

MICHEL CASTELLANI DA ROCHA

**CARACTERIZAÇÃO MORFOFISIOLÓGICA RADICULAR RELACIONADA
AOS MECANISMOS DE AQUISIÇÃO DE FÓSFORO EM SORGO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2008

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

R672c
2008

Rocha, Michel Castellani, 1981-
Caracterização morfofisiológica radicular relacionada
aos mecanismos de aquisição de fósforo em sorgo /
Michel Castellani Rocha. – Viçosa, MG, 2008.
ix, 65f.: il. (algumas col.) ; 29cm.

Orientador: Glauco Vieira Miranda.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de
Viçosa.
Referências bibliográficas: f. 49-65.

1. Exsudação radicular. 2. Sorgo - Morfologia de raiz.
3. *Sorghum bicolor*. 4. Aquisição de fósforo.
I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22.ed. 631.42

MICHEL CASTELLANI DA ROCHA

**CARACTERIZAÇÃO MORFOFISIOLÓGICA RADICULAR RELACIONADA
AOS MECANISMOS DE AQUISIÇÃO DE FÓSFORO EM SORGO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Aprovada: 29 de julho de 2008.



Prof. João Carlos Cardoso Galvão

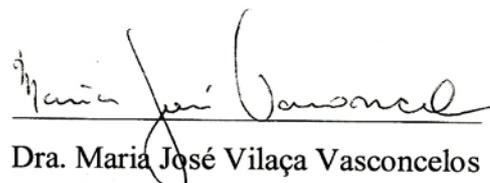


Dr. Paulo César Magalhães



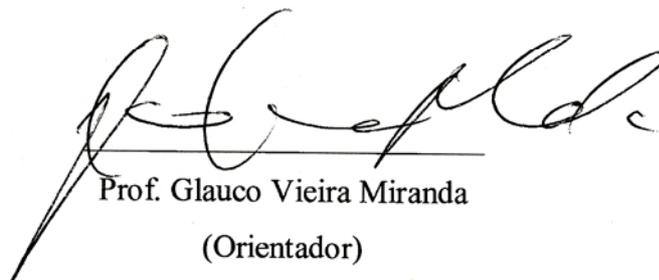
Dr. Robert Eugene Schaffert

(Co-orientador)



Dra. Maria José Vilaça Vasconcelos

(Co-orientadora)



Prof. Glauco Vieira Miranda

(Orientador)

Dedico,

Aos meus pais: Moacir Sebastião da Rocha e Maria Castellani da Rocha

Às minhas irmãs: Marcíria e Marcilene

Aos meus cunhados: Teófilo Carlos e Rafael

Ao meu amor: Luciana

Aos meus avós: José Castellani e Argentina; e Sebastião Benevenuto (*in memorian*) e Argenti

Ofereço,

Aos Doutores: Robert Eugene Schaffert, Glauco Vieira Miranda e Maria José V. Vasconcelos, por acreditarem neste trabalho e por compartilharem comigo seus conhecimentos e experiências.

AGRADECIMENTOS

À Deus, pelo dom da vida.

À Universidade Federal de Viçosa pela oportunidade de realizar o curso de Mestrado em Fitotecnia e pelos ensinamentos a mim transmitidos.

À Embrapa Milho e Sorgo pela estrutura física e humana disponibilizada.

À Fundação Mcknight pela concessão de bolsa e recursos para a realização deste trabalho.

Aos Orientadores Robert Eugene Schaffert, Glauco Vieira Miranda e Maria José Vilaça Vasconcelos pelos ensinamentos, exemplo profissional, compreensão, confiança, apoio e amizade.

Ao Dr. Gebisa Ejeta pela concessão de material genético de seu programa de melhoramento.

A Professora Nilda de Fátima Ferreira Soares e José Carlos B. Júnior pela disponibilização do laboratório e equipamentos para análise de cromatografia.

Aos Pesquisadores da Embrapa Milho e Sorgo Paulo César Magalhães, Lauro José Moreira Guimarães, Flávio Dessaune Tardin, Cláudia Teixeira Guimarães, Jurandir Vieira Magalhães, Sidney Netto Parentoni, Eliane Aparecida Gomes e Fernando Hercos Valicente pelos conselhos e amizade.

Aos funcionários da Embrapa, em especial a Paulo Eduardo, Carlos Henrique, Gislene, Francine, Gilberto Cambraia, Múcio, José Eduardo, Rodrigo, Ubiraci e a todos que contribuíram de diversas formas para a execução deste trabalho.

Aos amigos de curso e de trabalho Christiano, Marlos, Juninho, Marcelo, Fernando, Lidianne, Geraldo Júnior e Fabrício pelo companheirismo, amizade e cumplicidade.

Aos meus avós, pais, irmãs, cunhados, tios, primos pelo carinho, apoio e exemplo de vida, sempre contribuindo para formação de minha pessoa.

À minha namorada Luciana que esteve me apoiando em todos os momentos desta caminhada, compartilhando comigo o amor, a alegria e a sabedoria.

Aos amigos da família Cantarutti que me acolheram em Viçosa, pela amizade e apoio incondicionais. Aos amigos da família Costa Simões que me acolheram em Sete Lagoas, construindo uma bela amizade.

A todos que direta e indiretamente contribuíram para a concretização deste trabalho.

ÍNDICE

Resumo	v
Abstract.....	vii
1. Introdução.....	1
2. Revisão Bibliográfica	3
2.1. O sorgo	3
2.2. O fósforo no solo e a disponibilidade para as plantas	4
2.3. Aquisição de fósforo pelas plantas	6
2.4. O Fósforo na planta e suas funções	9
2.5. Deficiência de fósforo no solo e o desenvolvimento das plantas	10
2.6. O sistema radicular e suas adaptações.....	11
2.6.1. Pêlos radiculares	14
2.7. Mecanismos fisiológicos no aumento da disponibilidade de fósforo.....	15
2.7.1. Estrigolactonas encontradas nos exsudados de sorgo	16
2.7.2. Interação micorriza-planta.....	18
3. Objetivos.....	19
4. Material e métodos	19
4.1. Recursos genéticos	19
4.2. Avaliação de características morfológicas do sistema radicular de sorgo.....	21
4.2.1. Cultivo de linhagens e coleta de plantas para análise.....	21
4.2.2. Avaliação da morfologia radicular de linhagens de sorgo	23
4.3. Exsudação radicular: mecanismo fisiológico apresentado pelas plantas para a modificação da rizosfera.....	23
4.3.1. Cultivo de linhagens e coleta dos exsudados	23
4.3.2. Extração e separação de exsudados.....	24
4.3.3. Análises de cromatografia gasosa (GC/MS)	26
5. Resultados e discussão	26
5.1. Avaliação de características morfológicas do sistema radicular de sorgo cultivado em baixa e alta disponibilidade de fósforo	26
5.2. Exsudação radicular: mecanismo fisiológico apresentado pelas plantas para a modificação da rizosfera.....	35
6. Conclusões.....	37
7. Referências	38

RESUMO

Rocha, Michel Castellani da, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, Julho de 2008.
Caracterização morfofisiológica radicular relacionada aos mecanismos de aquisição de fósforo em sorgo. Orientador: Glauco Vieira Miranda. Co-Orientadores: Robert Eugene Schaffert e Maria José Vilaça Vasconcelos.

A baixa disponibilidade de fósforo no solo é um dos principais fatores que restringem o desenvolvimento e a produção das plantas. Para a adaptação a estes ambientes as plantas desenvolveram mecanismos que variam entre espécies e entre genótipos. A capacidade das plantas em explorar o solo, converter formas não utilizáveis em absorvíveis, formar associação com fungos micorrízicos, entre outras características, podem determinar a eficiência das plantas nestes ambientes. Este trabalho teve como objetivo avaliar características morfofisiológicas radiculares relacionadas aos mecanismos de aquisição de fósforo em linhagens de sorgo pertencentes ao programa de melhoramento de sorgo da Embrapa. Foram caracterizadas nove linhagens, quanto à morfologia do sistema radicular cultivadas em solos apresentando dois níveis de fósforo (5 e 20 mg dm⁻³), e quatro linhagens quanto à exsudação de compostos pertencentes ao grupo das estrigolactonas. Para as características do sistema radicular avaliadas não foi verificada a interação entre genótipo e ambiente. Diferenças significativas entre os ambientes com alto e baixo fósforo foram verificadas para as características comprimento total de raiz (CTR), área de superfície total de raiz (ATR), diâmetro médio de raiz (DMR), número de ramificações (NR), comprimento de raiz muito fina (CRMF), área de superfície de raiz muito fina (ARMF), massa seca de raiz (MSR), massa seca de raiz/massa seca de parte aérea (MSR/MSPA), comprimento específico (CE), finura de raiz (FR) e densidade de tecido de raiz (DeTR). Para as características diâmetro médio de raiz (DMR), comprimento de raiz grossa (CRG), área de superfície de raiz grossa (ARG), área de superfície de raiz fina (ARF), massa seca de parte aérea (MSPA), MSR, massa seca total (MST) e FR os genótipos apresentaram diferenças significativas independentemente do nível de fósforo onde elas foram cultivadas. As linhagens apresentaram diferenças significativas para as características DMR, CRG, ARG, MSPA, MSR, MST e FR apenas no canteiro contendo alta disponibilidade de fósforo. Quando cultivadas em baixo fósforo verifica-se que existem diferenças significativas entre as

elas para as características CTR, ATR, NR, CRMF, CRF, ARMF e ARF. Existe variabilidade genética para CTR, CRMF, CRF, ATR, ARMF, ARF e NR quando as plantas são cultivadas em baixa disponibilidade de fósforo, podendo ser de grande utilidade como parâmetros para seleção nos programas de melhoramento de sorgo. O comprimento e a área de superfície das raízes apresentaram-se mais importantes na adaptação das plantas em baixa disponibilidade de fósforo que o volume e o diâmetro médio das raízes. Diferentes mecanismos de aquisição de fósforo podem estar atuando nos ambientes de baixa e alta disponibilidade de fósforo. A característica DeTR foi bem informativa em relação à eficiência das linhagens em baixo fósforo. As linhagens caracterizadas quanto à exsudação de compostos foram crescidas em sistema de cultivo ausente de fósforo. Análises de cromatografia líquida de alta eficiência e de cromatografia gasosa acoplada a espectrômetro de massas indicaram diferenças na quantidade liberada de um composto isolado nos exsudados totais, o qual apresentou características moleculares que sugerem que ele é um dos compostos sinalizadores para colonização de fungos micorrízicos (strigolactonas). Das quatro linhagens estudadas, a BR007B foi a que apresentou maiores quantidades de exsudados totais, sendo que ela foi 2,8 vezes maior que a linhagem SC283, que menos exsudou. Assim, há resposta fisiológica diferenciada entre linhagens de sorgo cultivadas em ambientes ausentes de fósforo, sendo fortes as indicações para existência de variabilidade genética entre as linhagens de sorgo estudadas para exsudação de compostos relatados como sinalizadores para a colonização de fungos micorrízicos.

ABSTRACT

Rocha, Michel Castellani da, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July 2008.
Characterization of morphophysiological root traits related to mechanisms of phosphorus acquisition in sorghum. Advisor: Glauco Vieira Miranda. Co-Advisors: Robert Eugene Schaffert and Maria José Vilaça Vasconcelos.

Low availability of phosphorus in the soil is one of the principal limiting factors in plant development and plant production. Plants have developed adaptive mechanisms for these environments that vary between species and between genotypes within a species. The capacity of plants to explore the soil, transform unusable forms to usable forms, develop relationships with mycorrhiza fungi, etc., influence the efficiency of plants in these environments. The objective of this study was to evaluate morphophysiological root characteristics related to mechanisms of phosphorus acquisition in sorghum lines of the sorghum improvement program at Embrapa Maize and Sorghum. Nine lines were used to study the root system in a soil with two levels of phosphorus (5 and 20 mg dm⁻³), and four lines were used to study the composition of strigolactone derivatives of root exudates. No significant interactions were found between genotypes and phosphorus level in the soil for the root morphological characteristics studied. Significant differences for the root characteristics: total root length (CTR), total root surface area (ATR), mean root diameter (DMR), number of root branches (NR), very fine root length (CRMF), root surface area of very fine roots (ARMF), root dry weight (MSR), dry weight root/plant dry weight ratio (MSR/MSPA) specific root length (CE), fineness of root (FR) and root tissue density (DeTR) between high and low phosphorus levels were observed. Significant differences between genotypes independently of the phosphorus level were observed for: DMR, length of thick roots (CRG), surface area of thick roots (ARG), surface area of fine roots (ARF), plant dry weight (MSPA), MSR, total plant dry weight (MST) and root fineness FR. Significant differences among the line in the plots with high phosphorus were observed for DMR, CRG, ARG, MSPA, MSR, MST, and FR, but not in the plots with low phosphorus. Significant differences between genotypes in the low phosphorus plots were only observed for CTR, ATR, NR, CRMF, CRF, ARMF, and ARF. Genetic variability was observed CTR, CRMF, CRF, ATR, ARMF, ARF e NR at low phosphorus levels and could be useful parameters for selection in sorghum

improvement programs. Root length and root surface area appear to be more important for plant adaptation to low levels of phosphorus than root volume and root diameter. Different mechanisms of phosphorus acquisition may be occurring in environments with low and high phosphorus availability. Root tissue density was one of the most useful parameters related to plant productivity at low phosphorus. Four lines were characterized for root exudation components at low phosphorus. High performance liquid chromatography (HPLC) and coupling gas chromatography to mass spectrometry were used to analyze the compost isolated from root exudates from each line. Differences were observed between lines for what appears to be sorgolactone (strigolactone), a substance that is associated with signaling the colonization of mycorrhiza fungi. BR0007B, one of the four lines evaluated, had the highest quantity of total exudates, being 2.8 times greater than the line SC283, with the least amount. These physiological differences between the lines grown in a medium without phosphorus strongly support the presence of genetic variability in sorghum for the ability of the plant to induce (signal) mycorrhiza colonization.

1. INTRODUÇÃO

O sorgo é considerado atualmente o quinto cereal mais produzido no mundo, depois do milho, trigo, arroz e cevada (FAO, 2005), obtendo uma produção mundial estimada em 2004 de 60,2 milhões de toneladas em uma área de 44,4 milhões de hectares (FAO, 2005). É esperado que a produção mundial de sorgo alcance 64 milhões de toneladas no fim de 2008 (FAO, 2008).

A cultura do sorgo está expandindo cada vez mais no Brasil principalmente no período de safrinha, em sucessão as culturas de verão (EMBRAPA MILHO e SORGO, 2007). A área ocupada com produção de sorgo na safra 2006/07 foi de aproximadamente 926.891 ha, tendo aumentado para 1.001.181 ha na safra atual (APPS, 2008). A produção de grãos de sorgo na safra 2006/07 foi estimada em 2,14 milhões de toneladas, enquanto que na safra 2007/08 a produção está estimada em aproximadamente 2,35 milhões de toneladas (APPS, 2008).

O crescimento das plantas é afetado direta e indiretamente por diversos fatores de solo, manejo, clima e genótipo, sendo que muitos destes podem ser controlados e outros não. Desta forma, a produtividade das culturas depende de mais de uma centena de variáveis ligadas aos fatores citados. O suprimento das plantas por água e nutrientes, por exemplo, é influenciado pelas interações destes fatores atuando principalmente na umidade do solo (MEURER, 2007). Os nutrientes são essenciais para o crescimento e desenvolvimento das plantas, apresentando funções específicas e fundamentais em seu metabolismo. Com base na quantidade requerida pelas plantas para o seu crescimento, os nutrientes são classificados em macronutrientes ou micronutrientes (MARSCHNER, 1995). Uma função específica dos macronutrientes como fósforo (P), nitrogênio (N) e o enxofre (S) é fazer parte de moléculas como ácidos nucleicos e proteínas (MARSCHNER, 1995).

Dentre os vários nutrientes necessários para o desenvolvimento e produção das plantas o fósforo (P) ocupa lugar de destaque devido a grande quantidade exigida pelas plantas (STAUFFER e SULEWSKI, 2004) e a sua deficiência generalizada na grande maioria dos solos (LOPES et al., 2004).

Um fator que afeta a disponibilidade dos nutrientes na solução do solo para absorção das plantas é o pH. Grande parte dos solos das regiões tropicais e subtropicais apresenta limitações ao desenvolvimento de muitas culturas devido à acidez excessiva apresentada. O cerrado brasileiro, por exemplo, compreende uma área com quase dois

milhões de quilômetros quadrados apropriadas para a produção agrícola que, entretanto, apresentam baixos valores de pH. Associados aos baixos valores de pH, estes solos apresentam ainda baixa fertilidade, níveis tóxicos de alumínio, baixa disponibilidade de fósforo inorgânico (Pi) e a alta capacidade de fixação de Pi (SCHAFFERT et al., 2001). Esta capacidade de fixação do Pi é devido ao fato de que em condições de maior acidez do solo a superfície dos óxidos, principalmente de ferro (Fe), está carregada positivamente, atraindo e complexando ânions como fosfato, sulfato e molibdato, tornando-os indisponíveis para as plantas (DECHEN e NACHTIGALL, 2007).

Para os elementos que se encontram fortemente adsorvidos ao solo e com baixo teor na solução, como o P, a difusão torna-se o mecanismo de transporte responsável pela quase totalidade absorvida destes elementos. Este tipo de transporte ocorre quando a absorção é superior à chegada do elemento a superfície da raiz, criando-se assim, um gradiente de concentração que proporciona a difusão dos nutrientes (NOVAIS e MELLO, 2007).

Nas últimas décadas, expressivo progresso foi alcançado no entendimento dos mecanismos de aquisição de nutrientes e as suas funções no metabolismo da planta. Este progresso foi acompanhado por avanços no incremento da produtividade das culturas por meio do suprimento de nutrientes via aplicação de fertilizantes (MARSCHNER, 1995). Devido às freqüentes e, às vezes, excessivas aplicações de fertilizantes, os cultivares desenvolvidos pelos programas de melhoramento de plantas são voltados exclusivamente para altas produtividades em ambientes favoráveis, demandando altas doses de insumos que, de forma geral, não são utilizados eficientemente (CLARKSON, 1993; PARENTONI, 2008).

Entretanto, devido às novas tendências socioeconômicas e ambientais, a busca por culturas mais eficientes na aquisição e uso de P, e outros nutrientes, apresentam razões básicas: os fertilizantes são os insumos com a maior participação no custo final da produção agrícola em escala comercial, sendo que seu uso é, na maioria das vezes, restringido pelo pequeno produtor devido à falta de recursos (GOOD et al., 2004; PARENTONI, 2008); o uso indiscriminado de fertilizantes em altas doses causa grande impacto ambiental, podendo contaminar os mananciais hídricos, fato já verificado para N e P em áreas de agricultura intensiva (SHARPLEY et al., 2001; PARENTONI, 2008); os fertilizantes são obtidos a partir de combustíveis fósseis (N) ou dependem de recursos minerais que devem se esgotar em um período relativamente curto (CLARKSON e HAWKESFORD, 1993; PARENTONI, 2008); e até 80 a 90% do P

aplicado como fertilizante pode ser adsorvido pelas partículas do solo, tornando assim esta fração não disponível às plantas (GERKE et al., 1994; LAMBERS et al., 2006).

Durante o processo natural de evolução, as plantas de sorgo desenvolveram mecanismos de adaptação para diversas condições ambientais, resultando em uma extensa variação genética para tolerância a diversos estresses (TUINSTRA et al., 1997). As plantas, de maneira geral, apresentam vários mecanismos e processos que contribuem para a aquisição e o uso eficiente de P e outros nutrientes que se encontram pouco disponíveis no solo. Esses mecanismos e processos estão relacionados com a expressão de características morfológicas e fisiológicas desejáveis. Estes mecanismos de adaptação são encontrados diferentemente entre espécies e/ou cultivares, indicando existência de variabilidade genética para aquisição e utilização de nutrientes (FAGERIA, 1998). Genótipos eficientes na aquisição de nutrientes pouco móveis no solo como o P, podem ter um aumento na capacidade de exploração do solo, por meio de modificações na morfologia do sistema radicular e podem converter as formas não utilizáveis para formas absorvíveis, por meio da exsudação de compostos orgânicos ou de associação com microorganismos (RENGEL e MARSCHNER, 2005).

O objetivo deste trabalho foi avaliar características morfofisiológicas radiculares relacionadas aos mecanismos de aquisição de fósforo em linhagens de sorgo.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. O sorgo

A origem do sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) está provavelmente na África, embora algumas evidências indiquem que possa ter havido duas regiões de dispersão independentes: África e Índia (EMBRAPA MILHO e SORGO, 2007).

A cultura do sorgo, no Brasil, apresentou avanço significativo a partir da década de 70. Nos últimos 30 anos, a área cultivada tem mostrado flutuações, em decorrência da política econômica, tendo a comercialização como principal fator limitante. Atualmente, a cultura tem apresentado grande expansão (20% ao ano, a partir de 1995), principalmente, em plantios de sucessão a culturas de verão, com destaque para os Estados de Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Minas Gerais, onde se concentram aproximadamente 85% do sorgo granífero plantado no país (EMBRAPA MILHO e SORGO, 2007). O estado de Goiás é o maior produtor, com a produção em

torno de 842,9 mil toneladas, seguido do Mato Grosso, com 402,8 mil toneladas na safra 2007/08 (APPS, 2008).

No Brasil, o sorgo é cultivado principalmente para produção de grãos, e forragem, embora existam também cultivares para produção de álcool ou açúcar (SAWAZAKI, 1998). Ele pode substituir total ou parcialmente o milho nas rações para aves e suínos e totalmente, para ruminantes, com uma vantagem comparativa de menor custo de produção e valor de comercialização de aproximadamente 80% do preço do milho. Além disso, a cultura tem mostrado bom desempenho como alternativa para uso no sistema de integração lavoura/pecuária e para produção de massa verde, proporcionando maior proteção do solo contra a erosão, maior quantidade de matéria orgânica disponível e melhor capacidade de retenção de água no solo, além de propiciar condições para uso no plantio direto (EMBRAPA MILHO e SORGO, 2007).

O sorgo apresenta notável capacidade de adaptar a diversos ambientes e diferentes umidades do solo, sobrevivendo assim, a ambientes de baixa umidade (seca), altas temperaturas e com nutrientes limitados. Essa vantagem adaptativa é refletida também no desenvolvimento de resistências a doenças e pragas que afetam a produção de grãos (DILLON et al., 2007). Principalmente devido a sua tolerância a seca a cultura do sorgo tem se expandindo nas regiões de safrinha e no Nordeste brasileiro. A substituição do milho pelo sorgo na safrinha se deve, principalmente, ao fato de que o sorgo requer aproximadamente 50 % das precipitações de chuva requeridas pelo milho durante o ciclo (APPS, 2006). As pesquisas com sorgo também evoluíram bastante no sentido de disponibilizar híbridos cada vez mais eficientes às condições de safrinha e com alto teto produtivo.

2.2. O fósforo no solo e a disponibilidade para as plantas

Existe uma relação entre a fertilidade do solo e a produtividade das plantas quando os demais fatores de produção são mantidos em níveis não-limitantes. Assim, a planta tem seu crescimento diretamente dependente da concentração do nutriente na solução do solo, que é denominado fator intensidade (I) (NOVAIS e MELLO, 2007). Dos macronutrientes essenciais as plantas, o P é um dos elementos que está freqüentemente em concentrações sub-ótimas para as culturas na solução do solo. Isso é consequência de sua habilidade de formar compostos de alta energia de ligação com os

colóides, conferindo-lhe alta estabilidade na fase sólida (NOVAIS e MELLO, 2007). Desta forma, mesmo que os teores totais do fósforo no solo sejam altos em relação aos necessários para as plantas, apenas uma pequena fração esta disponível às plantas (LIU et al., 2006; PARENTONI, 2008).

O P no solo é encontrado em duas formas: a inorgânica (Pi), forma na qual as plantas são capazes de absorver, e a orgânica (Po), que devem ser mineralizadas para que as plantas possam absorvê-la (DECHEN e NACHTIGALL, 2007).

Os Po estão na forma de fosfolipídios, ácidos nucleicos e fosfatos de inositol, com uma percentagem variando 15 a 80 % do P total. O Po é originado a partir dos resíduos vegetais adicionados ao solo, dos tecidos microbianos e dos produtos de sua decomposição (SANTOS et al., 2000; SANTOS et al., 2008). A estabilidade destes compostos depende de sua natureza e de sua interação com a fração mineral, pois são usados como fontes de carbono pelos microorganismos, cujo resultado é a sua mineralização e disponibilização do fósforo para as plantas. Alguns compostos, como ácidos nucleicos e fosfolipídios com ligação diéster, possuem estrutura química que facilita sua decomposição, sendo facilmente mineralizáveis e, por isso, as quantidades armazenadas no solo são pequenas. Já os fosfatos monoésteres, como os fosfatos de inositol, apresentam alta energia de ligação e alta carga residual, o que lhes confere facilidade de interação com os constituintes inorgânicos do solo. Isso dificulta a mineralização e favorece o acúmulo no solo, sendo então de baixa disponibilidade para as plantas (SANTOS et al., 1999; SANTOS et al., 2008).

O Pi é encontrado em várias formas, as quais dependem do pH do solo (DECHEN e NACHTIGALL, 2007). Uma pequena quantidade, normalmente menor que 1 mg L^{-1} , encontra-se na solução do solo, em equilíbrio com o P adsorvido pelos colóides do solo (HAVLIN et al., 1999). A disponibilidade do ânion H_2PO_4^- é aumentada em valores de pH abaixo de 7, enquanto que o ânion HPO_4^{2-} está mais disponível em solos com valores de pH acima de 7. Em solos com pH muito alcalinos quase todo o Pi se encontra na forma de PO_4^{3-} , forma não absorvida pelas plantas. Em solos ácidos, como os do cerrado brasileiro, as concentrações de Fe e Al em solução são bastante altas, podendo provocar a precipitação do P como fosfatos de Fe, como a strengita ($\text{FePO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), e de Al, como a variscita ($\text{AlPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$). Em solos alcalinos e calcários, o P do solo encontra-se precipitado como hidroxiapatita ($3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{Ca}(\text{OH})_2$) e como carbonatoapatita ($3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{CaCO}_3$) (DECHEN e NACHTIGALL, 2007). Com o aumento do pH do solo, a carga superficial de partículas

do solo tornam-se cada vez mais negativa, aumentando a repulsão (menor adsorção) entre o fosfato e a superfície adsorvente. Por outro lado, com o aumento do pH diminui a presença da forma H_2PO_4^- , forma preferencialmente absorvida, em relação à HPO_4^{2-} (DECHEN e NACHTIGALL, 2007).

Práticas como a calagem e o aumento do teor de matéria orgânica, tendem a aumentar a disponibilidade de P nos solos tropicais (FAGERIA e BALIGAR, 1997), entretanto estas estratégias apresentam-se eficientes, neutralizando o pH dos solos, apenas nas camadas superficiais (MORAES, 2005).

A adição de resíduos orgânicos pode restringir a adsorção de P, pois estes resíduos apresentam ácidos orgânicos de baixo peso molecular que são capazes de se ligar e bloquear os sítios de adsorção de P e/ou solubilizar as formas de P complexadas com Al, Fe e Ca. Os ácidos orgânicos provenientes da exsudação pelas raízes e do metabolismo dos microorganismos também mantêm esse processo de bloqueio de sítios de maneira contínua e efetiva. Assim, estes fatores podem aumentar a ciclagem de P e aumentar a sua disponibilidade para as plantas (GUPPY et al., 2005).

2.3. Aquisição de fósforo pelas plantas

A idéia de o solo ceder nutrientes à planta e esta, de maneira passiva, absorve-los é simplória (NOVAIS e MELLO, 2007). Para o P, verifica-se que a planta utiliza mecanismos para remover o P do solo, ocorrendo uma “mineração” de nutrientes pela planta (CLARKSON, 1985). Este processo tem sido denominado aquisição (CLARKSON, 1985; MARSCHNER, 1995; NOVAIS e MELLO, 2007) e vem substituir o termo absorção, restrito ao transporte de nutrientes através de membranas celulares para o interior celular.

A aquisição de P (Figura 1) é influenciada por fatores do solo e fatores da planta (RAGHOTHAMA e KARTHIKEYAN, 2005) como: o suprimento de P para as raízes pelo fluxo de massa e, principalmente, pela difusão deste elemento no solo; as mudanças na morfologia do sistema radicular e na extensão, a interação entre as raízes, a taxa de absorção de nutrientes e a capacidade de modificação da rizosfera (NOVAIS e MELLO, 2007).

Modelos mecanísticos que simulam a absorção de nutrientes do solo pelas plantas têm como base o transporte do nutriente no solo até a raiz, por difusão ou fluxo

de massa, e a absorção do nutriente na solução junto à raiz, segundo a cinética de Michaelis-Menten. Para outras características de planta, como presença de pêlos radiculares, associação com micorrizas, produção de exsudados, entre outras, e de ambiente, como homogeneidade do solo, conteúdo de água, compactação, os modelos utilizam valores médios pré-estabelecidos. Como a maioria destes fatores é variável com as propriedades do solo e idade da planta os modelos mecanísticos apresentam poucas soluções práticas e funcionais para a agricultura (NOVAIS e MELLO, 2007).

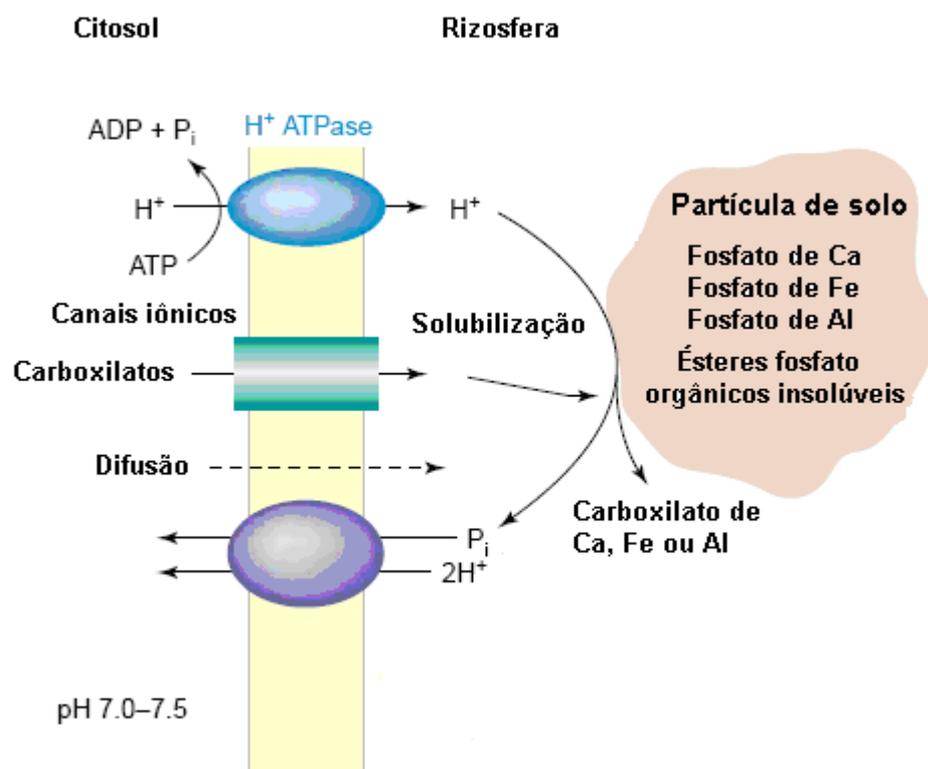


Figura 1: Mecanismo de aquisição de fósforo pelas raízes de plantas e o seu co-transporte para o interior celular (NEUMANN e MARTINOIA, 2002).

Devido à baixa disponibilidade de P_i na solução do solo e a alta demanda para manutenção dos níveis celulares, as plantas absorvem P_i através das membranas contra um gradiente de concentração (1000 vezes ou mais) (DUNLOP et al., 1997; JAIN et al., 2007a). Um modelo envolvendo mecanismos de absorção de alta e baixa afinidade tem sido amplamente aceito para explicar a aquisição de íons dependente da concentração (ULLRICH-EBERIUS et al., 1984; JAIN et al., 2007a). Evidências genéticas e moleculares mostram o funcionamento eficiente de transportadores em alta e baixa

concentração de Pi no meio (FURIHATA et al., 1992; JAIN et al., 2007a). Estudos de cinéticas de absorção também indicam a coexistência de dois sistemas de transportes com baixa e alta afinidade por Pi (SHIMOGAWARA e USUDA, 1995; JAIN et al., 2007a). Em baixas disponibilidades de Pi os transportadores de alta afinidade apresentam sua expressão induzida e são responsáveis pela principal entrada de Pi nas células. Já os transportadores de baixa afinidade são constitutivamente expressos e estão envolvidos na translocação interna de Pi (JAIN et al., 2007a).

A absorção de Pi ocorre por meio de um processo de co-transporte mediado por gasto de energia proveniente de prótons gerados pelas ATPases associadas a membrana plasmática (Figura 1). Dependendo da disponibilidade de Pi e da concentração de Pi nos tecidos, o transporte pode ser alterado e o simporte passa de 2 para 4 H⁺/H₂PO₄⁻ transportado (SAKANO, 1990; RAGHOTHAMA e KARTHIKEYAN, 2005).

Evidências de base molecular têm mostrado uma variedade muito grande de genes envolvidos na absorção e utilização de fósforo em diferentes espécies como trigo, arroz, arábida, tomate, milho e sorgo (MUCHHAL et al., 1996; LEGGEWIE et al., 1997; DARAM et al., 1998; LIU et al., 1998; SMITH et al., 1999; RAUSCH et al., 2001; DAVIES et al., 2002; PASZKOWSKI et al., 2002; MUDGE et al., 2002; VASCONCELOS, 2004; NAGY et al., 2006). Em alguns estudos foram isolados clones de cDNA a partir de bibliotecas obtidas de mRNAs total de raízes de sorgo cultivadas sob estresse de fósforo que apresentam homologia a proteínas de membrana transportadoras de fosfato. Os mRNAs específicos para essas proteínas tiveram sua síntese induzida ou aumentada consideravelmente na ausência de fósforo (VASCONCELOS, 2004). Trabalhos mais recentes têm mostrado que fatores de transcrição como WRKY75 e C2H2 “Zinc finger” também tiveram sua regulação alterada pela ausência de fósforo (BALLACHANDRA et al., 2007a; BALLACHANDRA et al., 2007b). Esse pode ser um indicativo da existência de genes que codificam para proteínas que são modulados pelos níveis internos de fósforo na planta.

2.4. O Fósforo na planta e suas funções

As plantas bem supridas de fósforo estocam o excesso de Pi celular (85 a 95%) no vacúolo na forma não-metabólica ou de estocagem. Este Pi vacuolar é utilizado para manter os níveis citoplasmáticos de Pi, que podem mudar devido as diferentes atividades metabólicas e/ou a variação do suprimento pelo meio externo (MIMURA et al., 1996; JAIN et al., 2007a).

O Pi é um elemento com relativa mobilidade na planta podendo se mover eficientemente no xilema e no floema (JAIN et al., 2007a). Quando há redução no suprimento de fósforo para a planta, o Pi é mobilizado e redistribuído principalmente das folhas velhas e senescentes para folhas novas e outros drenos ativos, apresentando como consequência desta redistribuição, sintomas de deficiência inicial nas folhas velhas.

O Pi absorvido pelas plantas pode permanecer em sua forma inorgânica ou pode ser incorporado em moléculas orgânicas, como na formação de éster fosfato simples (C-OO-P) ou ligando-se a outro Pi por ligação rica em energia, formando o pirofosfato (C-OO-P~P), como por exemplo na molécula ATP. A taxa de conversão entre Pi, éster fosfato e pirofosfato é muito grande, podendo ser, por exemplo, o Pi absorvido e incorporado em poucos minutos em fósforo orgânico, mas logo em seguida liberado dentro do xilema como Pi. Outro tipo de ligação do fosfato é a do tipo C-P-C que apresenta alta estabilidade, sendo o fosfato uma “ponte” ligando unidades como nas moléculas de DNA e RNA. O P apresenta-se envolvido em diversos papéis celulares: atua como um elemento estrutural de moléculas como ácidos nucléicos, proteínas, coenzimas; participa de processos celulares como o armazenamento e transferência de energia, divisão e crescimento celular; apresenta função regulatória de rotas metabólicas no citoplasma e nos cloroplastos, atuando diretamente nos processos de fotossíntese e respiração (MARSCHNER, 1995).

Quando a planta está em condições de adequada disponibilidade de P, verifica-se que as frações de P contidas em órgãos vegetativos são aumentados, há uma rápida formação e crescimento das raízes, melhora a qualidade dos frutos, hortaliças e grãos, sendo vital à formação da semente (DECHEN e NACHTIGALL, 2007). A combinação de eficientes absorção e translocação de Pi são essenciais para as plantas manter adequados os níveis de Pi celular para o normal funcionamento (RAGHOTHAMA e KARTHIKEYAN, 2005).

2.5. Deficiência de fósforo no solo e o desenvolvimento das plantas

As plantas que se desenvolvem em ambientes com deficiência de fósforo apresentam redução no comprimento das folhas, na área foliar e no número de folhas (Figura 2A) (LYNCH, 1991; MARSCHNER, 1995). Apesar da severa inibição da expansão celular, o conteúdo de proteínas e de clorofila por unidade de área foliar não é muito afetado (RAO e TERRY, 1989; MARSCHNER, 1995). Entretanto, a sua eficiência fotossintética por unidade de clorofila é muito menor (LAUER e BLEVINS, 1989; MARSCHNER, 1995).

O crescimento das raízes é menos inibido em plantas deficientes de fósforo que o crescimento da parte aérea, ocasionando freqüentemente um aumento na razão massa seca de raiz/parte aérea. Esse aumento na razão de raiz/parte aérea em plantas deficientes em fósforo é correlacionado com aumento na partição de carboidratos em direção a raiz, indicado por um aumento acentuado no conteúdo de sacarose nas raízes (KHAMIS et al., 1990; MARSCHNER, 1995).

Assim como a taxa de crescimento da parte aérea diminui, a formação de órgãos reprodutivos também diminui. O início do florescimento é atrasado (ROSSITER, 1978), o número de flores diminui e a formação de sementes é restrita (BARRY e MILLER, 1989). A senescência prematura das folhas é outro fator limitante da produção de grãos em plantas deficientes em fósforos (MARSCHNER, 1995).

As plantas freqüentemente desenvolvem sintomas visuais devido ao acúmulo de antocianina nas folhas mais velhas e ou senescentes (Figura 2B). O acúmulo de antocianina serve como uma barreira fotoprotetora para os cloroplastos, mascarando as clorofilas e evitando danos nos cloroplastos devido à oxidação causada pela intensidade de luz. Estresses bióticos, como pragas, e abióticos como herbicidas, déficit hídrico, temperaturas extremas ou condições de solo dificultam a aparência de sintomas visuais provenientes da deficiência de fósforo e a diagnose em campo (JAIN et al., 2007a).

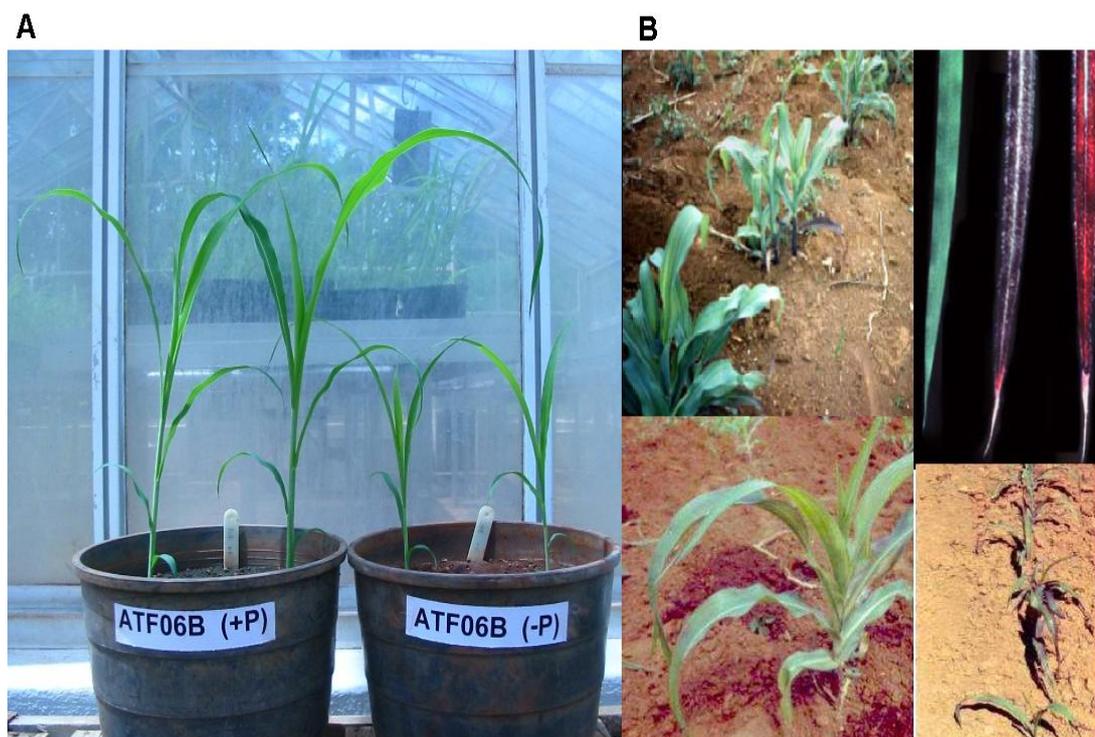


Figura 2: Desenvolvimento da parte aérea de plantas de sorgo cultivadas em solos contendo 5 mg dm^{-3} (-P) e 20 mg dm^{-3} (+P) de fósforo, evidenciando a diminuição no desenvolvimento da parte aérea das plantas cultivadas em -P (A). Acúmulo de antocianina nas folhas de plantas cultivadas em ambientes deficientes de P (EMBRAPA MILHO e SORGO, 2007) (B).

2.6. O sistema radicular e suas adaptações

O crescimento e desenvolvimento do sistema radicular são influenciados pelas interações entre o solo-raiz e parte aérea-raiz. Quando as raízes se desenvolvem em ambiente heterogêneo elas podem reagir a esta heterogeneidade apresentando alta plasticidade fenotípica. Esta heterogeneidade pode ser devido à distribuição de nutrientes no solo e o suprimento às plantas (FITTER, 1991; MARSCHNER, 1995). Os níveis endógenos de fitohormônios têm um importante papel como indicadores de sinais ambientais, podendo transmitir sinais da raiz para a parte aérea ou influenciar os processos de crescimento e desenvolvimento das raízes (MARSCHNER, 1995). Dependendo da espécie ou do estágio de desenvolvimento da planta uma média de 25 a 50% dos fotoassimilados produzidos por dia são alocados na raiz para seu crescimento, manutenção celular, absorção de íons. Aproximadamente metade dos carboidratos

enviados a raiz são usados na respiração (LAMBERS et al., 1991; MARSCHNER, 1995).

A aquisição de água e nutrientes do solo e a ancoragem das plantas ao solo são funções primárias do sistema radicular. As outras funções do sistema radicular, como armazenamento, síntese de reguladores de crescimento, propagação, são consideradas funções secundárias (FITTER, 2002). As raízes grossas (>2mm diâmetro) estão ligadas a ancoragem e ao suporte da planta, possuem maior longevidade e absorvem pequenas quantidades de água e nutrientes. As raízes finas (<2mm diâmetro) são responsáveis pela maior aquisição de água e nutrientes, porém possuem menor longevidade (WILCOX et al., 2004).

Para adaptação das plantas em baixa disponibilidade de Pi, aumentando a sua absorção, pode haver o funcionamento de mecanismos regulados por hormônios e outros não regulados por hormônios atuando simultaneamente (RAGHOTHAMA e KARTHIKEYAN, 2005). Os diversos estudos realizados sugerem a possível interação de diferentes fitohormônios (auxinas, citocininas, etileno) atuando sobre as diferentes características do sistema radicular em resposta a deficiência de Pi (JAIN et al., 2007a).

Modificações na morfologia e arquitetura do sistema radicular, na densidade e comprimento de pêlos radiculares, e na taxa de absorção de nutrientes são fatores que influenciam a aquisição de Pi (RAGHOTHAMA, 1999). Estes fatores propiciam potencial aumento na exploração do solo, principalmente das regiões superficiais onde o fósforo está relativamente mais disponível para a planta (JAIN et al., 2007a). Em plantas deficientes em Pi as raízes tornam-se drenos de fotoassimilados e de Pi advindos da parte aérea (MARSCHNER, 1995). O aumento no comprimento de raízes primárias, a formação de pêlos radiculares e o alongamento das raízes laterais são governadas com maior influência pelo nível de Pi local do que pelos níveis de Pi da planta inteira (BATES e LYNCH, 1996; JAIN et al., 2007a). Experimentos em solos com suprimento de fósforo localizados mostram que o aumento do crescimento das raízes no lado enriquecido com Pi foi correlacionado com reduzido crescimento no lado sem Pi refletindo uma possível limitação de crescimento devido à fonte de Pi (MARSCHNER, 1995). Verificou-se em milho para fósforo e nitrogênio que há um aumento de fotoassimilados, da taxa de divisão celular e de respiração nas raízes que estavam do lado enriquecido. Entretanto o crescimento das raízes laterais não é exclusivamente devido ao aumento de fotoassimilados para as raízes, mas de AIA que é transportado

junto com os fotoassimilados (THOMS e SATTELMACHER, 1990; MARSCHNER, 1995).

Alguns estudos sobre o efeito de deficiência de Pi na formação de raízes laterais em *Arabidopsis* apresentam resultados conflitantes (JAIN et al., 2007a). Al-Ghazi et al., (2003) reporta uma significativa redução no número de raízes laterais durante deficiência de Pi. Entretanto, um aumento no número de raízes laterais foi encontrada por López-Bucio et al., (2002). A razão para esta discrepância pode estar relacionada às diferentes condições experimentais empregada pelos pesquisadores (JAIN et al., 2007a).

A eficiente aquisição de água e nutrientes determina, parcialmente, a habilidade competitiva de uma planta. Análises de custo-benefício da exploração do solo pelas raízes têm sido utilizadas para identificar, a partir de perspectivas ecológicas e agrícolas, a maneira mais eficiente de exploração (FITTER, 1991; BOUMA et al., 2000). Enquanto a biomassa das raízes determina o custo associado com a construção e manutenção das raízes (BOUMA et al., 1996; BOUMA et al., 2000), o comprimento de raiz determina a maior parte dos benefícios de um sistema radicular por determinar a capacidade de adquirir água e nutrientes (BARBER, 1995; BOUMA et al., 2000). As raízes que apresentam maiores comprimentos específicos (CE – comprimento total de raiz/massa raiz) são capazes de explorar maior volume de solo por unidade de investimento metabólico em seus tecidos, sendo assim, mais eficientes na aquisição de água e nutrientes por unidade de carbono consumido (FITTER, 1991). Entretanto, esta relação de eficiência das raízes com altos valores de comprimento específico pode variar entre as espécies, possivelmente porque as raízes muito finas apresentam reduzida longevidade, podendo dificultar o funcionamento radicular. Assim, separar CE nos componentes finura de raiz (comprimento/volume) e densidade de tecido de raiz (massa raiz/volume) pode trazer informações sobre a relação entre características de raiz e estratégias de desenvolvimento das plantas (RYSER e LAMBERS, 1995).

A determinação de parâmetros de raiz como o comprimento e diâmetro é trabalhosa, havendo uma necessidade por métodos rápidos e confiáveis de amostragem do sistema radicular (AMATO e PARDO, 1994; BOUMA et al., 2000) e de quantificação destes parâmetros (BOUMA et al., 2000). O método de interseção de linhas introduzido por Newman (1966) e modificado por Tennant (1975) foi o primeiro método a permitir a estimativa do comprimento radicular com acurácia e com relativa rapidez, entretanto, o tempo era muito maior quando desejava determinar o diâmetro das raízes (BOOT e MENSINK, 1990; BOUMA et al., 2000). Os métodos de análise por

imagem trouxeram grandes melhorias técnicas nas avaliações do sistema radicular tornando-as menos demoradas e mais precisas quando comparadas com a medição manual, permitindo a realização de experimentos com maior número de tratamentos e/ou espécies (RYSER, 2006).

A caracterização do sistema radicular no solo e o conhecimento de suas variações genéticas são fundamentais para a escolha dos melhores genótipos, ou seja, os mais adaptados às condições de estresse do solo e, conseqüentemente, com maior capacidade de crescimento, desenvolvimento e produtividade nestes solos (SILVA, 2003; CANTÃO, 2007).

2.6.1. Pêlos radiculares

Os pêlos radiculares são extensões de células da epiderme radicular que apresentam importante papel na aquisição de água e nutrientes de baixa mobilidade no solo, como o P; na produção de substâncias que mediam associações entre planta-microorganismos; na ancoragem das plantas (MICHAEL et al., 2001; BERTIN et al., 2003; YANG et al., 2004). Seu papel na aquisição de nutrientes é devido ao aumento do volume de solo explorado pelas raízes, com a expansão da zona de absorção de fósforo e com a dispersão de exsudados, como ácidos orgânicos, na rizosfera (RYAN et al., 2001; LYNCH, 2007). Os pêlos radiculares podem contribuir com cerca de 77 % do total da área de superfície radicular, formando o principal ponto de contato entre a planta e a rizosfera (BERTIN et al., 2003; YANG et al., 2004). Diferenças fenotípicas apresentadas por pêlos radiculares, como no comprimento, na densidade, na plasticidade de alterar densidade e comprimento em diversos estresses abióticas, na distância do aparecimento em relação às extremidades radiculares, são co-reguladas pela disponibilidade de fósforo no meio, podendo ser as respostas apresentadas a nível local e individual (plasticidade) (BATES e LYNCH, 1996; BATES e LYNCH, 2001; LYNCH, 2007).

O desenvolvimento dos pêlos radiculares são influenciados também por fatores como concentração de etileno (BERTIN et al., 2003), temperatura da rizosfera e obstrução física, sendo que um aumento em qualquer destes fatores resulta em uma maior formação de pêlos radiculares (MICHAEL et al., 2001; YANG et al., 2004).

Variações genótípicas em milho e feijão para o comprimento e densidade de pêlos radiculares são controladas por diversos QTLs (YAN et al., 2004; ZHU et al., 2005), o que sugere que estas características podem ser selecionadas em programas de melhoramento tanto por análises fenotípicas quanto por seleção assistida por marcadores moleculares (LYNCH, 2007). A grande variação genotípica observada para as características de pêlos radiculares e o substancial efeito destas características sobre a aquisição de fósforo, juntamente com o controle genético, que é relativamente simples, e a possibilidade para seleção fenotípica direta, fazem com que eles se tornem uma oportunidade para o melhoramento de plantas (GAAHONIA e NIELSEN, 2004; LYNCH, 2007).

2.7. Mecanismos fisiológicos no aumento da disponibilidade de fósforo

A exsudação radicular de compostos orgânicos (Figura 3) e associação simbiótica com fungos micorrízicos são estratégias ligadas aos mecanismos fisiológicos desenvolvidos pelas plantas para aumentar a absorção de fósforo (NAGAHASHI e DOUDS, 2000).

Segundo Czarnota et al. (2003), existe diferença na quantidade e na qualidade de exsudados produzidos pelas raízes de sorgo, havendo indicações de diversidade genética para a produção desses exsudados. Entre os compostos liberados pelas plantas como estratégias para adaptação em ambientes de baixo fósforo estão os ácidos orgânicos e as fosfatases que possuem a capacidade de atuar aumentando a solubilização de Pi na rizosfera (HINSINGER et al., 2001; LYNCH e HO, 2005) e as estrigolactonas que são compostos sinalizadores para colonização de micorrizas (AKIYAMA et al., 2005).

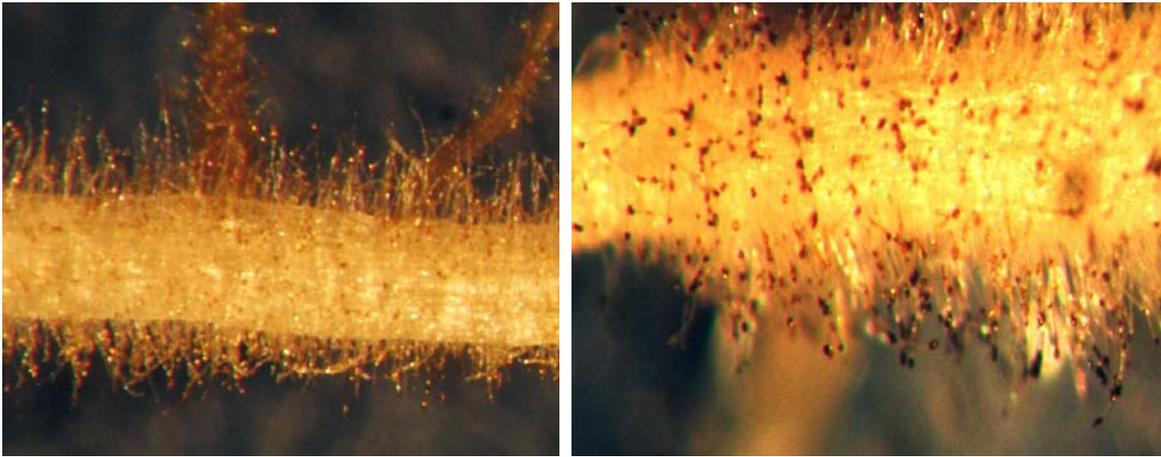


Figura 3: Pêlos radiculares de plantas de sorgo cultivadas em meio ausente de fósforo exsudando compostos (dados não publicados).

2.7.1. Estrigolactonas encontradas nos exsudados de sorgo

Estrigolactonas é o nome dado a um grupo de compostos que apresentam efeito sobre a germinação de sementes de *Striga* e *Orobanche* (Figura 4), plantas parasíticas encontradas em regiões da África e da Ásia e que exercem parasitismo em diversas culturas como sorgo, milho e milheto (BESSERER et al., 2006). Esses compostos apresentam também efeito estimulante sobre o desenvolvimento de fungos arbúsculo-micorrizicos (AM), agindo como sinal do hospedeiro para o reconhecimento pelos fungos (Figura 4) (YONEYAMA et al., 2007). Experimentos onde foram cultivados milho e sorgo em campo contendo sementes de *Striga*, com e sem inoculação de fungos AM, apresentaram redução no número de parte aérea e na matéria seca de *Striga* em ambas as culturas quando inoculadas com fungos AM e comparados com os tratamentos não inoculados (LENDZEMO, 2004).

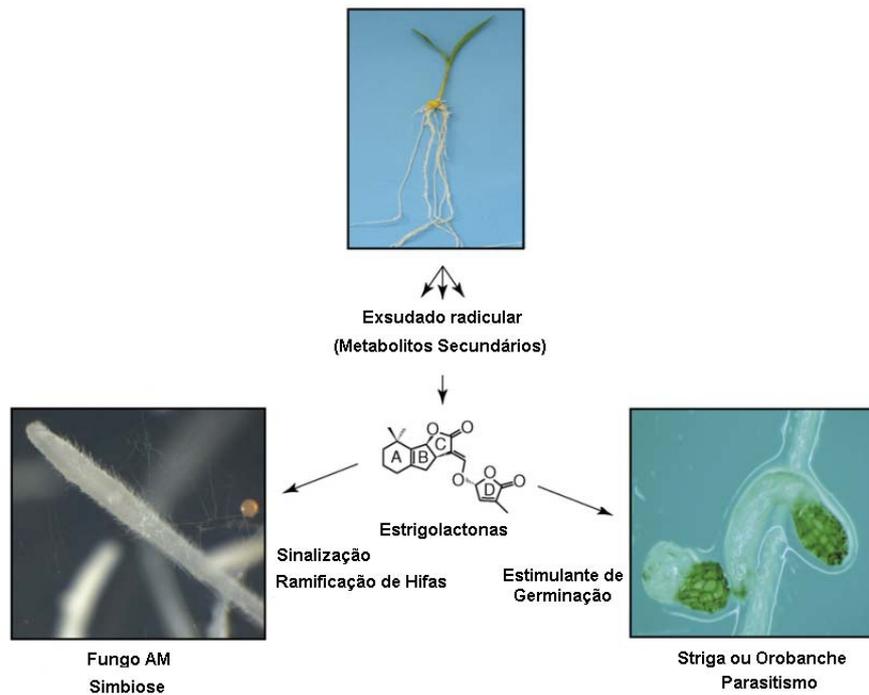


Figura 4: Sinalização das plantas para fungos micorrízicos por meio da exsudação radicular de estrigolactonas (BOUWMEESTER et al., 2007).

Nos exsudados radiculares de sorgo foram identificados quatro compostos pertencentes ao grupo das estrigolactonas, strigol (COOK et al., 1966), sorgolactona (HAUCK et al., 1992), 5-desoxistrigol (AWAD et al., 2006) e sorgomol (XIE et al., 2008).

A sorgolactona em concentrações muito baixas induz a atividade mitocondrial, aumentando a taxa respiratória das hifas. A atividade mitocondrial está relacionada com a oxidação de lipídeos, que é a principal forma de armazenamento de carbono dos fungos AM. Acredita-se que o aumento da germinação de esporos, do comprimento e das ramificações das hifas são conseqüências fisiológicas dessa estimulação metabólica (BESSERER et al., 2006). Estes efeitos contribuem para o aumento da colonização das raízes que exsudam maiores quantidades deste composto por fungos AM (NAGAHASHI e DOUDS, 2000). Devido a estes efeitos na indução do desenvolvimento de hifas de fungos (AM) a sorgolactona, juntamente com outras estrigolactonas também ativas, é denominada de fator de ramificação (BF) (BUEE et al., 2000; AKIYAMA et al., 2005).

A qualidade dos exsudados radiculares, em relação a seus efeitos estimulantes sobre desenvolvimentos de fungos AM, é diretamente afetada pela nutrição de fósforo (Pi) da planta hospedeira. Exsudados produzidos por plantas com adequada nutrição de

Pi são menos estimulantes de fungos AM que exsudados produzidos por plantas sob estresse de Pi, sugerindo que a produção e exsudação de sorgolactona pelas raízes são reguladas pela disponibilidade de Pi (NAGAHASHI e DOUDS, 2000; AKIYAMA e HAYASHI, 2006). Os trabalhos de Yoneyama et al., (2007) apresentam diferenças na exsudação de estrigolactonas devido ao suprimento de Pi e N. Os exsudados de ambientes deficientes em Pi, N e (Pi e N), apresentaram maiores concentrações de 5-desoxistrigol que os ambientes com ideal suprimento destes nutrientes.

2.7.2. Interação micorriza-planta

Entre os principais benefícios das associações micorrízicas está o aumento da absorção de nutrientes com pouca mobilidade na solução do solo, particularmente fósforo (JAKOBSEN, 1986), por meio da exploração de um maior volume de solo, da solubilização de fosfatos orgânicos pelas fosfatases produzidas pelas hifas e pela mobilização de fósforo inorgânico (YAO et al., 2001). As associações micorrízicas apresentam ampla distribuição na maioria das plantas do ecossistema terrestre (CARDOSO e KUYPER, 2006), dependendo da variabilidade genética entre e intra espécies (NIELSEN e BARBER, 1978; DA SILVA e GABELMAN, 1993).

Têm sido relatados sob condições de baixos teores de P efeitos positivos da associação micorrízica, aumentando a produção da biomassa e melhorando o desenvolvimento e a produção de diversos cereais, como o sorgo (RAJU et al., 1990), o trigo (MARSCHNER et al., 2006), a aveia (PLENCHETTE et al., 1983) a cevada (BAON et al., 1992). A planta de milho possui elevada taxa de crescimento e grande demanda por nutrientes, possuindo freqüentemente interação micotrófica e se beneficiando dos fungos micorrízicos arbusculares, principalmente em solos pouco férteis (CLARK e ZETO, 1996; WRIGHT et al., 2005).

3. OBJETIVOS

1. Caracterizar genótipos de sorgo quanto à morfologia de seus sistemas radiculares quando cultivadas em dois níveis de fósforo.
2. Identificar variabilidade genética para características do sistema radicular de sorgo que estão ligadas aos mecanismos de aquisição de fósforo.
3. Identificar características da morfologia do sistema radicular de sorgo que estão ligadas à eficiência das linhagens em baixa disponibilidade de fósforo.
4. Caracterizar genótipos de sorgo quanto à exsudação radicular de compostos quando as plantas são cultivadas em estresse de fósforo.
5. Separar e identificar compostos relatados como sinalizadores para colonização de fungos micorrízicos.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Recursos genéticos

Foram utilizadas para o estudo das características morfológicas do sistema radicular nove linhagens de sorgo (Tabela 1) que fazem parte do Programa de Melhoramento de Sorgo da Embrapa Milho e Sorgo. Destas nove linhagens oito foram anteriormente classificadas quanto à eficiência e resposta de produtividade de grãos em dois níveis de disponibilidade de P no solo (Figura 5) (SCHAFFERT et al., 2001).

Para avaliação da exsudação radicular de compostos por plantas de sorgo foram utilizadas quatro linhagens: BR007B, BR005R, SC283 e P9401. As três primeiras linhagens foram escolhidas com base nas respectivas classificações em baixo e alto fósforo no campo (SCHAFFERT et al., 2001) e a linhagem P9401 por apresentar baixa produção de estimulante de germinação de sementes de *Striga* (RICH et al., 2004), sendo resistente a este parasita em campo, sendo cedida pelo professor Gebisa Ejeta do programa de melhoramento da Universidade de Purdue.

Tabela 1: Linhagens utilizadas no estudo da morfologia do sistema radicular quando cultivadas em solos de canteiros experimentais contendo dois níveis de fósforo e a classificação das oito previamente determinadas quanto à produtividade de grãos em dois níveis de fósforo (SCHAFFERT et al., 2001)

Genótipos	Eficiência	Resposta
ATF40B	Eficiente	Responsivo
ATF06B	Ineficiente	Não-Responsivo
SC283	Eficiente	Não-Responsivo
BR001B	Ineficiente	Não-Responsivo
BR005R	Eficiente	Intermediário
BR007B	Ineficiente	Responsivo
BR008B	Eficiente	Responsivo
ATF54B	Eficiente	Responsivo
P9401	–	–

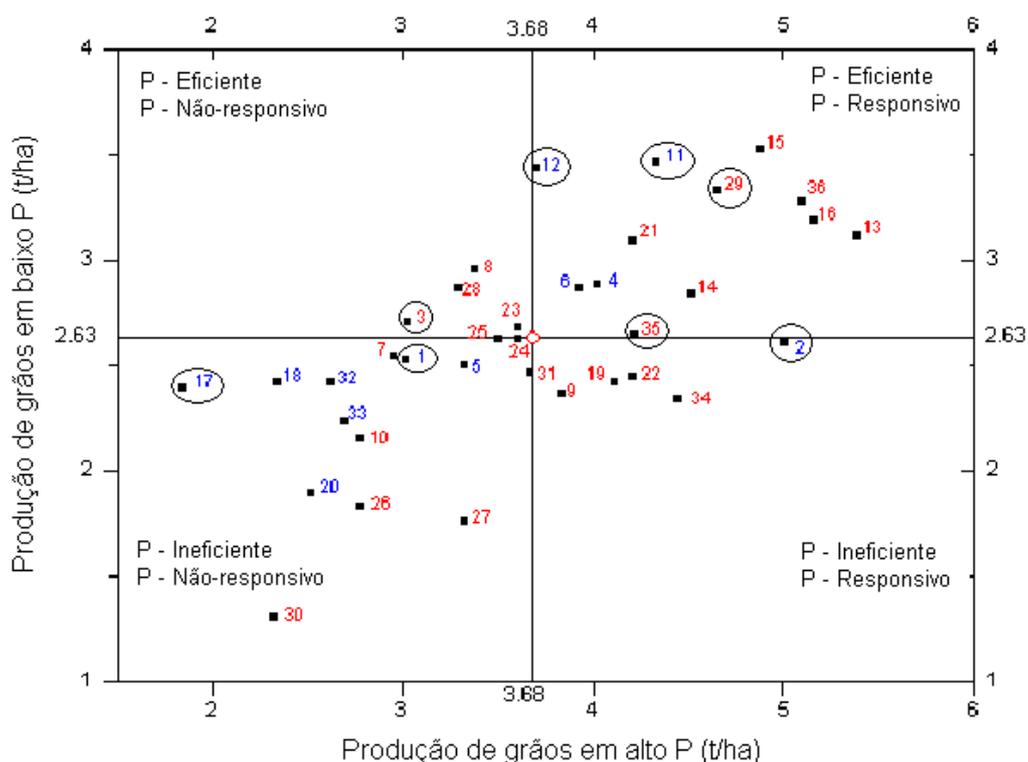


Figura 5: Classificação de linhagens de sorgo com base na produtividade de grãos em alto e baixo P (SCHAFFERT et al., 2001). Oito linhagens avaliadas quanto à morfologia do sistema radicular apresentam-se circuladas: Linhagem 1 (BR001B), 2 (BR007B), 3 (SC283), 11 (BR008B), 12(BR005R), 17(ATF06B), 29 (ATF40B), 35 (ATF54B).

4.2. Avaliação de características morfológicas do sistema radicular de sorgo

4.2.1. Cultivo de linhagens e coleta de plantas para análise

As linhagens de sorgo foram avaliadas na estação experimental da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas (MG), localizada a 19° 28' de latitude S e longitude 44° 15' 08'' W a 732m, apresentando um clima, segundo Köopen, do tipo Aw (clima de savana com inverno seco). O período de cultivo foi de novembro a dezembro de 2007, sendo o experimento instalado em canteiros preparados com solos em baixa e alta disponibilidade de fósforo (5 e 20 mg dm⁻³, respectivamente) (Tabela 2), especificamente para a fenotipagem de plantas. A área experimental foi constituída por seis canteiros, três com solo com baixa disponibilidade de fósforo e três com alta

disponibilidade, envolvida por um telado de sombrite 50%. Cada canteiro possui 12,0 m de comprimento x 1,2 m de largura x 0,4 m de profundidade.

Tabela 2: Análise de solo dos canteiros experimentais utilizados para avaliação das características morfológicas do sistema radicular de linhagens de sorgo.

Canteiro contendo alta disponibilidade de fósforo (+ P)										
pH	H + Al	Al	Ca	Mg	K	P	SB	CTC	V	M.O.
(H ₂ O)	cmolc/dm ³			mg/dm ³		cmolc/dm ³		(%)	dag/kg	
5,55	4,09	0,25	3,14	0,27	47	20,67	3,52	7,61	46	2,93
Canteiro contendo baixa disponibilidade de fósforo (- P)										
pH	H + Al	Al	Ca	Mg	K	P	SB	CTC	V	M
(H ₂ O)	cmolc/dm ³			mg/dm ³		cmolc/dm ³		(%)	dag/kg	
5,61	3,56	0	3,5	0,61	59	5,5	4,27	7,83	54,5	3,02

O plantio das linhagens foi realizado, manualmente, em blocos casualizados, com três repetições. Cada parcela experimental era composta por duas linhas de 1,2 m de comprimento com espaçamento de 0,20 m entre plantas e entre linhas. A temperatura média no período foi de 23,4 °C, com a mínima média de 18,7 °C e a alta média de 30,0 °C. A precipitação neste período foi de aproximadamente 176,5 mm e a irrigação, quando necessária, foi realizada por aspersão (Dados obtidos: Estação Meteorológica Embrapa Milho e Sorgo). Para a adequação dos nutrientes foi feita uma adubação com sulfato de amônio e cloreto de potássio no plantio e uma de cobertura seguindo a recomendação para adubação de sorgo (EMBRAPA MILHO e SORGO, 2007).

Para a caracterização morfológica foram coletadas três plantas por tratamento aos 40 dias após a emergência, quando as plantas estavam na fase EC1 de desenvolvimento. Com auxílio de uma espátula foi removida a planta inteira, parte aérea e sistema radicular, do solo e transferida para uma peneira 60 Mesh para evitar a perda das raízes. Em seguida, foi separada a parte aérea do sistema radicular. A parte aérea das três plantas foi levada para estufa de circulação forçada, a 72° C até atingir peso constante, para determinação de massa seca (MSPA – g 3plantas⁻¹). O sistema radicular, ainda aderido a blocos de solo, foi transferido para uma peneira de 20 Mesh e lavado com água corrente. Em seguida as raízes das três plantas foram armazenadas em etanol 70% até o dia da avaliação de sua morfologia, quando foram retiradas do álcool e colocadas em uma bandeja contendo água destilada.

4.2.2. Avaliação da morfologia radicular de linhagens de sorgo

As características do sistema radicular foram avaliadas com o analisador de imagens *WinRhizo* v. 4.0, Regent Systems, Quebec, (Canadá), acoplado a scanner profissional *Epson XL 10000* equipado com unidade de luz adicional (TPU), seguindo os procedimentos de análise sugerido por Bouma et al., (2000).

Foram determinadas as seguintes características: Comprimento total de raiz (CTR) (cm); Área de superfície total (ATR) (cm²); Diâmetro médio de raiz (DMR) (mm); Volume total de raiz (VTR) (cm³); Número de ramificações (NR); Comprimento de raiz muito fina (CRMF) (cm); Comprimento de raiz fina (CRF) (cm); Comprimento de raiz grossa (CRG) (cm); Área de superfície de raiz muito fina (ARMF) (cm²); Área de superfície de raiz fina (ARF) (cm²); Área de superfície de raiz grossa (ARG) (cm²); Comprimento específico (CE) (cm/g); Finura de raiz (FR) (cm cm⁻³); Densidade de tecido de raiz (DeTR) (g cm⁻³).

As características de comprimento e área de superfície por classes de diâmetro (muito finas $\varnothing < 0,5$ mm; finas $0,5 \text{ mm} < \varnothing < 2$ mm e grossas $\varnothing > 2$ mm) foram determinadas segundo a classificação proposta por Bhom (1979). Após avaliação do sistema radicular, as raízes foram levadas para estufa para determinação de Massa seca de raiz (MSR) (g 3plantas⁻¹); Massa seca total (MST) (g 3plantas⁻¹); Relação raiz/parte aérea (MSR/MSPA); conforme citado para parte aérea. Os dados coletados de todas as características foram submetidos à análise de variância ($p < 0,05$) e comparações de médias pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

4.3. Exsudação radicular: mecanismo fisiológico apresentado pelas plantas para a modificação da rizosfera

4.3.1. Cultivo de linhagens e coleta dos exsudados

As linhagens de sorgo foram crescidas em sistema de cultivo acrescido de solução nutritiva sem fonte de fósforo, em câmara de crescimento na Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas-MG. Oitenta sementes de cada linhagem de sorgo foram transferidas para cada sistema de cultivo formado por um funil de buchner de 15 cm de diâmetro esterilizado contendo lã de vidro umedecida com 100 mL de água destilada, sendo este funil encaixado em um kitasato de 1000 mL (Figura 6). Foram montados 3 sistemas para cada tratamento, sendo os exsudados coletados aos 14, 15 e 16 dias de

cultivo, em intervalos de 24 horas (uma repetição por dia). A lâ de vidro foi lavada com 150 mL de água destilada 24 horas antes de todas as coletas e os extratos obtidos foram descartados. Para a coleta, a lâ de vidro foi novamente lavada com 150 mL de água destilada e, com auxílio de uma bomba de vácuo, o extrato foi transferido para o kitasato.



Figura 6: Sistema de cultivo adaptado para crescimento e coleta dos exsudados radiculares das plantas de sorgo.

4.3.2. Extração e separação de exsudados

Os exsudados radiculares foram extraídos do meio aquoso por partição, utilizando 50 mL de acetato de etila. Após agitação e separação, a fase orgânica foi recolhida e reservada. Esse procedimento foi repetido por três vezes. Em seguida, os três extratos de acetato de etila foram reunidos, evaporados em evaporador rotativo com banho a 23 °C e estocados em freezer a -20 °C. Devido à baixa quantidade de exsudados obtidos aos dias 14, 15 e 16, as amostras foram dissolvidos em acetonitrila, misturados, evaporados e quantificados por pesagem para determinação de exsudados totais liberados por cada linhagem. Os extratos de cada linhagem foram dissolvidos em 3 mL de uma mistura água:acetonitrila (AcN) (70:30, v/v) e separados em seis frações utilizando cartuchos C18 Mega Bond Elut (Varian) de 6 mL, usando gradiente de concentração de AcN como fase móvel (BESSERER et al., 2006). Os compostos presentes na fração 6 (onde foi encontrada sorgolactona por Besserer) de cada linhagem foram analisadas por cromatografia líquida de alta eficiência (CLAE/HPLC) em cromatógrafo marca Shimatzu, modelo LC10A, utilizando coluna de fase reversa C18

Hypurity Elite (Hypersil) com 25 cm X 4.6 mm X 5 μm de diâmetro de poro. A separação ocorreu por meio de um gradiente de 70:30 $\text{H}_2\text{O}:\text{AcN}$ para 100% AcN em um fluxo constante de 600 $\mu\text{L min}^{-1}$. Foi necessário adaptar a metodologia de Besserer, aumentando o fluxo de 200 $\mu\text{L min}^{-1}$ para 600 $\mu\text{L min}^{-1}$ para evitar a formação de bolhas, o que resultou em redução do tempo de retenção. Devido ao fato de não se possuir o padrão de sorgolactona, realizou-se a separação dos compostos da Fração 6 seguindo os procedimentos utilizados por Besserer et al., (2006), sendo alterado apenas o fluxo de eluição das amostras. Assim, com base no tempo de retenção do padrão de sorgolactona (40 minutos – Figura 7A) e do perfil cromatográfico da fração 6 de amostra, encontrados por este autor, identificou-se a região do cromatograma onde possivelmente se encontra a sorgolactona nas frações 6 das linhagens (35 minutos – Figura 7B). Verificou-se que devido ao maior fluxo utilizado nas análises dos tratamentos, houve uma diferença de 5 minutos na eluição dos compostos quando comparados com o encontrado por Besserer et al., (2006).

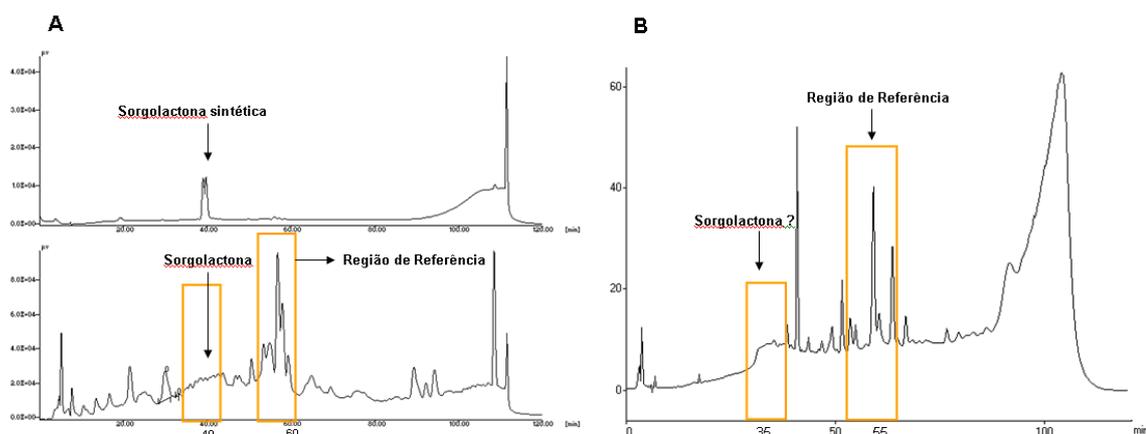


Figura 7: Perfil cromatográfico de análise em HPLC da sorgolactona sintética e da fração 6 de amostra encontrados por Besserer et al., (2006) (A). Perfil cromatográfico de análise em HPLC de fração 6 de amostra da linhagem BR007B utilizada para determinação da região na qual estaria presente a sorgolactona (B).

Depois de identificar esta região, foi preparada uma mistura teste (MT), com maior quantidade de exsudados, a partir de coletas realizadas em outro experimento executado nas mesmas condições citadas, porém utilizando 4 sistemas de cultivo e 3 coletas, em intervalos de 24 horas. A fração 6 desta MT foi aplicada no HPLC e uma alíquota foi coletada na região de 26 a 40 minutos para tentativa de confirmação de sorgolactona em análise de cromatografia gasosa acoplada a espectrômetro de massas.

4.3.3. Análises de cromatografia gasosa (GC/MS)

A alíquota coletada após separação em HPLC da MT e as frações 6 dos tratamentos foram analisadas em cromatógrafo a gás da marca Shimadzu, modelo QP2010plus, acoplado a espectrômetro de massas (GC/MS). As amostras, de cada linhagem, foram evaporadas em evaporador rotativo com banho a 23 °C e diluídas em 3 mL de acetonitrila, sendo que destes foi injetado 5 µL em uma coluna capilar DB-5 (30 m x 0,25 mm) utilizando gás hélio como carreador. A temperatura inicial da coluna foi de 130 °C nos primeiros 1,5 min, elevada para 270 °C em uma taxa de 16 °C por min, permanecendo nesta temperatura por 5 min. Este procedimento foi realizado segundo Yokota et al., (1998), que, entretanto, utilizou uma coluna DB-5 (5 m x 0,25 mm).

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. Avaliação de características morfológicas do sistema radicular de sorgo cultivado em baixa e alta disponibilidade de fósforo

Os resultados da análise de variância conjunta para as características da morfologia do sistema radicular estão apresentados na Tabela 3.

A interação genótipo e ambiente não foi significativa para nenhuma das características avaliadas (Tabela 3), indicando que o nível de fósforo tem efeito significativo na expressão das características avaliadas independentemente do genótipo.

Diferenças significativas entre o baixo e o alto nível de fósforo foram verificadas para as características CTR, ATR, DMR, NR, CRMF, ARMF, MSR, MSR/MSPA, CE, FR e DeTR (Tabela 3), indicando que os genótipos responderam diferentemente, em relação a estas características, à quantidade de fósforo dos solos onde foram cultivadas.

Para as características DMR, CRG, ARG, ARF, MSPA, MSR, MST e FR os genótipos apresentaram diferenças significativas independentemente do nível de fósforo (Tabela 3), indicando que os genótipos possuem variabilidade genética para estas características. Entretanto, quando as plantas se desenvolvem em ambiente desfavorável quanto ao suprimento de nutrientes as raízes podem reagir a esta adversidade apresentando alta plasticidade fenotípica (FITTER, 1991; MARSCHNER, 1995). Isso pode ser verificado pela ausência de diferença significativa entre as linhagens para DMR, CRG, ARG, MSPA, MSR, MST e FR quando as plantas foram crescidas no ambiente de baixa disponibilidade de fósforo (Tabela 5), mostrando que as linhagens tiveram um efeito de ambiente modificando a expressão fenotípica destas características e tornando-as estatisticamente semelhantes entre as linhagens.

Tabela 3: Análise de variância de dezoito características de morfologia de raiz envolvendo nove genótipos de sorgo em alto e baixo nível de fósforo. Sete Lagoas, Embrapa Milho e Sorgo, 2008.

Características ¹	Médias	CV (%)	Quadrado médio					
			FV	Bloco	Amb.	Genótipos	Gen x Amb	Resíduo
			GL	2	1	8	8	34
CTR	5639,05	23,42		4009763,5	12798940,5**	2665753,8 ^{ns}	1380378,1 ^{ns}	1744099,6
ATR	619,47	22,47		33635,70	86012,30*	28732,41 ^{ns}	15764,26 ^{ns}	19374,41
VTR	5,4542	23,39		2,2897	2,7009 ^{ns}	2,8701 ^{ns}	1,4868 ^{ns}	1,6279
DMR	0,3526	6,77		0,0019	0,0028*	0,0017**	0,0009 ^{ns}	0,0005
NR	38907,35	33,72		3043028,3	16209003,6*	92525552,3 ^{ns}	11678878,4 ^{ns}	2618017,6
CRMF	4702,17	24,47		2975448,9	10588773,4**	1991919,80 ^{ns}	990208,06 ^{ns}	1323819,7
CRF	880,34	20,39		80607,72	102019,69 ^{ns}	59215,67 ^{ns}	48840,08 ^{ns}	32227,52
CRG	40,389	47,26		2688,31	73,11 ^{ns}	966,37*	143,42 ^{ns}	364,39
ARMF	246,00	26,64		8515,15	5078,63**	28819,25 ^{ns}	3002,05 ^{ns}	4295,32
ARF	243,021	19,44		4235,33	6471,84 ^{ns}	5227,53*	3763,80 ^{ns}	2231,80
ARG	40,432	48,58		2902,85	67,09 ^{ns}	1005,08*	135,09 ^{ns}	385,76
MSPA	5,5318	30,43		21,99	0,3520 ^{ns}	8,8116**	1,3711 ^{ns}	2,8330
MSR	0,8137	23,88		0,0625	0,2453**	0,1105**	0,0222 ^{ns}	0,0377
MST	6,3455	28,85		23,558	0,0096 ^{ns}	10,5483**	1,5667 ^{ns}	3,3524
MSR/MSPA	0,1586	21,87		0,0150	0,0133**	0,0021 ^{ns}	0,0012 ^{ns}	0,0012
CE	7273,41	25,58		7820492,0	76315776,1**	6849731,7 ^{ns}	1468703,87 ^{ns}	3460444,02
FR	1045,55	12,82		60371,82	77843,96*	53911,02**	30346,19 ^{ns}	17975,59
DeTR	0,1509	14,13		0,0004	0,0174**	0,0005 ^{ns}	0,0002 ^{ns}	0,0004

** , * = Significativo ao nível de 1 e 5 %, respectivamente, pelo teste F; ns = Não significativo e ¹ Comprimento total de raiz (CTR) (cm); Área de superfície total de raiz (ATR) (cm²); Diâmetro médio de raiz (DMR) (mm); Volume total de raiz (VTR) (cm³); Número de ramificações (NR); Comprimento de raiz muito fina (CRMF) (cm); Comprimento de raiz fina (CRF) (cm); Comprimento de raiz grossa (CRG) (cm); Área de superfície de raiz muito fina (ARMF) (cm²); Área de superfície de raiz fina (ARF) (cm²); Área de superfície de raiz grossa (ARG) (cm²); Massa seca de parte aérea (MSPA) (g 3plantas⁻¹); Massa seca de raiz (MSR) (g 3plantas⁻¹); Massa seca total (MST) (g 3plantas⁻¹); relação raiz/parte aérea (MSR/MSPA); Comprimento específico (CE) (cm g⁻¹); Finura de raiz (FR) (cm cm⁻³); Densidade de tecido de raiz (DeTR) (g cm⁻³)

As médias das características CTR, ATR, CRMF, ARMF, NR, CE, FR para os genótipos cultivados em baixo nível de fósforo foram menores que as médias do alto fósforo (Tabela 4). Segundo Desnos (2008), o crescimento de raiz primária e raízes laterais são restringidas quando elas encontram um meio com baixo nível de Pi. Essa inibição no crescimento é resultante da reduzida elongação das células (WILLIAMSON et al., 2001; REYMOND et al., 2006) e da atividade meristemática (SANCHEZ-CALDERON et al., 2005; JAIN et al., 2007b), sendo este efeito irreversível quando a deficiência de fósforo é mantida por muitos dias, (SANCHEZ-CALDERON et al., 2005; JAIN et al., 2007b). Assim, como estas características estão relacionadas com o alongamento da raiz, a inibição de seu crescimento reduz os valores de todas estas características em relação ao nível de alta disponibilidade de fósforo.

Para as características DMR, MSR, MSR/MSPA e DeTR as médias no baixo fósforo foram maiores que as médias do alto P (Tabela 4). O aumento na partição de carboidratos em direção a raiz e a inibição do crescimento da parte aérea podem resultar em um aumento na MSR e na razão raiz/parte aérea em plantas deficientes de fósforo (KHAMIS et al., 1990; MARSCHNER, 1995). A DeTR (MSR/VTR) varia de forma direta com a MSR, portanto, o aumento da massa seca de raiz pode ser acompanhado de um aumento na DeTR. O DMR não apresenta uma resposta universal quanto a sua diminuição ou aumento em baixa disponibilidade de fósforo (SCHROEDER e JANOS, 2005; LAMBERS et al., 2006). Gahoonia e Nielsen (2004) relatam que, possivelmente devido à dificuldade de avaliação, há poucos trabalhos que apresentam medidas de DMR.

Tabela 4: Médias das características CTR, ATR, CRMF, ARMF, DMR, NR, MSR, MSR/MSPA, CE, FR e DeTR. Análise das médias entre os ambientes de alta e baixa disponibilidade de fósforo pelo Teste de F ($p < 0,05$).

Características	Médias	
	Baixo P (Amb 1)	Alto P (Amb 2)
CTR	5152,21 b	6125,90 a
ATR	579,56 b	659,38 a
CRMF	4259,36 b	5144,99 a
ARMF	222,91 b	269,11 a
DMR	0,360 a	0,345 b
NR	34767,99 b	43046,72 a
MSR	0,881 a	0,746 b
MSR/MSPA	0,174 a	0,143 b
CE	6084,61 b	8462,22 a
FR	1007,58 b	1083,52 a
DeTR	0,169 a	0,133 b

Médias seguidas de mesma letra na horizontal não diferem significativamente pelo teste F ($p < 0,05$). Comprimento total de raiz (CTR) (cm); Área de superfície total de raiz (ATR) (cm^2); Diâmetro médio de raiz (DMR) (mm); Número de ramificações (NR); Comprimento de raiz muito fina (CRMF) (cm); Área de superfície de raiz muito fina (ARMF) (cm^2); Massa seca de raiz (MSR) ($\text{g } 3\text{plantas}^{-1}$); Massa seca raiz/parte aérea (MSR/MSPA); Comprimento específico (CE) (cm g^{-1}); Finura de raiz (FR) (cm cm^{-3}); Densidade de tecido de raiz (DeTR) (g cm^{-3})

As linhagens apresentaram diferenças significativas para as características DMR, CRG, ARG, MSPA, MSR, MST, FR (Tabela 5) apenas no canteiro contendo alta disponibilidade de fósforo, indicando que as linhagens apresentaram variabilidade para a realização de seleção de plantas com base nestas características apenas no ambiente de alto fósforo. As raízes grossas ($>2\text{mm}$ diâmetro) estão ligadas ao suporte e ancoragem da planta e absorvem pequenas quantidades de água e nutrientes (WILCOX et al., 2004). O DMR é uma característica relacionada à aquisição de nutrientes (GAHOONIA e NIELSEN, 2004), entretanto, é menos importante na absorção de fósforo que o comprimento de raiz (CASPER e JACKSON, 1997; SCHROEDER e JANOS, 2005). Os resultados encontrados neste trabalho são compatíveis com os encontrados, para milho, por Parentoni (2008), o qual sugere mecanismos diferentes de aquisição de fósforo atuando nos ambientes de alto e baixo fósforo. O fato das linhagens de sorgo testadas não apresentarem diferenças significativas no ambiente de alto fósforo para as

características da morfologia radicular (CTR, CRMF, CRF, ATR, ARMF, ARF) que são relatadas como relevantes na aquisição de fósforo indicam a possibilidade de que outros mecanismos de aquisição estão relacionados com a resposta das linhagens ao ambiente de alto fósforo.

Tabela 5: Análise de variância de dezoito características de morfologia de raiz envolvendo nove genótipos de sorgo em alto fósforo. Sete Lagoas, Embrapa Milho e Sorgo, 2008.

Características ¹	Médias	CV (%)	Quadrado médio		
			FV	Genótipos	
			GL	Resíduo	
			8	16	
CTR	6125,90	26,65		2017407,42 ^{ns}	2665177,04
ATR	659,3825	24,66		21432,85 ^{ns}	26430,09
VTR	5,6778	23,75		2,1515 ^{ns}	1,8181
DMR	0,3454	5,41		0,0013 ^{**}	0,0003
NR	43046,72	33,72		177601550,2 ^{ns}	210663309,11
CRMF	5144,99	27,87		1492727,88 ^{ns}	2056690,29
CRF	923,81	22,13		57549,75 ^{ns}	41797,77
CRG	39,2261	31,32		476,2672 [*]	150,9716
ARMF	269,1094	30,59		3249,05 ^{ns}	6774,67
ARF	253,9693	20,31		5004,26 ^{ns}	2661,86
ARG	39,3180	27,55		451,6208 ^{**}	117,3202
MSPA	5,6125	20,57		6,4495 ^{**}	1,3326
MSR	0,7462	21,33		0,0625 [*]	0,0253
MST	6,3588	19,50		7,5629 ^{**}	1,5371
MSR/MSPA	0,1429	22,40		0,0013 ^{ns}	0,0010
CE	8462,21	27,77		5933686,24 ^{ns}	5520724,57
FR	1083,52	9,92		48543,14 ^{**}	11560,79
DeTR	0,1329	17,50		0,00029 ^{ns}	0,00055

^{**}, ^{*} = Significativo ao nível de 1 e 5 %, respectivamente, pelo teste F; ns = Não significativo e ¹ Comprimento total de raiz (CTR) (cm); Área de superfície total de raiz (ATR) (cm²); Diâmetro médio de raiz (DMR) (mm); Volume total de raiz (VTR) (cm³); Número de ramificações (NR); Comprimento de raiz muito fina (CRMF) (cm); Comprimento de raiz fina (CRF) (cm); Comprimento de raiz grossa (CRG) (cm); Área de superfície de raiz muito fina (ARMF) (cm²); Área de superfície de raiz fina (ARF) (cm²); Área de superfície de raiz grossa (ARG) (cm²); Massa seca de parte aérea (MSPA) (g 3plantas⁻¹); Massa seca de raiz (MSR) (g 3plantas⁻¹); Massa seca total (MST) (g 3plantas⁻¹); relação raiz/parte aérea (MSR/MSPA); Comprimento específico (CE) (cm g⁻¹); Finura de raiz (FR) (cm cm⁻³); Densidade de tecido de raiz (DeTR) (g cm⁻³).

Pelos resultados apresentados na Tabela 6, verifica-se que existem diferenças significativas para as características CTR, ATR, NR, CRMF, CRF, ARMF e ARF entre as linhagens quando cultivadas em baixo fósforo (Tabela 6). Estes resultados indicam a existência de variabilidade em sorgo para estas características do sistema radicular quando cultivadas em ambientes com baixo nível de fósforo e que a expressão destas características resultam na plasticidade morfológica que as raízes apresentam para

umentar a captação de nutrientes. Assim, estas características podem ser mais bem exploradas em programas de melhoramento genético que buscam melhor entender os mecanismos de adaptação de sorgo sobre estresse de fósforo. A seleção de plantas com base nestas características deve ser realizada em ambientes com baixa disponibilidade de fósforo.

Tabela 6: Análise de variância de dezoito características de morfologia de raiz envolvendo nove genótipos de sorgo em baixo fósforo. Sete Lagoas, Embrapa Milho e Sorgo, 2008.

Características ¹	Médias	CV (%)	Quadrado médio		
			FV	Genótipos	Resíduo
			GL	8	16
CTR	5152,21	16,87		2028724,48*	755585,83
ATR	579,56	16,27		23063,83*	8898,15
VTR	5,2305	18,43		2,2054 ^{ns}	0,9296
DMR	0,3598	7,22		0,0013 ^{ns}	0,0007
NR	34767,98	21,97		200988967,79**	58359022,98
CRMF	4299,48	17,71		1489399,98*	568908,58
CRF	836,88	16,92		50506,00*	20062,26
CRG	41,55	42,11		633,52 ^{ns}	306,21
ARMF	222,91	19,64		4831,64*	1916,73
ARF	232,07	16,34		3987,08*	1438,37
ARG	41,55	42,22		688,56 ^{ns}	307,76
MSPA	5,4511	29,31		3,73 ^{ns}	2,55
MSR	0,8811	21,57		0,0703 ^{ns}	0,0361
MST	6,3322	27,59		4,5521 ^{ns}	3,0524
MSR/MSPA	0,1743	20,03		0,0020 ^{ns}	0,0012
CE	6084,61	21,19		2384749,38 ^{ns}	1663859,13
FR	1007,58	14,59		35714,07 ^{ns}	21625,87
DeTR	0,1689	12,02		0,0005 ^{ns}	0,0004

** , * = Significativo ao nível de 1 e 5 %, respectivamente, pelo teste F; ns = Não significativo e ¹ Comprimento total de raiz (CTR) (cm); Área de superfície total de raiz (ATR) (cm²); Diâmetro médio de raiz (DMR) (mm); Volume total de raiz (VTR) (cm³); Número de ramificações (NR); Comprimento de raiz muito fina (CRMF) (cm); Comprimento de raiz fina (CRF) (cm); Comprimento de raiz grossa (CRG) (cm); Área de superfície de raiz muito fina (ARMF) (cm²); Área de superfície de raiz fina (ARF) (cm²); Área de superfície de raiz grossa (ARG) (cm²); Massa seca de parte aérea (MSPA) (g 3plantas⁻¹); Massa seca de raiz (MSR) (g 3plantas⁻¹); Massa seca total (MST) (g 3plantas⁻¹); relação raiz/parte aérea (MSR/MSPA); Comprimento específico (CE) (cm g⁻¹); Finura de raiz (FR) (cm cm⁻³); Densidade de tecido de raiz (DeTR) (g cm⁻³).

As médias de CTR, ATR, CRMF, CRF, ARMF, ARF e NR das nove linhagens cultivadas em baixo fósforo estão apresentadas na Tabela 6. Observa-se que a linhagem BR005R, mais eficiente, apresentou as maiores médias para estas características e a linhagem ATF06B, menos eficiente, apresentou as menores médias. As linhagens eficientes SC283, BR008B e ATF40B e as ineficientes BR007B e BR001B

apresentaram valores de médias próximos e estatisticamente semelhantes. Entretanto as linhagens BR008B e ATF40B apresentaram baixa massa seca de raiz (Tabela 7), fazendo com que os valores de CE para estas linhagens sejam superiores as demais, o que pode estar relacionado com uma diferença no padrão de alocação de fotoassimilados nas raízes destas plantas, podendo estar formando aerênquimas em seus tecidos radiculares. Entre as linhagens eficientes somente a SC283 apresentou média inferior a linhagem ineficiente BR007B para CE, as outras linhagens eficientes (BR005R, BR008B, ATF40B e ATF54B) apresentaram as maiores médias de CE. Estes resultados indicam uma possível relação entre eficiência e CE em sorgo, sinalizando para a importância de aspectos rizeoconômicos (custo de massa radicular por potencial retorno) na adaptação das plantas de sorgo em ambientes de estresse de fósforo (RYSER, 2006).

A característica que melhor agrupou as linhagens eficientes, separando-as das ineficientes foi a densidade de tecido de raiz (DeTR) (Tabela 7). As linhagens eficientes apresentaram uma tendência a valores médios menores que as linhagens ineficientes (Tabela 7), indicando que as plantas com superior adaptação tendem a desenvolver raízes com uma menor densidade dos seus tecidos, reduzindo assim, o gasto metabólico com a taxa respiratória das raízes. Esta característica está relacionada com características anatômicas das raízes, como a formação de aerênquima, e com a taxa de crescimento radicular (LYNCH e HO, 2005).

A eficiência de aquisição foi duas a três vezes mais importante que a eficiência de utilização em plantas de milho cultivadas em baixo nível de fósforo para a eficiência de uso (PARENTONI, 2008). A combinação de aquisição e translocação de Pi eficientes são essenciais para as plantas manter adequados os níveis de Pi celular para o normal funcionamento (RAGHOTHAMA e KARTHIKEYAN, 2005). Isso demonstra e reitera a importância das características morfológicas do sistema radicular que favorecem a absorção de nutrientes e o desenvolvimento das plantas cultivadas em ambientes com baixa disponibilidade de fósforo.

Tabela 7: Média das linhagens cultivadas em baixo fósforo para as características¹ CTR, ATR, NR, CRMF, CRF, ARMF, ARF, CE e DeTR. Médias avaliadas pelo Teste de Tukey (p<0,05).

Linhagens	Classificação	CTR	ATR	CRMF	CRF	ARMF	ARF	NR	MSR	CE	DeTR
BR005B	Eficiente	6.606,29	B 724,19	b 5.522,52	b 1.026,29	a 300,26	b 274,94	a 51.362,89	b 0,98	a 6.744,55	a 0,1594
BR008B	Eficiente	4.739,29	Ab 521,86	ab 3.938,35	ab 755,10	a 210,42	ab 202,87	a 28.565,78	a 0,73	a 6.891,78	a 0,1571
ATF40B	Eficiente	5.225,21	Ab 561,21	ab 4.343,05	ab 840,65	a 230,62	ab 222,84	a 33.885,56	ab 0,72	a 7.180,79	a 0,1517
SC283	Eficiente	4.504,16	Ab 519,03	ab 3.689,42	ab 770,41	a 194,28	ab 222,20	a 27.984,11	a 0,78	a 5.784,03	a 0,1641
ATF54B	Eficiente	6.161,34	Ab 672,80	ab 5.084,25	ab 1.023,97	a 259,52	ab 282,90	a 43.536,44	ab 0,95	a 6.577,73	a 0,1629
BR007B	Ineficiente	5.222,86	Ab 560,89	ab 4.410,56	ab 753,87	a 225,93	ab 205,09	a 34.836,89	ab 0,91	a 6.111,19	a 0,1872
BR001B	Ineficiente	5.063,12	Ab 648,00	ab 4.051,26	ab 921,04	a 209,16	ab 273,93	a 34.844,22	ab 1,17	a 4.281,93	a 0,1773
ATF06B	Ineficiente	3.872,73	A 440,31	a 3.175,35	a 644,37	a 157,26	a 180,96	a 25.031,89	a 0,72	a 5.536,22	a 0,1805
P9401	-	4.974,94	Ab 567,76	ab 4.119,45	ab 796,24	a 218,70	ab 222,94	a 32.864,11	ab 0,96	a 5.653,25	a 0,1802

Médias seguidas de mesma letra na vertical não diferem significativamente pelo Teste de Tukey (p<0,05).¹ Comprimento total de raiz (CTR) (cm); Área de superfície total de raiz (ATR) (cm²); Número de ramificações (NR); Comprimento de raiz muito fina (CRMF) (cm); Comprimento de raiz fina (CRF) (cm); Área de superfície de raiz muito fina (ARMF) (cm²); Área de superfície de raiz fina (ARF) (cm²); Comprimento específico (CE) (cm g⁻¹); Densidade de tecido de raiz (DeTR) (g cm⁻³)

5.2. Exsudação radicular: mecanismo fisiológico apresentado pelas plantas para a modificação da rizosfera

Pode-se verificar que houve diferenças significativas entre os valores de exsudados totais das linhagens de sorgo cultivadas em estresse de fósforo (Figura 8). Das quatro linhagens estudadas, a BR007B foi a que apresentou maiores quantidades de exsudados totais, sendo que ela foi 2,8 vezes maior que a linhagem SC283, que menos exsudou. Isto indica que há diferenças nas respostas fisiológicas das linhagens de sorgo estudadas quando cultivadas em estresse de fósforo, confirmando, portanto, que há variabilidade genética para a exsudação de compostos em sorgo cultivado em estresse de fósforo, conforme observado também por Czarnota et al. (2003).

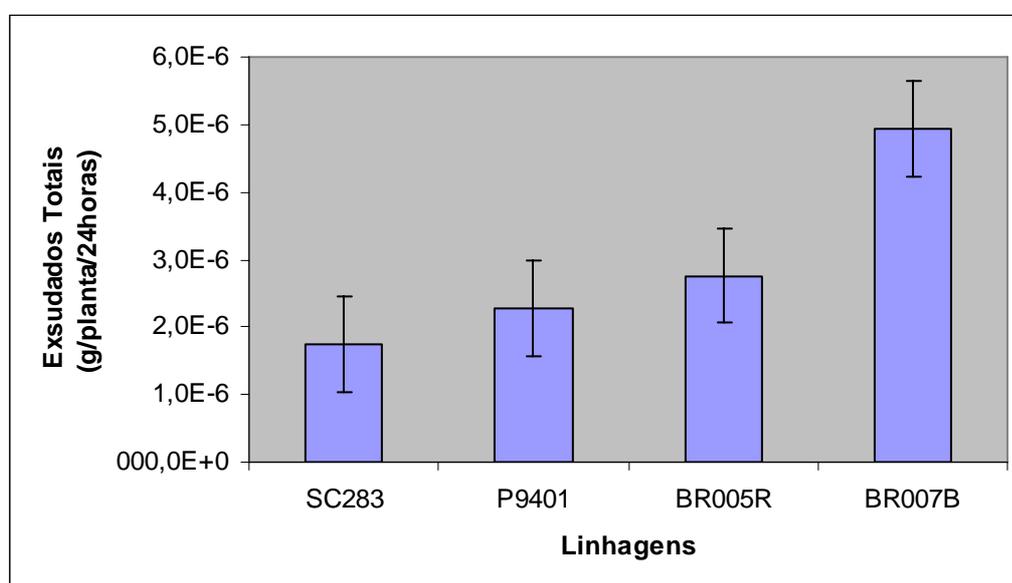


Figura 8: Quantidade média de exsudados totais liberados em 24 horas por planta cultivada em estresse de fósforo.

Na Figura 9A, está destacado o perfil de cromatografia gasosa da região eluída no tempo de 6,8 minutos para a alíquota coletada no tempo de 26 a 40 minutos da MT (mistura teste) e para as linhagens cultivadas em estresse de fósforo. O espectro de massas do composto eluído neste tempo apresentou um pico molecular 97 m/z de intensidade de 30 %, indicando a possibilidade de presença de um fragmento estável (anel D) característico das estrigolactonas (Figura 9B). Devido a fácil hidrólise da ligação dos anéis C e D das moléculas de estrigolactonas (AKIYAMA et al., 2005), a alta temperatura usada no processo de separação por cromatografia gasosa fragmenta as

moléculas de estrigolactonas sendo que, o anel D possui considerável estabilidade, podendo ser identificado em GC/MS (YOKOTA et al., 1998).

Verifica-se com base na intensidade dos picos no tempo de 6,8 minutos que houve diferenças na quantidade encontrada do composto eluído para as linhagens de sorgo (Figura 9). A linhagem BR007B (pico 2) foi a que apresentou maior quantidade do composto sendo, entretanto, pouco superior a linhagem BR005R (pico 3). A linhagem SC283 (pico 4) apresentou quantidades um pouco menor, mas ainda assim, superior à linhagem P9401 (pico 5), que apresentou uma quantidade eluída tão pequena que o sistema de cromatografia não foi capaz de integrar o seu pico cromatográfico. Segundo Rich et al., (2004) as linhagens de sorgo apresentam variação na quantidade e no tipo de estimulante de germinação de sementes de *Striga* liberado, sendo aquelas que produzem pouco ou nada destes compostos tem se mostrado resistentes a *Striga* em campo (HESS et al., 1992). A linhagem P9401 apresenta baixo efeito estimulante de germinação de *Striga* (RICH et al., 2004), assim, era esperado que esta linhagem liberasse pouca quantidade de estrigolactonas, condizendo com o encontrado para o composto eluído no tempo de 6,8 minutos. Trabalhos realizados na Embrapa Milho e Sorgo mostram que linhagens de sorgo apresentam colonização por micorrizas de forma diferenciada, indicando também variação na liberação dos compostos sinalizadores (estrigolactonas) pelas linhagens de sorgo cultivadas em estresse de fósforo (Dr. Ivanildo Evódio Marriel - comunicação pessoal).

Estes estudos de sinalização entre planta-micorriza são iniciais no programa de pesquisa da Embrapa Milho e Sorgo e a sua continuidade é essencial para o melhor entendimento desta estratégia utilizada por plantas para a aquisição de fósforo.

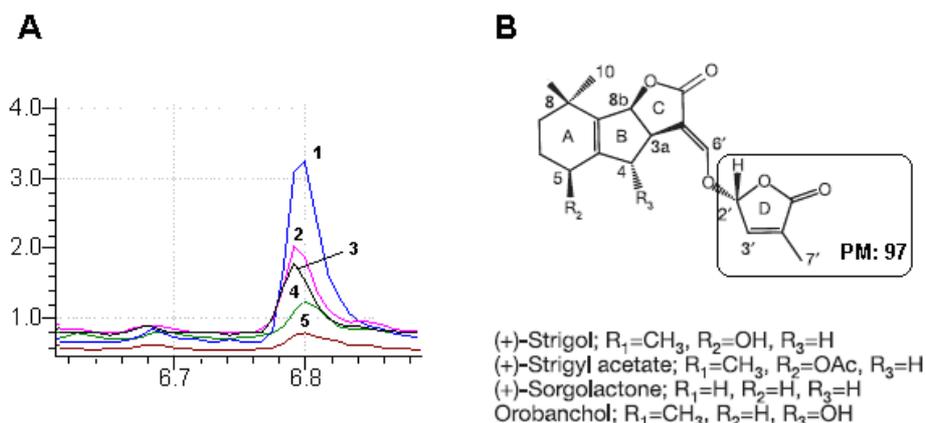


Figura 9: Perfil cromatográfico da fração 6 da linhagem BR007B (pico 2), BR005R (pico 3), SC283 (pico 4), P9401 (pico 5) e da alíquota coletada na região de eluição da sorgolactona da mistura (MT) (pico 1) separados em cromatógrafo a gás destacando a região de eluição no tempo de 6,8 minutos (A). Estrutura de estrigolactonas com destaque no anel D, correspondente ao pico $m/z = 97$ encontrado por Yokota et al., (1998) (B).

6. CONCLUSÕES

1. Existe variabilidade genética para CTR, CRMF, CRF, ATR, ARMF, ARF e NR quando as plantas são cultivadas em baixa disponibilidade de fósforo.
2. O comprimento e a área de superfície das raízes apresentaram-se mais importantes na adaptação das plantas em baixa disponibilidade de fósforo que o volume e o diâmetro médio das raízes.
3. Diferentes mecanismos de aquisição de fósforo podem estar atuando nos ambientes de baixa e alta disponibilidade de fósforo.
4. Os valores de CTR, ATR e NR encontrados em baixa disponibilidade de fósforo no solo sugerem uma inibição do desenvolvimento radicular de sorgo.
5. As características CE e DeTR podem estar relacionadas com a eficiência das linhagens em baixo fósforo.
6. Existe resposta fisiológica diferenciada entre linhagens de sorgo cultivadas em ambientes ausentes de fósforo.
7. Há fortes indicações para existência de variabilidade genética entre as linhagens de sorgo cultivadas na ausência de fósforo para exsudação de compostos relatados como sinalizadores para a colonização de fungos micorrízicos.

7. REFERÊNCIAS

AKIYAMA, K.; HAYASHI, H.; Strigolactones: chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. **Botanical Briefing**, v. 97, p.925-931, 2006.

AKIYAMA, K.; MATSUZAKI, K.; HAYASHI, H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. **Nature**, v. 435, p. 824-827, 2005.

AL-GHAZI, Y.; MULLER, B.; PINLOCHE, S.; TRANBARGER, T. J.; NACRY, P.; ROSSIGNOL, M.; TARDIEU, F.; DOUMAS, P.; Temporal responses of Arabidopsis root architecture to phosphate starvation: evidences for the involvement of auxin signalling. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p.1053-1066, 2003.

AMATO, M.; PARDO, A. Root length and biomass losses during sample preparation with different screen mesh sizes. **Plant and Soil**, v. 161, p.299–303, 1994.

APPS. Disponível em < http://www.apps.agr.br/upload/ax2_2402200649695300_sorgo-seednewsjan2006.pdf > 2006. Acesso em 10 jul 2008.

APPS. Disponível em < http://www.apps.agr.br/upload/de_2006200899023500_area-produtividade-sorgo-07-08.pdf > 2008. Acesso em: 10 jul 2008.

AWAD, A.A.; SATO, D.; KUSUMOTO, D.; KAMIOKA, H.; TAKEUCHI, Y.; YONEYAMA, K. Characterization of strigolactones, germination stimulants for the root parasitic plants *Striga* and *Orobanche*, produced by maize, millet and sorghum. **Plant Growth Regulation**, v. 48, p.221–227, 2006.

BALLACHANDA N.D.; ATHIKKATTUVALASU S.K.; RAGHOTHAMA, K.G. WRKY75 transcription factor is a modulator of phosphate acquisition and root development in Arabidopsis. **Plant Physiology**, DOI:10.1104/pp.106.093971, 2007a.

BALLACHANDA, N.D.; NAGARAJAN, V., RAGHOTHAMA, K G. Role of ZAT6 in phosphate stress response. **Plant Biology & Botany**. Abstract 1558, 2007b.

BAON, J. B.; SMITH, S. E.; ALSTON, A. M.; WHEELER, R. D. Phosphorus efficiency of three cereals as related to indigenous mycorrhizal infection. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 43, p.479-491, 1992.

BARBER, S. A. Soil Nutrient Bioavailability: a Mechanistic Approach. **John Wiley & Sons**, New York, NY, 1995.

BARRY, D. A. J.; MILLER, M. H. Phosphorus nutritional requirement of maize seedlings for maximum yield. **Agronomy Journal**, v. 81, p.95-99, 1989.

BATES, T. R.; LYNCH, J. P. Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability. **Plant, Cell and Environment**, v. 19, p. 529–538, 1996.

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

BERTIN, C.; YANG, X.; WESTON, L. A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. **Plant and Soil**, v. 256, p. 67-83, 2003.

BESSERER, A.; PUECH-PAGÈS, V.; KIEFER, P.; GOMEZ-ROLDAN, V.; JAUNEAU A. ET AL. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. **Plos Biology**, DOI:10.1371/journal.pbio.0040226, 2006.

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

BOOT, R. G. A.; MENSINK, M. Size and morphology of root systems of perennial grasses from contrasting habitats as affected by nitrogen supply. **Plant and Soil**, v. 129, p. 291–299, 1990.

BOUMA, T. J.; BROEKHUYSEN, A. G. M.; VEEN, B. W. Analysis of root respiration of *Solanum tuberosum* as related to growth, ion uptake and maintenance of biomass. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 34, p.759–806, 1996.

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

BOUWMEESTER, H. J.; ROUX, C.; LOPEZ-RAEZ, J. A.; BÉCARD, G. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi. **Trends in Plant Science**, v. 12, p. 224–230, 2007.

BUEE, M.; ROSSIGNOL, M.; JAUNEAU, A.; RANJEVA, R.; BÉCARD, G. The pré-symbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by a branching factor partially purified from plant root exudates. **Molecular Plant Microbe Interact**, v. 13, p. 693-698, 2000.

CANTÃO, F. R. O. **Marcadores morfológicos de raiz em genótipos de milho contrastantes para tolerância à seca em resposta a estresses de fósforo e alumínio**. M.Sc.UFLA, Lavras, MG, 2007.

CARDOSO, I.M.; KUYPER, T. W. Mycorrhizas and tropical soil fertility. **Agriculture, Ecosystem and Environment**, v. 116, p. 72-84, 2006.

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

CLARK, R. B.; ZETO, S. K. Growth and root colonization of mycorrhizal maize grown on acid and alkaline soil. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 28, p. 1505-1511, 1996.

CLARKSON, D. T.; HAWKESFORD, M. J. Molecular biological approaches to plant nutrition. **Plant and Soil**, The Hague, v.155/156, p. 21-31, 1993.

CLARKSON, D.T. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. **Annual Review Plant Physiology**, v. 36, p. 77–115, 1985.

COOK, C. E.; WHICHARD, L. P.; TURNER, B.; WALL, M. E.; EGLEY, G. H. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): isolation and properties of a potent stimulant. **Science**, v. 154, p. 1189–1190, 1966.

CZARNOTA, M. A.; RIMANDO, A. M.; WESTON, L. A. Evaluation of seven Sorghum (*Sorghum sp.*) acessions. **Journal of Chemical Ecology**, v. 29, p. 2073-2083, 2003.

DA SILVA, A. E.; GABELMAN, W.H. Screening maize inbred lines for tolerance to low-P stress conditions 233-239. In P.J. Randall et al. (ed.) **Genetic aspects of plant mineral nutrition**. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, the Netherlands, 1993.

DARAM, P.; BRUNNER, S.; PERSSON, B. L.; AMRHEIN, N.; BUCHER, M. Functional analysis and cell-specific expression of a phosphate transporter from tomato. **Planta**, v. 206, p. 225-233, 1998.

DAVIES, T. G. E.; YING, J.; XU, Q.; LI, Z. S.; LI, J.; GORDON-WEEKS, R. Expression analysis of putative high-affinity phosphate transporters in Chinese winter wheat. **Plant and Cell Environment**, v. 25, p. 1325-1339, 2002.

DECHEN, A. R.; NACHTIGALL, R. G. Elementos requeridos à nutrição de plantas. In: Roberto Ferreira Novais; Victor Hugo Alvarez V; Nairam Felix de Barros; Renildo Lucio F. Fontes; Reinaldo Bertola Cantarutti; Julio Cesar Lima Neves. (Org.). **Fertilidade do Solo**. 1 ed. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, p. 91-132, 2007.

DESNOS, T. Root branching responses to phosphate and nitrate. **Plant Biology**, v. 11, p. 82-87, 2008.

DILLON, S. L.; SHAPTER, F. M.; HENRY, R. J.; CORDEIRO, G.; IZQUIERDO, L.; LEE, L. S. Domestication to crop improvement: genetic resources for Sorghum and Saccharum (Andropogoneae). **Annals of Botany**, v. 100, p. 975-989, 2007.

DUNLOP, J.; PHUNG, H. T.; MEEKING, R.; WHITE, D. W. R. The kinetics associated with phosphate absorption by Arabidopsis and its regulation by phosphorus status. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 24, p. 623–629, 1997.

EMBRAPA MILHO E SORGO (2007) Sistemas de Produção, 2 Versão Eletrônica - 3ª edição < <http://www.cnpms.embrapa.br/publicacoes/sorgo/index.htm> > 2007. Acesso em: 01 jul 2008.

FAGERIA, N. K. Otimização da eficiência nutricional das culturas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola Ambiental**, Campina Grande, v. 2, p. 6-16, 1998.

FAGERIA, N. K.; BALIGAR, V. C. Phosphorus-use efficiency by corn genotypes. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 20, n.10, p. 1267-1277, 1997.

FAO < <http://apps.fao.org/> > 2005. Acesso em: 10 dez 2004.

FAO < <http://www.fao.org/docrep/010/ai466e/ai466e04.htm> > 2008. Acesso em: 28 maio 2008.

FITTER, A.H. Characteristics and functions of root systems. *In* **Plant roots: the hidden half**. Third edition. Weisel, Y. Eshel, A. and Kafkafi, U. eds., Marcel Dekker, New York pp 15-32, 2002.

FITTER, A.H. The ecological significance of root system architecture: an economic approach. *In*: **Plant Root Growth: an Ecological Perspective**. p 229–243. Blackwell Scientific Publishers, London, 1991.

FURIHATA, T.; SUZUKI, M.; SAKURAI, H. Kinetic characterization of two phosphate uptake systems with different affinities in suspension-cultured *Catharanthus roseus* protoplasts. **Plant and Cell Physiology**, v. 33, p.1151–1157, 1992.

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

GERKE, J.; RÖMER, W.; JUNGK, A. The excretion of citric and malic acid by proteoid roots of *Lupinus albus* L.; effects on soil solution concentrations of phosphate, iron, and aluminum in the proteoid rhizosphere in samples of an oxisol and a luvisol. **Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde**, v. 157, p.289–294, 1994.

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

GUPPY, C. N.; MENZIES, N. W.; MOODY, P. W.; BLAMEY, F. P. C. Competitive sorption reactions between phosphorus and organic matter in soil: a review **Australian journal of soil research**, v. 43, n. 2, p. 189-202, 2005.

HAUCK, C.; MÜLLER, S.; SCHILDKNECHT, H. A germination stimulant for parasitic flowering plants from *Sorghum bicolor*, a genuine host plant. **Journal of Plant Physiology**, v. 139, p. 474-478, 1992.

HAVLIN, J. L.; BEATON, J. D.; TISDALE, S. L.; NELSON, W.L. **Soil Fertility and Fertilizers: An Introduction to Nutrient Management**. 499 p, 1999.

HESS, D. E.; EJETA, G.; BUTLER, L.G. Selecting sorghum genotypes expressing a quantitative biosynthetic trait that confers resistance to *Striga*. **Phytochemistry**, v. 31, p. 493–497, 1992.

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

JAIN, A.; POLING, M. D.; KARTHIKEYAN, A. S.; BLAKESLEE, J. J.; PEER, W. A.; TITAPIWATANAKUN, B.; MURPHY, A. S.; RAGHOTHAMA, K. G. Differential effects of sucrose and auxin on localized phosphate deficiency-induced modulation of different traits of root system architecture in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v. 144, p. 232-247, 2007b.

JAIN, A.; VASCONCELOS, M. J. V.; RAGHOTHAMA, K. G.; SAHI, S.V. Molecular Mechanisms of Plant Adaptation to Phosphate Deficiency. **Plant Breeding Reviews**, v. 29, p. 359-419, 2007a.

JAKOBSEN, I. Vesicular–arbuscular mycorrhiza in field grown crops. III Mycorrhizal infection and rates of phosphorus inflow in pea plants. **New Phytologist**, v. 104, p. 573–581, 1986.

KHAMIS, S.; CHAILLOU, S.; LAMAZE, T. CO₂ assimilation and partitioning of carbon in maize plants deprived of orthophosphate. **Journal of Experimental Botany**, v. 41, p. 1619-1625, 1990.

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**, v. 98, p. 693–713, 2006.

LAMBERS, H.; VAN DER WERF, A.; KONINGS, H. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning. In: **The Plant Root, the Hidden Half**. Second edition. Weisel, Y. Eshel, A. and Kafkafi, U. eds., Marcel Dekker, New York, p. 229-263, 1991.

LAUER, M. J.; BLEVINS, D. G. Flowering and podding characteristics on the main stem of soybean grown on varying levels of phosphate nutrition. **Journal of Plant Nutrition**, v. 12, p. 1061-1072, 1989.

LEGGEWIE, G.; WILLMITZER, L.; RIESMEIER, J. W. Two cDNAs from potato are able to complement a phosphate uptake deficient yeast mutant: identification of phosphate transporters from higher plants. **Plant Cell**, v. 9, p. 381-392,

LENDZEMO, V. W. **The tripartite interaction between sorghum, *Striga hermonthica*, and arbuscular mycorrhizal fungi**. Wageningen University Dissertation, 112 p, 2004.

LIU, C.; MUCHHAL, U. S.; UTHAPPA, M.; KONOWICZ, A. K.; RAGHOTHAMA, K. G. Tomato phosphate transporter genes are differentially regulated in plant tissue by phosphorus. **Plant Physiology**, v. 116, p. 91-99, 1998.

LIU, G.; DUNLOP, J.; PHUNG, T.; LI, Y. Comparisons of two quick methods for evaluating phosphorus efficiency genotypes. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PHOSPHORUS DYNAMICS IN THE SOIL-PLANT CONTINUUM, 3., 2006. Uberlândia. **Proceedings...** Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, p. 100-101, 2006.

LOPES, A. S.; SILVA, C. A. P. DA; BASTOS, A. R. R. Reservas de fósforos e produção de fertilizantes fosfatados no Brasil e no mundo. In: Yamada, T.; Abdalla, S.R.S. (Ed.). **Fósforo na Agricultura Brasileira**. Piracicaba: Potafos, p.13-34, 2004.

LOPEZ-BUCIO, J.; HERNANDEZ-ABREU, E.; SANCHES-CALDERON, L.; NIETO-JACOBO, M. F.; SIMPOSON, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the Arabidopsis root system. **Plant Physiology**, v. 129, p. 244–256, 2002.

LYNCH, J. P. Roots of second green revolution. **Australina Journal of Botany**, v. 55, p. 493-512, 2007.

LYNCH, J. P.; HO, M. D. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and Soil**, The Hague, v. 269, n. 1-2, p. 45-56, 2005.

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

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition in plants**. 2nd ed. Academic Press, San Diego, CA, 1995.

MARSCHNER, P.; SOLAIMAN, Z.; RENGEL, Z. Rhizosphere properties of Poaceae genotypes under P-limiting conditions. **Plant and Soil**, v. 283, p.11-24, 2006.

MEURER, E. J. Fatores que influenciam o crescimento e o desenvolvimento das plantas. In: Roberto Ferreira Novais; Victor Hugo Alvarez V; Nairam Felix de Barros; Renildo Lucio F. Fontes; Reinaldo Bertola Cantarutti; Julio Cesar Lima Neves. (Org.). **Fertilidade do Solo**. 1 ed. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, p. 65-90, 2007.

MICHAEL, G. The control of root hair formation: suggested mechanisms. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v.164, p. 111-119, 2001.

MIMURA, T.; SAKANO, K.; SHIMMEN, T. Studies on the distribution, re-translocation and homeostasis of inorganic phosphate in barley leaves. **Plant Cell and Environment**, v. 19, p. 311–320, 1996.

MORAES, M. F. **Mobilidade de íons em solo ácido com aplicação de calcário e material vegetal em superfície**. 80f. Dissertação Mestrado, IAC, Campinas, 2005.

MUCHHAL, U. S.; PARDO, J. M.; RAGHOTHAMA, K. G. Phosphate transporters from the higher plant *Arabidopsis thaliana*. **Proceedings National Academic Science USA**, v. 93, p. 10519-10523, 1996.

MUDGE, S. R.; RAE, A. L.; DIATLOFF, E.; SMITH, F. W. Expression analysis suggests novel roles for members of the Pht1 family of phosphate transporters in *Arabidopsis*. **Plant Journal**, v. 31, p. 341-353, 2002.

NAGAHASHI, G.; DOUDS, D. D. Partial separation of root exudate compounds and their effects upon the growth of germinated spores of AM fungi. **Mycological Research**, v.104, p. 1453-1464, 2000.

NAGY, R.; VASCONCELOS, M.J.V.; ZHAO, S.; MCELVER, J.; BRUCE, W.; AMRHEIN, N.; RAGHOTHAMA, K. G.; BUCHER, M. Differential regulation of five Pht1 phosphate transporters from maize (*Zea mays* L.). **Plant Biology**, v.8, p. 186-197, 2006.

NEUMANN, G.; MARTINOIA, E. Cluster roots – an underground adaptation for survival in extreme environments. **Trends in Plant Science**, v. 7, n. 4, p. 162-167, 2002.

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

NOVAIS, R. F.; MELLO, J. W. V. Relação Solo-Planta. In: Roberto Ferreira de Novais, Victor Hugo Alvarez Venegas; Nairam Félix de Barros; Renildes Lúcio Ferreira Fontes; Reinaldo Bertola Cantarutti, Júlio Cesar Lima Neves. (Org.). **Fertilidade do Solo**. 1 ed. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, p. 133-204, 2007.

PARENTONI, S.N. **Estimativas de efeitos gênicos de diversos caracteres relacionados à eficiência e resposta ao fósforo em milho tropical**. Tese de Doutorado, USP – ESALQ, Piracicaba, 2008.

PASZKOWSKI, U.; KROKEN, S.; ROUX, C.; BRIGGS, S. P. Rice phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Proceeding National Academic Science USA**, v. 99, p. 13324-13329, 2002.

PLENCHETTE, C.; FORTIN, J. A.; FURLAN, V. Growth responses of several plant species to mycorrhizal in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. **Plant and Soil**, v. 70, p. 199-209, 1983.

RAGHOTHAMA, K. G.; KARTHIKEYAN, A. S. Phosphate acquisition. **Plant and Soil**, v. 274, p. 37–49, 2005.

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

RAJU, P. S.; CLARK, R. B.; ELLIS, J. R.; DUNCAN, R. R.; MARANVILLE, J. W. Benefic and cost analysis and phosphorus efficiency of VA mycorrhizal fungi colonizations with sorghum (*Sorghum bicolor*) genotypes grown at varied phosphorus levels. **Plant and Soil**, v. 124, p. 199-204, 1990.

RAO, I. M.; TERRY, N. Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet. I. Changes in growth, gas exchange, and Calvin cycle enzymes. **Plant Physiology**, v. 90, p. 814-819, 1989.

RAUSCH, C.; DARAM, P.; BRUNNER, S.; JANSA, J.; LALOI, M.; LEGGEWIE, G.; AMRHEIN, N.; BUCHER, M. A phosphate transporter expressed in arbuscule-containing cells in potato. **Nature**, v. 414, p. 462-465, 2001.

RENGEL, Z.; MARSCHNER, P. Nutrient availability and management in the rhizosphere: exploiting genotypic differences. **New Phytologist**, v. 168, p. 305–312, 2005.

REYMOND, M.; SVISTOONOFF, S.; LOUDET, O.; NUSSAUME, L.; DESNOS, T. Identification of QTL controlling root growth response to phosphate starvation in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell and Environment**, v. 29, p.115-125, 2006.

RICH, P.J.; GRENIER, C.; EJETA, G. *Striga* resistance in the wild relatives of sorghum. **Crop Science**, v. 44, p. 2221–2229, 2004.

ROSSITER, R. C. Phosphorus deficiency and flowering in subterranean clover (*Tr. subterraneum* L.). **Annals of Botany** (London), v. 42, p. 325-329, 1978.

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

RYSER, P. The mysterious root length. **Plant and Soil**, v. 286, n 1-2, p. 1-6, 2006.

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

SAKANO, K. Proton/phosphate stoichiometry in uptake of inorganic phosphate by cultured cells of *Catharanthus roseus* (L.) G. Don. **Plant Physiology**, v. 93, p. 479–483, 1990.

SANCHEZ-CALDERON, L.; LOPEZ-BUCIO, J.; CHACON-LOPEZ, A.; CRUZ-RAMIREZ, A.; NIETO-JACOBO, F.; DUBROVSKY, J. G.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate starvation induces a determinate developmental program in the roots of *Arabidopsis thaliana*. **Plant and Cell Physiology**, v. 46, p.174-184, 2005.

SANTOS, D. R.; ANGHINONI, I.; CONTE, E. Fósforo da biomassa microbiana em solos com diferentes teores de argila e sistemas de manejo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, MG, v. 24, n. 3, p. 589-597, 2000.

SANTOS, D. R.; CASSOL, P. C. ; KAMINSKI, J. ; ANGHINONI, I. Fósforo orgânico do solo. In: Gabriel de A. Santos; Flávio A.O. Camargo. (Org.). **Fundamentos da Matéria Orgânica do Solo: Ecossistemas Tropicais e Subtropicais**. Porto Alegre, v. 01, p. 139-157, 1999.

SANTOS, D. R.; GATIBONI, L. C.; KAMINSKI, J. Fatores que afetam a disponibilidade do fósforo e o manejo da adubação fosfatada em solos sob sistema plantio direto. **Ciência Rural**, v. 38, p. 576-586, 2008.

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

SCHAFFERT, R. E.; ALVES, V. M. C.; PITTA, G. V. E.; BAHIA FILHO, A. F. C.; SANTOS, F. G. Genetic variability in sorghum for P efficiency and responsiveness, In: **Plant Nutrition – Food Security and Sustainability of Agro-ecosystems 72-73**, Kluwer Academic Publishers. Netherlands, 2001.

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

SHARPLEY, A. N.; MCDOWELL, R. W.; KLEIMMAN, P. J. A. Phosphorus loss from land to water: integrating agriculture and environmental management. **Plant and Soil**, The Hague, v. 237, p. 287-307, 2001.

SHIMOGAWARA, K.; USUDA, H. Uptake of inorganic phosphate by suspension-cultured tobacco cells: Kinetics and regulation by Pi starvation. **Plant and Cell Physiology**, v. 36, p. 341– 351, 1995.

SILVA, AC. **Variações genéticas em candeia [Eremanthus erythropapus (DC.). Maclush]: simbiose e desenvolvimento radicular e estabelecimento inicial em áreas degradadas**. 133 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, 2003.

SMITH, F.W.; CYBINSKI, D.H.; RAE, A. L. Regulation of expression of genes encoding phosphate transporters in barley roots. *In* Plant Nutrition-Molecular Biology and Genetics: **Proceedings of the sixth International Symposium on Genetics and Molecular Biology of Plant Nutrition**. Gissel-Nielsen G, Jensen A eds, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, p 145-150, 1999.

STAUFFER, M. D.; SULEWSKI, G. Fósforo – Essencial para a vida. In: Yamada, T.; Abdalla, S.R.S. (Ed.). **Fósforo na Agricultura Brasileira**. Piracicaba: Potafos, p.1-12, 2004.

TENNANT, D. A test of a modified line intersect method of estimating root length. **Journal of Ecology**, v. 63, n.3, p. 995–1001, 1975.

THOMS, K.; SATTELMACHER, B. Influence of nitrate placement on morphology and physiology of maize (*Zea mays*) root system. In **Plant nutrition-physiology and applications** (M.L. van Beusichem, ed.), p. 29-32. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, 1990.

TUINSTRA, M. R.; GROTE, E. M.; GOLDSBROUGH, P. B.; EJETA, G. Genetic analysis of post flowering drought tolerance and components of grain development in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. **Molecular Breeding**, v. 3, p. 439-448, 1997.

ULLRICH-EBERIUS, C. I.; NOVACKY, A.; VAN BEL, A. J. E. Phosphate uptake in *Lemna gibba* G1: energetics and kinetics. **Planta**, v. 161, p. 46–52, 1984.

VASCONCELOS, M. J. V. **Determining the Molecular Basis of Phosphorus Efficiency in Tropical Maize and sorghum** Tese Doutorado, West Lafayette, EUA, v. 1, p. 1-183, 2004.

WILCOX, C. S.; FERGUSON, J. W.; FERNANDEZ, G. C. J.; NOWAK, R. S. Fine root growth dynamics of four Mojave Desert shrubs as related to soil moisture and microsite. **Journal of Arid Environments**, v. 56, p. 129–148, 2004.

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

WRIGHT, D. P.; SCHOLES, J. D.; READ, D. J.; ROLF, S. A. Role European and African maize cultivars differ in their physiological and molecular responses to mycorrhizal infection. **New Phytologist**, v. 167, p. 881–896, 2005.

XIE, X.; YONEYAMA, K.; KUSUMOTO, D.; YAMADA, Y.; TAKEUCHI, Y.; SUGIMOTO, Y.; YONEYAMA, K. Sorgomol, germination stimulant for root parasitic plants, produced by *Sorghum bicolor*. **Tetrahedron Letters**, v. 49, p. 2066-2068, 2008.

YAN, X.; LIAO, H.; BEEBE, S.; BLAIR, M.; LYNCH, J. P. QTL mapping of root hair and acid exudation traits and their relationship to phosphorus uptake in common bean. **Plant and Soil**, v. 265, p. 17-29, 2004.

YANG, X.; OWENS, T. G.; SCHEFFLER, B. E.; WESTON, L. A. Manipulation of root hair development and sorgoleone production in sorghum seedlings. **Journal of Chemical Ecology**, v. 30, n. 1, p. 199-213, 2004.

YAO, Q.; LI, X.; FENG, G.; CHRISTIE, P. Mobilization of sparingly soluble phosphates by the external mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus. **Plant and Soil**, v. 230, p. 279–285, 2001.

YOKOTA, T.; SAKAI, H.; OKUNO, K.; YONEYAMA, K.; TAKEUCHI, Y. Alectrol and orobanchol, germination stimulants for *Orobanche minor*, from its host red clover. **Phytochemistry**, v. 49, p. 1967–1973, 1998.

YONEYAMA, K.; XIE, X.; KUSUMOTO, D.; SEKIMOTO, H.; SUGIMOTO, Y.; TAKEUCHI, Y.; YONEYAMA, K. Nitrogen deficiency as well as phosphorus deficiency in sorghum promotes the production and exudation of 5-deoxystrigol, the host recognition signal for arbuscular mycorrhizal fungi and root parasites. **Planta**, v. 227, p. 125–132, 2007.

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

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)