Planaltina: Embrapa Cerrados, 2002. 416p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: ArtMed, 2013. 954p.

TIMILSENA, Y.P.; ADHIKARI, R.; CASEY, P.; MUSTER, T.; GILL, H.; ADHIKARI, B. Enhanced efficiency fertilisers: a review of formulation and nutrient release patterns. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, Hoboken, v. 95, p. 1131–1142, 2015.

TRACHSEL S.; KAEPPLE, S.M.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 341, n. 1, p. 75-87, 2011.

VENEKLAAS, E.J.; LAMBERS, H.; BRAGG, J.; FINNEGAN, P.M.; LOVELOCK, C.E.; PLAXTON, W.C.; PRICE, C.A.; SCHEIBLE, W. SHANE, M.W.; WHITE, P.J.; RAVEN, J.A. Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants. **New Phytologist**. Hoboken, v. 195, p. 306-320, 2012.

VOSE, P.B. **Introduction to nuclear techniques in agronomy plant biology**. London: Pergamon Press, 1980. 391p.

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

WANG, J.; ZHANG, X.; WU, C. Advances in experimental methods for root system architecture and root development. **Journal of Forestry Research**, Bethesda, 26, n. 1, p. 23-32, 2014.

WATTS-WILLIAMS, S.J.; TURNEY, T.W.; PATTI, A.F.; CAVAGNARO, T.R. Uptake of zinc and phosphorus by plants is affected by zinc fertiliser material and arbuscular mycorrhizas. **Plant Soil**, Dordrecht, v. 376, p. 165-175, 2014.

WITTENMAYER, L.; MERBACH, W. Plant responses to drought and phosphorus deficiency: contribution of phytohormones in root-related processes. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, Weinheim, v. 168, p. 531-540, 2005.

WISSUWA, M.; AE, N. Further characterization of two QTLs that increase phosphorus uptake of rice (*Oryza sativa* L.) under phosphorus deficiency. **Plant Soil**, Dordrecht, v. 237, p. 275–286, 2001.

YORK, L.M.; NORD, E.A.; LYNCH, J.P. Integration of root phenes for soil resource acquisition. **Frontiers in Plant Science**, New York, v. 4, p. 355-370, 2013.

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

ZHU, J.; ZHANG, C.; LYNCH, J.P. The utility of phenotypic plasticity of root hair length for phosphorus acquisition. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 37, p. 313-322, 2010.

3 VARIAÇÃO GENOTÍPICA DO FEIJÃO EM RESPOSTA À DIFERENTES DISPONIBILIDADES DE FÓSFORO NO SOLO

Resumo

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma leguminosa que representa uma importante fonte de proteínas, carboidratos e minerais para mais de 300 milhões de pessoas no mundo todo. O fósforo (P) é essencial para o ótimo desenvolvimento das plantas, pois está presente em vários processos metabólicos, tais como fotossíntese, respiração, síntese de ácidos nucleicos e geração de energia. Este estudo teve os seguintes objetivos: (i) avaliar a variabilidade da expressão genética quanto à absorção e utilização de P por cultivares de feijão comum; (ii) identificar características da parte aérea e raízes com potencial de auxiliar na seleção de cultivares de feijão mais eficientes em absorver e utilizar P sob baixa disponibilidade de P no solo; e (iii) identificar características que possam ser empregadas na classificação de cultivares responsivos a adubação fosfatada. Foram realizados dois experimentos (casa de vegetação e campo). Houve variação significativa entre as cultivares para todas as características analisadas em ambos os experimentos. Foi observada substancial variação genotípica entre as cultivares para número de espirais de raízes basais (NERB) e número de raízes basais (NRB) ($P < 0.01$) em ambos os experimentos. Foi confirmada a existência da variabilidade da expressão genética entre os cultivares de feijão comum para eficiência de utilização de P. A matéria seca da parte aérea, NERB, valor L e eficiência de utilização de P foram os melhores parâmetros para a classificação das cultivares em condições de baixa disponibilidade de P no solo. As cultivares eficientes 'Jalo precoce' e 'Embaixador' apresentaram adaptações morfológicas que as permitiram melhor desenvolvimento no tratamento com baixo P.

Palavras-chave: Valor L (^{32}P); Solo de Cerrado; Eficiência nutricional

Abstract

The common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is a legume that is an important source of protein, carbohydrates and nutrients for over 300 million people worldwide. Phosphorus (P) is essential in many metabolic processes such as photosynthesis, respiration, synthesis of nucleic acids and energy generation. This study had the following aims: (i) evaluate the genetic variability in P absorption and utilization by common bean cultivars; (ii) identify potential root and shoot traits to help in selection of common bean cultivars more efficient in P absorption and utilization; and (iii) identify plant traits that could be used in the classification of cultivars responsive to P fertilization. The experiments (greenhouse and field) were carried out. There was significant variation among cultivars for all traits analyzed in both experiments. We observed substantial genotypic variation among bean cultivar for basal root whorl number and basal root number in both experiment. The existence of genetic variability among the common bean cultivars for phosphorus use efficiency was confirmed. Dry shoot biomass, basal root whorl number, L value and P use efficiency were the best parameters for the classification of cultivars in conditions of low-P availability in the soil. The efficient cultivars 'Jalo precoce' and 'Embaixador' showed morphological adaptations for better development in low-P.

Keywords: L value (^{32}P); Savanna soil; Nutritional efficiency

3.1 Introdução

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma leguminosa que representa uma importante fonte de proteínas, carboidratos e minerais para mais de 300 milhões de pessoas no mundo todo (BEEBE et al., 2008). É cultivada, principalmente, por pequenos produtores na América Latina e países do Leste e Sul do continente africano, frequentemente em condições de baixo uso de fertilizantes, especialmente de fósforo (P).

Há vários relatos científicos que demonstram que as restrições edáficas afetam substancialmente a produtividade das plantas (IPCC, 2014). Cerca de 33% dos solos aráveis são afetados por algum tipo de restrição, sendo as mais comuns a falta de água (regiões áridas e semiáridas), os solos ácidos, os solos salinos e a baixa disponibilidade de N e P (LYNCH & St.CLAIR 2004). Com as atuais mudanças climáticas, contínua degradação dos solos e a crescente pressão demográfica, está projetado que esses problemas se agravem nas próximas décadas (IPCC, 2014). A necessidade de sustentar a população crescente com uma base exploratória dos recursos naturais, tais como as rochas fosfáticas, é um desafio fundamental para a sociedade humana do século 21. Para enfrentar esse desafio será necessário o desenvolvimento de culturas e sistemas de cultivos com maior tolerância aos estresses edáficos, maior resiliência, mais eficientes em utilizar nutrientes e com menor aplicação de água, N e P (LYNCH, 2014).

O P é essencial para o ótimo desenvolvimento das plantas, pois está presente em vários processos metabólicos, tais como fotossíntese, respiração, síntese de ácidos nucléicos e geração de energia (MARSCHNER, 2012). A baixa produtividade, reduzida área foliar, folhas com coloração verde escura, e reduzido crescimento são característica da deficiência de P MARSCHNER, 2012. Em países subdesenvolvidos, a baixa disponibilidade de P no solo é um agravante da baixa produtividade das principais culturas agrícolas, representando uma ameaça a manutenção da segurança alimentar, principalmente, para pequenos produtores que tem acesso limitado a fertilizantes solúveis, devido, principalmente, ao elevado custo (AZEEZ et al., 2006; WORKU et al., 2007).

Em países desenvolvidos, o intensivo uso de fertilizantes fosfatados sustenta altas produções, no entanto a eficiência de utilização do P pela planta é geralmente baixa, tendo um aproveitamento de 15-25% do total de P aplicado (HAVLIN, et al., 2005). A maioria do fosfato que é utilizado em fertilizantes é derivado de rochas fosfatadas, que é um recurso não renovável, e com uma expectativa de se esgotar em 50-100 anos (CORDELL et al., 2009).

Em solos localizados em regiões tropicais, a baixa disponibilidade de P está associada com vários fatores tais como as características química, física e mineralógica do solo

(BRADY; WEIL, 2008). A maior parte do P aplicado via fertilizante é fixado por óxidos de ferro e alumínio no solo, resultando em compostos pouco solúveis (P-Al e P-Fe), diminuindo a disponibilidade de P para as plantas (MARSCHNER, 2012).

Portanto, há uma necessidade mundial do desenvolvimento de novas cultivares de feijão que sejam mais eficientes na absorção e utilização de P, afim de garantir a segurança alimentar da população que depende dessa leguminosa como principal fonte de proteínas. Para tal, é necessário identificar materiais genéticos que apresentem satisfatória produtividade (não necessariamente a máxima), em condições de baixa fertilidade do solo ('eficiência de P') (LIAO et al., 2001; VANCE et al., 2003).

A eficiência de utilização do P pode ser definida como a capacidade da planta de produzir biomassa ou grão sob condições de baixa ou alta de disponibilidade de P (LYNCH, 1998), e pode ser classificada quanto à sua eficiência de absorção de P, que se refere a capacidade da planta absorver o P do solo e/ou fertilizante aplicado, e a eficiência de utilização de P, que é a produção de biomassa ou grão por cada unidade de P absorvida (FAGERIA E BALIGAR, 2001).

Algumas plantas apresentam uma grande variedade de respostas fisiológicas e morfológicas adaptativas à baixa disponibilidade de P no solo, permitindo melhoria na absorção e utilização desse nutriente (LYNCH; BROWN, 2006; RAMAEKERS et al., 2010; WANG et al., 2010). O crescimento radicular é fundamental para otimizar a eficiência de absorção e utilização de P em plantas (LYNCH, 1995). As raízes exibem adaptações à baixa disponibilidade de P, incluindo simbioses com micorrizas, modificações na rizosfera (secreção de ácidos orgânicos), proliferação e alongamento de pêlos radiculares, secreção de fosfatase ácida e modificações da arquitetura radicular.

Este estudo teve os seguintes objetivos: (i) avaliar a variabilidade da expressão genética quanto à absorção e utilização de P por cultivares de feijão comum; (ii) identificar características radiculares com potencial de auxiliar na seleção de cultivares de feijão comum eficientes em absorver e utilizar P sob baixa disponibilidade de P no solo; e (iii) identificar características que possam ser empregadas na classificação de cultivares responsivos a adubação fosfatada.

3.2 Material e métodos

3.2.1 Experimento de casa de vegetação

3.2.1.1 Solo

O experimento foi conduzido em casa de vegetação no Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade São Paulo em Piracicaba, SP, em vasos de polipropileno revestidos

com sacos plásticos e preenchidos com 3 kg de solo. Foi utilizado um Latossolo Vermelho distrófico (EMBRAPA, 2013) coletado na camada de 0-20 cm na estação experimental da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa Cerrados), localizada em Planaltina, Distrito Federal, ($15^{\circ} 35' 56''$ S e $47^{\circ} 42' 22''$ O, 979 m de altitude), região sob bioma de Cerrado, com clima predominante, segundo classificação Koppen, do tipo Aw, a vegetação é fase Cerrado Tropical Subcaducifólia, relevo suave ondulado (Figura 2.1).

Figura 3.1 – Mapa do Brasil, sendo destacado em cinza a área do Distrito Federal (DF) e em preto a localização da Embrapa Cerrados em Planaltina - DF

As características químicas do solo foram: pH (CaCl_2) 4,2; P $4,0 \text{ mg dm}^{-3}$ (resina); matéria orgânica, 24 g dm^{-3} ; S, 8 mg dm^{-3} ; K; Ca; Mg e Al 0,8; 4,0; 2,0 e $7,0 \text{ mmol}_c \text{ dm}^{-3}$, respectivamente (RAIJ et al., 2001). As características físicas foram: densidade $0,95 \text{ g cm}^{-3}$; argila, silte e areia 637, 153 e 210 g kg^{-1} , respectivamente (CAMARGO et al., 1986). Foi aplicado calcário (27,50% CaO e 18,5% MgO) para elevar a saturação por base a 70%.

3.2.1.2 Delineamento experimental

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições em um esquema fatorial (19 cultivares x 2 níveis de P). As cultivares de feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) são atualmente materiais comercializados e recomendados para as regiões do Centro-Oeste, Sudeste e Sul do Brasil, desenvolvidas pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) e o Instituto Agrônomo (IAC), de Campinas (Tabela 2.1).

3.2.1.3 Marcação do solo (^{32}P), semeadura e adubação

A capacidade de absorção do P das plantas de feijão foi avaliada através da técnica da diluição isotópica com base na atividade específica do ^{32}P (Sa) ($\text{DPM } \mu\text{g P}^{-1}$) e valor L (LARSEN, 1952). A marcação do solo de cada vaso foi realizada através da aplicação 200 ml

de solução com o radioisótopo ^{32}P (8,7 KBq vaso⁻¹) e água deionizada. Após aplicação, os vasos foram mantidos incubados por 10 dias antes de semear, para que ocorresse o equilíbrio isotópico entre o ^{32}P e ^{31}P .

Tabela 3.1 – Cultivares de feijão comum utilizadas nos experimentos e seus parentais

Cultivares		Parental ♀	Parental ♂
BRS Radiante †	1	Pompadour	Iraí
BRS Pontal	2	BZ3836/FEB 166	(FEB 166 x AN910523)
BRS Pitanga †	3	FEB 163	AN512879
BRS Requite	4	(CariocaMG x POT94)	(POT94 x AN910523)
BRS Executivo	5	A 192	BAT 1274
BRS Ametista	6	PR9115957	LR720982CP
BRS Campeiro	7	Mulatinho	Mulatinho
BRS Supremo †	8	W22-34	VAN163
BRS Marfim	9	BAT 85	(A375 x G17702)x(A445 x XAN112)
BRS Estilo †	10	EMP250/4/A769	(A429 x XAN252)x(V8025 x PintoVII14)
BRS Valente †	11	(Engopa201-Ouro x Ônix)	(Engopa201-Ouro x Ônix) x NA512586
BRS Esplendor	12	CB11863	AN9123293
BRS Agreste †	13	CB 912052	AN 9022180
IAC Una	14	DOR41	H1178-100
Jalo Precoce †	15	EEP 558	Canário 101
Pérola †	16	Aporé	Aporé
Embaixador †	17	XAN 42	G 13922
Roxo 90 †	18	...	...
Sangue de Boi	19	...	...

* Parental não identificado

† Cultivares utilizados no experimento de campo

Foram semeadas cinco sementes de feijão para cada vaso, realizando-se o desbaste aos 5 dias após emergência (DAE), mantendo duas plantas por vaso. As plantas foram irrigadas diariamente com água deionizada mantendo a umidade do solo em aproximadamente 70% da capacidade máxima de retenção de água durante todo desenvolvimento do experimento.

Aplicou-se no momento da semeadura 100 mg kg⁻¹ de N ((NH₄)₂SO₄) e 200 mg kg⁻¹ de K (K₂SO₄), fornecendo 84,8 mg kg⁻¹ de S. A adubação com micronutrientes foi realizada aos 5 DAE em todos os vasos através da aplicação de solução nutritiva nas doses 0,5 mg kg⁻¹ de B; 1,5 mg kg⁻¹ de Cu; 1,5 mg kg⁻¹ de Zn e 0,1 mg kg⁻¹ de Mo. Aos 15 DAE foram aplicados em cobertura 100 mg kg⁻¹ de N e 48 mg kg⁻¹ de S como sulfato de amônio.

3.2.1.4 Colheita e Análises

A parte aérea das plantas foi colhida aos 35 DAE, secas a 60° C por 72 horas, pesadas para determinação matéria seca da parte aérea (MSPA), moídas e submetidas à digestão nitro-

perclórica. O P foi determinado pelo método colorimétrico do metavanadato. Todas as análises seguiram recomendações de Malavolta et al. (1997). A atividade do ^{32}P foi determinada no extrato da digestão nítrico-perclórica, em contador de cintilação líquida através do efeito Cerenkov (VOSE, 1980). Com os valores de P na parte aérea (PA) e atividade do ^{32}P , foram calculadas a atividade específica (S_a), conforme Hocking et al. (1997), valor L (LARSEN, 1952) e eficiência de utilização do P (SIDDIQI; GLASS, 1981). Os cálculos foram realizados de acordo com as seguintes equações:

$$Ae = \frac{{}^{32}\text{P}}{{}^{31}\text{P}} \quad (1)$$

Em que:

Ae = atividade específica do radioisótopo ($\text{DPM mg}^{-1} \text{ P}$); ${}^{32}\text{P}$ = dpm; ${}^{31}\text{P}$ = teor de fósforo na planta (mg P).

$$\text{Valor L} = X \left(\frac{Ae_0}{Ae_P} - 1 \right) \quad (2)$$

Em que:

Valor L = valor L (mg de P kg^{-1} de solo); Ae_0 = atividade específica da solução aplicada (DPM mg P^{-1}); Ae_P = atividade específica da planta (DPM mg P^{-1}) e X = a quantidade do fósforo adicionado.

$$EU = \frac{MSPA^2}{PA} \times 100 \quad (3)$$

Em que:

EU é a eficiência de utilização do P, MSPA é a matéria seca da parte aérea; PA é o fósforo acumulado (mg planta^{-1}).

3.2.2 ‘Cigar roll’

Foram avaliados o número de raízes basais (NRB) e o número de espirais de raízes basais (NERB) na base do hipocótilo, características essas que podem influenciar na aquisição de P em dicotiledôneas anuais, tais como o feijão (LYNCH, 2007; MIGUEL et al., 2013).

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições. Vinte sementes de cada cultivar foram esterilizadas superficialmente com uma solução de NaOCl 1% por 5 minutos e álcool 50% por 5 minutos, posteriormente lavadas com água deionizada e colocadas para germinar em papel Germitest pH neutro 28 x 38 cm Tipo Cel-065 (Elo's). Em cada papel de germinação, cinco sementes foram dispostas com o hipocótilo na horizontal. Em seguida os papéis foram enrolados e colocados na posição vertical em béquer de 500 ml contendo 100 ml de água deionizada e deixados para germinar

durante 4 dias em ambiente controlado à 28 °C no escuro. Após o período de germinação o número de NRB e NERB foram determinados em cada semente (MIGUEL et al., 2013).

3.2.3 Experimento de campo

3.2.3.1 Cultivares

Para o experimento de campo foram utilizadas 10 cultivares de feijão selecionadas a partir dos resultados dos experimentos de casa de vegetação e ‘cigar roll’ (Tabela 1). Dentre essas cultivares estão presentes cinco classificadas como eficientes e cinco classificadas como pouco eficientes quanto à absorção de P.

3.2.3.2 Local e Solo

O experimento foi realizado na estação experimental da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa Cerrado), localizada em Planaltina, Distrito Federal, (15° 35’ 56’’ S e 47° 42’ 22’’ O, 979 m de altitude), região sob bioma de Cerrado, com clima predominante, segundo classificação Koppen, do tipo Aw (Figura 1), vegetação fase Cerrado Tropical Subcaducifolia, relevo suave ondulado. O solo foi classificado como Latossolo Vermelho Distrófico Típico, Textura muito argilosa, A moderado, Caulínico.

As características químicas do solo foram: pH (CaCl₂) 4,0; P 3,0 mg dm⁻³ (resina); matéria orgânica, 18 g dm⁻³; S, 7 mg dm⁻³; K; Ca; Mg e Al 0,8; 4,2; 1,8 e 6,0 mmol_c dm⁻³, respectivamente. As características físicas foram: densidade 0,97 g cm⁻³; argila, silte e areia 630, 160 e 420 g kg⁻¹, respectivamente. A área destinada ao experimento esteve sob vegetação espontânea nos últimos 10 anos. Em setembro de 2013 foi cultivado milho (Pennisetum glaucum L.) por 40 dias, posteriormente à retirada do milho da área, foi aplicado calcário (1.000 kg ha⁻¹) e gesso (300 kg ha⁻¹), mediante incorporação com grade aradora 32’’ na profundidade de 20 cm.

3.2.3.3 Adubação e semeadura

O experimento foi realizado em delineamento em blocos com quatro repetições em esquema fatorial (10 cultivares x 2 níveis de P). A área total do experimento recebeu 120 kg ha⁻¹ de K (KCl), 0,9 kg ha⁻¹ de boro (MIB 03), 0,4 kg ha⁻¹ de cobre (MIB 03), 1,0 kg ha⁻¹ de manganês (MIB 03), 0,05 kg ha⁻¹ de molibdênio (MIB 03) e 4,5 kg ha⁻¹ de zinco (MIB 03). Para o tratamento com nível alto de P foi aplicado 600 kg ha⁻¹ de fosfato dinoamônico (96 kg ha⁻¹ de N e 213 kg ha⁻¹ de P), enquanto para o tratamento com nível baixo de P foi mantido o teor natural do solo (3,0 mg dm⁻³), aplicando-se 96 kg ha⁻¹ de N (ureia).

A semeadura foi realizada em outubro de 2013 em parcelas com cinco linhas de três metros espaçadas a 0,4 m entre linhas e 0,1 m entre plantas. A linha central foi utilizada para amostragem e as outras linhas foram consideradas bordaduras.

3.2.3.4 Colheita da parte aérea e raiz

Aos 40 DAE foram coletadas quatro plantas de cada parcela, secas a 60 °C por 72 horas, pesadas para determinação matéria seca da parte aérea (MSPA), moídas e submetidas à digestão nitroperclórica. O P foi determinado conforme descrito acima. Para a avaliação do sistema radicular, quatro plantas foram escavadas, e duas foram escolhidas para avaliar as raízes através do método denominado “shovelomics” (TRACHSEL et al. 2011). As avaliações do sistema radicular consistiram da mensuração do (i) ângulo de crescimento das raízes basais (ACRB), número de espiral de raízes basais (NERB), número de raízes basais (NRB), número de raízes adventícias (NRA). Após essas avaliações os sistemas radiculares foram conservados em etanol 25% e posteriormente digitalizados em Scanner (Calibrated Color Optical scanner LA2400) e software (WinRHIZO Pro software) (Re'gent Instruments, Quebec, Canadá).

3.2.4 Análise Estatística

Os dados foram submetidos a análise de variância (ANOVA), teste de comparações entre as médias (T-student) e análises de correlação de Pearson utilizando o pacote estatístico SAS® - “Statistical Analysis System” (SAS Institute, 2001).

3.3 Resultados

Houve efeito significativo de interação entre cultivar x dose de P ($P < 0.05$) para a maioria das características avaliadas, exceto NERB e NRB no experimento de casa de vegetação (Tabela 2.2). O mesmo não foi observado para o experimento a campo (Tabela 2.3), onde não houve interação entre cultivar x dose de P para nenhuma das características avaliadas.

Houve variação significativa entre as cultivares para todas as características analisadas em ambos os experimentos (Tabela 2.2, 2.3), indicando que houve variabilidade da expressão genética entre as 19 cultivares. Ao analisar a MSPA das cultivares de feijão nos dois experimentos, foi possível identificar que algumas foram mais tolerantes à baixa disponibilidade de P, enquanto outras tiveram maior capacidade de resposta à adubação fosfatada (Tabela 2.4, 2.6).

No experimento de casa de vegetação verificou-se que as cultivares BRS Campeiro, BRS Executivo e BRS Esplendor formaram o grupo com maior produção de MSPA no tratamento com baixo P, enquanto que as cultivares BRS Campeiro, BRS Ametista e BRS Marfim, BRS Pérola e Embaixador apresentaram os maiores valores de MSPA no tratamento com alto-P (Tabela 2.4). No experimento de campo, as cultivares Jalo Precoce e Embaixador apresentaram maiores valores de MSPA no tratamento com baixo-P, enquanto que no alto-P não houve diferença significativa entre as cultivares (Tabela 2.6).

Tabela 3.2 – Análise de variância para número de espirais de raízes basais (NERB), número de raízes basais (NRB), matéria seca da parte aérea (MSPA), fósforo acumulado na parte aérea (PA), atividade específica (Ae), valor L (Valor L) e eficiência de utilização de P (EU) de 19 cultivares de feijão comum, em duas condições de disponibilidade de P no solo, no experimento realizado em casa de vegetação

Efeito	G,L	Quadrado Médio						
		NERB	NRB	MSPA	PA	Ae	Valor L	EU
Cultivar	18	7,11 ^{***}	7,11 ^{***}	7,47 ^{***}	49,78 ^{***}	0,16 [*]	90550,62 ^{***}	24,80 ^{***}
Dose de P (P)	1	0,006 ^{ns}	0,006 ^{ns}	1849,90 ^{***}	14113,54 ^{***}	23,20 ^{***}	24629284,66 ^{***}	176,68 ^{***}
C x P	18	0,006 ^{ns}	0,006 ^{ns}	4,07 ^{***}	45,28 ^{***}	0,17 [*]	68392,07 ^{**}	19,80 ^{***}
Erro	114	0,26	0,26	1,26	8,13	0,09	21924,21	6,20
CV %		19,14	19,14	12,98	22,1	49,13	21,78	31,45

^{*}, ^{**}, ^{***} significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

Tabela 3.3 – Análise de variância para número de espirais de raízes basais (NERB), número de raízes basais (NRB), número de raízes adventícias (NRA), ângulo de inserção da primeira raiz basal (ANG), matéria seca da parte aérea (MSPA), fósforo acumulado na parte aérea (PA), comprimento total (CT), superfície total (ST), diâmetro médio (DM) e eficiência de utilização de P (EU) de 19 cultivares de feijão comum em duas condições de disponibilidade de P no solo, no experimento realizado em campo

Efeito	G,L	Quadrado Médio									
		NERB	NRB	NRA	ANG	MSPA	PA	CT	ST	DM	EU
Bloco	3	0,085 ^{ns}	2,60 ^{ns}	11,02 ^{ns}	303,84 ^{ns}	1110,53 ^{**}	816,14 ^{***}	230219,16 ^{**}	4812,83 ^{**}	0,01 ^{**}	1874,29 ^{ns}
Cultivar	9	0,40 ^{**}	6,2 ^{***}	148,62 ^{***}	91,34 ^{ns}	526,66 ^{**}	133,15 ^{ns}	344433,19 ^{***}	7614,66 ^{***}	0,01 ^{**}	4578,95 ^{**}
Dose de P (P)	1	0,00 ^{ns}	0,20 ^{ns}	5,26 ^{ns}	0,31 ^{ns}	2491,35 ^{**}	12872,23 ^{***}	813895,82 ^{**}	18331,51 ^{***}	0,00 ^{ns}	5968,51 [*]
C x P	9	0,27 ^{ns}	3,92 ^{ns}	6,70 ^{ns}	33,45 ^{ns}	110,23 ^{ns}	173,39 ^{ns}	46479,94 ^{ns}	1085,41 ^{ns}	0,00 ^{ns}	829,15 ^{ns}
Erro	60	0,11	1,25	7,12	122,52	153,32	131,46	49591,73	896,96	0,003	1014,41
CV %		21,06	18,65	19,97	41,6 ^{ns}	13,67	18,03	25,82	21,3	10,89	23,42

^{*}, ^{**}, ^{***} significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

Houve forte correlação da MSPA com as características avaliadas nos dois experimentos no tratamento com baixo P, exceto com valor L no experimento de casa de vegetação e com CT e ST no experimento de campo (Tabela 2.5, 2.7). Todas as cultivares apresentaram significativo aumento na produção de MSPA no tratamento com alto P nos dois experimentos em relação ao tratamento com baixo P. Também foi observado que no tratamento com alto P a variabilidade entre as cultivares foi menor, como demonstrado na redução da faixa de valores

de MSPA e PA, indicando que no tratamento com alto P houve P suficiente para atender as exigências das plantas, não limitando o crescimento vegetal (Tabela 2.4, 2.6).

Houve significativa variação do valor L entre as cultivares nos tratamentos com baixo e alto P no experimento de casa de vegetação (Tabela 2.2, 2.4). Os coeficientes de correlação mostram que o valor L foi positivamente correlacionado com PA e negativamente correlacionado com Ae no baixo-P (Tabela 2.5). Já no alto-P houve significativa correlação entre valor L e MSPA e entre valor L e PA (Tabela 2.5). Também foi observado que houve grande diferença do valor L das cultivares entre os dois níveis de P no solo (Tabela 2.4). No baixo-P o valor L variou entre 166,25 a 443,52 mg P kg solo⁻¹, enquanto que no alto-P foi observado valores entre 1322,36 a 689,85 mg P kg solo⁻¹ (Tabela 2.4).

Tabela 3.4 – Médias observadas de matéria seca da parte aérea (MSPA), fósforo acumulado (PA), valor L e eficiência de utilização de biológica de fósforo (EUB) de 19 cultivares de feijão comum cultivadas sob duas condições de disponibilidade de fósforo no solo no experimento realizado em casa de vegetação

Cultivar	Baixo Fósforo				Alto Fósforo			
	MSPA	PA	Valor L	EU	MSPA	PA	Valor L	EU
	g	mg planta ⁻¹	mg P kg solo ⁻¹	mg mg ⁻¹	g	mg planta ⁻¹	mg P kg solo ⁻¹	mg mg ⁻¹
BRS Radiante	3,52	2,71	305,15	4,64	10,4	11,75	689,85	9,22
BRS Pontal	5,76	3,46	276,34	10,27	11,67	18,24	820,66	7,59
BRS Pitanga	4,66	3,23	217,81	6,78	9,85	13,94	846,31	7,16
BRS Requite	5,71	3,46	285,33	10,64	10,22	20,39	986,82	5,14
BRS Executivo	6,62	3,76	258,45	11,78	11,42	16,36	867,62	8,24
BRS Ametista	4,52	3,01	274,07	7,35	13,44	29,77	1295,88	6,15
BRS Campeiro	7,14	2,93	166,25	18,20	14,51	27,21	993,49	8,07
BRS Supremo	3,95	2,34	242,88	6,94	11,33	21,53	1146,49	6,10
BRS Marfim	5,50	3,34	235,13	9,53	14,45	26,99	1140,08	7,96
BRS Estilo	3,80	1,78	171,14	8,87	11,87	22,00	1072,48	6,45
BRS Valente	4,70	3,82	416,41	5,92	12,14	29,04	1268,40	5,15
BRS Esplendor	6,04	3,43	235,66	11,12	12,41	26,95	1299,89	5,74
BRS Agreste	5,59	2,77	221,65	11,37	11,80	21,76	1028,32	6,43
IAC Una	4,63	2,94	236,39	7,59	11,08	22,99	1322,36	5,38
Jalo Precoce	5,82	4,12	443,52	8,29	12,41	23,83	1097,79	6,64
Pérola	5,51	3,64	260,95	9,21	13,41	23,72	1077,29	7,84
Embaixador	4,94	2,75	376,03	9,29	14,24	23,13	1108,53	8,81
Roxo 90	4,33	2,71	419,91	4,39	12,99	25,1	1288,57	6,75
Sangue de Boi	5,76	3,46	276,34	8,78	10,92	23,19	1211,41	5,16
F	3,25**	1,69 ^{ns}	2,52**	3,56**	5,63***	6,12***	3,97***	3,82***
DMS	1,49	1,42	144,49	4,63	1,68	5,52	258,91	1,84
CV(%)	20,44	31,01	36,81	36,37	9,79	17,34	16,89	19,05

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

Foi observada substancial variação genotípica entre as cultivares para NERB e NRB (P <0.01) em ambos os experimentos, mas não houve interação com o efeito da dose de P, isso indica que essas características não são influenciadas pela disponibilidade de P no solo, mas pela herança genética da cultivar (Tabela 2.2, 2.3). Sob a baixa disponibilidade de P no solo,

houve forte e positiva correlação entre NERB e MSPA, e entre NERB e PA (Tabela 2.7). Houve correlação negativa entre NRA e MSPA no tratamento com baixo P (Tabela 2.7). O NERB correlacionou-se fortemente com o NRB ($P < 0.01$) (Tabela 2.7).

Tabela 3.5 – Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis de matéria seca da parte aérea (MSPA), fósforo acumulado (PA), atividade específica (Ae), valor L (L) e eficiência de utilização de fósforo (EU) de 19 cultivares de feijão comum cultivadas sob duas condições de disponibilidade de fósforo no solo no experimento em casa de vegetação. Valores acima da diagonal referem-se a avaliação no baixo fósforo e os valores abaixo referem-se ao alto fósforo

	MSPA	PA	Ae	Valor L	EU
MSPA	–	0,44***	0,047ns	-0,03ns	0,74***
PA	0,62***	–	-0,50***	0,60***	-0,20
Ae	-0,37**	-0,77***	–	-0,88***	0,41**
Valor L	0,35**	0,77***	-0,96***	–	-0,43***
EU	0,43***	-0,40**	0,48***	-0,47***	–

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

Tabela 3.6 - Médias observadas de matéria seca da parte aérea de quatro plantas (MSPA), fósforo acumulado (PA), valor L e eficiência de utilização de fósforo (EU) de 10 cultivares de feijão comum cultivados sob duas condições de disponibilidade de fósforo no solo no experimento realizado em campo

Cultivar	Baixo Fósforo			Alto Fósforo		
	MSPA g	PA mg planta ⁻¹	EU mg mg ⁻¹	MSPA g	PA mg planta ⁻¹	EU mg mg ⁻¹
BRS Supremo	87,75	48,58	159,31	93,66	67,79	153,88
BRS Pitanga	66,08	42,78	105,45	91,81	92,70	79,80
BRS Agreste	91,13	53,82	154,77	104,79	79,40	100,75
BRS Estilo	78,87	48,12	130,95	88,50	76,26	113,18
BRS Radiante	90,17	52,70	155,12	90,97	79,49	127,54
Jalo Precoces	95,96	49,28	190,22	103,27	71,09	178,23
Embaixador	94,14	62,11	144,95	110,04	78,56	139,69
BRS Valente	77,81	47,90	131,28	111,63	68,66	126,11
Roxo 90	82,06	52,09	130,08	89,30	75,14	148,76
Pérola	85,41	51,69	144,10	97,92	73,67	105,55
Média	68,9	50,91	144,62	80,09	76,27	127,35
F	2,69*	0,84 ^{ns}	3,99**	1,68 ^{ns}	1,45 ^{ns}	2,22*
DMS	15,88	15,93	32,76	19,68	17,16	56,19
CV(%)	16	16	15,68	17	15	30,55

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

Os resultados do experimento de campo mostraram que houve efeito significativo do NERB, NRB e NRA no crescimento das plantas sob a baixa disponibilidade de P no solo (Tabela 2.8). Os cultivares Jalo Precoces e Embaixador, no experimento de campo no tratamento com baixo P apresentaram os maiores valores de NERB, 1,83 e 2,33, respectivamente. Essas mesmas cultivares também obtiveram as maiores produções de MSPA (Tabela 2.6). As cultivares com maior NERB tiveram maiores valores de PA comparado com as cultivares com baixo NERB, quando cultivados no baixo-P (Tabela 2.6, 2.8). Houve forte e positiva correlação entre DM e EU, e DM e PA no baixo P (Tabela 2.7). Esses resultados

revelam que as características radiculares tiveram forte influência na diferenciação genotípica encontrada entre as cultivares em ambos os experimentos.

Tabela 3.7 – Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis de matéria seca da parte aérea (MSPA), fósforo acumulado (PA), eficiência de utilização de fósforo (EU), número de raízes adventícias (NRA), número de espirais de raízes basais (NERB), número de raízes basais (NRB), comprimento total (CT), superfície total (ST), diâmetro médio (DM) de 10 cultivares de feijão comum cultivadas sob duas condições de disponibilidade de fósforo no solo no experimento realizado em campo. Valores acima da diagonal referem-se a avaliação no baixo fósforo e os valores abaixo referem-se ao alto fósforo

	MSPA	PA	EU	NRA	NERB	NRB	CT	ST	DM
MSPA	—	0,73***	0,70***	-0,35*	0,39**	0,43**	0,16ns	0,01ns	0,58****
PA	-0,05ns	—	0,05ns	-0,23ns	0,34*	0,40**	0,12ns	-0,07ns	0,39*
EU	0,86***	-0,50**	—	-0,28ns	0,20ns	0,19ns	0,08ns	0,06ns	0,48**
NRA	-0,07ns	0,00ns	-0,06ns	—	-0,34*	-0,49**	0,27ns	0,29ns	-0,29ns
NERB	0,23ns	-0,09ns	0,24ns	0,28ns	—	0,92***	0,04ns	0,08ns	0,33*
NRB	0,33*	-0,03ns	0,29ns	0,21ns	0,95***	—	0,08ns	0,06ns	0,35*
CT	0,11ns	-0,31*	0,24ns	0,34*	0,34*	0,32*	—	0,72***	-0,32*
ST	0,34*	-0,29ns	0,42**	0,33*	0,34*	0,35*	0,93***	—	-0,27ns
DM	0,35*	0,17ns	0,21ns	-0,37*	-0,29ns	-0,19ns	-0,70***	-0,44**	—

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

Em relação à eficiência de utilização do P (EU) pelas cultivares, produto da matéria seca da parte aérea pela quantidade de P acumulado, houve significativa variação ($P < 0.01$) entre as cultivares de feijão nos dois experimentos (Tabela 3.6). No experimento de casa de vegetação no tratamento com baixo P, as cultivares BRS Executivo e BRS Campeiro apresentaram os maiores valores de EU, 11,78 e 18,20 mg mg⁻¹, respectivamente, enquanto que no tratamento com baixo P no experimento de campo, a Jalo Precoce e BRS Supremo apresentaram os maiores valores de EU, 190,22 e 159,31, respectivamente. Foi observado uma diminuição da EU quando se elevou a disponibilidade de P no solo tanto na casa de vegetação quanto no campo (Tabela 2.4, 2.6).

As cultivares foram agrupadas através de uma representação gráfica no plano cartesiano. No eixo da abscissas encontra-se a EU e no eixo das ordenadas a produção de MSPA no tratamento com baixo P. Os eixos tiveram como ponto de origem a média da EU e a MSPA no baixo P (Figura 2.2). A classificação dos grupos foi (i) eficiente e responsivo (ER), com grande produção de MSPA no baixo P e uma positiva resposta a fertilização fosfatada; (ii) não eficiente e responsivo (NER), baixa produção de MSPA no baixo P e uma positiva resposta a fertilização fosfatada; (iii) eficiente e não responsivo (ENR), alta produção de MSPA no baixo P, sem resposta a fertilização fosfatada; (iv) não eficiente e não responsiva (NENR), baixa produção de MSPA no baixo P e não responsiva a fertilização fosfatada (Figura 2.2).

Tabela 3.8 - Médias observadas para número de raízes adventícias (NRA), número de espirais de raízes basais (NERB), número de raízes basais (NRB), comprimento total (CT), superfície total (CT) e diâmetro médio (DM) de 10 cultivares de feijão comum cultivadas sob duas condições de disponibilidade de fósforo no solo no experimento realizado em campo

Cultivar	Baixo Fósforo						Alto Fósforo					
	NRA	NERB	NRB	CT cm	ST mm ²	DM mm	NRA	NERB	NRB	CT cm	ST cm ²	DM cm
BRS Supremo	15,75	1,42	5,42	971,84	164,60	0,53	12,58	1,25	4,92	1010,04	170,16	0,54
BRS Pitanga	13,75	1,25	4,83	648,25	97,61	0,47	14,92	1,67	6,13	749,93	118,37	0,51
BRS Agreste	12,92	1,42	5,58	897,20	149,40	0,53	11,08	1,50	5,75	902,87	136,34	0,50
BRS Estilo	24,00	1,42	4,58	855,15	137,70	0,51	20,92	1,67	6,25	1275,53	201,33	0,50
BRS Radiante	13,50	1,25	5,00	807,79	130,39	0,49	7,75	1,25	5,00	438,40	93,28	0,67
Jalo Precoce	10,33	1,83	6,50	555,02	102,36	0,59	11,08	1,75	6,83	862,69	144,11	0,56
Embaixador	9,75	2,33	9,00	1027,79	170,54	0,54	9,75	1,75	6,75	1255,57	210,98	0,55
BRS Valente	13,33	1,50	5,75	623,86	107,14	0,56	11,92	1,75	6,83	938,71	148,24	0,54
Roxo 90	18,08	1,58	6,17	798,63	125,65	0,50	17,29	1,83	6,79	1108,12	176,36	0,50
Pérola	12,17	1,17	4,42	794,86	118,34	0,48	13,75	1,42	5,33	1088,27	158,14	0,47
Média	13,61	1,58	5,95	761,28	125,45	0,52	13,10	1,58	6,05	963,01	155,72	0,53
F	9,53***	3,2**	5,09**	5,06**	4,59**	2,08 ^{ns}	14,31***	2,74*	2,41*	3,49**	5,05**	2,93*
DMS	4,6	0,56	1,78	243,07	40,05	0,07	2,92	0,37	1,43	384,39	46,22	0,09
CV(%)	23	25	21	22	22	10	15	16	16	28	21	12

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

No experimento de casa de vegetação, as cultivares BRS Campeiro, BRS Agreste, BRS Esplendor, BRS Requite BRS Marfim, BRS Pontal e BRS Executivo foram classificadas como eficientes e responsivas quanto à eficiência de utilização do P no tratamento com baixo P (Figura 2.2A). Já no experimento de campo as cultivares BRS Agreste, Pérola e BRS Radiante foram consideradas eficientes e responsivas no tratamento com baixo P (Figura 2.2B). As cultivares BRS Agreste, Jalo Precoce e Pérola apresentaram performance satisfatória quanto a eficiência de utilização de P nos dois experimentos (Figura 2.2), no entanto, a BRS Agreste se sobressaiu as demais cultivares, pois além de eficiente também foi responsiva a adubação com P.

Figura 3.2 – Classificação das cultivares de feijão comum baseada na matéria seca da parte aérea no baixo P e eficiência de uso de P no experimento em casa de vegetação (A) e campo (B). Os quadrantes são: Não eficiente e responsivo (NER), Eficiente e responsivo (ER), Não eficiente e não responsivo (NENR) e Eficiente e não responsivo (ENR). Cultivares: BRS Radiante (1); BRS Pontal (2); BRS Pitanga (3); BRS Requite (4); BRS Executivo (5); BRS Ametista (6); BRS Campeiro (7); BRS Supremo (8); BRS Marfim (9); BRS Estilo (10); BRS Valente (11); BRS Esplendor (12); BRS Agreste (13); IAC Una (14); Jalo Precoce (15); Pérola (16); Embaixador (17); Roxo 90 (18) e Sangue de Boi (19)

3.4 Discussão

Existe variação genética entre as cultivares de feijão comum para eficiência de absorção e utilização de P em baixa e alta disponibilidade de P no solo. Os resultados desse estudo mostraram que as cultivares consideradas eficientes na utilização de P no tratamento com baixo P (BRS Agreste e Jalo Precoce) apresentaram adaptações morfológicas e fisiológicas que possibilitaram o melhor desenvolvimento das plantas em condições de baixo teor de P no solo. O stress causado pela baixa disponibilidade de P no solo fez com que a eficiência de utilização do P pelas plantas fossem diferentes entre as cultivares de uma mesma espécie (LYNCH, 2014). As plantas exibem tolerância aos estresses edáficos por meio de mecanismos de aclimatização e adaptação que se iniciam através da seleção natural de uma espécie de planta (MICKELBART et al., 2015).

A avaliação da eficiência de utilização de P é usada para diferenciar materiais vegetais quanto a capacidade de absorver e utilizar o P para o máximo rendimento produtivo (FAGERIA et al., 2001). As cultivares de feijão diferiram significativamente entre si para a produção da MSPA, valor L e EU no baixo-P. Esses resultados confirmam que é possível selecionar cultivares de feijão com alto potencial produtivo, particularmente sob baixa disponibilidade de P no solo, e também demonstram que essas características podem ser usadas como critério de seleção de cultivares em programas de melhoramento (HOCKING et al., 1997, FAGERIA et al., 2010, SILVA et al., 2014).

No tratamento com baixo P foi observado grande redução na MSPA, PA e valor L das cultivares comparado ao tratamento com alto P, onde as plantas receberam adequado fornecimento de P (Tabela 3.4). Entretanto, a EU de algumas cultivares no experimento de campo foram maiores no tratamento com baixo P do que no alto P (Tabela 3.6). Esses resultados indicam que o P absorvido pelas cultivares eficientes no baixo P foi usado em nível celular de forma mais eficaz para produzir MSPA do que nas cultivares pouco eficientes, contribuindo para o melhor crescimento da parte aérea. Pode-se inferir também que o P fisiologicamente ativo entre o total de P acumulado nas cultivares eficientes foi maior do que nas cultivares ineficientes, contribuindo para maior produção de MSPA e maior desenvolvimento da planta (OZTURK et al., 2005).

Houve grande variabilidade na produção de MSPA entre as cultivares de feijão comum no tratamento com baixo P nos dois experimentos, mas não houve diferença entre as cultivares no tratamento com alto P no experimento de campo. A MSPA é uma característica importante da planta para a classificação de cultivares em estádios iniciais, considerada um parâmetro chave em muitas relações alométricas (AKHTAR et al., 2008). Em geral, a diferença genotípica dentro de uma mesma espécie tende a se expressar com mais intensidade sob condições adversas do ambiente, tal como a baixa disponibilidade de P no solo (FAGERIA; BALIGAR, 1997; SILVEIRA et al., 2014). Como demonstrado nas tabelas 3.4 e 3.6, as cultivares apresentaram baixa variabilidade de MSPA entre si no tratamento com alto P, entretanto mostraram grande variabilidade no tratamento com baixo P. Houve significativa correlação entre MSPA e PA, e entre MSPA e EU nos dois experimentos no tratamento com baixo P, indicando que a MSPA no baixo P foi um parâmetro apropriado para avaliação da eficiência do utilização do P. A variação da MSPA entre as cultivares de feijão comum no baixo P é consistente com outros estudos (ROSE et al., 2010; FAGERIA et al., 2013, MIGUEL et al., 2013, SILVA et al., 2014).

A eficiência de utilização de P é comumente definida na literatura como a produção da cultura por unidade de P absorvido do solo ou do fertilizante aplicado. A EU tem sido muito utilizada como um parâmetro para avaliar a capacidade das plantas em absorver e utilizar P para produção econômica (GOURLEY et al., 1994). Como apresentado nas tabelas 3.4 e 3.6 as cultivares de feijão variaram significativamente entre si para EU. A EU pode ser considerada como produto da eficiência de aquisição de P (quantidade total de P na parte aérea por unidade de P aplicado), e pela eficiência de utilização (produção total por unidade de P absorvido) (WANG et al., 2010).

Tem sido proposto que a diferença entre materiais eficientes e ineficientes na utilização de P em solos com baixa disponibilidade de P é efetiva quando os mesmos materiais não apresentam diferença de produção de MSPA em alta disponibilidade de P no solo (GERLOFF; GABELMAN, 1983). Seguindo essa definição, as cultivares que apresentaram elevadas produções de MSPA no baixo P no experimento de campo podem ser definidas como eficientes na utilização de P, enquanto que as cultivares que apresentaram baixos valores de MSPA podem ser classificadas como ineficientes na utilização do P (Tabela 3.6).

Não houve diferença significativa para PA entre as cultivares de feijão no tratamento com baixo P nos dois experimentos, indicando que este não parece ser um parâmetro adequado para avaliação da eficiência do uso de P entre as cultivares de feijão. Também foi observado que não houve correlação entre o PA e EU no tratamento com baixo P nos dois experimentos (Tabela 3.5, 3.7). Nesse estudo o PA foi calculado através da multiplicação da concentração de P na planta pela produção de MSPA, e portanto não pode representar a quantidade absoluta de P absorvido pelas raízes (OZTURK et al., 2005).

Foi observado variabilidade em NERB, NRB e NRA entre as cultivares de feijão no experimento de campo. Também foi observada forte correlação entre NERB e MSPA e entre NRB e MSPA no baixo P. Esses resultados indicam que NERB e NRB são adaptações positivas das plantas de feijão à baixa disponibilidade de P. As cultivares que apresentaram os maiores valores de NERB (Embaixador e Jalo Precoce) no baixo P tiveram substancialmente maior MSPA, PA, CT e ST. Esses resultados sugerem que maior NERB permite a planta de feijão melhoria na eficiência de aquisição de P, devido a maior exploração da superfície do solo, local onde se encontra a maior quantidade do P no solo (LYNCH; BROWN, 2001).

Elevado NERB está associado com maior NRB (Tabela 3.7) e maior comprimento de raiz (Tabela 3.8), isso permite melhor dispersão do sistema radicular que é capaz de permitir maior exploração do solo pela planta (MIGUEL et al., 2013). A avaliação do NERB e NRB é uma informação muito eficaz para seleção de cultivares de feijão mais eficiente na aquisição de P em ambientes com baixa disponibilidade de P. O processo de avaliação é relativamente simples e barato, pois é possível avaliar NERB e NRB através de um experimento em laboratório, por um período de quatro dias.

O desenvolvimento radicular é muito importante para a eficiência de utilização de P, uma vez que o desenvolvimento das raízes interferem fortemente na eficiência de aquisição de P, sendo este um elemento de baixa mobilidade no solo, bastante concentrado na camada superficial do solo, e geralmente pouco disponível para a maioria das plantas.

É no sistema radicular que ocorre as principais modificações adaptativas para garantir adequado crescimento das plantas em solos com baixa disponibilidade de P, incluindo maiores ângulos de raízes basais e adventícias, maior NERB e NRB, formação de aerênquima, alongação de raízes basais, pêlos radiculares longos e densos, exsudação de ácidos orgânicos e fosfatase ácida (LYNCH; BROWN, 2001).

Há vários estudos demonstrando que a produção de algumas culturas pode ser aumentada através da seleção e desenvolvimento de novos materiais genéticos adaptados a solos com baixa disponibilidade de P, e que esses materiais aliados as boas práticas de manejo do solo e fertilizantes poderiam ser utilizados mais eficientemente na produção de biomassa (OZTURK et al., 2005; SILVEIRA et al., 2014; AHMAD et al., 2014; SILVA et al., 2014).

A identificação de características das plantas que se modificam para permitir a adaptação da planta ao ambiente adverso é extremamente importante para a nova agricultura mundial moderna (IPCC, 2014). A construção de uma agricultura sustentável inclui colaborações interdisciplinares que permitiram o desenvolvimento de plantas mais tolerantes a ambientes com reduzida disponibilidade de nutrientes (VANCE et al., 2003; AHMAD et al., 2014).

A maioria dos atuais programas de melhoramento genético de plantas trabalham na seleção de genótipos com uma alta resposta a aplicação de P, ao invés de selecionar materiais que são mais eficientes na utilização do P em ambiente com baixa disponibilidade (HAMMOND et al., 2009). Isto ocorre porque os programas de melhoramento primeiramente testam o desenvolvimento de novos materiais em condições ideais de cultivo, não permitindo a identificação de genótipos que são superiores no uso eficiente de P em ambientes com baixa disponibilidade desse nutriente no solo (SILVEIRA et al., 2014). Vale salientar que a inclusão de variação das condições de crescimento dos novos materiais a serem testados é muito importante, de uma forma que possa permitir identificar àqueles materiais que apresentem características adaptativas aos estresses ambientais, tal como a baixa disponibilidade de P nos solos altamente intemperizados.

A variabilidade da expressão genética observada entre as cultivares de feijão avaliadas demonstrou que existem potencial para o melhoramento e obtenção de novos materiais com maior eficiência na utilização do P. Essas cultivares poderão ser capazes de utilizar mais eficientemente o P nativo do solo ou aquele aplicado via fertilizante.

O uso de plantas com alta eficiência de utilização de P podem colaborar com a redução das doses de fertilizantes fosfatados, consequentemente diminuir os custos de produção, bem como as taxas de perdas de P e melhorar a produtividades das culturas. Uma avaliação mais

aprofundada para conhecer como as características genéticas, morfológicas e fisiológicas das plantas interagem com os fatores externos, tais como disponibilidade de P, devem ser realizadas para melhorar a eficiência de utilização de P pelas plantas (AHMAD et al., 2014).

3.5 Conclusão

Foi confirmada a existência da variabilidade da expressão genética entre as cultivares de feijão para eficiência de absorção e utilização de P. As características MSPA, NERB, valor L e EU foram os melhores parâmetros para a classificação das cultivares em condições de baixa disponibilidade de P no solo. As cultivares ‘Jalo precoce’ e ‘Embaixador’ foram classificadas como eficientes na utilização e responsivas à aplicação P.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro (2011/18628-0), pela bolsa de estudo no país (2011/09039-1), e bolsa de sanduíche (2013/20128-1), concedidas ao primeiro autor.

Referências

- AHMAD, M.M.; KAUL, H.; VOLLMANN, J.; EITZINGER, J.; WENZEL, W. Developing phosphorus-efficient crop varieties—An interdisciplinary research framework. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 162, n. 1, p. 87-98, 2014.
- AHMAD, Z.; AHMAD, Z.; GILL, M.A.; QURESHI, R.H.; REHMAN, H.U.; MAHMOOD, T. Phosphorus nutrition of cotton cultivars under deficient and adequate levels in solution culture. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, Philadelphia, v. 32, n. 2, p. 171-187, 2001.
- AKHTAR, M.S.; OKI, Y.; ADACHI, T. Genetic Variations of Brassica Cultivars for P Acquisition in a P Stress Environment and Comparison of P Sources for Sustainable Crop Management. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**. New York, v. 40, p. 3023-3045, 2001.
- AZEEZ, J.; ADETUNJI M.; LAGOKE S. Response of low-nitrogen tolerant maize genotypes to nitrogen application in a tropical Alfisol in northern Nigeria. **Soil Tillage Research**. Amsterdam, v. 91, n. 2, p. 181-185, 2006.
- BEEBE, S.E.; RAO, I.M.; CAJIAO, C.; GRAJALES, M. Selection for Drought Resistance in Common Bean Also Improves Yield in Phosphorus Limited and Favorable Environments. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 1, p. 581-592, 2008.

BRADY, N.C.; WEIL, R.R. **The nature and properties of soils**. 14th. ed. New Jersey: Pearson Prentice Hall, 2008. 914p.

CAMARGO, O.A.; MONIZ, A.C.; JORGE, J.A.; VALADARES, J.M.A.S. **Métodos de análise química, mineralógica e física de solos do Instituto Agrônomo de Campinas**. Campinas, Instituto Agrônomo de Campinas, 1986. 94p. (Boletim Técnico, 106).

CORDELL, D.; DRANGERT, J.O.; WHITE, S. The story of phosphorus: global food security and food for thought. **Global Environmental Change**, Oxford, v.19, n. 2, p. 292-305, 2009.

EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Brasília, DF: EMBRAPA, 2013. 353p.

FAGERIA, N.K.; BALIGAR, V.C. Upland rice cultivars evaluation for phosphorus use efficiency. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v.20, p.499-509, 1997.

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.

FAGERIA, N.K.; BALIGAR, V.C. Nutrient use efficiency in plants. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**. Philadelphia, v. 32, n. 8, p. 921-950, 2001.

FAGERIA, N.K.; BALIGAR, V.C.; MOREIRA, A.; PORTES, T.A. Dry bean genotypes evaluation for growth, yield components and phosphorus use efficiency. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia v. 33, n. 2, p. 2167-2181, 2010.

FAGERIA, N.K.; CARVALHO, M.C.S.; KNUPP, A.M.; MORAES, M.F. Nutrient Uptake and Use Efficiency of Dry Bean in Tropical Lowland Soil. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, Philadelphia, v. 44, n. 19, p. 2852-2859, 2013.

GERLOFF, G.C.; GABELMAN, W.H. Genetic basis of inorganic plant nutrition. In: LÄUCHLI, A.; BIELESKI, R.L. (Ed.). **Inorganic plant nutrition. Encyclopedia of Plant Physiology**, Berlin: Springer- Verlag, 1983. v. 15: 453-480.

GOURLEY, C.J.P.; ALLAN, D.L.; RUSSELLE, M.P. Plant nutrient efficiency: a comparison and suggested improvement. **Plant Soil**, Dordrecht, v. 158, n. 1, p. 29–37, 1994.

HAMMOND, J.P.; BROADLEY, M.R.; WHITE, P.J. Genetic responses to phosphorus deficiency. **Annals of Botany**, Oxford, v. 94, n. 3 p. 323-332, 2004.

HOCKING, P.J.; KEERTHISINGHE, G.; SMITH, F.W.; RANDALL, P.J. Comparison of the ability of different crop species to access poorly-available soil phosphorus. In: ANDO, T. (Ed.). **Journal of Plant Nutrition - for sustainable food production and environment**. London: Kluwer Academic Publishers, 1997. p.305-308.

IPCC. **Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability**. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, 2014. 1132p.

- HAVLIN, J.L.; TISDALE, S.L.; NELSON, W.L. **Soil fertility and fertilizers: an introduction to nutrient management**. 7. ed. New Jersey: Pearson Prentice Hall, 2005. 515p.
- LARSEN, S. The use of ^{32}P in studies of the uptake of phosphorus by plants. **Plant and Soil**. Dordrecht, v.4, n. 1, p.1-10, 1952.
- LIAO, H.; RUBIO, G.; YAN, X.; CAO, A.; BROWN, K.M; LYNCH, J.P. Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean. **Plant Soil**, Dordrecht, v. 232, n. 2, p. 69–79, 2001.
- LYNCH J. Root architecture and plant productivity. **Plant Physiology**, Rockville, v. 109, n. 1, p. 7-13, 1995.
- LYNCH J.P. The role of nutrient efficient crops in modern agriculture. **Journal of Crop Production**, London, v. 1, n. 2, p. 241-264, 1998.
- LYNCH J.P.; BROWN K.M. Topsoil foraging - an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 237, n. 2, p. 225-237, 2001.
- LYNCH J.P.; BROWN K. Whole plant adaptations to low phosphorus availability. In: HUANG, B. (Ed.). **Plant-Environment Interactions**. New York: CRC Press, 2006. chap. 8, p. 209-242.
- LYNCH, J.P.; St. CLAIR, S.B. Mineral stress: the missing link in understanding how global climate change will affect plants in real world soils. **Field Crops Research**. Amsterdam, v. 90, n. 2, p. 101-115, 2004.
- LYNCH J.P. Rhizoeconomics: The Roots of Shoot Growth Limitations. **Hortscience**, Alexandria, v. 42, n. 5, p. 1107-1109, 2007.
- LYNCH, J.P. Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. **Plant, Cell and Environment**, Hoboken, v. ?, n.?, p. 1-10, 2014.
- MALAVOLTA, E., VITTI, G.C., OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. 2.ed. Piracicaba: POTAFOS, 1997. 319p.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 3rd.ed. London: London Academic Press, 2012. 651p.
- 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**, Oxford, v.112, n. 6, p. 973-982, 2013.
- MICKELBART, M.V.; HASEGAWA, P.M.; BAILEY-SERRES, J. Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability. **Nature Reviews Genetics**. London, v. 16, n. 1, p. 237-251, 2015.

OZTURK, L.; EKER, S.; TORUN, B.; CAKMAK, I. Variation in phosphorus efficiency among 73 bread and durum wheat cultivars grown in a phosphorus-deficient calcareous soil. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.269, n. 2, p.69-80, 2005.

RAMAEKERS, L.; REMANS, R.; RAO, I.M.; BLAIR, M.W.; VANDERLEYDEN, J. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.117, n. 3, p.169- 176, 2010.

RAIJ, B. VAN.; ANDRADE, J.C.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A. **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais**. Campinas: Instituto Agrônômico, 2001. 285p.

ROSE, T.J.; DAMON, P.; RENGEL, Z. Phosphorus-efficient faba bean (*Vicia faba* L.) genotypes enhance subsequent wheat crop growth in an acid and an alkaline soil. **Crop & Pasture Science**, Victoria, v. 61, n. 4, p. 1009-1006, 2010.

SAS INSTITUTE, **SAS user's guide: statistics**. Versão 8.2 Cary: SAS Institute, 2001.
SIDDIQI, M.Y.; GLASS, A.D.M. Utilization index: A modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. **Journal of Plant Nutrition**. Philadelphia, v. 4, n. 1, p. 289-302, 1981.

SILVA, D.A.; ESTEVES, J.A.F.; MESSIAS, U.; TEIXEIRA, A.; GONÇALVES, J.G.R.; CHIORATO, A.F.; CARBONELL, S.A.M. Efficiency in the use of phosphorus by common bean genotypes. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 71, n. 3, p. 232-239, 2014.

SILVEIRA, G.; COSTA, P.M.A.; KIST, V.; ALMEIDA, C.F.; BAFFA, D.C.F.; BARBOSA, M.H. Genetic variation affecting agronomic traits in sugarcane in response to high and low phosphorus availability. **Agronomy Journal**, Madison, v. 106, n. 6, p. 2296-2304, 2014.

TRACHSEL S.; KAEPLER, S.M.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 341, n. 1, p. 75-87, 2011.

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

VOSE, P.B. **Introduction to nuclear techniques in agronomy plant biology**. London: Pergamon Press, 1980. 391p.

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

WORKU, M. BANZIGER, ERLEY, G.S.; FRIESEN, D.; DIALLO, A.O.; HORST, W.J. Nitrogen uptake and utilization in contrasting nitrogen efficient tropical maize hybrids. **Crop Science**, Madison, v. 47, n. 2, p. 519–528, 2007.

4 VARIAÇÃO GENOTÍPICA DO ARROZ EM FUNÇÃO DA DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO NO SOLO

Resumo

O fósforo (P) é um macronutriente limitante para a produção agrícola em muitos ecossistemas naturais ou manejados. A produção de arroz (*Oryza sativa* L.) em solos intemperizados do cerrado brasileiro é afetada pela baixa disponibilidade natural de P. Os custos econômicos e ambientais pelo uso de fertilizante fosfatado para manter uma agricultura de alta produção são elevados. O uso de cultivares que absorvem e utilizam mais eficientemente o P poderá ajudar a reduzir esses custos. A variação em produção de biomassa (matéria seca da parte aérea, MSPA), P acumulado (PA), valor L e outras variáveis relacionadas à eficiência de utilização de P foram quantificadas entre cultivares comerciais de arroz do Brasil. As cultivares foram avaliadas em condições extremas de disponibilidade de P (baixo e alto P) em experimentos de casa de vegetação (16 cultivares) e campo (8 cultivares). As cultivares de arroz mostram variação genética MSPA e eficiência de utilização de P. A concentração e acúmulo de fósforo, atividade específica (^{32}P) e valor L também foram significativamente ($P < 0,01$) diferentes entre as cultivares de arroz. As cultivares com resultados similares de MSPA no alto P variaram significativamente entre elas no baixo P. A eficiência de utilização do P pelas cultivares de arroz aumentou no baixo P quando comparado com a variação do alto P. Através das variáveis avaliadas nesse trabalho foi possível classificar as cultivares quanto à eficiência de utilização de P e resposta à fertilização fosfatada. A variação genética para eficiência de absorção e utilização de P nas cultivares de arroz pode ser usada em programas de melhoramento para aumentar a tolerância a stress abiótico como a baixa disponibilidade de P no solo.

Palavras-chave: Atividade específica (^{32}P); Solo de Cerrado; Eficiência nutricional; Cultivares de arroz

Abstract

Phosphorus (P) is a limiting macronutrient for agricultural production in many natural and managed ecosystems. The production of rice (*Oryza sativa* L.) in weathered Brazilian Savannah soil (Cerrado) is affected by low-P availability. The economic and environmental costs by using phosphate fertilizer for maintaining high production agriculture are high. Utilization of cultivars that absorb and utilize more efficiently the P can help to reduce these costs. The variation of biomass production (shoot dry matter, SDM), P uptake, ^{32}P L value and other variables related to the P use efficiency (PUE) were quantified for some Brazilian commercial rice cultivars. The cultivars were evaluated under extreme conditions of availability of P (low and high P) in greenhouse (16 cultivars) and field conditions (8 cultivars). The rice cultivars showed genetic variation for SDM and PUE, P content, ^{32}P specific activity and ^{32}P L value ($P < 0.01$). Rice cultivars similar in SDM in high-P availability varied among them in low-P availability. The PUE of rice cultivars increased in low P when compared to high-P availability condition. Through the variables evaluated in this study it was possible to classify the cultivars as P efficient and P responsive. The genetic variation to P use efficiency among rice cultivars can be used in breeding program that aimed at increasing the tolerance of plants to abiotic stress as low availability of P in the soils.

Keywords: Specific activity (^{32}P); Savanna soil; Nutritional efficiency; Rice cultivars

4.1 Introdução

O fósforo (P) é um nutriente que está presente em todos os processos de desenvolvimento e reprodução das plantas (MARSCHNER et al., 2012). A deficiência de P é o principal fator limitante para produção das culturas, principalmente nos solos das regiões tropicais e subtropicais (RAMAEKERS et al., 2010), nos quais, dada a sua mineralogia, o P está fortemente ligado aos óxidos e hidróxidos de Fe e Al, tornando-se pouco disponível para as plantas. A concentração de P na solução de solos intemperizados é geralmente menor que $0,1 \text{ mg dm}^{-3}$, predominantemente na forma H_2PO_4 , o que torna a disponibilidade de P para as plantas muito baixa (NOVAIS; SMITH, 1999).

O P, juntamente com o nitrogênio (N) e o potássio (K), são nutrientes usados em maior escala na adubação de sistemas agrícolas que visam alta produtividade (ARREDONDO et al., 2014). A contínua produção e utilização dos fertilizantes fosfatados solúveis depende da exploração de rochas fosfáticas, que são recursos não renováveis, cujas reservas podem ser esgotadas nos próximos 50-100 anos. Isso irá acarretar aumento dos custos de produção, tornando o acesso aos fertilizantes solúveis limitado, particularmente, para os países em desenvolvimento (CORDELL et al., 2009). Sendo assim, torna-se necessário a implantação de estratégias que permitam o uso adequado e sustentável do P (LYNCH, 2014).

O arroz (*Oryza sativa* L.) é considerado um dos principais cereais cultivados no mundo, responsável por fornecer alimento básico para mais da metade da população mundial, principalmente nos países da Ásia e América Latina (CANTRELL; REEVES, 2002). No Brasil, juntamente com o feijão, o arroz está diariamente presente na dieta dos brasileiros, e o seu cultivo vem tornando-se muito importante para o agronegócio do País, desempenhando papel estratégico no âmbito econômico e social. A baixa disponibilidade de P, aliada à acidez do solo, tem sido atribuída como o principal fator limitante ao cultivo de arroz em solos intemperizados.

Portanto, considerando a baixa disponibilidade de P na maioria dos solos intemperizados dos países tropicais, a avaliação e identificação de cultivares de arroz eficientes na absorção e utilização de P representa uma alternativa para reduzir a dose de fertilizantes fosfatados, reduzindo assim o uso excessivo de P e, simultaneamente, melhorando a produtividade, principalmente nos países em desenvolvimento onde o P é normalmente pouco disponível.

Uma vez identificadas cultivares eficientes em absorver e utilizar P, estas podem ser utilizadas diretamente na agricultura ou tornarem-se alvo de estudo em programas de

melhoramento genético para incorporação das características envolvidas na maior eficiência dessas plantas em novas cultivares (FAGERIA; BALIGAR, 2011; LYNCH, 2007; WANG et al., 2010).

Plantas eficientes são definidas como aquelas que apresentam maior rendimento (matéria seca ou grão) por unidade de nutrientes aplicado ou absorvido, em comparação com outras plantas cultivadas sob mesmas condições (FAGERIA et al., 2008). A seleção de cultivares de arroz mais eficientes na utilização de P é considerado como uma das formas mais adequadas para diminuir o custo de produção e aumentar a produtividade da cultura do arroz (FAGERIA et al., 2011).

Várias características fisiológicas e bioquímicas estão envolvidas na habilidade das plantas em se desenvolverem em solos com baixa disponibilidade de P (WANG et al., 2010). Para a aquisição de P, a morfologia e arquitetura radicular são as características mais importantes, determinando a extensão da exploração do solo, além da exsudação de ânions orgânicos e enzima fosfatase, que podem contribuir na liberação do P ligado aos óxidos de Fe e Al.

Para o arroz alguns estudos tem demonstrados variação genética quanto a habilidade de tolerar a baixa disponibilidade de P no solo (HEDLEY et al., 1994; WISSUWA; AE, 2001; FAGERIA et al., 2011). Cultivares de arroz capazes de acessar uma maior proporção do P fixado à superfície dos coloides podem representar uma alternativa viável, com efeitos positivos sobre a sustentabilidade em longo prazo dos sistemas agrícolas (WISSUWA; AE, 2001).

Deste modo, este estudo teve os seguintes objetivos: (i) avaliar a variabilidade da expressão genética entre as cultivares de arroz para absorção e utilização de P; (ii) identificar as cultivares eficientes em absorver e utilizar o P; e (iii) identificar as cultivares responsivas à adubação fosfatada.

4.2 Material e métodos

4.2.1 Experimento de casa de vegetação

4.2.1.1 Solo

O experimento foi conduzido em casa de vegetação no Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade São Paulo em Piracicaba, SP em vasos de polipropileno revestidos com sacos plásticos e preenchidos com 3 kg de solo. Foi utilizado um Latossolo Vermelho distrófico coletado na camada de 0-20 cm na estação experimental da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa Cerrados), localizada em Planaltina, Distrito Federal, (15° 35' 56'' S e 47° 42' 22'' O, 979 m de altitude), região sob bioma de Cerrado, com clima predominante, segundo classificação Koppen, do tipo Aw, a vegetação é fase Cerrado Tropical Subcaducifólia, relevo suave ondulado (Figura 3.1).

Figura 3.1 – Mapa do Brasil, sendo destacado em cinza a área do Distrito Federal (DF) e em preto a localização da Embrapa Cerrados em Planaltina - DF

As características químicas do solo foram: pH (CaCl_2) 4,2; P 4,0 mg dm^{-3} (resina); matéria orgânica, 24 g dm^{-3} ; S, 8 mg dm^{-3} ; K; Ca; Mg e Al 0,8; 4,0; 2,0 e 7,0 $\text{mmol}_c \text{dm}^{-3}$, respectivamente (RAIJ et al., 2001). As características físicas foram: densidade 0,95 g cm^{-3} ; argila, silte e areia 637, 153 e 210 g kg^{-1} , respectivamente (CAMARGO et al., 1986). Foi aplicado calcário (27,50% CaO e 18,5% MgO) para elevar a saturação por base a 70%.

4.2.1.2 Delineamento experimental

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições em um esquema fatorial (16 cultivares x 2 níveis de P). As cultivares de arroz (*Oryza Sativa* L.) utilizadas no experimento são desenvolvidas pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) e comercializadas no Brasil (Tabela 3.1).

4.2.1.3 Marcação do solo (^{32}P), semeadura e adubação

A capacidade de absorção do P das plantas de arroz foi avaliada através da técnica da diluição isotópica com base na atividade específica do ^{32}P (Sa) ($\text{DPM } \mu\text{g P}^{-1}$) e valor L (mg kg^{-1} de solo) (LARSEN, 1952). A marcação do solo de cada vaso foi realizada através da aplicação 200 ml de solução com o radioisótopo ^{32}P ($8,7 \text{ KBq vaso}^{-1}$) e água deionizada. Os vasos foram mantidos incubados por 10 dias para que ocorresse o equilíbrio isotópico entre o ^{32}P e ^{31}P .

Tabela 3.1 - Cultivares de arroz utilizadas nos experimentos e seus parentais

Cultivares	Parental ♀	Parental ♂
BRS Querência	CL246	Zho Fee Nº 10
BRS Serra Dourada†	Katy	Altas Confiança
BRS Tropical†	CT 8837-1-17-9-2-1	Oryzica 1 x Oryzica Llanos 4
BRS Fronteira	CNA 6183	BR IRGA 409 x IRI 344
BRS Pampa	Irga 417	BRS Jaburu
BRS Monarca†	(CNA7914/CNAx3031-13-B-1-1)	CNA7455 x Colombia 1
BRS Pepita	CNA7680	CNA7726
BRS Taim	--*	--*
BRS Jaçanã†	CNA 6183 x IRI 344	BR-IRGA 409
BRS Ourominas†	17719,5738	IR21015-72-3-3-3-1
BRS Sinuelo CL	BRS 7 Taim	BRS 7 Taim
BRS Atalanta	Dawn	Hayayuki
BRS Sertaneja†	(Carajás // IAC 1652/Labelle///Três Marias / IAC 253 /// A8-204-1 / Guarani // IRAT 216)	
BRS Aroma†	CNA6874 x Basmati370	CNA6682 x Lebonnet
BRS Formoso†	17719 x 5738	IR1015-72-3-3-3-1
BRS Primavera	IRAT 10	LS 85-185

* Parental não identificado

† Cultivares utilizadas no experimento de campo

Após os 10 dias, foram semeadas 5 sementes de arroz em cada vaso, realizando-se o desbaste aos 7 dias após emergência (DAE), mantendo três plantas por vaso. As plantas foram irrigadas diariamente com água deionizada, mantendo-se a umidade do solo em aproximadamente 70% da capacidade máxima de retenção de água durante todo desenvolvimento do experimento.

Aplicou-se, no momento da semeadura 100 mg kg^{-1} de N como sulfato de amônio ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$) e 100 mg kg^{-1} de K como sulfato de potássio (K_2SO_4), os dois fertilizantes forneceram $84,8 \text{ mg kg}^{-1}$ de S. A adubação com micronutrientes foi realizada através da aplicação de solução nutritiva em todos os vasos nas doses $0,5 \text{ mg kg}^{-1}$ de B; $1,5 \text{ mg kg}^{-1}$ de Cu; $1,5 \text{ mg kg}^{-1}$ de Zn e $0,1 \text{ mg kg}^{-1}$ de Mo. Aos 15 DAE foram aplicados em cobertura mais

100 mg kg⁻¹ de N como sulfato de amônio ((NH₄)₂SO₄) e 100 mg kg⁻¹ de K como sulfato de potássio (K₂SO₄).

4.2.1.4 Colheita e Análises

A parte aérea das plantas foi colhida aos 40 DAE, secas a 60° C por 72 horas, pesadas para determinação matéria seca da parte aérea (MSPA), moídas e submetidas à digestão nitro-perclórica. O teor de P nas MSPA foi determinado através do método colorimétrico do metavanadato (MALAVOLTA et al., 1997). A atividade do ³²P foi determinada no extrato da digestão nítrico-perclórica, em contador de cintilação líquida através do efeito Cerenkov (VOSE, 1980). Com o valor de P acumulado na MSPA (PA) e atividade do ³²P na planta em decaimento por minuto (DPM), foi calculada a atividade específica (Ae), conforme Hocking et al. (1997), valor L (LARSEN, 1952) e eficiência de utilização do P (EU) (SIDDIQI; GLASS, 1981) da seguinte forma:

$$Ae = \frac{{}^{32}\text{P}}{{}^{31}\text{P}} \quad (1)$$

Em que:

Ae = atividade específica do radioisótopo (DPM ³²P mg⁻¹ P); ³²P = DPM; ³¹P = quantidade de fósforo na planta (mg P).

$$\text{Valor L} = X \left(\frac{S_{a0}}{S_{ap}} - 1 \right) \quad (2)$$

Em que:

Valor L = valor L (mg de P kg⁻¹ de solo); S_{a0} = atividade específica da solução aplicada (DPM ³²P mg P⁻¹); S_{ap} = atividade específica da planta (DPM mg P⁻¹) e X = a quantidade do fósforo adicionado.

$$EU = \frac{MSPA^2}{PA} \times 100 \quad (3)$$

Em que EU é a eficiência de utilização do P, MSPA é a matéria seca da parte aérea; PA é o fósforo acumulado (mg planta⁻¹).

4.2.2 Experimento de campo

4.2.2.1 Local e Solo

O experimento foi realizado na estação experimental da Embrapa Cerrados, localizada em Planaltina, Distrito Federal, (15° 35' 56'' S e 47° 42' 22'' O, 979 m de altitude), região sob bioma de Cerrado, com clima predominante, segundo classificação Koppen, do tipo Aw (Figura 1), vegetação fase Cerrado Tropical Subcaducifólia, relevo suave ondulado. O solo foi

classificado como Latossolo Vermelho Distrófico Típico, Textura muito argilosa, A moderado, Caulinítico.

O solo da área utilizada para o experimento esteve sob vegetação espontânea nos últimos 10 anos. As características químicas do solo foram: pH (CaCl_2) 4,0; P $3,0 \text{ mg dm}^{-3}$ (resina); matéria orgânica, 18 g dm^{-3} ; S, 7 mg dm^{-3} ; K; Ca; Mg e Al 0,8; 4,2; 1,8 e $6,0 \text{ mmol dm}^{-3}$, respectivamente. As características físicas foram: densidade $0,97 \text{ g cm}^{-3}$; argila, silte e areia 630, 160 e 210 g kg^{-1} , respectivamente. Em setembro de 2013 foi cultivado o milheto (*Pennisetum glaucum* L.) por 40 dias. Posteriormente a retirada do milheto da área aplicou-se calcário (1.000 kg ha^{-1}) e gesso (300 kg ha^{-1}), mediante incorporação com grade aradora 32'' na profundidade de 20 cm.

4.2.2.2 Adubação e semeadura

Antes do arroz, foi cultivado feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) por 40 dias na mesma área experimental. A adubação antes da semeadura do feijão foi através da aplicação em área total de 120 kg ha^{-1} de K (KCl), $0,9 \text{ kg ha}^{-1}$ de boro (MIB 03), $0,4 \text{ kg ha}^{-1}$ de cobre (MIB 03), $1,0 \text{ kg ha}^{-1}$ de manganês (MIB 03), $0,05 \text{ kg ha}^{-1}$ de molibdênio (MIB 03) e $4,5 \text{ kg ha}^{-1}$ de zinco (MIB 03). Para o tratamento com nível alto de P foi aplicado 600 kg ha^{-1} de fosfato diamônico (96 kg ha^{-1} de N e 213 kg ha^{-1} de P), enquanto para o tratamento com nível baixo de P foi mantido o teor natural do solo ($3,0 \text{ mg dm}^{-3}$), e foi aplicado 96 kg ha^{-1} de N (ureia). Após os 40 DAE, as plantas de feijão foram trituradas com rolo faca e incorporadas com uma grade niveladora. Antes da semeadura do arroz foi aplicado 45 kg ha^{-1} de N (ureia) em área total. Para os demais nutrientes foi utilizado a adubação remanescente do feijão.

A semeadura do arroz foi realizada no dia 21 de dezembro de 2013, a uma profundidade aproximada de 2 cm. A densidade de semeadura utilizada foi de 30 sementes por metro linear. Foram utilizadas parcelas de 4 linhas de 3 m espaçadas a 0,5 m entre linhas. As amostragens foram realizadas nas duas linhas centrais da parcela e as demais linhas foram consideradas bordaduras. Aos 30 dias após semeadura foi feita uma adubação nitrogenada de cobertura utilizando ureia (30 kg ha^{-1}).

4.2.2.3 Colheita da parte aérea e raiz

Aos 50 DAE foram determinado o número de perfilhos em 1,5 m linear, e posteriormente coletado a parte aérea das plantas. As amostras foram secas a 60°C por 72 h para determinação do peso da matéria seca (MSPA). Posteriormente, a MSPA foi moída e o

conteúdo de P foi determinado como descrito acima. Com o auxílio de um trado tipo caneco (tubo cilíndrico de 10 cm de altura e 7 cm de diâmetro) foram coletados três amostras (solo + raízes) nas profundidade de 0-10 cm e 10-20 cm nas duas linhas centrais de cada parcela para avaliação da distribuição das raízes no solo. As raízes foram separadas do solo através da lavagem com água corrente e recolhidas em uma peneira de 1 mm conforme descrito por Kanno et al. (1999), em seguida, as amostras de raízes foram secas a 60 °C por 72 horas e pesadas.

4.2.3 Análise Estatística

Os dados foram submetidos a análise de variância (ANOVA), teste de comparações entre as médias (T-student) e análises de correlação de Pearson utilizando o pacote estatístico SAS® - “Statistical Analysis System” (SAS INSTITUTE, 2001).

4.3 Resultados

A interação entre cultivares x dose P foi significativa para todas as variáveis avaliadas nos experimento de casa de vegetação (Tabela 3.2). Por esse motivo, o efeito interação foi particionado em efeito simples. O efeito cultivar foi significativo para todas as variáveis (Tabela 3.2), mostrando que houve variabilidade da expressão genéticas entre as cultivares de arroz.

Tabela 3.2 - Análise de variância da matéria seca da parte aérea (MSPA), concentração de fósforo na planta (P), fósforo acumulado na parte aérea (PA), atividade específica (Ae), valor L e eficiência de utilização de P (EU) de 16 cultivares de arroz em duas condições de disponibilidade de P em casa de vegetação

Efeito	G.L	Quadrado médio					
		MSPA	P	PA	Ae	L	EU
Cultivar	15	18,74***	1,74***	7,91**	2,16***	7531,3**	147,7***
Dose de P (P)	1	381***	30,28***	4660,7***	289,02***	3337433***	4997,2***
C x P	15	5,44***	1,19**	7,65**	1,98***	5928,6*	109,89***
Erro	96	0,84	0,02	2,65	0,53	2755,6	29,8
CV %		10	19	18	34	22	37

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

Tabela 3.3 - Médias observadas de matéria seca da parte aérea (MSPA), fósforo acumulado (PA), valor L e eficiência de utilização de fósforo (EU) de 16 cultivares de arroz cultivadas sob duas condições de disponibilidade de fósforo em casa de vegetação

Cultivar	Baixo Fósforo				Alto Fósforo			
	MSPA	PA	Valor L	EU	MSPA	PA	Valor L	EU
	g	mg planta ⁻¹	mg kg ⁻¹ de solo	mg mg ⁻¹	g	mg planta ⁻¹	mg kg ⁻¹ de solo	mg mg ⁻¹
BRS Querência	9,43	2,77	48,39	33,44	12,94	18,49	435,76	9,09
BRS Serra Dourada	6,66	4,54	156,77	10,00	8,6	13,45	385,46	5,52
BRS Tropical	9,54	3,20	51,36	29,88	12,54	16,93	370,60	9,48
BRS Fronteira	9,19	3,25	74,87	26,77	12,53	16,31	391,28	9,70
BRS Pampa	8,21	3,25	54,53	25,09	11,92	18,16	344,14	7,85
BRS Monarca	7,49	1,90	46,46	31,34	10,36	14,33	381,18	7,51
BRS Pepita	5,16	3,05	91,39	10,75	7,72	13,27	469,59	4,67
BRS Taim	8,83	3,60	81,8	22,15	11,59	15,71	409,37	8,67
BRS Jaçanã	8,03	2,93	57,61	23,39	11,66	17,02	476,45	7,99
BRS Ourominas	7,82	3,77	55,13	16,43	12,45	12,6	278,63	12,54
BRS Sinuelo CL	7,89	2,89	70,44	26,54	11,98	14,59	350,51	10,88
BRS Atalanta	8,59	4,54	66,98	17,93	13,54	16,91	385,20	11,33
BRS Sertaneja	6,20	2,59	82,03	15,90	8,47	13,25	441,00	5,43
BRS Aroma	5,45	3,37	103,9	10,42	8,93	13,39	427,44	5,97
BRS Formoso	7,93	2,65	43,51	24,39	8,51	14,08	426,98	5,16
BRS Primavera	4,76	2,22	81,13	10,63	13	15,95	363,74	10,69
Média	7,57	3,17	73,42	20,76	11,02	15,24	396,37	8,26
F	13,01***	2*	5,87***	4,23***	15,28***	3,15**	2,07*	5,45***
DMS	1,19	1,43	32,89	10,56	1,4	2,9	100,29	2,96
CV(%)	11	32	31	35	9	13	18	25

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

Foram selecionadas as características MSPA, PA, Valor L e EU para classificar as cultivares de arroz quanto à eficiência em absorver e utilizar o P, e produzir MSPA (Tabela 3.3). No tratamento com baixo P as cultivares BRS Querência e BRS Tropical apresentaram as maiores produções de MSPA e EU (Tabela 3.3). A cultivar Serra Dourada apresentou o maior valor de PA e valor L, mas mostrou-se pouco eficiente na utilização do P no tratamento com baixo P (Tabela 3.3). Os menores valores de MSPA e EU no tratamento com baixo P foram das cultivares BRS Primavera, BRS Pepita e BRS Aroma. Ainda neste tratamento, houve significativa correlação entre MSPA e Ae (0,32, $P < 0.01$), entre MSPA e EU (0,68, $P < 0.001$), entre MSPA e valor L (-0,36, $P < 0.01$) e entre PA e valor L (0,52, $P < 0.001$) (Tabela 3.4).

Tabela 3.4 - Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis de matéria seca da parte aérea (MSPA), concentração de fósforo na planta (P), fósforo acumulado na parte aérea (PA), atividade específica (Ae), valor L (valor L) e eficiência de utilização de fósforo (EU) de 16 cultivares de arroz cultivadas sob duas condições de disponibilidade de fósforo em casa de vegetação, Valores acima da diagonal referem-se a avaliação no baixo fósforo e os valores abaixo referem-se ao alto fósforo

	MSPA	P	PA	Ae	Valor L	EU
MSPA	—	-0,46***	0,15 ^{ns}	0,32**	-0,36**	0,68***
P	-0,63***	—	0,77***	-0,71***	0,70***	-0,85***
PA	0,52***	0,29*	—	-0,58***	0,52***	-0,54***
Ae	0,29*	-0,66***	-0,38**	—	-0,89***	0,71***
Valor L	-0,27*	0,59***	0,33**	-0,95***	—	-0,63***
EUB	0,82***	-0,9***	-0,02 ^{ns}	0,61***	-0,53***	—

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

Tabela 3.5 - Análise de variância da matéria seca da parte aérea (MSPA), número de perfilhos por metro linear (perfilhos), concentração de fósforo na planta (P), fósforo acumulado na parte aérea (PA), eficiência de utilização de fósforo (EU), peso das raízes na profundidade de 0-10 cm e peso das raízes na profundidade de 10-20 cm de 8 cultivares de arroz em duas condições de disponibilidade de P em experimento de campo

Efeito	G,L	Quadrado Médio						
		MSPA	Perfilhos	P	PA	EUB	0-10 cm	10-20 cm
Bloco	3	146,99 ^{ns}	3765,23 ^{ns}	1,55 ^{ns}	134,28 ^{ns}	83,26**	0,51 ^{ns}	0,23 ^{ns}
Cultivar	7	635,00***	17146,5**	1,59 ^{ns}	7556,21***	34,6 ^{ns}	0,87 ^{ns}	0,14 ^{ns}
Dose de P (P)	1	599,51**	130,35 ^{ns}	0,01 ^{ns}	9136,01*	23,53 ^{ns}	1,01 ^{ns}	0,04 ^{ns}
C x P	7	598,61***	5924,93 ^{ns}	0,28 ^{ns}	8101,74***	54,94**	1,02 ^{ns}	0,22 ^{ns}
Erro	45	64,57	788,99	1,26	1376,11	16,78	0,54	0,23
CV %	25		34	29	30	44	20	28

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

No tratamento com alto P, foi observado significativo aumento da produção de MSPA para todas as cultivares testadas, assim como uma diminuição da variabilidade da expressão genética entre as cultivares (Tabela 3.3). As cultivares BRS Atalanta, BRS Querência, BRS Tropical e BRS Fronteira foram as mais responsivas a aplicação do P e também apresentaram altos valores de PA, valor L (Tabela 3.3). No tratamento com alto P, a MSPA correlacionou-se positiva e significativamente com a maioria das variáveis avaliadas, exceto com valor L, que apresentou correlação significativa negativa (-0,27, $P < 0.05$) (Tabela 3.4). A EU também correlacionou-se negativamente com o valor L (-0,53, $P < 0.001$).

Tabela 3.6 - Médias observadas de matéria seca da parte aérea (MSPA), número de perfilhos por metro linear (perfilhos), concentração de fósforo na planta (P), fósforo acumulado na parte aérea (PA), eficiência de utilização de fósforo (EU), peso das raízes na profundidade de 0-10 cm e peso das raízes na profundidade de 10-20 cm de 8 cultivares de arroz em duas condições de disponibilidade de P em campo

Cultivar	Baixo Fósforo						
	MSPA g	Perfilhos	P g kg ⁻¹	PA mg planta ⁻¹	EU mg planta ⁻¹	0-10 g	10-20, g
BRS Formoso	31,97	180,00	3,43	108,97	9,99	3,41	1,83
BRS Monarca	26,75	118,75	3,18	87,53	9,29	2,97	1,58
BRS Tropical	31,83	207,25	4,35	138,26	7,53	4,26	1,83
BRS Jaçanã	16,13	219,50	3,91	66,78	4,43	3,35	1,54
BRS Ourominas	25,44	301,50	4,23	108,02	6,20	4,17	1,78
BRS Serra Dourada	28,44	122,33	3,82	106,56	7,87	3,30	1,61
BRS Aroma	12,31	103,75	4,21	50,84	3,52	3,19	1,93
BRS Sertaneja	44,50	185,00	3,49	209,59	20,63	3,36	1,54
Média	29,47	179,76	3,82	109,56	9,49	3,50	1,70
F	14,82 ^{***}	3,03 [*]	0,38 ^{ns}	5,83 ^{**}	4,98 ^{**}	1,09 ^{ns}	0,43 ^{ns}
DMS	11,55	109,69	2,03	58,87	6,95	1,28	0,69
CV(%)	27	41	36	37	55	25	28
Cultivar	Alto Fósforo						
	MSPA g	Perfilhos	P g kg ⁻¹	PA mg planta ⁻¹	EU mg planta ⁻¹	0-10 g	10-20, g
BRS Formoso	31,54	244,67	3,31	98,81	10,54	3,73	1,64
BRS Monarca	36,85	142,25	3,54	131,06	10,71	3,76	2,01
BRS Tropical	48,28	199,00	4,56	208,63	11,79	3,49	1,09
BRS Jaçanã	37,41	206,50	4,25	160,77	8,92	3,79	1,58
BRS Ourominas	17,46	205,50	4,48	80,02	4,03	3,51	1,69
BRS Serra Dourada	39,81	130,50	3,52	140,20	11,30	3,19	1,67
BRS Aroma	37,63	178,50	3,51	131,78	10,87	3,96	2,04
BRS Sertaneja	35,77	154,00	3,26	116,46	10,99	4,61	1,48
Média	35,59	182,61	3,80	133,46	9,89	3,75	1,65
F	3,97 ^{**}	3,08 [*]	1,84 ^{ns}	6,36 ^{**}	1,66 ^{ns}	1,96 ^{ns}	1,61 ^{ns}
DMS	12,78	64,04	1,15	45,44	5,69	0,87	0,69
CV(%)	24	23	20	32	40	16	28

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

No tratamento com baixo P no experimento de casa de vegetação houve grande variabilidade entre as cultivares para EU. As cultivares BRS Querência, BRS Monarca e BRS Tropical foram as que apresentaram os maiores valores, enquanto as cultivares BRS Serra Dourada, BRS Pepita, BRS Aroma e BRS Primavera foram as que apresentaram os menores valores. Entretanto, as cultivares submetidas ao alto nível de P não apresentaram altos valores de EU, mostrando que quando o P está presente no solo em alta disponibilidade estas cultivares de arroz são pouco eficientes em utilizar o P absorvido, pois a média da EU no tratamento com alto P foi de 8,26 mg mg⁻¹ de P absorvido, enquanto que no baixo P as cultivares tiveram uma média de 20,76 mg mg⁻¹ de P (Tabela 3.3).

Tabela 3.7 - Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis de matéria seca da parte aérea (MSPA), número de perfilhos por metro linear (perfilhos), concentração de fósforo na planta (P), fósforo acumulado na parte aérea (PA), eficiência de utilização de fósforo (EU), peso das raízes na profundidade de 0-10 cm e peso das raízes na profundidade de 10-20 cm de 16 cultivares de arroz cultivadas sob duas condições de disponibilidade de fósforo em campo, Valores acima da diagonal referem-se a avaliação no baixo fósforo e os valores abaixo referem-se ao alto fósforo

	MSPA	Perfilho	P	PA	EU	0-10	10-20,
MSPA	—	0,17 ^{ns}	-0,16 ^{ns}	0,81 ^{***}	0,87 ^{***}	0,10 ^{ns}	-0,12 ^{ns}
Perfilho	0,19 ^{ns}	—	-0,15 ^{ns}	0,13 ^{ns}	0,13 ^{ns}	0,59 ^{**}	0,25 ^{ns}
P	-0,20 ^{ns}	-0,05 ^{ns}	—	0,32 ^{ns}	-0,45 ^{**}	-0,16 ^{ns}	0,08 ^{ns}
PA	0,76 ^{***}	0,09 ^{ns}	0,43 [*]	—	0,45 ^{**}	0,03 ^{ns}	0,00 ^{ns}
EU	0,87 ^{***}	0,28 ^{ns}	-0,58 ^{***}	0,37 [*]	—	0,10 ^{ns}	-0,18 ^{ns}
0-10	0,07 ^{ns}	0,14 ^{ns}	-0,19 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	0,13 ^{ns}	—	0,37 [*]
10-20,	-0,05 ^{ns}	0,04 ^{ns}	-0,12 ^{ns}	-0,14 ^{ns}	0,03 ^{ns}	0,11 ^{ns}	—

^{*}, ^{**}, ^{***} significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

As cultivares foram agrupadas através de uma representação gráfica no plano cartesiano. No eixo das abscissas encontra-se a EU e no eixo das ordenadas a produção de MSPA no tratamento com baixo P. Os eixos tiveram como ponto de origem a média da EU e MSPA para todas as cultivares (Figura 3.2). A classificação dos grupos foram (i) eficiente e responsivo (ER), com grande produção de MSPA sob baixo P e resposta positiva a fertilização fosfatada; (ii) não eficiente e responsivo (NER), com baixa produção de MSPA sob baixo P e resposta positiva a fertilização fosfatada; (iii) eficiente e não responsivo (ENR), com alta produção de MSPA sob baixo P, mas sem resposta a fertilização fosfatada; (iv) não eficiente e não responsivo (NENR), com baixa produção de MSPA sob baixo P e não responsivo a fertilização fosfatada (Figura 3.2).

A cultivar BRS Monarca foi classificada como não eficiente e responsiva à aplicação de P. As cultivares BRS Taim, BRS Atalanta e BRS Ourominas foram classificadas como eficiente e não responsivas à aplicação de P. As demais cultivares foram classificadas como eficientes e responsivas (BRS Tropical, BRS Querência, BRS Fronteira, BRS Pepita, BRS Jaçanã, Sinuelo CL e BRS Formoso) e não eficientes e não responsivas (BRS Serra Dourada, BRS Pampa, BRS Sertaneja, BRS Aroma e BRS Primavera) (Figura 3.2A).

Figura 3.2 – Classificação das cultivares de arroz baseado na matéria seca da parte aérea no baixo P e eficiência de utilização de P em casa de vegetação (A) e campo (B). Os quadrantes são: Não eficiente e responsiva (NER), Eficiente e responsiva (ER), Não eficiente e não responsiva (NENR) e Eficiente e não responsiva (ENR). Cultivares: BRS Querência (1); BRS Serra Dourada (2); BRS Tropical (3); BRS Fronteira (4); BRS Pampa (5); BRS Monarca (6); BRS Pepita (7); BRS Taim (8); BRS Jaçanã (9); BRS Ourominas (10); Sinuelo CL (11); BRS Atalanta (12); BRS Sertaneja (13); BRS Aroma (14); BRS Formoso (15) e BRS Primavera (16)

No experimento de campo houve significativa interação dos efeitos cultivar x dose de P ($P < 0.01$) para as variáveis MSPA, PA e EU (Tabela 3.5). O efeito cultivar foi significativo ($P < 0.01$) para MSPA, número de perfilho e PA, confirmando a presença de variabilidade da expressão genética entre as cultivares de arroz. O efeito dose influenciou significativamente as variáveis MSPA e PA (Tabela 3.5).

No tratamento com baixo P, as variáveis MSPA, PA e EU foram utilizadas para classificar as cultivares de arroz quando à eficiências na utilização do P (Tabela 3.6 e 3.7). Houve significativa e forte correlação entre MSPA e PA (0.81, $P < 0.001$), entre MSPA e EU (0.87, $P < 0.001$) e entre PA e EU, embora o coeficiente de correção tenha se apresentado baixo (0.45, $P < 0.01$) (Tabela 3.7).

As cultivares BRS Sertaneja, BRS Formoso e BRS Tropical foram as que apresentaram as maiores produções de MSPA, PA e EU no tratamento com baixo P, enquanto as cultivares BRS Aroma e BRS Jaçana foram as que apresentaram os menores valores de MSPA, PA e EU (Tabela 3.6). Houve diferença significativa entre as cultivares para o número de perfilhos no tratamento com baixo P, sendo que as cultivares BRS Jaçanã e BRS Ourominas foram as que apresentaram maiores valores, enquanto que a BRS Aroma, BRS Monarca e BRS Serra Dourada apresentaram os menores números de perfilhos (Tabela 3.6).

No tratamento com alto P, as cultivares BRS Tropical e BRS Serra Dourada apresentaram as maiores produções de MSPA e os maiores valores de EU comparado as demais cultivares (Tabela 3.6), enquanto que as cultivares BRS Tropical e BRS Jaçanã apresentaram os maiores valores de PA (Tabela 3.6). Houve significativa diferença entre as

cultivares para o número de perfilhos, sendo que a BRS Formoso apresentou maior valor e as cultivares BRS Monarca e BRS Serra Dourada tiveram menores produções de perfilhos (Tabela 3.6).

Não houve diferença significativa para o peso das raízes nas camadas 0-10 e 10-20 cm entre as cultivares de arroz nos dois tratamentos de P (Tabela 3.6). Em geral, todas as cultivares apresentaram maior concentração de raiz na camada 0-10 cm. No tratamento com baixo P as cultivares tiveram uma média de 3,50 e 1,70 g de raízes para as camadas 0-10 e 10-20 cm, respectivamente, enquanto que no alto P as médias foram de 3,75 e 1,65 g de raízes.

A classificação das cultivares de arroz baseado na MSPA e EU no tratamento com baixo P do experimento de campo pode ser observada na Figura 3.2B. As cultivares BRS Monarca e BRS Ourominas foram eficientes na utilização de P e responsivas a aplicação do fertilizante fosfatado. A cultivar BRS Sertaneja foi classificada como eficiente, porém não foi responsiva a aplicação de P. As demais cultivares foram não eficiente e responsivas (BRS Tropical e BRS Jaçanã), e não eficientes e não responsivas (BRS Aroma, BRS Formoso e BRS Serra Dourada).

As cultivares BRS Aroma e BRS Serra Dourada foram as únicas que apresentaram a mesma distribuição dentro dos quadrantes, não eficiente e não responsiva. As demais cultivares utilizadas no experimento de campo apresentaram distribuição diferenciada nos quadrantes comparada com a distribuição do experimento de casa de vegetação (Figura 3.2).

4.4 Discussão

Existe variação genética para eficiência de absorção e utilização de P entre as cultivares de arroz testadas em ambos os estudos, de casa de vegetação e no campo (Tabela 3.2, 3.5), confirmando a hipótese de que é possível classificar as cultivares de arroz quanto a eficiência de absorção e utilização de P. Embora houve redução da maioria das variáveis avaliadas para todas as cultivares no tratamento com baixo P comparado com o alto P, uma significativa variação genotípica entre as cultivares de arroz foi observada no baixo P (Tabela 3.3, 3.6). Os resultados dos dois experimentos mostram que a variabilidade da expressão genética em cultivares de arroz para eficiência de absorção e utilização de P no baixo P foi suficientemente grande, com potencial para ser utilizadas em programas de melhoramento genético de arroz (AHMAD et al., 2014). Com base na classificação dos quadrantes para o experimento de campo (Figura 3.2B), os resultados sugerem que as cultivares BRS Ourominas, BRS Sertaneja e BRS Monarca exibiram maior capacidade de adaptação ao baixo P.

As condições básicas que devem ser consideradas na seleção de cultivares para serem usadas em estudos de eficiência nutricional foram definidas por Gourley et al. (1993), que propôs um conceito para identificar e distinguir “cultivares superiores” de “cultivares eficientes”, baseado na ideia de que altas produções são resultados de superior atividade metabólica, independentemente da disponibilidade de P no solo. Deste modo, uma “cultivar superior” poderia ser identificado no lugar de uma cultivar eficiente.

Para diferenciar materiais eficientes e não eficientes de um grupo de cultivares, usa-se o conceito de que no ambiente com alta disponibilidade de P as cultivares devem apresentar pouca variação de produção de MSPA ou grãos entre elas, no entanto quando submetidas a ambientes com baixa disponibilidade de P, elas devem apresentar variabilidade da expressão genética entre elas para produção, destacando a potencialidade de algumas cultivares de se adaptar melhor ao stress causado pelo baixo teor de P no solo. No presente estudo pode-se observar que houve essa diferenciação para algumas cultivares no alto e baixo P (Tabela 3.3 e 3.5), resultados semelhantes também foram observados em genótipos de milho cultivados em baixa e alta disponibilidade de P (PARENTONI et al., 2010).

A eficiência de utilização do P das cultivares de arroz foi maior no tratamento com baixo P do que no alto P, mostrando que em condições de stress, as plantas de uma mesma espécie de planta diferem entre si quanto à habilidade de absorver e utilizar o P (LYNCH, 2014). Plantas que são submetidas à baixa disponibilidade de P podem adaptar-se fisiologicamente e morfolologicamente, afim de permitir o uso mais eficiente da baixa oferta de P presente no solo (SHUJIE; YUNFA, 2011). O mesmo processo ocorre para adaptação a outros estresses edáficos, que se dá através de mecanismos de adaptação, que podem se iniciados ainda na seleção natural da espécie (MICKELBART et al., 2015).

O presente estudo revelou uma redução geral no rendimento de MSPA, PA e valor L no tratamento com baixo P quando comparado com o alto P. Resultados semelhantes foram relatados para outras culturas quando submetidas à baixa disponibilidade de P no solo: feijão (BEEBE et al., 2007, MIGUEL et al., 2013; SILVA et al., 2014), milho (FERNANDES; MURAOKA, 2002; BAYUELO-JIMÉNEZ et al., 2011; ZHAN; LYNCH, 2014), cana-de-açúcar (SILVEIRA et al., 2014), sorgo (GEMENET et al., 2015), soja (SHUJIE; YUNFA, 2011) e culturas de cobertura (FAGERIA et al., 2014). A redução média de MSPA (50%) entre alto e baixo P no experimento de casa de vegetação foi considerado adequado para um estudo de eficiência nutricional de P.

Um dos pré-requisitos para a seleção de cultivares submetidas ao estresse mineral é de que o meio de crescimento deve ser deficiente ou tóxico no nutriente em estudo (FAGERIA;

WRIGHT; BALIGAR, 1988). O efeito significativo de interação entre cultivar x dose de P para Ae e valor L no experimento de casa de vegetação, e para MSPA, PA, EU nos dois experimentos indicam que houve variação entre as cultivares e que a seleção de materiais com melhor adaptação à baixa disponibilidade de P é possível (GEMENET et al., 2015). Essa interação possivelmente ocorreu devido ao potencial genético de algumas cultivares que permitiu um maior rendimento produtivo no tratamento com baixo P, isso demonstra que essas cultivares tiveram maior potencialidade de suportar a baixa disponibilidade de P no solo (ARAUS et al., 2008).

No experimento de casa de vegetação, a EU no baixo P foi maior do que a EU no alto P para todas as cultivares de arroz. No baixo P também houve uma maior variabilidade da expressão genética para a maioria das variáveis avaliadas entre as cultivares do que no alto P. Essas diferenças nos resultados podem ser atribuídas a variação na expressão genética de cada cultivar sob o ambiente de estresse causado pela baixa disponibilidade de P (WISSUWA; AE, 2001; OZTURK et al., 2005; LAISER et al., 2014), e que não pode ser expressado no ambiente com alta disponibilidade de P. Gemenet et al. (2015) não observaram grande variabilidade da expressão genética entre 180 híbridos de milho testados em dois ambientes de P no oeste africano, possivelmente porque os híbridos eram originados do mesmo cruzamento, sendo assim não houve variabilidade da expressão genética suficiente para que os híbridos de milho pudessem responder de forma diferente a baixa disponibilidade de P no solo.

No experimento de campo houve uma baixa variação da MSPA entre os tratamentos com baixo e alto P, com uma média de 17,19%, sendo que as cultivares Ourominas e BRS Sertaneja apresentaram maior produção de MSPA no baixo P do que no alto P. Também houve baixa variabilidade para PA e EU, com uma média de 18 e 4%, respectivamente. Esses resultados demonstram que os tratamentos no experimento de campo não foram diferentes o suficientes para que ocorresse uma maior variabilidade entre as cultivares, provavelmente porque o baixo P não foi suficientemente baixo ao ponto de causar deficiência em todas as cultivares de arroz, tais como Ourominas e BRS Sertaneja. Isto portanto poderia explicar a larga diferença em resposta ao baixo e alto P observado entre os experimentos de casa de vegetação e campo.

O PA e a EU são variáveis dependentes da disponibilidade de P no solo (ROSE; WISSUWA, 2012; MICKELBART et al., 2015). Além disso, a eficiência de absorção e utilização desempenham papel fundamental na determinação da produção final de uma cultura. Sendo assim os resultados encontrados nesse estudo demonstraram que as cultivares

de arroz apresentaram diferenças entre si quanto à capacidade de absorver e utilizar o P proveniente solo (baixo P) ou solo+fertilizantes (alto P). A diferença significativa entre as cultivares para Ae e valor L demonstrou de forma mais evidente essa variabilidade da expressão genética, uma vez que cultivares que apresentam baixa Ae e alto valor L são consideradas eficientes em absorver P (HOCKING et al., 1997).

O valor L é uma medida usada para quantificar o P disponível no solo para as plantas, e pode determinar a capacidade de absorção de uma planta, ou seja, quanto mais alto for o valor L significa que a cultivar possui maior eficiência em absorver P do solo (HOCKING et al., 1997; FERNANDES; MURAOKA, 2006). O elevado valor L de algumas cultivares avaliadas nesse estudo indica que elas possuem a capacidade de acessar uma fração de P no solo pouco disponível para as demais cultivares. Essas cultivares apresentaram essa maior habilidade de absorver o P pouco disponível em função de características morfológicas, tais como simbioses com micorrizas, modificações na rizosfera, proliferação e alongamento de pêlos radiculares, secreção de fosfatase ácida e modificações da arquitetura radicular que as permitiram a adaptação ao solo com baixo P (LYNCH, 2011).

A variabilidade na produção de MSPA e PA entre as cultivares de arroz nesse estudo confirma que estas são duas importantes variáveis da planta para a classificação de cultivares em estágios iniciais, e são consideradas parâmetros chave em muitas relações alométricas do crescimento da planta (AKHTAR et al., 2008). A produtividade de algumas culturas agrícolas aumentaram consideravelmente nas últimas décadas devido a ganhos genéticos obtidos através de programas de melhoramento. A produtividade de grãos, fibras, pastagem e biocombustíveis são simples frações da produção de matéria seca durante os estágios de crescimento da planta (ARAUS et al., 2008).

O ganho genético não está associado a ganho em heterose, mas sim a uma maior tolerância ao stress, quando se tem interação genótipo x ambiente, porque quando se aplica um stress a planta diminui-se a herdabilidade. Em geral, a diferença genotípica dentro de uma mesma espécie de planta tende a se expressar mais sob condições adversas do ambiente, tal como baixa disponibilidade de P do que em ambientes com alta fertilidade, facilitando assim na hora da seleção de materiais mais eficientes (FAGERIA; BALIGAR, 1997; SILVEIRA et al., 2014).

Devido à necessidade de identificar novos materiais genéticos que sejam eficientes na absorção e utilização de P, alguns trabalhos têm demonstrado que os atuais programas de melhoramento genético precisam ser revistos quanto à forma de seleção. A maioria dos programas primeiramente testam os híbridos em condições ideais de cultivo, porém, se o

objetivo é selecionar mais cultivares eficientes, os programas deveriam testa-los contrastantes quanto aos níveis de nutriente, água, luz etc. (HAMMOND et al., 2009; SILVEIRA et al., 2014; LYNCH et al., 2014).

A variação genética significativa para produção de MSPA em condições de baixa disponibilidade de P no solo é pré-requisito para qualquer programa de melhoramento que esteja visando à adaptação de materiais ao baixo P. Os resultados desse trabalho sugerem que a disponibilidade de P no solo influenciou diferentemente o desempenho das cultivares de arroz avaliadas, e que essa resposta diferenciada entre as cultivares pode ser utilizada para seleção de materiais mais eficientes em se adaptarem a solos com baixa disponibilidade de P.

Melhorar a eficiência de uso de P é uma prioridade para aumentar a produção de alimentos nos países subdesenvolvidos, enquanto reduz o impacto ambiental causado pelo excesso de uso de fertilizantes fosfatados nos países desenvolvidos (ARAUS et al., 2008; RAMAEKERS et al., 2010).

4.5 Conclusão

Há variabilidade da expressão genética entre as cultivares de arroz para eficiência de absorção e utilização de P. As cultivares BRS Monarca e BRS Ourominas foram classificadas como as mais eficientes e responsivas ao P. A MSPA, PA, valor L e EU foram os melhores parâmetros para a classificação das cultivares em condições de baixa e alta disponibilidade de P no solo.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro (2011/18628-0), pela bolsa de estudo no país (2011/09039-1), e bolsa de sanduíche (2013/20128-1), concedidas ao primeiro autor.

REFERÊNCIAS

AHMAD, M.M.; KAUL, H.; VOLLMANN, J.; EITZINGER, J.; WENZEL, W. Developing phosphorus-efficient crop varieties—An interdisciplinary research framework. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 162, n. 1, p. 87-98, 2014.

ARAUS, J.L.; SLAFER, G.A.; ROYO, C.; DOLORES, S.M. Breeding for Yield Potential and Stress Adaptation in Cereals. **Critical Reviews in Plant Science**, Philadelphia, v. 27, n. 2, p. 377-412, 2008.

BAYUELO-JIMÉNEZ, J.S.; OCHOA-CADAVID, I. Phosphorus acquisition and internal utilization efficiency among maize landraces from the central Mexican highlands. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 156, p. 123-134, 2014.

BEEBE, S.E.; RAO, I.M. ; CAJIAO, C. ; GRAJALES, M. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 4, p. 582-592, 2007.

CAMARGO, O.A.; MONIZ, A.C.; JORGE, J.A.; VALADARES, J.M.A.S. **Métodos de análise química, mineralógica e física de solos do Instituto Agronômico de Campinas**. Campinas: Instituto Agronômico de Campinas, 1986. 94p. (Boletim Técnico, 106).

CANTRELL, R.P.; REEVES, T.G. The Cereal of the World's Poor Takes Center Stage. **Science**, Whashington DC, v. 296, n. 5565, p. 53, 2002.

CORDELL, D.; DRANGERT, J.O.; WHITE, S. The story of phosphorus: global food security and food for thought. **Global Environmental Change**, Oxford, v.19, n. 2, p. 292-305, 2009.

EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Brasília, DF: EMBRAPA, 2013. 353p.

FAGERIA, N.K.; WRIGHT, R.J.; BALIGAR, V.C. Rice cultivar evaluation for phosphorus use efficiency. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 111, n. 1, p. 105-109, 1988.

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

FAGERIA, N.K.; BAETA, A.B.; HEINEMANN, A.B. Lowland rice genotypes evaluation for phosphorus use efficiency in tropical lowland. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v. 34, n. 8, p. 1087-1095, 2011.

FAGERIA, N.K.; GHEYI, H.R.; CARVALHO, M.C.S.; MOREIRA, A. Root Growth, Nutrient Uptake and Use Efficiency by Roots of Tropical Legume Cover Crops as Influenced by Phosphorus Fertilization. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**. Philadelphia, v. 45, n. 19, p. 555-569, 2014.

FERNANDES, C.; MURAOKA, T. Phosphorus absorption by of corn hybrids grown in savana soils. **Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 59, n. 4, p. 781-787, 2002.

GEMENET, D.C.; HASH, C.T.; SANOGO, M.D.; SY, O.; ZANGRE, R.G.; LEISER, W.L.; HAUSSMANN, B.I.G. Phosphorus uptake and utilization efficiency in West African pearl millet inbred lines. **Field crops research**. Amsterdam, v. 171, n. 1, p. 54-66, 2015.

GOURLEY, C.J.P.; ALLAN, D.L.; RUSSELLE, M.P. Defining phosphorus efficiency in plants. **Plant Soil**, Dordrech, v. 155, n. 2, p. 289-292, 1993.

HAMMOND, J.P.; BROADLEY, M.R.; WHITE, P.J.; KING, G.J.; BOWEN, H.C.; HAYDEN, R.M.; 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, n. 7, p. 1953–1968, 2009.

HAVLIN, J.L.; TISDALE, S.L.; NELSON, W.L. **Soil fertility and fertilizers: an introduction to nutrient management**. 7th. ed. New Jersey: Pearson Prentice Hall, 2005. 515p.

HEDLEY, M.J.; KIRK, G.J.R.; SANTOS, M.B. Phosphorus efficiency and the forms of soil phosphorus utilized by upland rice cultivars. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 158, n. 1, p. 53-62, 1994.

HOCKING, P.J.; KEERTHISINGHE, G.; SMITH, F.W.; RANDALL, P.J. Comparison of the ability of different crop species to access poorly-available soil phosphorus. In: ANDO, T. (Ed.). **Journal of Plant Nutrition - for sustainable food production and environment**. London: Kluwer Academic Publishers, 1997. p.305-308.

LEISER, W.L.; RATTUNDE, F.W.; WELTZIEN, E.; HAUSSMAN, B.I.G. Phosphorus uptake and use efficiency of diverse West and Central African sorghum genotypes under field conditions in Mali. **Plant Soil**, Dordrech, v. 377, n. 3, p. 383-394, 2014.

LARSEN, S. The use of ^{32}P in studies of the uptake of phosphorus by plants. **Plant and Soil**. Dordrecht, v.4, n. 1, p.1-10, 1952.

LÓPEZ-ARREDONDO D.L.; LEYVA-GONZÁLEZ, M.A.; GONZÁLEZ-MORALES, S.I.; LÓPEZ-BUCIO, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate Nutrition: Improving Low-Phosphate Tolerance in Crops. **Annual Review of Plant Biology**, Oxford, v. 65, n. 2, p. 95–123, 2014.

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

LYNCH, J.P. Root Phenotypes for Enhanced Soil Exploration and Phosphorus Acquisition: Tools for Future Crops. **Plant Physiology**, Rockville, v. 156, n. 5, p. 1041-1049, 2011.

LYNCH, J.P. Root phenotypes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. **Plant, Cell and Environment**, Hoboken, v. ?, n.?, p. 1-10, 2014.

KANNO, T.; MACEDO, M.C.; EUCLIDES, V.P.B.; BONO, J.A.; SANTOS JÚNIOR, J.D.G.; ROCHA, M.C.; BERETA, L.G.R. Root biomass of five tropical grass pasture under continuous grazing in Brazilian savannas. **Grassland Science**, Hoboken, v. 45, n. 1, p. 9-14, 1999.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. 2.ed. Piracicaba: POTAFOS, 1997. 319p.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 3.ed. London: London Academic Press, 2012. 651p.

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**, Oxford, v.112, n. 6, p. 973-982, 2013.

OZTURK, L.; EKER, S.; TORUN, B.; CAKMAK, I. Variation in phosphorus efficiency among 73 bread and durum wheat cultivars grown in a phosphorus-deficient calcareous soil. **Plant and Soil**. Dordrecht, v.269, n. 2, p.69-80, 2005.

PARENTONI, S.N.; SOUZA JÚNIOR, C.L. de; ALVES, V.M.C.; GAMA, E.E.G.; COELHO, A.M.; OLIVEIRA, A.C. de; GUIMARÃES, C.T.; VASCONCELOS, M.J.V. de; PACHECO, C.A.P.; MEIRELLES, W.F.; MAGALHÃES, J.V. de; GUIMARÃES, L.J.M.; SILVA, A.R. da; MENDES, F.F.; SCHAFFERT, R.E. Inheritance and breeding strategies for phosphorus efficiency in tropical maize (*Zea mays* L.). **Maydica**, Bergamo, v. 55, n. 1, p. 1–15, 2010.

RAIJ, B. VAN.; ANDRADE, J.C.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A. **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais**. Campinas: Instituto Agrônômico, 2001. 285p.

RAMAEKERS, L.; REMANS, R.; RAO, I.M.; BLAIR, M.W.; VANDERLEYDEN, J. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.117, n. 3, p.169- 176, 2010.

ROSE, T.J.; WISSUWA, M. Rethinking Internal Phosphorus Utilization Efficiency: A New Approach Is Needed to Improve PUE in Grain Crops. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 116, n. 1, p. 185-217, 2012.

SAS INSTITUTE, **SAS user's guide: statistics**. Versão 8.2 Cary: SAS Institute, 2001.
SIDDIQI, M.Y.; GLASS, A.D.M. Utilization index: A modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v. 4, n. 1, p. 289-302, 1981.

SILVA, D.A.; ESTEVES, J.A.F.; MESSIAS, U.; TEIXEIRA, A.; GONÇALVES, J.G.R.; CHIORATO, A.F.; CARBONELL, S.A.M. Efficiency in the use of phosphorus by common bean genotypes. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 71, n. 3, p. 232-239, 2014.

SILVEIRA, G.; COSTA, P.M.A.; KIST, V.; ALMEIDA, C.F.; BAFFA, D.C.F.; BARBOSA, M.H. Genetic variation affecting agronomic traits in sugarcane in response to high and low phosphorus availability. **Agronomy Journal**, Madison, v. 106, n. 6, p. 2296-2304, 2014.

SHUIE, M.; YUNFA, Q. Effects of phosphorus concentration on adaptive mechanisms of high- and low-P efficiency soybean genotypes when grown in solution. **Plant Soil and Environment**, Prague, v. 57, n. 1, p. 61-66, 2011.

VOSE, P.B. **Introduction to nuclear techniques in agronomy plant biology**. London: Pergamon Press, 1980. 391p.

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

WISSUWA, M.; AE, N. Genotypic variation for tolerance to phosphorus deficiency in rice and the potential for its exploitation in rice improvement. **Plant Breeding**, Hoboken, v. 120, n. 1, p. 43–48, 2001.

ZHAN, A.; LYNCH, J. Reduced frequency of lateral root branching improves N capture from low-N soils in maize. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, 2015, In press.

5 APROVEITAMENTO DO FÓSFORO DISPONÍVEL EM DIFERENTES PROFUNDIDADES DO SOLO PELAS PLANTAS DE ARROZ E FEIJÃO

Resumo

O feijão e o arroz são, respectivamente, a leguminosa e o cereal de maior importância na alimentação humana, fornecendo nutrientes essenciais para milhões de pessoas ao redor do mundo, inclusive no Brasil. No entanto, a produção dessas culturas pode ser limitada pela baixa heterogeneidade da distribuição do P no perfil do solo. As raízes possuem plasticidade morfológica para se adaptar a heterogeneidade de distribuição dos nutrientes no perfil do solo. O objetivo desse estudo foi avaliar a absorção do P de diferentes profundidades do solo por essas culturas (duas cultivares de cada) através da dupla marcação radioisotópica do P (^{32}P e ^{33}P) em solos com baixa (10 mg kg^{-1}) ou alta (100 mg kg^{-1}) disponibilidade desse nutriente. Foram realizadas marcações com ^{32}P e ^{33}P em diferentes camadas de solo em cilindros de plásticos PVC de 40 cm de altura e 25 cm de diâmetro. Houve diferença significativa entre as cultivares de arroz e feijão quando desenvolvidas nas condições de baixa de alta disponibilidade de P no solo. As duas cultivares de arroz não diferiram entre si quanto à capacidade de absorver o P de diferentes profundidades do solo. A cultivar de feijão Embaixador foi a mais responsiva no alto P e mais eficiente no uso de P no baixo P, absorvendo maior quantidade do P das camadas superiores dos vasos. Os resultados obtidos para feijão confirmam a hipótese de que cultivares contrastantes quanto a eficiência de uso de P respondem diferentemente a sua baixa disponibilidade, absorvendo mais da camada superior.

Palavras-chave: Eficiência de uso de fósforo; Aproveitamento de fósforo; ^{32}P e ^{33}P ; capacidade de absorção de P

Abstract

Beans and rice are, respectively, the most important legume and cereal crops in human nutrition by providing essential nutrients for millions of people around the world, including Brazil. However, the production of these crops may be limited by the low heterogeneity of the P distribution in the soil profile. Roots have morphological plasticity for adapting to the heterogeneous distribution of nutrients throughout the soil profile. The aim of this study was to evaluate the uptake of P by rice and bean cultivars from different soil depth by double radioisotope labeling (^{32}P and ^{33}P) of soils with low-P (10 mg kg^{-1}) or high-P availability (100 mg kg^{-1}). Labeling was performed with ^{32}P and ^{33}P in different layers of soil in PVC plastic cylinder of 40 cm height and 25 cm of diameter. There were significant differences among of rice and bean cultivars when grown in both soil P availability conditions. The two rice cultivars did not differ in their ability to absorb P from different soil depths. The bean cultivar Embaixador was the most responsive for P at high-P and most P-efficient at low-P. This cultivar also absorbed more P from the soil top layers. The bean results showed in this study confirmed the hypothesis that P-use efficient plants take up more P from topsoil.

Keywords: Phosphorus efficiency; Phosphorus recovery; ^{32}P e ^{33}P ; Ability for P absorption

5.1 Introdução

A baixa disponibilidade de fósforo (P) no solo é uma das principais restrições ao crescimento das plantas em ecossistemas terrestres (VANCE et al., 2003), principalmente nos países pobres da América Latina, África e Ásia, onde a baixa disponibilidade de P no solo limita a produção agrícola, e portanto, constituindo uma ameaça à segurança alimentar e desenvolvimento econômico desses países, especialmente porque os pequenos produtores possuem limitado acesso aos fertilizantes fosfatados (IPCC, 2014; LYNCH, 2014). Por outro lado, em países desenvolvidos, a intensiva fertilização fosfatada sustenta altas produtividades, mas pode causar poluição dos corpos aquáticos. Sendo um componente importante da eutrofização principalmente de águas superficiais. Aliado a isso, os adubos fosfatados estão projetados a se tornarem um insumo cada vez mais caro, devido a redução das reservas de P (CORDELL et al., 2009).

O arroz (*Oryza sativa* L.) e feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) são culturas que desempenham papel estratégico no âmbito econômico e social do Brasil (SILVA et al., 2014; FAGERIA et al., 2011). O cultivo dessas culturas é, sem dúvida, as atividades agrícolas que mais alimentam pessoas ao redor do mundo, e são cruciais para a segurança alimentar de países em desenvolvimento. Entretanto, a produtividade dessas culturas é severamente afetada pela baixa fertilidade do solo, especialmente a baixa disponibilidade de P. Sendo assim, é necessário o desenvolvimento de novas cultivares e sistemas de cultivos com maior tolerância aos estresses edáficos, maior resiliência, e menor aplicação de água, N e P (IPCC, 2014).

Uma alternativa para aumentar a produção agrícola é através do desenvolvimento de novas variedades mais eficientes na absorção e utilização dos nutrientes, principalmente o P, aliadas com boas práticas de manejo, permitindo com que as plantas sejam mais produtivas em solos com baixa disponibilidade de P (SCHRÖDER, et al., 2011; LÓPEZ-ARREDONDO et al., 2014; LYNCH, 2014). A adaptação genética e a plasticidade fenotípica contribuem para sobrevivência das plantas a extremos nos seu ambiente abiótico (TAIZ; ZEIGER, 2013). Neste contexto, o entendimento de como as plantas “percebem” e “respondem” à baixa disponibilidade de P no solo poderá auxiliar na seleção e no melhoramento genético para a obtenção de novas cultivares visando aumentar a produção de grãos e redução do uso de fertilizantes não renováveis.

A disponibilidade de P no solo regula uma variedade de características fisiológicas da planta, incluindo desenvolvimento da parte aérea, expansão foliar, uso de água e nutrientes, fenologia reprodutiva e o desenvolvimento radicular (LYONS et al., 2008). Em resposta a baixa disponibilidade de P no solo, algumas plantas sofrem drásticas mudanças morfológicas

na arquitetura do seu sistema radicular, a fim de aumentar a área de superfície de absorção (GAXIOLA, et al., 2011).

A distribuição de P na maioria dos solos não é homogênea, sendo geralmente maior na superfície (0 – 10 cm) do que na subsuperfície (10 – 40 cm) (HAVLIN et al., 2005). Isso ocorre principalmente devido à baixa mobilidade desse nutriente, o qual tem seu mecanismo de transporte regulado pela difusão, à alta fixação de P a óxidos de alumínio e ferro nos solos intemperizados, a localização de aplicação dos fertilizantes fosfatos solúveis na superfície do solo, o acúmulo de restos vegetais, maior atividade de microrganismos e maior conteúdo de matéria orgânica (BRADY; WEIL, 2008). Portanto, a maior concentração de raízes na camada superficial do solo pode ser considerada uma adaptação por parte da planta para melhorar a eficiência de absorção do P de solos com heterogeneidade de distribuição do P ao longo do perfil (LYNCH; BROWN, 2001).

O crescimento radicular é fundamental para otimizar a eficiência de absorção e uso de P em plantas (LYNCH, 1995). As raízes exibem uma variedade de adaptações à baixa disponibilidade de P no solo, incluindo simbioses com micorrizas, modificações na rizosfera principalmente em função da secreção de fosfatase ácida, proliferação e alongamento de pelos radiculares, e modificações da arquitetura radicular.

A arquitetura do sistema radicular é uma característica agregada resultante da orientação, alongamento, ramificação e persistência de distintas classes de raízes, e pode ser especialmente importante para plantas cultivadas em solos com baixa disponibilidade de P, já que a absorção de P é muito dependente das zonas e tempos de exploração do solo através das raízes (BARBER, 1995).

Portanto, o objetivo desse trabalho foi testar a hipótese que a disponibilidade de P no solo interfere na capacidade da planta absorver P de diferentes profundidades do solo. Cultivares de arroz e feijão, contrastantes quanto a eficiência no uso de P, foram usadas para determinar se essa diferenciação é importante para a eficiência de absorção e utilização do P.

5.2 Material e métodos

5.2.1 Solo

Foram realizados dois experimentos com cultivares de arroz e feijão, identificados como experimento I (Arroz) e experimento II (Feijão). Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação no Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade São Paulo em Piracicaba, SP em vasos de PVC de 40 cm de altura e 25 cm de diâmetro, preenchidos com 20 kg de solo classificado como Latossolo Vermelho Amarelo distrófico (EMBRAPA, 2013),

coletado na camada 0-20 cm na estação experimental da ESALQ/USP, Piracicaba – SP (22°42'50.9"S, 47°37'26.6"W, 528 m de altitude).

As características químicas do solo foram: pH (CaCl₂) 4,0; P 5,0 mg dm⁻³ (resina); matéria orgânica 27 g dm⁻³; S 12 mg dm⁻³; K, Ca, Mg, Al e Al + H 0,5, 10,0, 4,0, 4,0 e 64 mmol_c dm⁻³, respectivamente, e Cu, Fe, Zn, Mn e B 0,8, 101,0, 2,3, 2,9 e 0,7 mg dm⁻³, respectivamente. As características físicas foram: argila, silte e areia 210, 20 e 770 g kg⁻¹, respectivamente. Foi aplicado calcário (27,50% CaO e 18,5% MgO, poder reativo de neutralização total 90%) para elevar a saturação por base a 50% para o experimento de arroz e 70% para o de feijão de acordo com recomendação para o Estado de São Paulo (RAIJ et al., 1996).

5.2.2 Delineamento experimental

Os experimentos foram conduzidos em delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições em um esquema fatorial 2 x 2 x 3. Os fatores foram dois níveis de P: 10 mg kg⁻¹ (baixo P) e 100 mg kg⁻¹ (alto P), duas cultivares por cultura (eficiente e não eficiente em absorver e utilizar o P) e três disposições das camadas de solo marcadas com os radioisótopos ³²P e ³³P. No experimento I (Arroz), as cultivares foram BRS Ourominas (Eficiente) e BRS Sertaneja (Ineficiente) e, para o experimento II, as cultivares de feijão foram BRS Embaixador (Eficiente) e BRS Estilo (Ineficiente). As cultivares foram escolhidas a partir dos resultados obtidos de experimentos conduzido previamente. Todas as cultivares utilizadas foram desenvolvidas pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) e são comercializadas no Brasil.

5.2.3 Marcações com ³²P e ³³P

As camadas de solo marcadas com os radioisótopos do P, foram dispostas em diferentes profundidades, de acordo com a descrição: Tratamento i - camada superficial de 5 cm de solo marcado com ³²P (2,5 kg), camada seguinte de 5 cm de solo marcado com ³³P (2,5 kg) e 30 cm de solo restante sem marcação (15 kg); Tratamento ii - camada superficial de 10 cm de solo sem marcação (5,0 kg), camada de 10 cm de solo marcado com ³²P (5,0 kg), camada de 10 cm de solo marcado com ³³P (5,0 kg), e os 10 cm de solo restantes sem marcação (5,0 kg); Tratamento iii - camada superficial de 20 cm de solo sem marcação (10,0 kg), camada seguinte de 10 cm de solo marcado com ³²P (5,0 kg), e a camada final de 10 cm de solo marcado com ³³P (5,0 kg). Para melhor ilustração, os tratamentos estão representados na Figura 1.

Foi utilizada a dupla marcação radioisotópica do solo com os radioisótopos ³²P e ³³P (Figura 1). Isso permitiu, por contagem simultânea na parte aérea das plantas, verificar de qual camada do solo a raiz absorveu o P. O ³²P é um radioisótopo do P que emite partículas β⁻

com alta energia (1,71 Mev), podendo ser detectado em cintilador líquido através do efeito Cerenkov diretamente no extrato da digestão. Já o ^{33}P emite partículas β^- com baixa energia (0,249 Mev), necessitando da adição de solução cintiladora no extrato vegetal para sua detecção no cintilador líquido e não é detectável por efeito Cerenkov. Graças a essas características distintas dos dois radioisótopos do P, torna-se possível saber de qual camada do solo o P está sendo absorvido pela raiz, e qual parte do sistema radicular está sendo mais eficiente em absorver P proveniente do solo ou solo + fertilizante.

Figura 5.1 – Camadas de solos com marcação dos radioisótopos (^{32}P e ^{33}P) diferenciada

Pesou-se a quantidade de solo correspondente a cada camada em sacos plásticos. Em laboratório, procedeu-se a marcação de uma porção de areia com o respectivo radioisótopo (^{32}P e ^{33}P) conforme a quantidade de solo de cada camada e os níveis de P no solo (10 mg e 100 mg kg^{-1} P) utilizando a fonte KH_2PO_4 .

A marcação de cada camada com o ^{32}P ou ^{33}P foi realizada através da aplicação da areia embebida com a solução do radioisótopo. Após a aplicação da areia, os sacos plásticos foram agitados a fim de obter completa homogeneização entre a areia marcada e o solo, e mantidos incubados por 10 dias para que ocorresse o equilíbrio isotópico entre o ^{32}P e ^{31}P e ^{33}P e ^{31}P . Após esse período, o solo de cada camada foi seco, destorreado, agitado e acondicionado no vaso em camadas diferentes conforme a disposição descrita na figura 1 para cada tratamento, ligeiramente compactado.

5.2.5 Adubação e Semeadura

Foi realizada uma adubação nitrogenada na quantidade de 10 mg kg^{-1} de N (ureia), essa dose foi parcelada em duas aplicações. Foi realizada adubação potássica somente nos vasos que receberam 10 mg kg^{-1} de P na forma de KH_2PO_4 para igualar a quantidade de K aplicada nos vasos que receberam 100 mg kg^{-1} de P, a fonte utilizada foi Cloreto de potássio. Não foi

realizada adubação com micronutrientes, pois o solo já apresentava teores adequados para ambas as culturas.

Foram semeadas cinco sementes por vaso a 2 cm de profundidade, e 5 dias após emergência (DAE) foi realizado o desbaste, mantendo-se somente uma planta por vaso. As plantas foram irrigadas diariamente com água deionizada mantendo a umidade do solo em aproximadamente 70% da capacidade máxima de retenção de água durante todo desenvolvimento do experimento.

5.2.6 Colheita e Análises

A parte aérea das plantas de arroz e feijão foi colhida aos 45 DAE, secas a 65° C por 72 horas, pesadas para determinação matéria seca da parte aérea (MSPA), moídas e submetidas à digestão nitro-perclórica. O P foi determinado por meio do método colorimétrico do metavanadato (MALAVOLTA et al., 1997). No extrato da digestão nitro-perclórica, as atividades do ^{32}P e ^{33}P foram determinadas em contador de cintilação líquida, sendo o ^{32}P através do efeito Cerenkov, e o ^{33}P por cintilação líquida (VOSE, 1980).

As atividades específicas (Ae) do ^{32}P e ^{33}P foram calculadas conforme equações descritas por Larsen (1952):

$$A_e = \frac{{}^{33}\text{P ou } {}^{32}\text{P}}{{}^{31}\text{P}} \quad (1)$$

Em que:

Ae = atividade específica do radioisótopo (DPM mg^{-1} P); ^{32}P ou ^{33}P = DPM; ^{31}P = fósforo acumulado na planta (mg planta^{-1}).

$$\% \text{ Pppf} = \frac{\text{Ae da planta}}{\text{Ae do fertilizante}} \times 100 \quad (2)$$

Em que:

% Pppf é a porcentagem de fósforo na planta proveniente do fertilizante aplicado; Ae da planta é a atividade específica do radioisótopo (^{32}P ou ^{33}P) na amostra de planta; Ae do fertilizante é a atividade específica do radioisótopo (^{32}P ou ^{33}P) presente no momento que o fertilizante foi aplicado.

5.2.7 Análise Estatística

Os dados foram submetidos a análise de variância (ANOVA), teste de comparações entre as médias (T-student) e análises de correlação de Pearson utilizando o pacote estatístico SAS® - “Statistical Analysis System”.

5.3 Resultados

5.3.1 Arroz

Houve significativa variação genotípica entre as duas cultivares de arroz avaliadas somente para a MSPA (Tabela 1). Enquanto que o efeito dose de P influenciou significativamente a maioria das características avaliadas, exceto Ae (^{33}P) (Tabela 1). O efeito tratamento (marcação isotópica das camadas de solo) foi significativo para a Ae (^{32}P), Ae (^{33}P), %Pppf (^{32}P) e %Pppf (^{33}P) das cultivares de arroz (Tabela 1). Pode-se observar que os efeitos foram independentes para a maioria das variáveis, não havendo interações significativas entre eles, exceto para as variáveis MSPA (C x P) e %Pppf (^{33}P) (C x P, C x T e P x T) (Tabela 1). Entretanto, optou-se por avaliar as duas cultivares para cada tratamento e para cada dose de P (Tabela 2).

Na dose com baixo P foi observado diferença significativa entre as cultivares somente para Ae (^{33}P) no tratamento 1 e %Pppf (^{33}P) no tratamento 1 e, apenas para %Pppf (^{33}P) no tratamento 3 (Tabela 2).

Tabela 5.1 - Análise de variância para matéria seca da parte aérea (MSPA), concentração de fósforo na planta [P], fósforo acumulado na parte aérea (PA), atividade específica do ^{32}P (Ae ^{32}P), atividade específica do ^{33}P (Ae ^{33}P), porcentagem do fósforo proveniente do fertilizante na camada marcada com ^{32}P (%Pppf ^{32}P), porcentagem do fósforo proveniente do fertilizante na camada marcada com ^{33}P (%Pppf ^{33}P) de duas cultivares de arroz

Efeito	G.L	Quadrado Médio						
		MSPA	[P]	PA	Ae (^{32}P)	Ae (^{33}P)	%Pppf (^{32}P)	%Pppf (^{33}P)
Cultivar	1	14,3**	0,1 ^{ns}	54,7 ^{ns}	2814761 ^{ns}	558303649 ^{ns}	1,97 ^{ns}	9,31 ^{ns}
Dose de P	1	138***	10,7***	1747,9***	2994139595***	31766961890 ^{ns}	924,46***	7211,12***
Tratamento (T)	2	0,3 ^{ns}	0,5 ^{ns}	2,5 ^{ns}	207740081 ^{ns}	896109492*	655,77***	880,23***
C x P	1	12,9**	0,1 ^{ns}	90,2 ^{ns}	333146 ^{ns}	587639979 ^{ns}	2,28 ^{ns}	219,87***
C x T	2	0,1 ^{ns}	0,1 ^{ns}	31,9 ^{ns}	16848870 ^{ns}	150380344 ^{ns}	21,40 ^{ns}	46,91**
P x T	2	0,7 ^{ns}	0,1 ^{ns}	43,1 ^{ns}	131921089 ^{ns}	534164981 ^{ns}	26,87 ^{ns}	497,53***
C x P x T	2	0,7 ^{ns}	0,3 ^{ns}	9,2 ^{ns}	14823446 ^{ns}	211614227 ^{ns}	23,73 ^{ns}	3,34 ^{ns}
Erro	24	1,1	0,3	31,5	66753968	278242736	310,88	178,16
CV %		28	19	47	63	42	17	11

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

Na dose com alto P, houve diferença significativa entre as cultivares para Ae (^{32}P), Ae (^{33}P), %Pppf (^{32}P) e %Pppf (^{33}P) no tratamento 1. No tratamento 2, verificou-se diferença entre as cultivares para as variáveis MSPA e %Pppf (^{33}P) e, no tratamento 3, a diferença ocorreu para MSPA, PA e %Pppf (^{33}P) (Tabela 2). A cultivar BRS Sertaneja obteve maior valor para Ae (^{33}P), %Pppf (^{32}P) e %Pppf (^{33}P) no tratamento 1, enquanto que a Ourominas

apresentou superioridade para MSPA, %Pppf (^{32}P) e %Pppf (^{33}P) no tratamentos 3 (Tabela 2).

A %Pppf foi comparada entre si para as cultivares dentro de cada tratamento e cada dose de P (Figura 2A-F), que variou de 5,82 a 25,22 % nos três tratamentos na dose com baixo P (Figura 2A-C). Já, na dose com alto P a %Pppf entre os três tratamentos variou entre 18,93 a 61,62 %, com maiores valores para o tratamento 2 (Figura 2D-F).

A dose com baixo P diminuiu a %Pppf nos três tratamentos para as duas cultivares de arroz comparado com a dose com alto P (Figura 2A-F). Na dose com baixo P, a cultivar Ourominas foi mais eficiente na recuperação do P aplicado via fertilizante na camada superficial (tratamento 1) e camada profunda (tratamento 3) (Figura 2A e 2C). Houve maior %Pppf (^{32}P) pela cultivar BRS Sertaneja no tratamento 2 na dose com baixo P (Figura 2B).

Tabela 5.2 - Médias observadas de matéria seca da parte aérea (MSPA), concentração de fósforo na planta [P], fósforo acumulado na parte aérea (PA), atividade específica do ^{32}P (Ae ^{32}P), atividade específica do ^{33}P (Ae ^{33}P), porcentagem do fósforo proveniente do fertilizante na camada marcada com ^{32}P (%Pppf ^{32}P), porcentagem do fósforo proveniente do fertilizante na camada marcada com ^{33}P (%Pppf ^{33}P) de duas cultivares de arroz em baixo P (10 mg kg $^{-1}$) e alto P (100 mg kg $^{-1}$)

Cultivar	Trat.	Dados culturais de arroz em solo P (10 mg kg ⁻¹) e solo P (100 mg kg ⁻¹)						
		MSPA	[P]	PA	Ae (³² P)	Ae (³³ P)	%Ppf (³² P)	%Ppf (³³ P)
Baixo P (10 mg kg ⁻¹)								
BRS Ourominas	1	1,99 ^a	2,29 ^a	4,54 ^a	14249,14 ^a	67297,28 ^a	9,92 ^a	10,83 ^a
BRS Sertaneja		1,84 ^a	2,47 ^a	8,23 ^a	12785,34 ^a	36178,87 ^b	8,90 ^a	5,82 ^b
BRS Ourominas	2	2,40 ^a	2,33 ^a	5,47 ^a	29944,15 ^a	80028,83 ^a	20,85 ^a	12,88 ^a
BRS Sertaneja		2,03 ^a	1,78 ^a	3,59 ^a	25060,07 ^a	79720,10 ^a	25,22 ^a	12,83 ^a
BRS Ourominas	3	1,37 ^a	2,45 ^a	3,39 ^a	22689,28 ^a	83388,56 ^a	15,80 ^a	13,42 ^a
BRS Sertaneja		1,69 ^a	2,83 ^a	3,68 ^a	26782,25 ^a	66945,96 ^a	12,55 ^a	6,70 ^b
Alto P (100 mg kg ⁻¹)								
BRS Ourominas	1	6,46 ^a	3,55 ^a	16,92 ^a	2695,47 ^b	7401,71 ^b	19,43 ^b	28,58 ^b
BRS Sertaneja		4,64 ^a	3,65 ^a	15,73 ^a	3165,34 ^a	8035,40 ^a	22,81 ^a	31,03 ^a
BRS Ourominas	2	7,04 ^a	3,06 ^a	21,75 ^a	5729,33 ^a	14353,97 ^a	36,28 ^a	50,40 ^b
BRS Sertaneja		4,66 ^b	3,47 ^a	16,08 ^a	4694,14 ^a	12418,61 ^a	33,83 ^a	61,62 ^a
BRS Ourominas	3	7,60 ^a	3,40 ^a	26,04 ^a	3161,86 ^a	6484,82 ^a	22,79 ^a	28,22 ^b
BRS Sertaneja		4,43 ^b	3,57 ^a	15,99 ^b	2626,63 ^a	8399,33 ^a	18,93 ^a	32,44 ^a

Médias seguidas da mesma letra na coluna dentro do Tratamento não diferem significativamente ($P < 0.05$) baseado no Test-T.

Ao analisar os resultados obtidos no alto P, verifica-se que nos três tratamentos houve maior %Pppf da camada marcada com o ^{33}P para ambas as cultivares (Figura 2D, 2E e 2F), entretanto a cultivar BRS Sertaneja se sobressaiu a Ourominas para %Pppf (^{33}P) nos tratamentos 1 e 2 (Figura 2D e 2E). A %Pppf (^{32}P) e %Pppf (^{33}P) tratamento 3 para ambas as cultivares foi semelhante, com maior %Pppf na camada marcada com ^{33}P .

Para os dois níveis de P no solo, as cultivares de arroz apresentaram maior aproveitamento do P aplicado no tratamento 2, onde a marcação com ^{32}P e ^{33}P foi utilizada na camada intermediária do vaso (10-30 cm) (Figura 2B e 2E). No baixo P no tratamento 2, a maior %Pppf ocorreu na camada marcada com ^{32}P (10-20 cm) com cultivar BRS Sertaneja que apresentou 25,22 %Pppf ^{32}P e a Ourominas 20,85 %Pppf ^{32}P (Tabela 2 e Figura 2B). Já no alto P no tratamento 2, foi observado maior %Pppf na camada marcada com ^{33}P (20-30 cm), sendo que a cultivar BRS Sertaneja foi 19 % mais eficiente do que a cultivar Ourominas (Figura 2E).

Figura 5.2 – Porcentagem de fósforo recuperado proveniente do fertilizante aplicado no solo (%Pppf) para as cultivares de arroz nas diferentes camadas marcadas com os radioisótopos ^{32}P e ^{33}P . Tratamento 1 (A); Tratamento 2 (B); Tratamento 3 (C) na dose de 10 mg kg⁻¹ de fósforo. Tratamento 1 (D); Tratamento 2 (E); Tratamento 3 (F) na dose de 100 mg kg⁻¹ de fósforo

5.3.2 Feijão

Houve efeito significativo da cultivar na maioria das variáveis, exceto para Ae (^{32}P), Ae (^{33}P) e %Pppf (^{32}P) (Tabela 3). Somente a [I]P não foi influenciada significativamente pelo efeito dose de P (Tabela 3). Conforme observado no experimento do arroz, o efeito tratamento somente influenciou a Ae e %Pppf (Tabela 3).

Houve interação significativa entre cultivar e dose de P para MSPA, PA, %Pppf (^{32}P) e %Pppf (^{33}P), entre cultivar e tratamento para MSPA, Ae (^{32}P), %Pppf (^{32}P) e %Pppf (^{33}P), e

entre dose de P e tratamento para Ae (^{32}P), Ae (^{33}P), %Pppf (^{32}P) e %Pppf (^{33}P) (Tabela 3). Sendo assim, optou-se por comparar as cultivares dentro de cada tratamento e em cada dose de P para todas as variáveis (Tabela 4).

Na dose com baixo P a cultivar Embaixador apresentou melhor MSPA e PA nos três tratamentos quando comparada com a BRS Estilo (Tabela 4). Não houve diferença significativa entre as cultivares para ambas Ae (^{32}P) e Ae (^{33}P) no três tratamento na dose com baixo P, exceto Ae (^{32}P) no tratamento 1, onde a cultivar Embaixador foi significativamente maior do que a BRS Estilo (Tabela 3). Não houve diferença significativa entre as cultivares para %Pppf (^{33}P) nos três tratamento na dose com baixo P (Tabela 3).

Tabela 5.3 - Análise de variância para matéria seca da parte aérea (MSPA), concentração de fósforo na planta [P, fósforo acumulado na parte aérea (PA), atividade específica do ^{32}P (Ae ^{32}P), atividade específica do ^{33}P (Ae ^{33}P), porcentagem do fósforo proveniente do fertilizante na camada marcada com ^{32}P (%Pppf ^{32}P), porcentagem do fósforo proveniente do fertilizante na camada marcada com ^{33}P (%Pppf ^{33}P) de duas cultivares de feijão comum

Efeito	G.L	Quadrado Médio						
		MSPA	[P	PA	Ae (^{32}P)	Ae (^{33}P)	%Pppf (^{32}P)	%Pppf (^{33}P)
Cultivar	1	271,7***	6,03**	4742,8***	12403275 ^{ns}	470920887 ^{ns}	27,87 ^{ns}	41,30*
Dose de P	1	734,9***	0,3 ^{ns}	16192,13***	3438806171***	26582561700***	1187,26***	5431,19***
Trat. (T)	2	13,2 ^{ns}	0,4 ^{ns}	515,32 ^{ns}	91613888*	741725585*	199,28***	468,14***
C x P	1	32,1**	1,0 ^{ns}	1034,58*	1729633 ^{ns}	546601722 ^{ns}	112,85**	116,85**
C x T	2	9,2*	0,1 ^{ns}	315,95 ^{ns}	139067709**	17077711 ^{ns}	90,45**	156,58***
P x T	2	2,2 ^{ns}	0,8 ^{ns}	395,84 ^{ns}	121855335*	1596795271**	254,17***	1085,66***
C x P x T	2	3,9 ^{ns}	0,1 ^{ns}	153,67 ^{ns}	114825575 ^{ns}	38309720 ^{ns}	3,96 ^{ns}	125,76 ^{ns}
Erro	24	2,7	0,3	206,6	24377670	207499237	246,29	177,90
CV %		16	12	32	37	39	16	12

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

A cultivar Embaixador apresentou maiores valores de MSPA e PA nos três tratamentos na dose com alto P quando comparado com a BRS Estilo (Tabela 3). Para a Ae (^{32}P e ^{33}P) houve diferença significativa entre as cultivares somente para Ae (^{32}P) no tratamento 3, onde a BRS Estilo foi superior à cultivar Embaixador (Tabela 3). As cultivares foram diferentes entre si para %Pppf somente no tratamento 3 na dose com alto P, sendo que a cultivar BRS Estilo apresentou maior valor para ambos %Pppf (^{32}P) e %Pppf (^{33}P) quando comparado com a Embaixador (Tabela 3).

A dose com baixo P diminuiu a %Pppf nos três tratamentos para as duas cultivares de feijão comparado com a dose com alto P (Figura 3A-F). A %Pppf variou de 5,81 a 18,04 % nos três tratamentos na dose com baixo P (Figura 3A-C). A dose com alto P proporcionou maior variabilidade para %Pppf, a faixa de variação observada foi de 12,47 a 53,53 %, sendo

que os maiores valores foram para ambas cultivares no tratamento 1 para %Pppf (^{33}P) (Figura 3D), e os menores foram obtidos pela cultivar Embaixador na tratamento 3 para %Pppf (^{32}P) e %Pppf (^{33}P) (Figura 3F).

Figura 5.3 – Porcentagem de fósforo recuperado proveniente do fertilizante aplicado no solo (%Pppf) para as cultivares de feijão nas diferentes camadas marcadas com os radioisótopos ^{32}P e ^{33}P . Tratamento 1 (A); Tratamento 2 (B); Tratamento 3 (C) na dose de 10 mg kg⁻¹ de fósforo. Tratamento 1 (D); Tratamento 2 (E); Tratamento 3 (F) na dose de 100 mg kg⁻¹ de fósforo

Tabela 5.4 - Médias observadas de matéria seca da parte aérea (MSPA), concentração de fósforo na planta [JP, fósforo acumulado na parte aérea (PA), atividade específica do ^{32}P (Ae ^{32}P), atividade específica do ^{33}P (Ae ^{33}P), porcentagem do fósforo proveniente do fertilizante na camada marcada com ^{32}P (%Pppf ^{32}P), porcentagem do fósforo proveniente do fertilizante na camada marcada com ^{33}P (%Pppf ^{33}P) de duas cultivares de feijão comum em baixo P (10 mg kg⁻¹) e alto P (100 mg kg⁻¹)

Cultivar	Trat.	MSPA	[JP	PA	Ae (³² P)	Ae (³³ P)	%Pppf (³² P)	%Pppf (³³ P)
Baixo P (10 mg kg ⁻¹)								
BRS Estilo	1	3,20 ^b	5,41 ^a	17,45 ^b	10425,43 ^b	36140,69 ^a	7,26 ^b	5,81 ^a
BRS Embaixador		5,94 ^a	4,34 ^a	27,84 ^a	22884,72 ^a	50544,78 ^a	15,93 ^a	8,13 ^a
BRS Estilo	2	4,09 ^b	4,92 ^a	17,31 ^b	30050,49 ^a	76651,22 ^a	17,13 ^a	12,33 ^a
BRS Embaixador		8,02 ^a	3,59 ^b	27,80 ^a	25914,21 ^a	86287,30 ^a	18,04 ^a	13,88 ^a
BRS Estilo	3	3,52 ^b	5,36 ^a	18,79 ^b	31478,96 ^a	56954,36 ^a	16,95 ^a	12,04 ^a
BRS Embaixador		7,67 ^a	4,26 ^b	34,61 ^a	18318,98 ^a	77994,41 ^a	12,75 ^b	12,55 ^a
Alto P (100 mg kg ⁻¹)								
BRS Estilo	1	10,86 ^b	4,94 ^a	40,51 ^a	4439,45 ^a	13862,14 ^a	31,99 ^a	53,53 ^a
BRS Embaixador		15,91 ^a	4,05 ^a	64,63 ^a	4419,43 ^a	15288,60 ^a	31,85 ^a	53,44 ^a
BRS Estilo	2	12,80 ^b	5,12 ^a	63,52 ^a	4617,99 ^a	8125,66 ^a	33,28 ^a	25,34 ^a
BRS Embaixador		19,31 ^a	4,62 ^a	86,65 ^a	3641,94 ^a	7651,58 ^a	26,25 ^a	29,55 ^a
BRS Estilo	3	8,60 ^b	5,11 ^a	44,59 ^b	2940,96 ^a	8096,39 ^a	21,19 ^a	35,82 ^a
BRS Embaixador		19,19 ^a	5,06 ^a	98,37 ^a	1730,36 ^b	5465,21 ^a	12,47 ^b	14,46 ^b

Médias seguidas da mesma letra na coluna dentro do Tratamento não diferem significativamente ($P < 0.05$) baseado no Test-T.

A cultivar Embaixador foi mais eficiente na %Pppf (^{32}P) no tratamento 1 (Figura 3A), enquanto que a BRS Estilo apresentou maiores valores de %Pppf (^{32}P) no tratamento 2 (Figura 3C), não foi observado diferença significativa para o tratamento 2 nas duas doses de baixo P (Figura 3B e 3E). No tratamento 1 na dose com baixo P a cultivar Embaixador apresentou um valor de %Pppf (^{32}P) duas vezes maior (15,93%) do que a cultivar BRS Estilo (7,26%) (Figura 3A). No tratamento 3 na dose com alto P a cultivar BRS Estilo apresentou os maiores valores para %Pppf (^{32}P) e %Pppf (^{33}P) (Figura 3F).

5.4 Discussão

As cultivares de arroz e de feijão diferiram entre si quanto à capacidade de absorção de P (%Pppf) a partir das diferentes profundidades do solo. As cultivares de arroz tiveram maior aproveitamento do P nas camadas entre 10-20 e 20-30 cm nos níveis baixo e alto P, respectivamente. Já as cultivares de feijão, no tratamento com baixo P, obtiveram maior aproveitamento do P na camada de 0-20 cm, e no alto P na camada de 0-10 cm. Esses resultados confirmam a hipótese de que a disponibilidade de P no solo interfere na capacidade da planta em absorver P de diferentes profundidades do solo.

Em relação ao feijão, quando a disponibilidade de P no solo foi alta, as plantas absorveram mais P da camada superior, isso possivelmente, possibilitou economia de

investimentos metabólicos na construção de raízes profundas, e permitiu maior investimento na produção da parte aérea (WALK et al., 2006; GREGORY, 2006). Resultados semelhantes foram demonstrados para a capacidade de absorção de P (^{32}P) de soja e laranja, que diminui rapidamente com o aumento da profundidade da aplicação do P, e chegou a 1% abaixo de 55 cm (ZHOU et al., 2009).

O aproveitamento do P pelas plantas de arroz e feijão em determinada profundidade do solo foi estimada através da marcação do solo com radioisótopos desse nutriente (^{32}P e ^{33}P), e mensurando a porcentagem de recuperação (%Pppf) na biomassa da planta (WAHID, 2001). Este método foi desenvolvido por Hall et al. (1953) para estudar o crescimento e atividade de raízes de plantas em diferentes profundidades do solo. A vantagem desse método consiste no fato de não ser destrutivo e permitir avaliar as raízes ativas, ou seja, as raízes que realmente estão absorvendo o P do solo (LEHMANN; MURAOKA, 2001).

A atividade específica do radioisótopo do P na biomassa da planta é proporcional a atividade das raízes em suas respectivas camadas de solo, assumindo que o ^{32}P e ^{33}P foram absorvido pelas raízes ativas da planta (WAHID, 2001). Os radioisótopos ^{32}P e ^{33}P são adequados como marcadores de solos para estudos de absorção de P pelas raízes, pois são elementos relativamente imóveis no solo, o que permite a sua absorção do elemento a partir do local onde foi adicionado no solo, e por ser móvel na planta assegurando uma rápida translocação, isso permite a avaliação da quantidade absorvida de diferentes profundidades do solo, e para quais partes da planta o P foi transportado.

A exploração de camadas mais profundas pelo arroz se deu possivelmente por se tratar de uma monocotiledônea com o sistema radicular fasciculado comprido (GREGORY, 2006). A importância da concentração/presença de raízes em camadas mais profundas do solo demonstra uma relação significativamente positiva com a maior produção em ambientes com algum tipo limitação edáfica, como déficit hídrico por exemplo (KONG et al., 2013; JUA et al., 2015). A absorção de nutrientes de camadas mais profundas é importante em solos intemperizados, que apresentam a camada superficial empobrecida, devido a processos de acidificação, erosão ou remoção durante a colheita, e que não tenham sido repostos através de adubação (GORANSSON et al., 2006). A exploração de camadas mais profundas do solo pode ser igualmente importante para absorção de outros nutrientes, tal como N (NO_3^-), o qual apresenta alta mobilidade no solo, podendo ser percolado para camadas mais profundas (LYNCH; BROWN, 2006; YORK et al., 2013). O comprimento do sistema radicular e a densidade do comprimento radicular foram maiores sob baixa disponibilidade de N no solo para diferentes cultivares de arroz (eficientes e ineficientes), e as cultivares eficientes em

absorção e utilização de N tiveram sistema radicular mais profundo do que as cultivares ineficientes (JUA et al., 2015).

Os resultados obtidos a partir do experimento de feijão confirmaram que as leguminosas apresentam maior capacidade de absorção de P nas camadas superficiais do solo (0-10 cm), conforme descrito por Lynch; Brown (2006), os quais categorizam essa característica da planta como “topsoil foraging”, ou seja, as plantas investem mais fotoassimilados na construção de raízes na camada superior do solo, onde há maior presença de P, principalmente devido à fertilização fosfatada, que geralmente é aplicada na superfície do solo, acúmulo de resíduos vegetais, maior teor de matéria orgânica e elevada atividade de microrganismos (YORK et al., 2013). Genótipos de feijão com raízes superficiais foram mais produtivos do que genótipos com raízes profundas em experimentos de campo e casa de vegetação com variação de disponibilidade de P no solo (RUBIO et al., 2003).

Não houve diferença significativa entre as cultivares de arroz no tratamento com baixo P para MSPA, entretanto a cultivar BRS Ourominas foi superior no tratamento com alto P. Esses resultados demonstram que o nível de 10 mg kg⁻¹ de P aplicado no solo (baixo P), apesar de ter causado redução na MSPA, PA e %Pppf comparado com o tratamento com alto P (100 mg kg⁻¹), provavelmente não foi suficientemente baixo ao ponto de proporcionar plasticidade fenotípica entre as cultivares de arroz (FAGERIA; BALIGAR, 2001; GEMENET et al., 2015). No entanto, foi observada uma forte variação genética entre as cultivares de feijão, sendo que a cultivar BRS Embaixador foi mais eficiente na absorção e utilização de P nos dois níveis de P no solo. Vários trabalhos tem mostrado variação genética para tolerância ao baixo P no solo para cultivares de feijão. Miguel et al. (2013) observaram variabilidade da expressão genética entre genótipos de feijão (cultivado e silvestre) para adaptações morfológicas do sistema radicular em solos com baixa disponibilidade de P. Os genótipos cultivados apresentaram maior número de raízes basais, essa característica conferiu a esses genótipos maior presença de raiz superficial, melhorando a absorção de P na camada 0-10 cm do solo.

Mesmo que haja pequenas contribuições de algumas camadas do solo na absorção de P para algumas culturas, isso pode ter consideráveis impactos no status nutricional das plantas, principalmente em solos altamente intemperizados, que apresentam heterogeneidade da distribuição do P ao longo do perfil (GORANSSON et al., 2006). Entretanto, segundo Hamplin; Hamplin (1985), os quais analisaram diferentes genótipos de ervilha, tremoço e trigo em três diferentes locais no oeste da Austrália (Entissolos), concluíram que a profundidade do sistema radicular influenciou na absorção de água e nutrientes, no entanto

eles observaram diferença significativa somente entre genótipos e espécie, mas não entre os locais. Isso demonstra que há um controle genético para a profundidade de exploração do sistema radicular das plantas, podendo haver forte influência na capacidade de absorção de água e nutrientes (LYNCH, 2005).

Nos resultados obtidos neste trabalho, foi possível verificar que o arroz (cereal) e o feijão (leguminosa) apresentaram hábitos bem distintos quanto à capacidade de absorção do P em diferentes profundidades do solo. Foi observado também, a influência da disponibilidade de P no solo (baixo e alto P), e variabilidade da expressão genética entre os cultivares, nesse caso para o feijão, no crescimento de raízes ativas, possibilitando maior absorção de P.

Na prática, as condições ambientais (bióticas e abióticas) desempenha papel fundamental no desenvolvimento do sistema radicular e na profundidade do enraizamento, podendo ser pela pouca profundidade do solo, baixa ou alta disponibilidade de água e nutrientes, presença de herbívoros e variação da temperatura (GREGORY, 2006; LYNCH, 2005).

O aumento ou diminuição do crescimento de uma certa classe de raiz pode ajudar a planta a se adaptar a ambientes adversos, tais como baixa disponibilidade de P no solo, entretanto essa diferenciação afeta diretamente o crescimento das outras classes de raízes, podendo influenciar negativamente na absorção de água e ou nutrientes. Como exemplo, Walk et al. (2006) simularam os benefícios do crescimento das raízes adventícias (raízes superficiais) de feijão comum como forma de superar o stress causado pela baixa disponibilidade de P no solo. Eles observaram que com o maior desenvolvimento das raízes adventícias ocorreu uma diminuição significativa no crescimento da raiz principal, basal e das ramificações laterais de ambas, afetando negativamente a absorção de água no subsolo, ancoragem da planta e aumentando a susceptibilidade a ataques de herbívoros.

Na maioria dos solos com vegetação nativa ou cultivados, a disponibilidade de P é maior nas camadas próximas à superfície do solo, e decresce em profundidade (HAVLIN et al., 2005). Entretanto, nesse trabalho foi mantido a concentração baixa ou alta (10 ou 100 mg kg⁻¹) uniforme entre os 0-40 cm de solo do vaso, e somente a disponibilidade de P para as plantas foi testada. Foi possível observar que houve efeito significativo da disponibilidade de P na produção de MSPA, PA, Ae e %Pppf nas cultivares de arroz e feijão. Resultados semelhantes foram obtidos por Silva et al. (2012), que avaliaram a utilização de P proveniente do fertilizante aplicado (superfosfato triplo) com ³²P em quatro doses (0, 0,175, 0,350 e 0,700 g de P por vaso), e do P proveniente do solo influenciado por doses de N e pelos adubos verdes (milheto e crotalária). O fertilizante forneceu a maior parte do PA nas plantas de

milho, houve forte influência positiva da disponibilidade do P no solo na %Pppf das plantas, e com o aumento das dose de N e palhada dos adubos verdes ocorreu maior absorção de P pelas plantas de milho. Prochnow et al. (2004) avaliaram o potencial agrônomo de diferentes fontes de P, fosfato natural (FN), superfosfato triplo e proporções de misturas entre elas para a cultura do trigo, e observaram que o FN (baixa solubilidade em água) obteve baixa eficiência agrônoma (30%) quando comparado com o superfosfato triplo, porém a mistura de FN + SSP (50:50) mostrou-se uma potencial fonte de P para as plantas.

A forte evidência de que há influência da disponibilidade de P e da variabilidade da expressão genética sob a capacidade das plantas absorverem P de diferentes profundidades do solo, permite enfatizar sobre a readequação da forma de aplicação de adubos fosfatados no solo e o uso de cultivares mais eficientes para específico tipo de manejo a ser empregado na área (SCHRÖDER et al., 2011). A quantidade de P utilizado na agricultura poderia ser consideravelmente menor se fosse melhorado o manejo do solo, readequação da recomendação de adubação, utilização de coberturas vegetais, uso de plantio direto, rotação de culturas, melhoria na tecnologia de aplicação de adubos sólidos e líquidos e a utilização de cultivares que permitam maior absorção e utilização do P do solo, fertilizante ou solo+fertilizante.

5.5 Conclusão

As cultivares de arroz e feijão variaram quanto a capacidade de absorção e utilização de P nos dois níveis de P no solo. A disponibilidade de P no solo influenciou significativamente na capacidade de absorção e aproveitamento do P (%Pppf) de diferentes profundidades do solo. Houve variabilidade da expressão genética entre as cultivares de feijão na absorção do P disponível de camadas superficiais e profundas do solo.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro (2011/18628-0), pela bolsa de estudo no país (2011/09039-1), e bolsa de sanduíche (2013/20128-1), concedidas ao primeiro autor.

Referências

- BARBER, S.A. **Soil nutrient biavailability: a mechanistic approach**. New York: J. Wiley, 1995. 414p.
- BRADY, N.C.; WEIL, R.R. **The nature and properties of soils**. 14th. ed. New Jersey: Pearson Prentice Hall, 2008. 914p.
- CORDELL, D.; DRANGERT, J.O.; WHITE, S. The story of phosphorus: global food security and food for thought. **Global Environmental Change**, Oxford, v.19, n. 2, p. 292-305, 2009.
- EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Brasília, DF: EMBRAPA, 2013. 353p.
- FAGERIA, N.K.; BALIGAR, V.C. Nutrient use efficiency in plants. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**. Philadelphia, v. 32, n. 8, p. 921-950, 2001.
- FAGERIA, N.K.; SANTOS, A.B.; HEINEMANN, A.B. Lowland rice genotypes evaluation for phosphorus use efficiency in tropical lowland. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v. 34, n. 24, 1087-1095, 2011.
- GEMENET, D.C.; HASH, C.T.; SANOGO, M.D.; SY, O.; ZANGRE, R.G.; LEISER, W.L.; HAUSSMANN, B.I.G. Phosphorus uptake and utilization efficiency in West African pearl millet inbred lines. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 171, n. 1, p. 54-66, 2015.
- IPCC. **Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability**. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, 2014, 1132p.
- GAXIOLA, R.A.; EDWARDS, M.; ELSER, J. A transgenic approach to enhance phosphorus use efficiency in crops as part of a comprehensive strategy for sustainable agriculture. **Chemosphere**. Oxford, v. 84, p. 840-854, 2011.
- GORANSSON, H.; ROSENGREN, U.; WALLANDER, H.; FRANSSON, A.; THELIN, G. Nutrient acquisition from different soil depths by pedunculate oak. **Trees**, New York, v. 20, p. 292-298.
- GREGORY, P. **Plant Roots: growth, activity and interaction with soil**. Oxford: Blackwell Publishing, 2006. 308p.
- HALL, N.S.; CHANDLER, W.F.; van BAVEL, C.H.M.; REID, P.H.; ANDERSON, J.H. **A tracer technique to measure growth and activity of plant root systems**., North Carolina Agric Exp Station, Raleigh, USA, 1953. 39p. (Techn Bull, 101)
- HAMPLIN, A.P.; HAMPLIN, J. Root characteristics of some temperate legume species and varieties on deep, free-draining entisols. **Australian Journal of Agricultural Research**. Victoria, v. 36, n. 1, p. 63-72, 1985.
- HAVLIN, J.L.; BEATON, J.D.; TISDALE, S.; NELSON, W. **Soil fertility and fertilizers: an introduction to nutrient management**. 7th. ed. New Jersey: Pearson Prentice Hall, 2005. 515p.

JUA, C.; BURESHB, R.J.; WANGA, Z.; ZHANGA, H.; LIUA, L.; YANGA, J.; ZHANGC, J. Root and shoot traits for rice varieties with higher grain yield and higher nitrogen use efficiency at lower nitrogen rates application. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 175, p. 47-55, 2015.

LARSEN, S. The use of ^{32}P in studies of the uptake of phosphorus by plants. **Plant and Soil**. Dordrecht, v.4, n. 1, p.1-10, 1952.

LEHMANN, J.; MURAOKA, T. Tracer methods to assess nutrient uptake distribution in multistrata agroforestry systems. **Agroforestry Systems**, Dordrecht, v. 53, p. 133–140, 2001.

LÓPEZ-ARREDONDO D.L.; LEYVA-GONZÁLEZ, M.A.; GONZÁLEZ-MORALES, S.I.; LÓPEZ-BUCIO, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate Nutrition: Improving Low-Phosphate Tolerance in Crops. **Annual Review of Plant Biology**, Oxford, v. 65, n. 2, p. 95–123, 2014.

LYNCH J. Root architecture and plant productivity. **Plant Physiology**, Rockville, v. 109, n. 1, p. 7-13, 1995.

LYNCH J.P.; BROWN K.M. Topsoil foraging - an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 237, n. 2, p. 225-237, 2001.

LYNCH, J.P.; St. CLAIR, S.B. Mineral stress: the missing link in understanding how global climate change will affect plants in real world soils. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 90, n. 2, p. 101-115, 2004.

LYNCH, J.P. Root Architecture and Nutrient Acquisition. In: BASSIRIRAD, H. (Ed.). **Nutrient acquisition by plants – An ecological Perspective**. Berlin: Springer, 2005. chap. 7. p. 147-184.

LYNCH J.P.; BROWN K. Whole plant adaptations to low phosphorus availability. In: HUANG, B. (Ed.). **Plant-Environment Interactions**. New York: CRC Press, 2006, chap. 8. 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**. Amsterdam: Springer, 2008. chap. 5. p. 83-116.

LYNCH, J.P. Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. **Plant, Cell and Environment**, Hoboken, v. ?, n.?, p. 1-10, 2014.

LYONS, E.M.; SNYDER, R.H.; LYNCH, J.P. Regulation of Root Distribution and Depth by Phosphorus Localization in *Agrostis stolonifera*. **Hortscience**, Alexandria, v. 43, n. 7, p. 2203–2209, 2008.

KONG, L.; SI, J.; SUN, M.; FENG, B.; ZHANG, B.; LI, S.; WANG, Z.; WANG, F. Deep Roots are Pivotal for Regulating Post-Anthesis Leaf Senescence in Wheat (*Triticum aestivum* L.). **Journal of Agronomy and Crop Science**. Madison, v. 199, p. 209-216, 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**, Oxford, v.112, n. 6, p. 973-982, 2013.

PROCHNOW, L.I.; CHIEN, S.H.; CARMONA, G.; HENAO, J. Greenhouse evaluation of phosphorus sources produced from a low- reactive Brazilian phosphate rock. **Agronomy Journal**, Madison, v.96, p.761- 768, 2004.

RAMAEKERS, L.; REMAN, R.; RAO, I.M.; BLAIR, M.W.; VANDERLEYDEN, J. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.117, n. 3, p.169- 176, 2010.

RUBIO, G.; HONG, L.; YAN, X.; LYNCH, J.P. Topsoil foraging and its role in plant competitiveness for phosphorus in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 43, n. 2, p. 598-607, 2003.

SCHRÖDER, J.J.; SMIT, A.L.; CORDELL, D.; ROSEMARIN, A. Improved phosphorus use efficiency in agriculture: A key requirement for its sustainable use. **Chemosphere**, Oxford, v. 84, p. 822-831, 2011.

SILVA, E.C.; MURAOKA, T.; FRANZINI, V.I.; VILLANUEVA, F.C.A.; BUZETTI, S.; MORETI, D. Phosphorus utilization by corn as affected by green manure, nitrogen and phosphorus fertilizers. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 47, n. 8, p. 1150-1157, 2012.

SILVA, D.A.; ESTEVES, J.A.F.; MESSIAS, U.; TEIXEIRA, A.; GONÇALVES, J.G.R.; CHIORATO, A.F.; CARBONELL, S.A.M. Efficiency in the use of phosphorus by common bean genotypes. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 71, n. 3, p. 232-239, 2014.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: ArtMed, 2013. 954p.

VANCE, C.P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D.L. Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, Hoboken, v. 157, n. 2, p. 423-447, 2003.

VOSE, P.B. **Introduction to nuclear techniques in agronomy plant biology**. London: Pergamon Press, 1980. 391p.

WALK, T.C.; JARAMILO, R.; LYNCH, J.P. Architectural tradeoffs between adventitious and basal roots for phosphorus acquisition. **Plant Soil**, Dordrech, v. 279, p.347-366, 2006.

WAHID, P.A. Radioisotope studies of root activity and root-level interactions in tree-based production systems: a review. **Applied Radiation and Isotopes**, Oxford, v. 54, p. 715-736, 2001.

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

YORK, L.M.; NORD, E.A.; LYNCH, J.P. Integration of root phenes for soil resource acquisition. **Frontiers in Plant Science**, New York, v. 4, p. 355-370, 2013.

ZHOU, W.J.; ZHANG, Y.Z.; WANG, K.R.; LI, H.S.; HAO, Y.L.; LIU, X. Plant Phosphorus Uptake in a Soybean-Citrus Intercropping System in the Red Soil Hilly Region of South China. **Pedosphere**, Beijing, v. 19, n. 2, p. 244-250, 2009.

6 ESTIOLAÇÃO DA RAIZ BASAL COMO UMA ESTRATÉGIA PARA BAIXA DISPONIBILIDADE DE P NO SOLO EM FEIJÃO

Resumo

A deficiência de fósforo (P) é o principal fator limitante para o cultivo de plantas em países subdesenvolvidos, enquanto que em países desenvolvidos a utilização intensiva de fertilizantes fosfatados tem causado substancial custos econômicos e ambientais. Aumento de produtividade das plantas em condições de limitada disponibilidade de P pode ser obtido através da melhoria na eficiência de utilização do P pelas plantas. Para aumentar a exploração do solo e aquisição de P tem sido proposto que as raízes poderiam favorecer o crescimento primário (alongação) em vez do crescimento secundário (engrossamento). Este processo é denominado “estiolação de raiz” em analogia com a resposta de alongação da parte aérea a baixa intensidade luminosa para interceptar maior quantidade de luz. Avaliou-se a alongação da raiz basal do feijão common (*Phaseolus vulgaris* L.) utilizando híbridos (RILs) de feijão sob alta e baixa disponibilidade de P no solo, em experimentos de casa de vegetação e campo. No baixo P, o estresse causado pela deficiência de P diminuiu a parte aérea das plantas de 25 a 69 %. Os genótipos com raízes basais mais curtas tiveram menor produção de matéria seca da parte aérea comparado com aqueles que apresentaram raízes basais compridas quando cultivados sob baixo P. A área total da seção transversal da raiz basal e a área total do “stele” da raiz basal diminuíram no baixo P, entretanto cresceram no alto P. Os resultados deste trabalho são consistentes com a hipótese de que a alongação da raiz basal melhora o crescimento de plantas de feijão sob limitada condição de disponibilidade de P no solo, aumentando a aquisição de P e diminuindo o custo metabólico para desenvolvimento das raízes basais.

Palavras-chave: Características anatômicas; Eficiência de fósforo; Exploração radicular

Abstract

Phosphorus (P) deficiency is a primary limiting factor for crop growth in developing countries, while in developed nations intensive P fertilization has substantial economic and environmental costs. High productivity under limited can be accomplished through improving P acquisition efficiency. To increase soil exploration and P acquisition it has been proposed that roots should favor primary growth (elongation) over secondary growth (thickening). This process is termed “root etiolation” by analogy with shoot responses to low light intensity and facilitates the efficient interception and absorption of P. We evaluated basal root etiolation of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) using Recombinant Inbred Lines (RILs) under high and low P availability in greenhouse and field conditions. Under low P conditions, P stress decreased shoot dry weight (SDW) by 25% to 69%. Genotypes with less basal root axis length (BRAL) had a greater percentage reduction in SDW compared with genotypes with greater BRAL, when grown under low P. Root and stele cross sectional areas decreased under low P, but increased under high P. Reduced secondary development was also observed in reduced xylem vessel development under low P. Our results are consistent with the hypothesis that root etiolation improves plant growth under P limiting conditions by increasing P acquisition and decreasing root cost metabolic cost.

Keywords: Anatomic traits; Phosphorus efficiency; Root exploitation

6.1 Introdução

A baixa disponibilidade de fósforo (P) é a principal restrição para a produção agrícola mundial, principalmente nos países subdesenvolvidos da América Latina, África e Ásia, que possuem acesso limitado a fertilizantes fosfatados. Sendo assim, a produtividade de muitos desses agroecossistemas torna-se baixa por causa da deficiência de P (LYNCH, 2007). Enquanto que em países desenvolvidos, a fertilização fosfatada é extremamente cara, devido a exaustão e redução das reservas de rochas fosfáticas no mundo (CORDELL et al., 2009).

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é a leguminosa de grãos mais importante para consumo humano do mundo. O feijão é fonte de proteína, complexos de carboidratos e micronutrientes para mais de 300 milhões de pessoas em ambos os países, desenvolvidos e subdesenvolvidos. A produtividade de feijão, principalmente em países subdesenvolvidos é severamente afetada pela baixa fertilidade natural dos solos, especialmente de P. Portanto, há uma necessidade de se desenvolver plantas que sejam mais eficientes em absorver e utilizar P, aliado a práticas que promovam a melhoria dos sistemas de produção agrícola atuais. Essas ações em conjunto poderiam substancialmente contribuir para a segurança alimentar mundial (BEEBE et al., 2007; LYNCH; BROWN, 2008).

As plantas apresentam uma grande variedade de respostas morfológicas e fisiológicas adaptativas à baixa disponibilidade de P, que melhora a absorção e utilização interna da planta (LYNCH; BROWN, 2006; RAMAEKERS et al., 2010; WANG et al., 2010). O crescimento radicular é a característica chave para otimizar a eficiência de absorção de P em plantas cultivadas em solos com baixa disponibilidade de P (LYNCH, 1995).

As raízes exibem uma variedade de adaptações a baixa disponibilidade de P no solo, incluindo simbiose com micorrizas, modificação da rizosfera, proliferação e alongação de pêlos radiculares, secreção de fosfatase ácida e modificação da arquitetura radicular. Plantas com maior desenvolvimento radicular em ambientes com baixa disponibilidade de P tem grande capacidade de absorver P e manter o crescimento vegetal, mas os custos metabólicos de exploração do solo pelas raízes podem ser significantes, em alguns casos podendo exceder 50 % da fotossíntese diária da planta (LAMBERS et al., 2002).

A distribuição do P é heterogênea na maioria dos solos devido a fertilização superficial, acúmulo da matéria orgânica na camada superior e pela fixação do P nos óxidos de Fe e Al. Com isso, normalmente a disponibilidade de P é maior próxima à superfície (0-20 cm) do que no subsolo (HAVLIN et al., 2005). A arquitetura radicular é uma característica da planta resultado da orientação, alongação, ramificação e persistência de distintas classes de

raízes, e pode ser especialmente importante para plantas cultivadas em solos com baixo teor de P, uma vez que a absorção desse nutriente é dependente da zona e tempo de exploração do solo (BARBER, 1995).

Há muitos relatos de aumento do comprimento específico das raízes em condições de ótima ou sub-ótima disponibilidade de P, mas a maioria dos trabalhos não considera a diferença entre as classes de raízes, bem como o diâmetro como uma característica de variação da adaptação da planta. O custo para o desenvolvimento e manutenção das raízes é uma importante restrição para o desenvolvimento da planta quando sob algum stress edáfico, mas algumas características anatômicas de adaptação, tais como alteração da proporção de tecidos em certas classes de raízes, permitem com que as plantas se adaptem a solos com alguma restrição de crescimento para as plantas (CHIMUNGU et al., 2014).

A baixa disponibilidade de P no solo aparentemente reduz o crescimento secundário das raízes, diminuindo a porcentagem de área do stele das raízes basais de feijão (ZHU; LYNCH, 2004). A partir dessa afirmação, foi proposto que as raízes poderiam favorecer o crescimento primário (elongação) em vez do crescimento secundário (engrossamento) como forma de adaptação à baixa disponibilidade de P, permitindo maior exploração do solo, esse processo é denominado “estiolação radicular” seguindo uma analogia com a resposta da parte aérea das plantas a baixa intensidade luminosa (LYNCH; BROWN, 2008).

O objetivo desse estudo foi testar a hipótese de que as plantas de feijão comum respondem a baixa disponibilidade de P através da estiolação das raízes basais, reduzindo assim o custo metabólico e melhorando a absorção de P e a produtividade das plantas em solos com baixa disponibilidade de P.

6.2 Material e métodos

6.2.1 Material genético

As sementes de feijão comum foram obtidas através do Centro internacional de agricultura tropical (CIAT) headquarters em Cali, Colômbia. Foram utilizados dois conjuntos de Rils (Linhagens recombinantes) de feijão comum, sendo o primeiro desenvolvido do cruzamento entre os cultivares DOR 364 X BAT 477. A DOR 364 é uma cultivar mesoamericana com hábito de crescimento ereto indeterminado, com o sistema radicular profundo e caracterizada como pouco eficiente na absorção e utilização de P (LIAO et al., 2001). A BAT 477 também é uma cultivar mesoamericana com um hábito de crescimento ereto indeterminado, sistema radicular profundo, considerada eficiente para regiões secas e caracterizada com média eficiência na absorção e utilização de P (LIAO et al., 2001). O

segundo conjunto de Rils foi obtido através da família ALB proveniente do banco de germoplasma do CIAT.

6.2.2 Experimentos de casa de vegetação

Os dois primeiros experimentos foram conduzidos em ambientes controlados em uma casa de vegetação na Universidade Estadual da Pensilvânia (Penn State University), University Park, PA, USA (40 885'N, 77 882'W), com um fotoperíodo de 14/10 h e temperatura 28/24 °C.

Para o primeiro experimento de casa de vegetação (GHE-1) foram utilizados 9 genótipos provenientes do cruzamento DOR 364 x BAT 477, e para o segundo experimento (GHE-2) foram utilizados 10 genótipos da família ALB. Nos dois experimentos os genótipos foram cultivados sob baixa e alta disponibilidade P. As condições para ambos experimentos foram as mesmas, mas com um intervalo de três meses entre eles.

As sementes foram esterilizadas em solução 10% NaOCl por 60 segundos, lavadas em água destilada corrente por duas vezes, pré-germinadas em 'cigar rool' de papel de germinação (Anchor Paper Co., St. Paul, MN) encharcados com 0,5 mM CaSO₄ em câmara escura de germinação por 48 h a uma temperatura de 28 °C.

As sementes germinadas foram transplantadas para vasos de 20 L preenchidos com um substrato proveniente da mistura de areia, turfa, vermiculita grossa A e perlita grossa A (1:1:1:2 v/v). A fertilização de cada vaso foi feita através de fertilizantes sólidos, que foram misturados junto ao substrato com o auxílio de um misturador industrial. A quantidade fornecida para cada vaso foi de 20 g de KNO₃, 13 g de calcário dolomítico, 10 g de micromax (6.0% Ca, 3.0% Mg, 12.0% S; 0.10% B 1.0% Cu, 17.0% Fe, 2.5% Mn, 0.05% Mo e 1.0% Zn). Como fonte de P foi utilizado alumina fósforo (Al-P) sólido tamponado de acordo com os tratamento baixo e alto teor de P (LYNCH et al., 1990), que foram as concentrações de 3 uM para baixo P e 32 uM para alto P. A irrigação dos vasos foi realizada através de um sistema de irrigação tipo anel para cada vaso com uma vazão de 70-80 ml por minuto. Aos 10 e 20 dias após a emergência (DAE) foram aplicados 100 ml da solução 5 mM de MgSO₄ em cada vaso.

No GHE-1 e GHE-2 as plantas foram colhidas aos 36 e 28 DAE, respectivamente. A parte aérea das plantas foi seca a 60 °C por 72 h para determinação da matéria seca da parte aérea (MSPA). A MSPA foi moída, uma amostra de 0,1 g foi incinerada a 490 °C por 16 horas e determinado a concentração de P utilizando um espectrofotômetro (MURPHY; RILEY, 1962).

As raízes foram coletadas através da imersão total do vaso em água, cuidadosamente lavadas e preservadas em etanol a 25%. As raízes basais são definidas como as raízes que emergem da base do hipocótilo situadas entre o ponto de inserção dos cotilédones e o início a radícula. Uma raiz basal representativa de cada planta foi removida do sistema radicular. Foi mensurado o comprimento do eixo principal da raiz basal, e procedido o corte de três segmentos com dois cm de comprimento, sendo eles: (i) segmento basal, referente aos dois primeiros centímetros do eixo principal da raiz basal, partindo da base do hipocótilo; (ii) segmento médio, que são os dois centímetros centrais do eixo principal da raiz basal; e (iii) segmento da ponta, que são os dois últimos centímetros do eixo principal da raiz basal.

Os segmentos descritos acima foram desidratados gradualmente em uma série de soluções de etanol (75%, 85%, 95% e 100%), permanecendo por 1 h em cada concentração, posteriormente foram secos através de um método denominado CPD (critical point drying) (Leica EM CPD300). Para o seccionamento dos segmentos das raízes basais foi utilizado a tomografia de ablação a laser (SAENGWILAI, 2013). A tomografia de ablação a laser é um sistema semiautomático que utiliza um feixe de laser para seccionar a raiz no plano focal da câmera, permitindo capturar a imagem com alta definição. As imagens da secção da raiz foi capturada usando uma câmera Canon T3i (Canon Inc. Tokyo, Japan) com 5X micro lens (MP-E 65 mm) em uma região com a superfície iluminada pelo feixe de laser.

As imagens obtidas foram analisadas utilizando os programas RootScan (versão 2.0 Root Lab, Penn State) e ImageJ (versão 1.48 National Institutes of Health, USA). As características anatômicas analisadas foram: diâmetro total da seção transversal (mm), área total da seção transversal (mm²), área total do stele (mm²), área total de xilema (mm²), porcentagem da área total da seção transversal ocupada pelo stele (%) e porcentagem da área total do stele ocupada por xilema (%) (Tabela 5.1).

6.2.3 Experimento de campo

O experimento de campo foi conduzido no Russell Larson Research and Education Center da Penn State, Rock Springs, PA, USA (40°42'37".52 N, 77° 57' 07".54 W, 366 m). O solo foi classificado como Hagerstown silt loam (Typic Hapludalf) segundo a classificação americana de solos. O experimento foi disposto em delineamento de blocos completos, com quatro repetições. Os fatores foram dois teores de P no solo (baixa e alta disponibilidade), 10 genótipos de feijão comum. Os genótipos foram os mesmos utilizados no GH-2.

Tabela 6.1 – Abreviação e descrição das características anatômicas avaliadas nas raízes basais das plantas de feijão comum

Abreviação	Característica anatômica
DRB	Diâmetro da raiz basal
ATST	Área total da seção transversal
ATS	Área total do stele
ATX	Área total dos xilemas
%St	Porcentagem da ATSC ocupada pelo stele
%Xy	Porcentagem do stele ocupado por xilemas

Baseado na análise de solo feita antes do início do experimento, fertilizante fosfatado (Superfosfato Triplo) foi aplicado na dose de 100 kg ha^{-1} de P para o tratamento com alto P, enquanto que para o tratamento com baixo P foi mantido o teor natural do solo (9 mg dm^{-3} Mehlich-3). Em ambos os tratamentos os teores dos outros macros e micronutrientes foram corrigidos para garantir ideal condição de cultivo para o feijão.

As sementes foram semeadas em parcelas de três linhas com três metros de comprimento, espaçadas 0,60 m entre linhas e 0,10 m entre plantas. A linha central foi utilizada para as coletas e as demais foram consideradas bordaduras. O controle de plantas daninhas foi realizado manualmente, doenças e pragas foram controladas quando necessário.

Aos 45 DAE quatro amostras de parte aérea da planta foram colhidas, lavadas e secas a 60°C por 72 h para determinar a MSPA. Durante a colheita da parte aérea foram coletados discos do limbo foliar ($6,6 \text{ cm}^2$) de seis folhas totalmente expandidas de três genótipos representantes. Esses discos foram secos, pesados, moídos e foi determinado a concentração de P conforme descrito acima.

Quatro plantas foram escavadas para coleta das raízes através do método ‘Shovelomics’ (TRACHSEL et al., 2011), o sistema radicular foi lavado em contêiner de 50 L com água. Uma raiz basal de cada planta foi coletada e conservada em etanol 25% para as avaliações anatômicas. Foi feito o corte de dois segmentos, sendo eles: (i) segmento basal, referente aos dois primeiros centímetros do eixo principal da raiz basal, partindo da base do hipocótilo; (ii) segmento médio, que foi 8-10 cm partindo da base do hipocótilo. Não foi possível coletar o segmento apical, porque durante a escavação houve perda de partes das raízes. Os segmentos das plantas foram desidratados, secos e seccionados, e as imagens foram analisadas conforme descrito acima.

6.2.4 Análise Estatística

A análise estatística dos resultados foram realizadas, utilizando o pacote estatístico SAS® “Statistical Analysis System” (SAS INSTITUTE, 2001), para a análise de variância,

teste de médias e correlações. Quando o teste F foi significativo (Anova) realizou-se o teste T para comparar as médias ao nível de 5% de significância.

6.3 Resultados

A MSPA das plantas de feijão variou significativamente nos três experimentos. No GH-2 foi observada interação significativa ($P < 0.05$) entre os efeitos genótipo e dose de P, enquanto que no GH-1 e no experimento de campo foi observado o efeito simples dos genótipos e dose de P na MSPA (Tabela 5.2).

Tabela 6.2 – Análise de variância (F) da matéria seca da parte aérea (MSPA), concentração de fósforo na planta [P] e comprimento do eixo principal da raiz basal (CRB) dos genótipos de feijão cultivados em duas condições de disponibilidade de fósforo nos experimentos de casa de vegetação (GH-1 e GH-2) e campo

Efeito	Quadrado médio							
	GH-1			GH-2			Campo	
	MSPA	[P]	CRB	MSPA	[P]	CRB	MSPA	[P]
Genótipos (G)	3,22***	0,04	421,18*	2,25***	0,08	287,96	14,40*	0,47
Dose de P (P)	217,95***	5,56***	1613,12***	2,45***	0,30*	580,50	244,37***	5,51***
G*P	0,82	0,03	550,16*	0,71*	0,00	328,17	11,45	0,02
Erro	1,11	0,06	550,16	0,34	0,05	174,13	7,04	0,14
CV %	9,76	16,46	23,00	6,57	13,88	20,77	26,00	17,63

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

A deficiência de P no tratamento com baixo P diminuiu significativamente a MSPA das plantas nos três experimentos (Figura 5.1). No tratamento com baixo P, as plantas do GH-1 tiveram uma redução da MSPA de 69%, enquanto que no GH-2 e no experimento de campo houve uma redução de 25% e 29%, respectivamente (Figura 5.1). Não houve influência significativa do efeito genótipos na concentração de P na planta em nenhum dos três experimentos (Tabela 5.2), porém houve efeito significativo da dose de P na concentração de P no GH-1, GH-2 e no experimento de campo.

Figura 6.1 – Matéria seca da parte aérea (MSPA) nos tratamentos com baixo e alto P aos 35, 28 e 45 dias após germinação no GH-1 (A), GH-2 (B) e campo (C), respectivamente. Os dados são médias $\pm$ DP para 9 genótipos no GH-1, 10 genótipos no GH-2 e 10 genótipos no experimento de campo ($n = 4$). Médias com a mesma letra não diferem entre si estatisticamente ($P < 0.05$)

Tabela 6.2 – Análise de variância (F) da matéria seca da parte aérea (MSPA), concentração de fósforo na planta [P] e comprimento do eixo principal da raiz basal (CRB) dos genótipos de feijão cultivados em duas condições de disponibilidade de fósforo nos experimentos de casa de vegetação (GH-1 e GH-2) e campo

Efeito	Quadrado médio							
	GH-1			GH-2			Campo	
	MSPA	[P]	CRB	MSPA	[P]	CRB	MSPA	[P]
Genótipos (G)	3,22***	0,04	421,18*	2,25***	0,08	287,96	14,40*	0,47
Dose de P (P)	217,95***	5,56***	1613,12***	2,45***	0,30*	580,50	244,37***	5,51***
G*P	0,82	0,03	550,16*	0,71*	0,00	328,17	11,45	0,02
Erro	1,11	0,06	550,16	0,34	0,05	174,13	7,04	0,14
CV %	9,76	16,46	23,00	6,57	13,88	20,77	26,00	17,63

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

O comprimento do eixo principal da raiz basal (CRB) foi mensurado somente nos experimentos de casa de vegetação. No GH-1 foi observada interação significativa entre os efeitos genótipos e dose de P ($P < 0.001$) para CRB, porém não houve efeito significativo de genótipos e dose de P no CRB e no GH-2. A diferença do CRB entre os tratamentos com baixo e alto P foi de 14% e 9% no GH-1 e GH-2, respectivamente.

No tratamento com baixo P no GH-1 e GH-2 houve correlação positiva entre MSPA e CRB (Figura 5.3). As plantas dos experimentos GH-1 e GH-2 que apresentaram maior CRB obtiveram maior produção de MSPA no tratamento com baixo P quando comparado com os

genótipos com baixo CRB (Figura 5.2). No GH-1 e GH-2 o fósforo acumulado foi positivamente correlacionado com CRB (Figura 5.4 e 5.5). A ramificação lateral, que foi mensurada no segmento médio do eixo principal da raiz basal no GH-2, apresentou uma redução de 20% no tratamento com baixo P comparado com o tratamento com alto P (Figura 6.6).

Figura 6.2 – Comprimento do eixo principal da raiz basal dos genótipos de feijão do primeiro experimento de casa de vegetação (GH-1) (A) e segundo (GH-2) (B). Ambos experimentos foram conduzidos em baixo P e alto P. Os dados apresentados são médias $\pm$ DP das médias de 9 genótipos para o GH-1 e 10 genótipos para o GH-2 ($n = 4$). As médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente ($p < 0.05$)

As características anatômicas variaram significativamente entre os segmentos em todos os experimentos realizados. Houve significativo efeito dos tratamentos com baixo e alto P na formação anatômica das raízes basais (Tabela 5.3). O DRB dos segmentos basal e médio sofreu influência significativa pelo efeito dose de P nos três experimentos, exceto o segmento médio do GH-2 e no experimento de campo (Tabela 5.3).

Significativa interação foi observada para DRB entre os efeitos genótipos e dose de P nos segmentos basal e médio no GH-1 (Tabela 5.3). O tratamento com baixo P diminuiu o DRB significativamente quando comparado com o tratamento com alto P nos segmentos basal e médio do GH-1 (Figura 5.7). O mesmo foi observado no segmento basal do GH-2 e no experimento de campo (Figura 5.8 e 5.9). Os tratamentos com baixo e alto P não influenciaram significativamente no DRB do segmento apical em nenhum dos três experimentos (Figura 5.7, 5.8 e 5.9).

A variação da ATST dos segmentos basal e médio nos três experimentos dependeu dos efeitos genótipos e dose de P, como indicado pelo efeito significativo observado na tabela 5.3. Não houve efeito significativo dos genótipos e dose de P no segmento apical nos três

experimentos (Tabela 5.3). Houve significativa interação genótipos x dose de P para ATST no GH-1 nos segmentos basal e médio (Tabela 5.3). O tratamento com baixo P diminuiu a ATST nos segmentos basal do GH-1 e no experimento de campo, e no segmento médio do GH-1 (Figura 5.7 e 5.9). No GH-2 os tratamentos com baixo e alto P não influenciaram significativamente nenhum dos três segmentos da raiz basal (Figura 5.8).

A variação da ATS nos três segmentos da raiz basal das plantas de feijão no GH-1 foi dependente do efeito dos genótipos e dose de P, como indicado pela interação significativa (Tabela 5.3). No GH-2 e no experimento de campo não foi observada interação entre os efeitos (Tabela 5.3). Houve efeito significativo dos genótipos na ATS na maioria dos segmentos no GH-2 e no experimento de campo, exceto para o segmento 8-10 cm do experimento de campo (Tabela 5.3). No tratamento com baixo P foi observada uma significativa diminuição da ATS no segmento basal no três experimentos (Figura 5.7, 5.8 e 5.9). Nos experimentos de casa de vegetação também foi observado uma diminuição da ATS no segmento médio ocasionado pela baixa disponibilidade de P no tratamento com baixo P (Figura 5.7 e 5.8). Os tratamentos com baixo e alto P não influenciaram na ATS no segmento apical do GH-2 e GH-3, e do segmento 8-10 cm do experimento de campo (Figura 5.7, 5.8 e 5.9).

Figura 6.3 – Correlação entre matéria seca da parte aérea (MSPA) e comprimento do eixo principal da raiz basal para o primeiro experimento de casa de vegetação (GH-1) ($y=0.0429x-1.1838$, $r^2 = 0.65$, $p = 0.05$) (35 DAE) e segundo experimento de casa de vegetação (GH-2) ($y=0.0203x-0.1399$, $r^2 = 0.59$, $p = 0.05$) (28 DAP) sob baixa disponibilidade de P. Cada ponto é a média de quatro repetições de cada genótipo

Tabela 6.3 – Análise de variância (F) do diâmetro transversal da raiz basal (DRB), área total da seção transversal (ATST), área total do stele (ATS), área total dos xilemas (ATX), porcentagem da ATSC ocupada pelo stele (%St) e porcentagem do stele ocupado por xilemas (%Xy) dos genótipos de feijão cultivados em duas condições de disponibilidade de fósforo nos experimentos de casa de vegetação (GH-1 e GH-2) e campo

Segmento	Efeito	GL	GH-1					
			DRB	ATST	ATS	ATX	%St	%Xy
Basal	Genótipo (G)	8	0,10 ^{***}	0,17 ^{***}	0,02 ^{***}	0,006 [*]	136,82 ^{**}	0,004 [*]
	Dose de P (P)	1	1,12 ^{***}	2,06 ^{***}	0,36 ^{***}	0,01 ^{***}	259,69	0,074 ^{***}
	G*P	8	0,05 ^{***}	0,10 ^{***}	0,02 ^{***}	0,0005	176,33 ^{***}	0,012
	Erro		0,017	0,03	0,01	0,0002	44,08	0,002
Médio	Genótipo (G)	8	0,02 ^{***}	0,03 ^{***}	0,002	0,000001	42,42	0,00
	Dose de P (P)	1	0,21 ^{***}	0,29 ^{***}	0,08 ^{***}	0,002 ^{***}	2080,5 ^{***}	0,008 ^{***}
	G*P	8	0,01 [*]	0,02 [*]	0,005 ^{***}	0,0001 ^{***}	85,65 [*]	0,001 [*]
	Erro		0,007	0,01	0,001	0,00005	40,15	0,0006
Apical	Genótipo (G)	8	0,05 ^{***}	0,03 ^{***}	0,001 ^{***}	0,00001 [*]	12,91 [*]	0,00
	Dose de P (P)	1	0,03	0,02	0,00	0,0001	10,82	0,00
	G*P	8	0,02	0,01	0,0002 [*]	0,0001	25,61 ^{***}	0,00
	Erro		0,01	0,008	0,0001	0,00	6,16	0,0002
GH-2								
Basal	Genótipo (G)	9	0,01 ^{***}	0,19 ^{***}	0,03 ^{***}	0,0016 ^{**}	1,08 [*]	0,03 ^{***}
	Dose de P (P)	1	0,01 ^{***}	0,44 ^{**}	0,16 ^{***}	0,003 ^{**}	1,89 [*]	0,04 [*]
	G*P	9	0,00	0,07	0,02	0,0004	0,87	0,01 [*]
	Erro		0,002	0,04	0,18	0,0004	0,43	0,008
Médio	Genótipo (G)	9	0,001	0,02	0,003 ^{**}	0,0002 ^{**}	2,77 ^{***}	69,36 ^{***}
	Dose de P (P)	1	0,001	0,01	0,005 [*]	0,0001	2,26	11,35
	G*P	9	0,001	0,01	0,001	0,00	0,97	16,92
	Erro		0,001	0,01	0,001	0,01	0,65	9,33
Apical	Genótipo (G)	9	0,005 ^{***}	0,04 ^{***}	0,0005 ^{**}	0,03 ^{**}	19,21 ^{***}	16,88 ^{**}
	Dose de P (P)	1	0,0001	0,005	0,0005 ^{**}	0,01	8,84	4,66
	G*P	9	0,0009	0,008	0,00	0,03 ^{**}	4,39	26,95 ^{**}
	Erro		0,0007	0,005	0,0001	0,007	2,56	5,82
Campo								
Basal	Genótipo (G)	9	0,01 [*]	0,62 [*]	0,17 ^{**}	0,01	0,10	77,64
	Dose de P (P)	1	0,06 ^{***}	2,6 ^{6**}	0,84 ^{***}	0,17 ^{***}	0,51 ^{**}	932,0 ^{***}
	G*P	9	0,006	0,27	0,06	0,01	0,04	62,20
	Erro		0,005	0,25	0,05	0,009	0,06	54,10
8-10 cm	Genótipo (G)	9	0,009 [*]	0,22	0,05	0,05	0,07	25,91
	Dose de P (P)	1	0,006	0,18	0,07	0,07	0,24 [*]	31,95
	G*P	9	0,004	0,09	0,02	0,02	0,09	23,70
	Erro		0,004	0,62	0,03	0,03	0,04	26,03

*, **, *** significativo a 5%, 1% e 0,1% de probabilidade pelo T-test.

Figura 6.4 – Correlação entre fósforo acumulado e comprimento do eixo principal da raiz basal para o primeiro experimento de casa de vegetação (GH-1) ($y = 0.0528x - 1.3686$, $r^2 = 0.82$, $p = 0.05$) (35 dias após emergência) sob baixa disponibilidade de P. Cada ponto é a média de quatro repetições de cada genótipo

A ATX teve influência significativa do efeito genótipo na maioria dos segmentos no GH-1 e GH-2, exceto o segmento médio no GH-2 (Tabela 5.3). Não houve efeito significativo dos genótipos na ATX no experimento de campo, entretanto a dose de P influenciou significativamente o segmento basal desse experimento (Tabela 5.3). Houve também efeito da dose de P na ATX nos segmentos basal e médio do GH-1 e basal do GH-2 (Tabela 5.3). Foi observado interação entre os efeitos somente para os segmentos basal e médio do GH-1 e basal do GH-2 (Tabela 5.3). O tratamento com baixo P diminuiu a ATX em 48%, 40% e 47% do segmento basal nos experimentos GH-1, GH-2 e campo, respectivamente (Figuras 5.7, 5.8 e 5.9). No segmento médio do GH-1 no tratamento com baixo P também foi observada um decréscimo significativo da ATX (34%) quando comparado com o tratamento com alto P (Figura 5.8).

Nos dois segmentos da raiz basal do experimento de campo houve efeito significativo da dose de P na %St (Tabela 5.3). O tratamento com baixo P ocasionou uma redução de 10% e 8% na %St nos segmentos basal e 8-10 cm, respectivamente (Figura 9). Nos experimentos de casa de vegetação houve efeito significativo dos genótipos na maioria dos três segmentos, exceto segmento médio do GH-1 (Tabela 5.3). A dose de P influenciou significativamente somente os segmentos médio no GH-1 e basal no GH-2 (Tabela 5.3). O efeito da baixa disponibilidade do tratamento com baixo P ocasionou uma diminuição da %St na ordem de 29% no segmento médio no GH-1 (Figura 5.7), e de 12% no segmento basal no GH-2 (Figura 5.8). Não houve redução significativa do %St no tratamento com baixo P no segmento apical.

Figura 6.5 – Correlação entre fósforo acumulado e comprimento do eixo principal da raiz basal para o primeiro experimento de casa de vegetação (GH-1) ($y = 0.0625x + 9.6336$, $r^2 = 0.74$) (28 DAE) sob baixa disponibilidade de P. Cada ponto é a média de quatro repetições de cada genótipo

Figura 6.6 – Densidade de ramificação no eixo principal da raiz basal dos genótipos de feijão da família ALB (GH-2) cultivados em duas condições de disponibilidade de fósforo (Baixo) e (Alto). Os dados apresentados são médias $\pm$ DP das médias de 10 genótipos ($n = 4$). As médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente ($p < 0.05$)

Foi observado efeito dos genótipos na %Xy no segmento basal no GH-1 e GH-2, e nos segmentos médio e apical no GH-2 (Tabela 5.3). Os tratamentos com baixo e alto P afetaram a %Xy na maioria dos segmentos da raiz basal nos três experimentos, exceto o segmento médio no GH-1, e o segmento apical no GH-1 e GH-2 (Tabela 5.3). Comparada com o tratamento com alto P, o tratamento com baixo P ocasionou redução da %Xy no segmento basal no GH-1 e no experimento de campo da ordem de 50% e 25%, respectivamente (Figura 5.7 e 5.9). Não

houve diferença significativa entre os tratamentos com baixo e alto P nos três segmentos da raiz basal no GH-2 (Figura 5.8).

Figura 6.7 – Comparação de médias para diâmetro transversal da raiz basal (DRB), área total da seção transversal (ATST), área total do stele (ATS), área total dos xilemas (ATX), porcentagem da ATSC ocupada pelo stele (%St) e porcentagem do stele ocupado por xilemas (%Xy) entre segmento basal (BS), segmento médio (MS) e segmento apical (AS) no primeiro experimento de casa de vegetação (GH-1). Os dados apresentados são médias $\pm$ DP das médias de 9 genótipos (n = 4). As médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente ($p < 0.05$).

Figura 6.8 – Comparação de médias para diâmetro transversal da raiz basal (DRB), área total da seção transversal (ATST), área total do stele (ATS), área total dos xilemas (ATX), porcentagem da ATSC ocupada pelo stele (%St) e porcentagem do stele ocupado por xilemas (%Xy) entre segmento basal (BS), segmento médio (MS) e segmento apical (AS) no segundo experimento de casa de vegetação (GH-2). Os dados apresentados são médias $\pm$ DP das médias de 10 genótipos (n = 4). As médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente ($p < 0.05$).

Figura 6.9 – Comparação de médias para diâmetro transversal da raiz basal (DRB), área total da seção transversal (ATST), área total do stele (ATS), área total dos xilemas (ATX), porcentagem da ATSC ocupada pelo stele (%St) e porcentagem do stele ocupado por xilemas (%Xy) entre segmento basal (BS) e segmento médio (MS) no experimento de campo. Os dados apresentados são médias $\pm$ DP das médias de 10 genótipos ($n = 4$). As médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente ($p < 0.05$).

6.4 Discussão

Os resultados desse trabalho confirmam a hipótese de que em baixa disponibilidade de P às plantas de feijão comum apresentam estiolação da raiz basal, melhorando assim, a absorção de P do solo, e proporcionando maior crescimento da parte aérea das plantas. No entanto, não foi observado variabilidade da expressão genética significativa para todas características anatômicas analisadas nesse estudo, o que indica que os genótipos utilizados não apresentaram variabilidade da expressão genética suficiente para diferirem entre si, provavelmente porque são originários do mesmo cruzamento.

O crescimento primário (elongação) da raiz basal variou consideravelmente entre os tratamento de P. No tratamento com baixo P algumas plantas de feijão apresentaram longas raízes basais e maior PA (Figuras 5.4 e 5.5). As plantas com longas raízes basais também tiveram maior MSPA do que as plantas com raízes basais curtas no tratamento com baixo P (Figura 5.3). Comparando cultivares eficientes e ineficientes de feijão comum, Fan et al. (2003) observaram que a baixa disponibilidade de P induziu a diminuição do diâmetro da raiz basal e a porcentagem do córtex que é ocupada pelo stele. No presente estudo o tratamento com baixo P também diminuiu o DRB e a %St, principalmente no segmento basal e médio, enquanto que na região apical essas características foram mais uniformes. Esses resultados demonstram que no tratamento com alto P houve um maior crescimento secundário das raízes

(engrossamento), pois as plantas tiveram maior acesso ao P e não necessitaram economizar fotoassimilado para o desenvolvimento das raízes e parte aérea.

O sistema radicular em resposta a algumas limitações edáficas exhibe grandes modificações em escala fisiológica, morfológica e anatômica, buscando melhorar o próprio crescimento radicular, e garantir o crescimento normal da parte aérea das plantas (GRUBER et al., 2011; LYNCH, 2014). O conhecimento de características radiculares específicas pode ajudar no entendimento de como todo o sistema radicular está se desenvolvendo em condições de baixa disponibilidade de P (LYNCH, 2007). No presente estudo foi possível observar que quando submetido a baixa disponibilidade de P, as plantas de feijão apresentaram diminuição do DRB, essa modificação permitiu com que as raízes basais pudessem se alongar mais, melhorando a captura e absorção de P do solo. Isso contribuiu para melhorar o suprimento de P para o desenvolvimento da planta.

Trabalhos recentes demonstraram que o feijão responde também a baixa disponibilidade de P aumentando a eficiência metabólica da exploração do solo através de outras formas de adaptação, tais como formação de aerênquimas (FAN et al., 2003), diminuição da taxa de respiração radicular (NIELSEN et al., 2001), aumento da presença de pêlos radiculares (YAN; LYNCH, 1998) e maior presença de raízes adventícias (MILLER et al., 2003). Entretanto, não há nenhum estudo com feijão comum que tenha analisado o favorecimento do crescimento primário sobre o crescimento secundário da raiz basal, como uma forma de melhorar a eficiência de absorção e utilização do P. Nesse estudo foi observado que nas plantas de feijão, a disponibilidade de P influenciou de forma que houveram modificações anatômicas que permitiram o maior desenvolvimento primário e alongação das raiz basal (Figura 5.7, 5.8 e 5.9). Esses resultados estão de acordo com Lynch; Brown (2008), que afirmaram que uma das formas de diminuir os custos da formação de raízes é a capacidade da planta de alocar mais biomassa em classes de raízes que demandam menos metabolicamente por unidade de P absorvido.

O custo metabólico de exploração do solo é um importante componente do crescimento da planta em solos com baixa disponibilidade de P (LYNCH; HO, 2005). Características da arquitetura radicular podem reduzir os custos de formação das raízes, através do ajuste de alocação de biomassa para classes de raízes mais eficientes na absorção de recursos do solo (LYNCH, 2011). Em solos com baixo teor de P as raízes de feijão comum reduzem o crescimento secundário e a expansão radial em favorecimento da alongação das raízes. Isto foi observado nesse trabalho, onde pode-se notar que no tratamento com baixo P houve uma redução da ATX e %Xy. Esses resultados sugerem que as plantas com estiolação da raiz basal

no baixo P tiveram menor custo metabólico para construção das raízes e maior exploração do solo.

As raízes basais no tratamento com baixo P apresentaram ATST e ATS em média 50% e 40% menor ao tamanho das raízes basais do tratamento com alto P, nos experimentos de casa de vegetação e campo. A redução da ATST e ATS no baixo P não foi simplesmente uma relação alométrica com redução da MSPA, nas plantas com menor ATST e ATS foi observado raízes basais mais longas e maior produção de MSPA (Figura 5.3). Esses resultados mostram que a redução do crescimento secundário ou estiolação das raízes basais reduziram o custo metabólico de exploração do solo pelo sistema radicular das plantas, e pode, portanto, ser um componente da eficiência de absorção do P. A estiolação radicular é uma característica adaptativa das plantas, reduzindo o custo metabólico da expansão radicular para maior exploração do solo em busca de regiões que tenham maior disponibilidade de P (LYNCH; BROWN, 2008).

Algumas plantas possuem a capacidade de modificar o tamanho, massa, forma e o número de raízes do sistema radicular. Esse processo é chamado de crescimento radicular, e é considerado um aspecto essencial para a sobrevivência das plantas em situações adversas, como por exemplo, solos com baixa disponibilidade de P (NIU et al., 2012). O custo com carbono para formação e manutenção do crescimento das raízes representa um significativo investimento de recursos vegetais, especialmente em condições limitantes de P (LYNCH, 2014). Dado a baixa disponibilidade e mobilidade de P na maioria dos solos, a habilidade do sistema radicular crescer no solo de forma mais eficiente, confere ou exige um custo metabólico mínimo, essencial para garantir o crescimento e desenvolvimento da planta (CHIMUNGU et al., 2014). O papel da raiz na adaptação da planta à solos com baixa disponibilidade de P está na capacidade de modificação morfológica e anatômica das raízes, de uma forma capaz de permitir que a planta maximize a eficiência de absorção e utilização do P em estádios de desenvolvimento adverso (FAGERIA; MOREIRA, 2011).

Com a evolução, as plantas desenvolveram estratégias visando melhorar a aquisição de água e nutrientes essenciais do solo através das raízes. Dentre essas, modificações das propriedades físicas, químicas e biológicas da rizosfera, associação mutualista não patogênica com fungos e bactérias, secreção de ácidos orgânicos capazes de solubilizar elementos minerais, e o desenvolvimento da arquitetura radicular apropriada (WHITE et al., 2013). Para que ocorra a modificação da arquitetura radicular, é preciso que haja adaptações morfológicas e anatômicas de certas classes de raízes (LYNCH; BROWN, 2008). Sendo assim, a estiolação da raiz basal observada nesse estudo pode ser considerada uma característica de adaptação da

arquitetura radicular com o objetivo de aumentar a exploração do solo pelo sistema radicular das plantas.

A respiração das raízes pode indicar o quanto a planta está gastando de carbono para o crescimento e manutenção do sistema radicular. Comparando a relação da taxa de respiração e o crescimento relativo do sistema radicular de genótipos de feijão comum eficientes e ineficientes em P, cultivados em baixa e alta disponibilidade de P, Nielsen et al. (2001) concluíram que os genótipos eficientes apresentaram menor necessidade de respiração para o crescimento radicular no baixo P, permitindo maior crescimento das raízes e assim maior eficiência de utilização por unidade de P absorvido. No presente estudo foi observado que houve maior crescimento do eixo principal da raiz basal no tratamento com baixo P para algumas plantas, isso possibilitou que essas plantas explorassem maior volume de solo com um custo metabólico menor, apresentando assim maior produção da MSPA do que as plantas que apresentaram raiz basal curta.

A adaptação da arquitetura radicular das plantas de iniciação e alongação de raízes laterais é uma importante estratégia usada pelas plantas, sendo estas, parte do sistema radicular sensível as mudanças nutricionais, principalmente baixa disponibilidade de P no solo (De SMET et al., 2012; JANSEN et al., 2013). Em casos de falta ou escassez de água ou nutrientes no solo, às plantas podem economizar energia inibindo a formação de raízes laterais e mantendo a formação do eixo principal da raiz para explorar mais recursos no solo. Sendo assim, em solos com baixa disponibilidade de P é interessante cultivar plantas com menor densidade de raízes laterais, conforme observado para a raiz basal no presente estudo (Figura 5.6). Miller et al. (2003) também apresentaram resultados semelhantes para cultivares de feijão eficientes em utilização de P, porém eles observaram diminuição da densidade de raízes laterais na raiz adventícias no tratamento com baixo P, essa característica foi correlacionada positivamente com maior produção da MSPA.

Os resultados desse trabalho não permitiram identificar um genótipo de feijão específico que apresentasse maior estiolação da raiz basal, provavelmente porque foram utilizados genótipos da mesma família, entretanto foi possível observar que no tratamento com baixo P as plantas de feijão apresentaram modificações morfológicas e anatômicas adaptativas que permitiram maior alongamento da raiz basal, essas plantas apresentaram maior produção de MSPA e PA. Novos estudos são necessários para avaliar o efeito de estresses nutricionais de P nas características anatômicas das raízes basais no feijão comum e outras culturas. A identificação de variabilidade da expressão genética para essa característica

de adaptabilidade será muito importante para novos programas de melhoramento de plantas que visam aumentar a eficiência de absorção e utilização de P.

6.5 Conclusão

As raízes basais de feijão comum foram mais finas, compridas e menos desenvolvidas no tratamento com baixo P, sugerindo que ocorreu estiolação da raiz basal como uma forma de adaptação ao stress causado pela baixa disponibilidade de P no solo. As diferenças anatômicas foram mais visíveis nos segmentos basais e médios.

Agradecimento

Os autores agradecem a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelas bolsas de estudo no país (2011/09039-1) e sanduíche (2013/20128-1), concedidas ao primeiro autor.

Referências

- BARBER, S.A. **Soil Nutrient Bioavailability: A Mechanistic Approach**. New York: Wiley,, 1995. p. 414.
- BEEBE, S.E.; I.M. RAO, C. CAJIAO, ; GRAJALES, M. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 4, p. 582–592, 2007.
- CHIMUNGU, J.G.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Large root cortical cell size improves drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiology*. Oxford, In press, 2015.
- CORDELL, D.; DRANGERT, J.O.; WHITE, S. The story of phosphorus: global food security and food for thought. **Global Environmental Change**, Oxford, v.19, n. 2, p. 292-305, 2009.
- DE SMET, I.; WHITE, P.J.; BENGOUCH, A.G.; DUPUY, L.; PARIZOT, B.; CASIMIRO, I.; HEIDSTRA, R.; LASKOWSKI, M.; LEPETIT, M.; HOCHHOLDINGER, F.; DRAYE, X.; ZHANG, H.; BROADLEY, M.R.; PÉRET, B.; HAMMOND, J.P.; FUKAKI, H.; MOONEY, S.; LYNCH, J.P.; NACRY, P.; SCHURR, U.; LAPLAZE, L.; BENFEY, P.; BEECKMAN, T.; BENNETT, M. Analyzing Lateral Root Development: How to Move Forward. **The Plant Cell**, Rockville, v. 24, n. 1, p. 15-20, 2012.
- FAN, M.; ZHU, J.; RICHARDS, C.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Physiological roles for aerenchyma formation in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, Oxford, v. 30, n. 5, p. 493-506, 2003.
- FAGERIA, N.K.; MOREIRA, A. The Role of Mineral Nutrition on Root Growth of Crop Plants. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 110, n. 1, p. 251-331, 2011.

HAVLIN, J.L.; TISDALE, S.L.; NELSON, W.L. **Soil fertility and fertilizers: an introduction to nutrient management**. 7th. ed. New Jersey: Pearson Prentice Hall, 2005. 515p.

GRUBER, V.; ZAHAF, O.; DIET, A.; ZÉLICOURT, A.; LORENZO, L.; CRESPI, M. Impact of the environment on root architecture in dicotyledoneous plants. In: OLIVEIRA, A.C.; VARSHNEY, R.K. (Ed.). **Root Genomics**. Springer, Heidelberg, 2011. chap. 5. p. 113–154.

JANSEN, L.; DEMEULENAERE, M.; BEECKMAN, T. Lateral Root Development. In: ESHEL, A.; BEECKMAN, T. (Eds.). **Plant Roots, Hidden Half (4th ed.)**. New York Marcel Dekker, 2013. chap. 6. p. 521–552.

LAMBERS, H.; ATKIN, O.K.; MILLENAAR, F.F. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAKI, K. (Ed.). **Plant Roots, Hidden Half**. New York: Marcel Dekker, 2002. chap. 32. p. 521–552.

LIAO, H.; RUBIO, G.; YAN, X.; CAO, A.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean. **Plant Soil**, Dordrecht, v. 232, n. 2, p. 69–79, 2001.

LYNCH, J.P. Root architecture and plant productivity. **Plant Physiology**, Oxford, v. 109, n. 1, p. 7–13, 1995.

LYNCH, J.P.; HO, M.D. Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant Soil**, Dordrech, v. 269, n. 1, p. 45–56, 2005.

LYNCH, J.; BROWN, K.M. Whole plant adaptations to low phosphorus availability. In: HUANG, B. (Ed.). **Plant-Environment Interactions**. New York: Taylor & Francis, 2006. chap. 8. p. 209–242.

LYNCH, J.P. Roots of the Second Green Revolution. **Australian Journal of Botany**, Victoria, v. 55, n. 5, p. 493–512, 2007.

LYNCH J.P.; BROWN K.M. Root strategies for phosphorus acquisition. In: WHITE, P.J; HAMMOND, J.P. (Ed.). **The Ecophysiology of Plant-Phosphorus Interactions**. Springer Science + Business Media B.V., Berlin, v. 7, 2008, chap. 5. p. 82–116, ano.

LYNCH, J.P. Root Phenes for Enhanced Soil Exploration and Phosphorus Acquisition: Tools for Future Crops. **Plant Physiology**, Oxford, v. 156, n. 3, p. 1041–1049, 2011.

LYNCH, J.P. Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. **Plant, Cell and Environment**, Hoboken, v. , n. , p. 1–10, 2014.

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**, Oxford, v. 30, n. 10, p. 973–985, 2003.

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. 3, p. 329–339, 2001.

NIU, Y. F. Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. **Annals of Botany**. Oxford, v. 112, n. 2, p. 1-18, 2012.

RAMAEKERS, L.; REMANS, R.; RAO, I.M.; BLAIR, M.W.; VANDERLEYDEN, J. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.117, n. 3, p.169- 176, 2010.

TRACHSEL S.; KAEPPPLER, S.M.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 341, n. 1, p. 75-87, 2011.

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

WHITE, P.J. Matching roots to their environment. **Annals of Botany**, Oxford, v. 112, n. 7, p. 207–222, 2013.

YAN, X.; LYNCH, J.P. Genetic variation for root hair density and length in the common bean in response to low phosphorus availability. In: LYNCH, J.P.; DEIKMAN, J. (Ed.). **Phosphorus in plant biology: regulatory roles in ecosystem, organismic, cellular, and molecular processes**. Rockville:American Society of Plant Physiologists, 1998. chap. 12. p. 332-334.

ZHU, J.; LYNCH, J.P. The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays* L.) seedlings. **Functional Plant Biology**, Oxford, v. 31, n. 4, p. 949-958, 2004.