

**MECANISMOS ENVOLVIDOS NA
EFICIÊNCIA DE AQUISIÇÃO DE FÓSFORO
EM GENÓTIPOS DE MILHO**

EDILSON CARVALHO BRASIL

2003

EDILSON CARVALHO BRASIL

**MECANISMOS ENVOLVIDOS NA EFICIÊNCIA DE AQUISIÇÃO DE
FÓSFORO EM GENÓTIPOS DE MILHO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Pós-graduação em Agronomia, área de concentração em Solos e Nutrição de Plantas, para obtenção do título de “Doutor”.

Orientadora

Prof.^a Dra. Janice Guedes de Carvalho - UFLA

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL
2003

Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da

Biblioteca Central da UFLA

Brasil, Edilson Carvalho

Mecanismos envolvidos na eficiência de aquisição de fósforo em
genótipos de milho / Edilson Carvalho Brasil. . – Lavras : UFLA, 2003.

161p. : il.

Orientador: Janice Guedes de Carvalho.

Tese (Doutorado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Milho. 2. Nutrição mineral. 3. Fósforo. I. Universidade Federal de
Lavras. II. Título.

EDILSON CARVALHO BRASIL

**MECANISMOS ENVOLVIDOS NA EFICIÊNCIA DE AQUISIÇÃO DE
FÓSFORO EM GENÓTIPOS DE MILHO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Pós-graduação em Agronomia, área de concentração em Solos e Nutrição de Plantas, para obtenção do título de “Doutor”.

APROVADA em 15 de janeiro de 2003

Dra. Vera Maria Carvalho Alves	Embrapa Milho-Sorgo
Dr. Gilson Vilaça Exel Pitta	Embrapa Milho-Sorgo
Prof. Dr. Carlos Alberto Silva	UFLA
Dra. Miralda Bueno de Paula	EPAMIG

Prof.^a. Dra. Janice Guedes de Carvalho
UFLA
(Orientadora)

LAVRAS
MINAS GERAIS – BRASIL

Aos meus pais, Marcílio e Madalena,
pelo amor desmedido, pelos ensinamentos e princípios de vida,
Aos meus irmãos, Celso, Edson, Marília e Mariza,

DEDICADO

À minha princesinha Caroline, razão maior da minha existência,
À mãe pelo apoio, incentivo e amizade,
À Adriana pelo companheirismo, afeto e amizade,

AGRADECIMENTO

AGRADECIMENTOS

À Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), pela oportunidade e auxílio financeiro oferecidos para a realização do curso de pós-graduação.

À Universidade Federal de Lavras e ao Departamento de Ciência do Solo, pela oportunidade concedida para realização do doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo auxílio concedido para a realização do curso.

À Embrapa Milho e Sorgo (CNPMS) pela oportunidade de realização dos trabalhos de pesquisa.

À European Commission INCO II RDT project number ICA4-CT-2000-30017 “Maize for sustainable cropping systems on tropical acid soils – from molecular biology to field cultivation” e ao Programa Colaborativo de Pesquisa de culturas da Fundação McKnight – “Nova estratégia para melhorar a aquisição de fósforo e a tolerância ao alumínio de plantas em solos marginais”, pelo financiamento parcial das atividades de pesquisa.

À Professora Dra. Janice Guedes de Carvalho, pelos ensinamentos, amizade e orientação durante a realização do curso.

Aos pesquisadores da Embrapa Milho e Sorgo, Dra. Vera Maria Carvalho Alves, Dr. Gilson Villaça Exel Pitta Dr. Ivanildo Evodio Marriel e Dr. Hélio Prates, pela co-orientação, colaboração, amizade e convívio.

Aos amigos Alexandre, Ana Rosa, Cláudio, Gilvan, João Bosco e Serginho, pela amizade, carinho e atenção.

Aos amigos do NEA/CNPMS, Christiane, Leonardo e Rogério.

Aos funcionários do Departamento de Ciência do Solo e todos aqueles que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO GERAL	i
GENERAL ABSTRACT	ii
CAPÍTULO 1	01
1 INTRODUÇÃO GERAL	01
2 REFERENCIAL TEÓRICO	03
2.1 Eficiência de utilização de fósforo pelas plantas	04
2.2 Mecanismos envolvidos na eficiência de aquisição de fósforo ..	07
2.2.1 Características do sistema radicular	07
2.2.2 Pêlos radiculares	11
2.2.3 Atributos da rizosfera que atuam na aquisição de P pelas plantas	14
a) Exsudação de ácidos orgânicos	15
b) pH de rizosfera	17
c) Diversidade microbiana na rizosfera	20
3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24
CAPÍTULO 2: Atributos morfológicos do sistema radicular de genótipos de milho contrastantes quanto a eficiência para fósforo, em condições de estresse do nutriente	35
RESUMO	35
ABSTRACT	36
1 INTRODUÇÃO	37
2 MATERIAL E MÉTODOS	39
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	44
3.1 Produção de matéria seca	44
3.2 Nutrientes no tecido vegetal	48

3.2.1. Concentração de nutrientes	48
3.2.2. Acúmulo de nutrientes	52
3.3 Índices de eficiência nutricional	57
3.4 Atributos morfológicos da raiz	64
3.4.1 Volume total, área total, comprimento total e diâmetro médio de raiz.....	64
3.4.2 Medidas de raízes seminais, nodais e laterais	68
3.4 Estrutura do sistema radicular	71
3.5 Relação entre as variáveis	83
4 CONCLUSÕES	87
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	88
CAPITULO 3: Características da rizosfera de genótipos de milho contrastantes na eficiência ao fósforo, cultivados em solo com diferentes níveis do nutriente	93
RESUMO	93
ABSTRACT	94
1 INTRODUÇÃO	95
2 MATERIAL E MÉTODOS	97
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	103
3.1. Produção de matéria seca	103
3.2 Concentração de nutrientes no tecido vegetal	106
3.3 Conteúdo de nutrientes no tecido vegetal	109
3.4 Pêlos radiculares	112
3.5 pH de rizosfera	116
3.6 Ácidos orgânicos	121
3.7 Diversidade microbiana	125
4 CONCLUSÕES	131
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	132
CONSIDERAÇÕES FINAIS	138

ANEXOS	143
--------------	-----

RESUMO GERAL

BRASIL, Edilson Carvalho. **Mecanismos envolvidos na eficiência de aquisição de fósforo em genótipos de milho**. Lavras:UFLA, 2003, 161p. (Tese – Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas)¹.

Conduziram-se dois experimentos na Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, com os seguintes objetivos: avaliar o efeito do estresse de P sobre atributos morfológicos do sistema radicular e realizar estudos de parâmetros da rizosfera (pêlos radiculares, do pH de rizosfera, da exsudação de ácidos orgânicos e da diversidade metabólica) de genótipos de milho contrastantes na eficiência P. Utilizaram-se materiais provenientes do Programa de melhoramento desse Centro da Embrapa, previamente caracterizados, com base na produção de grãos. Para avaliação da morfologia do sistema radicular, conduziu-se um experimento em solução nutritiva, testando-se oito genótipos (cinco híbridos e três linhagens), contrastantes quanto à eficiência para P, em duas concentrações do nutriente. Em outro experimento, avaliaram-se características da rizosfera de cinco híbridos de milho crescidos em rizobox contendo amostra de solo com dois níveis de P. Conforme os resultados, diferenças genotípicas foram verificadas para as características morfológicas do sistema radicular das plantas. Os híbridos crescidos sob condições de estresse de P na solução nutritiva apresentaram maior crescimento radicular, em número de interseções de raiz, do que sob alto nível de P. Observaram-se variações no comprimento e densidade de pêlos radiculares em função dos híbridos utilizados e do tipo de raiz avaliada. Em geral, o pH rizosférico dos diferentes genótipos foi maior do que o não rizosférico. Sob baixo nível de P, houve tendência de maiores variações de pH rizosférico dos híbridos, em relação ao não rizosférico. A exsudação da maioria dos ácidos orgânicos não foi influenciada pelos genótipos ou níveis de P no solo. Sob baixo nível de P no solo, os índices de diversidade microbiana foram maiores, em relação ao alto P. Híbridos crescidos sob baixo nível de P apresentaram o mesmo perfil metabólico microbiano na rizosfera.

¹ Comitê Orientador: Janice Guedes de Carvalho (Orientadora), Vera Maria Carvalho Alves – Embrapa Milho e Sorgo, Gilson Villaça Exel Pitta - Embrapa Milho e Sorgo.

GENERAL ABSTRACT

BRASIL, Edilson Carvalho. **Mechanisms involved in the phosphorus acquisition efficiency in maize genotypes**. Lavras: UFLA, 2003, 161p. (Thesis – Doctorate in Soil and Plant Nutrition)².

The work was carried out in Sete Lagoas, Minas Gerais at the National Maize and Sorghum Research Center. The main objective was to evaluate the effect of the P stress on some morphological patterns of the root system and rhizosphere characteristics as root hairs, pH, exudation of organic acids and microbial metabolic diversity in contrasting P efficiency maize genotypes developed from the Embrapa's maize program. The maize genotypes used in this work were previously classified as P-efficient and P-inefficient, based on their grain yield production. The first experiment, in nutrient solution, was performed to evaluate the morphology of the root system of eight maize genotypes, being five hybrids and three inbred lines, tested in presence of two levels of P. The second experiment, using a limed acid red Oxissol soil, was to evaluate the rhizosphere pattern of five maize genotypes grown in "rhizoboxes" in presence of two levels of P. The results showed significant differences of the root morphology among the genotypes. The root growth in nutrient solution, under P stress condition, was higher than that grown at the high P level. It was also observed significant variations either in the length and density of the root hairs. The rhizosphere pH was, in general terms, higher than that of the non-rhizospheric pH for all the genotypes. The exudation of organic acids was not influenced neither by the genotypes nor by the P levels in growth medium. The microbiological diversity indices were higher in low P levels when compared with those in high P levels. The hybrids grown under low P levels showed same microbial metabolic profile in the rhizosphere.

¹Guidance Committee: Janice Guedes de Carvalho (Adviser), Vera Maria Carvalho Alves – Embrapa Milho e Sorgo, Gilson Villaça Exel Pitta - Embrapa Milho e Sorgo.

CAPITULO 1

1 INTRODUÇÃO GERAL

O Brasil encontra-se entre os três principais países produtores de milho do mundo, com uma produção de aproximadamente 41 milhões de toneladas na safra 2000/2001, ficando atrás apenas dos Estados Unidos e da China (FAO, 2002). A maior parte da produção nacional de milho concentra-se nas regiões Sul, Centro-Oeste e Sudeste, áreas tradicionalmente produtoras dessa cultura, correspondendo a 93% do total produzido no país (IBGE, 2002).

Com a expansão da fronteira agrícola do Cerrado, que ocorreu de forma bastante acelerada nas décadas de 80 e 90, a produção brasileira de grãos, principalmente de milho e de soja, apresentou um incremento considerável, graças à incorporação de novas áreas ao processo produtivo. A região do Cerrado compreende uma área de aproximadamente 250 milhões de hectares, dos quais 112 milhões são considerados agricultáveis. Atualmente, 30% da produção brasileira de milho é produzida no Cerrado, ocupando uma área de cerca de 3,5 milhões de hectares.

Vários fatores limitam a produção das culturas em solos sob vegetação de cerrado, dentre os quais, a deficiência de P tem sido indicada como um dos principais problemas encontrados nessa região. Além disso, a alta capacidade de sorção de P, aliada aos baixos teores de nutrientes no solo e a elevada acidez são características predominantes dos solos dessa região. Assim, para a incorporação desses solos ao processo produtivo há necessidade da utilização de grandes quantidades de fertilizantes e corretivos.

Dentre as alternativas de manejo para a otimização desses solos, poderiam ser implementadas medidas como a melhoria da fertilidade dos solos, pela utilização de fertilizantes e corretivos, e o desenvolvimento de

genótipos mais tolerantes às condições de baixos níveis nutricionais.

Embora seja desejável a adoção conjunta dessas alternativas, a primeira deve ser implementada dentro de certos limites, em razão do aumento acentuado dos custos de produção da cultura. Esse aspecto tem um impacto acentuado no custo final da produção, de vez que para a obtenção de uma produtividade média de 6 mil kg/ha de grãos de milho, os custos envolvidos com fertilizantes e corretivos são da ordem de 36% do custo total da cultura (Agrianual..., 2000). Dentro de uma visão estratégica, a obtenção de genótipos mais produtivos e com maior eficiência para P, possibilita ajustes na relação custo/benefício ao longo do tempo, com a otimização do uso de insumos e favorece a conservação dos recursos solo e água. A utilização de genótipos produtivos e adaptados a condições ambientais específicas, além de representar uma maneira econômica de repassar tecnologia ao produtor, permite que sejam investidos menos recursos financeiros para a construção da fertilidade do solo, bem como possibilita o aumento da estabilidade de produção.

O conhecimento dos mecanismos que influenciam a aquisição de P pode favorecer a identificação de características desejáveis a serem transferidas geneticamente para as plantas, em programas de melhoramento, como também contribuir para o estabelecimento de metodologias de seleção rápida que possibilitem maior ganho de tempo para o desenvolvimento de novas cultivares (Alves et al., 2000a). Os principais mecanismos que influenciam a eficiência de aquisição de P no solo podem ser agrupados em: modificações de atributos morfológicos da raiz, modificações de características químicas na rizosfera, alterações de características fisiológicas de cinética de absorção, alterações em processos bioquímicos e interações com microorganismos.

Dentro desse enfoque, a identificação de mecanismos envolvidos na eficiência de aquisição e uso de P em genótipos de milho, além de contribuir

para a melhoria da eficiência dos sistemas de produção, possibilitará maior retorno econômico aos produtores, com menores riscos ambientais.

Este trabalho foi realizado com o objetivo geral de desenvolver estudos sobre mecanismos relacionados à eficiência de aquisição de P em genótipos de milho contrastantes quanto à eficiência do nutriente. Os objetivos específicos foram avaliar o efeito do estresse de P sobre atributos morfológicos do sistema radicular, relacionados com a eficiência nutricional em genótipos de milho e desenvolver estudos de características da rizosfera, relacionadas com a eficiência para P, em genótipos de milho.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

Durante o advento da revolução verde foi possível alcançar altas produções das culturas por unidade de área, pela obtenção de cultivares melhoradas geneticamente, juntamente com outras práticas, como o aumento no uso de fertilizantes, além do controle de ervas invasoras, pragas, doenças, entre outras.

As tecnologias usadas para aumentar a produtividade das culturas basearam-se no fornecimento adequado de nutrientes para as plantas, ou seja, enfatizaram a importância de melhorar as condições do solo para o pleno desenvolvimento das plantas. Alguns atributos do solo foram ajustados a níveis ótimos para determinadas espécies, gerando o que foi denominado de “agricultura de altos insumos” (high-input), devido, principalmente, ao uso intensivo de fertilizantes minerais. A adição adequada de fertilizantes e corretivos é essencial para a obtenção de produções satisfatórias das culturas, apesar de resultar no aumento dos custos de produção, encarecendo o valor final

do produto.

A compreensão das dificuldades para o desenvolvimento desse tipo de agricultura em muitos solos tropicais e subtropicais, aliado a menor disponibilidade de áreas potencialmente agricultáveis para produção de alimentos que deverá ocorrer neste século, tem direcionado as pesquisas para maior ênfase no ajuste das plantas ao solo (Vose, 1983). Dentro desse enfoque, há necessidade do desenvolvimento de genótipos mais adaptados a condições ecológicas específicas, por intermédio de programas de melhoramento voltados para alta eficiência de utilização de nutrientes e alta tolerância a condições adversas como toxicidade de alumínio e manganês.

2.1 Eficiência de utilização de fósforo pelas plantas

A eficiência de uso de nutrientes deve envolver a integração de fatores como solo, planta, fertilizantes e manejo, evitando ao mesmo tempo a degradação dos recursos naturais e ambientais.

O termo eficiência tem sido definido de várias formas para diferenciar a capacidade de espécies de plantas, genótipos e cultivares específicos em absorver e utilizar nutrientes (Baligar & Fageria, 1997). Essa capacidade das plantas em absorver e utilizar nutrientes sob condições ambientais e ecológicas variadas, tem grande influência de componentes morfológicos, genéticos, fisiológicos e bioquímicos (Baligar & Fageria, 1999).

O uso eficiente de nutrientes pelas plantas está relacionado à eficiência na aquisição, no transporte e na utilização de nutrientes que variam em função do genótipo e de fatores ambientais (Marschner, 1995; Baligar & Fageria, 1997). Em geral, a eficiência nutricional tem sido avaliada pela capacidade do genótipo em obter alta produção em solo com limitação de um ou mais nutrientes, relacionando-se a um genótipo padrão (Graham, 1984). Segundo Ascencio &

Medina (1997) a alta eficiência de absorção de P não implica necessariamente alta eficiência de utilização do nutriente, por diferentes genótipos.

Diversos trabalhos têm demonstrado diferenciação genotípica entre e dentre espécies em relação à eficiência de uso de nutrientes em plantas (Chapin & Biesleski, 1982; Gerloff & Gabelman, 1983; Furlani et al., 1985; Alves et al., 1988 ; El Bassam et al., 1990; Silva & Gabelman, 1992; Furlani et al., 1998; Parentoni et al., 2000).

Na avaliação da eficiência de incorporação e/ou utilização de nutrientes pelas plantas, vários índices têm sido propostos, podendo ser agrupados em índices agronômicos e fisiológicos. Dentre os agronômicos, citam-se: Eficiência agronômica, Eficiência de recuperação aparente de nutriente, Eficiência do fertilizante, Eficiência agrofisiológica, Índice de resposta na produção de grãos. Os índices fisiológicos incluem: Eficiência de uso do nutriente, Eficiência fisiológica ou biológica, Razão de eficiência nutricional e Eficiência de utilização. Descrições detalhadas desses índices podem ser encontradas em Siddiqi & Glass (1981), Gerloff & Gabelman (1983), Blair (1993), Baligar & Fageria (1999) e Dechen et al. (1999).

Para agrupamento e classificação de cultivares quanto à eficiência nutricional, o procedimento inicialmente proposto por Gerloff (1977) e posteriormente por Blair (1993), baseia-se na resposta das plantas em função da aplicação de vários níveis do nutriente ao solo. Mediante esse índice as plantas podem ser agrupadas em quatro categorias: a) Ineficientes e não responsivas - INR; b) Ineficientes e responsivas - IR; c) Eficientes e não responsivas - ENR; d) Eficientes e responsivas - ER. Apesar de ser bastante usado para seleção de genótipos contrastantes na eficiência de utilização de nutrientes (principalmente P), esse método apresenta limitação quando se tem um grande número de materiais para avaliar, já que são empregados níveis variados do nutriente, aumentando muito o tamanho dos ensaios em nível de campo.

Considerando essas características de eficiência das plantas, Fageria & Baligar (1993) estabeleceram uma metodologia para seleção de genótipos eficientes a condições de estresse de P, baseada na diferença de produção de grãos obtida em apenas dois níveis do nutriente ao solo. Nesse caso, os materiais são agrupados em quatro quadrantes (INR, IR, ENR e ER). Dentre os grupos, seria desejável selecionar cultivares eficientes e responsivos que alcançam altas produções tanto em baixo, quanto em alto nível de P. No entanto, cultivares eficientes e não responsivos também poderiam ser desejáveis, pois podem ser conseguidas produções satisfatórias em baixos níveis de P no solo. Essa metodologia de seleção permite classificar grande número de materiais, embora seja necessário o estabelecimento preciso dos níveis com e sem estresse de P, e que são influenciados pelo tipo de solo e a espécie ou cultivar a ser avaliada (Dechen et al., 1999).

Na seleção de genótipos de milho contrastantes quanto à eficiência de uso de P, esse método foi utilizado com sucesso por Parentoni et al. (2000), possibilitando a obtenção de 9 genótipos eficientes e 7 ineficientes, de um total de 90 materiais avaliados.

A escolha dos índices para o estabelecimento de critérios de seleção tem fundamental importância na definição da eficiência dos materiais. Vasconcellos et al. (2000), avaliando a eficiência de genótipos de milho quanto ao uso de P, utilizaram como variáveis a produção de grãos (g/planta), a eficiência nutricional (kg grãos/kg de P) e a eficiência de absorção (mg P acumulado/planta). Os autores constataram que nem sempre a eficiência nutricional é um índice adequado para ser usado como critério de seleção, já que, nesse caso, os melhores resultados foram obtidos no nível baixo de P. Nesse estudo, a eficiência de absorção discriminou melhor os materiais, resultado, também obtido por Furlani et al. (1985) para a cultura do milho.

2.2 Mecanismos envolvidos na eficiência de aquisição de fósforo

As evidências encontradas na literatura sobre a variabilidade genética entre e dentro espécies em relação ao uso eficiente de P, além de possibilitar a estruturação da base genética para subsidiar os programas de melhoramento da cultura, ajudam no entendimento dos mecanismos envolvidos no processo de adaptação de espécies e cultivares.

Diversos processos podem influenciar a eficiência de aquisição de nutrientes em genótipos, podendo ser agrupados em: a) modificação na morfologia da raiz; b) alteração de características fisiológicas na cinética de absorção; c) modificações químicas na interface solo-raiz; d) alterações em processos bioquímicos; e) associação com microorganismos.

2.2.1 Características do sistema radicular

De modo geral, o sistema radicular das plantas fica exposto a variações espaciais e temporais nas concentrações de nutrientes no solo (Lainé et al., 1998). Em resposta a essa variabilidade, as plantas promovem modificações fisiológicas e morfológicas, alterando a arquitetura (configuração espacial) do sistema radicular (Anghinoni & Meurer, 1999). De acordo com Gross et al. (1993), as plantas tendem a crescer em direção a áreas de maior concentração de nutrientes. Por outro lado, Robinson (1994) considera que esse comportamento representa uma resposta adaptativa compensatória à variabilidade do solo.

Alterações no suprimento de nutrientes minerais para as plantas podem afetar o crescimento, a morfologia e a distribuição do sistema radicular. Esse efeito tem sido observado mais intensamente com o nitrogênio, menos distinto com o P e com menor intensidade para os demais nutrientes. Como estratégia para aumentar a aquisição de P do solo, plantas deficientes do nutriente tendem a

aumentar a relação de massa seca da raiz e da parte aérea e o comprimento de raiz, além de as raízes tornarem-se mais finas, promovendo aumento na área superficial do sistema radicular (Marschner, 1995).

As modificações da arquitetura do sistema radicular das plantas, em resposta à deficiência de P, ocorrem de diversas maneiras, como: a) formação de raízes proteóides (raízes terciárias curtas, com aspecto de uma densa cabeleira, originadas do periciclo), que aumentam grandemente a área superficial do sistema radicular (Gilbert et al., 1998; Keerthisinghe et al., 1998); b) alteração da curvatura gravitrópica (ângulo de crescimento das raízes basais), permitindo maior exploração dos horizontes superficiais do solo, onde a disponibilidade de P normalmente é maior (Bonser et al., 1996; Lynch & Brown, 1997); c) presença de pêlos radiculares (Jungk, 2001); e d) formação de raízes adventícias (Miller et al., 1998).

A tendência de determinados genótipos de milho de apresentar um sistema radicular pouco desenvolvido constitui uma característica indesejável, principalmente quando as plantas são cultivadas em condições de baixa fertilidade (Anghinoni et al., 1989).

O aumento na formação de raízes finas e longas para a mesma massa (mesmo consumo metabólico), juntamente com a melhoria de características da cinética de absorção, tem sido citado como uma estratégia utilizada pelas plantas, em condições de baixo suprimento de P (Nielsen & Barber, 1978; Anghinoni & Meurer, 1999). Essa característica resulta em maior área superficial da raiz, favorecendo o aumento da eficiência de absorção de nutrientes pouco móveis no solo, como é o caso do P.

A quantificação de características morfológicas do sistema radicular das plantas tem sido relacionada à eficiência da nutrição fosfatada, pois permite a descrição de um sistema radicular eficiente na aquisição de P. Dentre as características podem ser citados: comprimento, raio, área, superfície, diâmetro,

relação superfície radicular/massa da parte aérea, densidade e comprimento de pêlos radiculares (Nielsen & Barber, 1978; Baligar & Barber, 1979; Machado, 2000).

A distribuição de raízes laterais pode ter uma importância considerável na maior exploração dos horizontes do solo. Em plantas de feijoeiro, a baixa disponibilidade de P tende a diminuir a densidade das raízes laterais advindas de raízes basais, mas aumenta a densidade das laterais originadas de raízes superficiais (Borch et al., 1998). As mudanças na ramificação das raízes laterais, segundo Lynch & Brown (1998), podem melhorar a eficiência de aquisição de P, em virtude de as raízes concentrarem-se nas camadas do solo com maior fertilidade, como é o caso dos horizontes superficiais.

Além de alterações na distribuição e densidade de raízes laterais, o comprimento total das raízes parece estar envolvido na eficiência de aquisição de P. Alves et al. (2000b) avaliaram o efeito do estresse de P, em solução nutritiva, no crescimento das raízes de genótipos de milho e verificaram que, de quatro genótipos eficientes para P, três apresentaram aumento significativo no comprimento radicular, contrastando com os genótipos ineficientes e sugeriram que essa característica pode ser um dos possíveis mecanismos condicionantes da eficiência de uso do nutriente.

O efeito do P no solo sobre as características morfológicas da raiz de milho foi avaliado por Rosolem et al. (1994) que verificaram que o crescimento da parte aérea foi limitado pela deficiência de P e que a absorção do nutriente foi mais influenciada por processos fisiológicos, que da morfologia da raiz. Observou-se que o híbrido Pioneer 3072, eficiente na aquisição e na utilização de nutrientes, apresentou raízes finas, curtas e com menor superfície. Esses resultados demonstram que a eficiência ao uso de P pode envolver diferentes mecanismos.

Williamson et al. (2001), na tentativa de explicar os processos envolvidos na alteração da arquitetura do sistema radicular de mutantes de *Arabidopsis sp*, verificaram que em condições de baixa disponibilidade de P houve inibição de crescimento das raízes primárias, com aumento do crescimento de raízes laterais. Conforme os autores, as mudanças nas taxas de crescimento de raízes primárias e laterais, em decorrência da deficiência de P, podem ser reguladas localmente na ponta da raiz. Medições feitas em células corticais maduras da ponta de raízes primárias indicaram que o alongamento das células diminuiu com a redução da disponibilidade externa de P. Os autores concluíram que as células da ponta da raiz são altamente sensíveis ao nível externo do nutriente, já que os níveis do nutriente eram claramente suficientes para permitir bom crescimento de raízes laterais.

A competição por nutrientes entre raízes da mesma planta (competição inter-raiz) é um importante componente na eficiência de aquisição de nutrientes pelo sistema radicular (Nielsen et al., 1994). Sistemas radiculares com baixa competição inter-raiz são mais eficientes, já que tendem a minimizar a sobreposição de raízes adjacentes (Ge et al., 2000).

A trajetória de crescimento de raízes basais, em resposta à gravidade (gravitropismo), pode afetar a intensidade da competição interna da raiz, pois controla o arranjo espacial do sistema radicular e a proximidade de raízes adjacentes. Bonser et al. (1996) verificaram que a deficiência de P em alguns genótipos de feijão diminuiu a sensibilidade gravitrópica tanto de raízes basais, como do ápice, o que levou à formação de um sistema radicular raso, podendo ser vantajoso em ambientes com limitação de P, já que na maioria dos solos esse nutriente encontra-se mais disponível nos horizontes superficiais. Para Ge et al. (2000) a alteração na sensibilidade gravitrópica em raízes com estresse de P representa uma resposta adaptativa positiva à baixa disponibilidade do nutriente

por reduzir a competição inter-raiz e por concentrar a atividade das raízes em locais com maior concentração de P.

Embora a adaptação genética de germoplasma de milho a solos com baixa disponibilidade de P seja associada com a arquitetura do sistema radicular, a relação de características arquiteturais específicas e a eficiência de aquisição de P são, ainda, pouco entendidas. Em grande parte essa situação se verifica em decorrência das dificuldades inerentes de observação, análise e manipulação realística da arquitetura da raiz (Lynch, 1997).

2.2.2 Pêlos radiculares

As plantas desenvolvem adaptações específicas sob condições de deficiência nutricional no solo. Do ponto de vista de diferenciação morfológica, pêlos radiculares são células diferenciadas, conhecidas como tricoblastos, originadas na epiderme da raiz, que se projetam com crescimento alongado em forma tubular, constituindo a rizoderme (Jungk, 2001). Os pêlos radiculares estão envolvidos em numerosos processos como a absorção de água e nutrientes, em decorrência do aumento da área superficial das raízes. São também sítios preferenciais para exsudação de substâncias (carboxilatos e fitosideróforos), que podem ser liberadas, especialmente, durante estágios iniciais de crescimento, quando as paredes das células estão se formando e quando as células possuem uma alta condutividade de água e substâncias solúveis (Michael, 2001).

De acordo com Jungk (2001) a principal função das raízes é mediar as transferências de nutrientes do solo para a planta, enquanto os pêlos podem atuar de modo semelhante a um cilindro de raiz na aquisição de nutrientes. No entanto, em decorrência de suas propriedades morfológicas, há diferenças distintas entre os efeitos das raízes e dos pêlos. Primariamente, os pêlos aumentam a área superficial das raízes, aumentando marcadamente a superfície

de absorção. Os pêlos podem explorar o solo nas imediações vizinhas da superfície da raiz de forma mais efetiva, por causa do seu arranjo geométrico e da sua habilidade em aumentar a área superficial, com baixo consumo de carbono (Gahoonia et al., 1997; Clarkson, 1991).

Os pêlos radiculares são altamente variáveis em número, comprimento e longevidade, sendo influenciados por fatores genéticos e ambientais (Jungk, 2001; Gilroy & Jones, 2000). Diversos fatores ambientais afetam a formação de pêlos, dentre os quais: pH do solo, concentração de Ca, presença de bicarbonato e deficiência de Fe (Jungk, 2001).

Tem sido sugerido que a razão primária para a existência dos pêlos é o aumento da eficiência da absorção de íons do solo. A evidência para isso foi baseada em estudos mostrando que, sob estresse nutricional, há um aumento aparente do número e densidade dos pêlos (Gilroy & Jones, 2000). Estudos têm mostrado a importância dos pêlos na absorção de P, em condições de estresse do nutriente entre diferentes espécies, como trigo, cebola, tomate, alface, cenoura, feijão e colza (Föhse et al., 1991; Itoh & Barber, 1983; Föhse & Jungk, 1983).

Mais recentemente, a quantificação dos pêlos radiculares tem sido facilitada pelo uso de programas de análise de imagens, o que contribuiu para a melhoria na eficiência das avaliações dos pêlos. Isso tem possibilitado o desenvolvimento de muitos estudos em diversas espécies, como cevada, arábida, amendoim e trigo, dentre outras.

A influência de pêlos radiculares sobre a aquisição de P em cultivares de trigo e cevada foi avaliada por Gahoonia et al. (1997), que verificaram uma considerável variação no comprimento e densidade dos pêlos desses cereais, exercendo um significativo papel na eficiência de absorção, especialmente em condições de baixo P no solo, justificado principalmente pelo aumento substancial da área superficial das raízes.

Bates & Lynch (1996), estudando o alongamento de pêlos em resposta a

diferentes níveis de P, verificaram que plantas de *Arabidopsis sp.*, cultivadas sob baixo nível de P, apresentaram comprimento médio de 0,9 mm, enquanto sob alto P, o comprimento médio foi de 0,3 mm. Também foi constatado que sob baixo nível de P no meio houve um estímulo ao alongamento de pêlos em mutantes dessa espécie, desprovidos de pêlos.

Para examinar a importância dos pêlos radiculares na absorção de P em cultivares de cevada, Gahoonia & Nielsen (1997) realizaram ensaios em solução nutritiva e em solo. Os autores verificaram que no solo os pêlos radiculares foram ligeiramente maiores do que em solução nutritiva. Na cultivar Salka, os pêlos aumentaram efetivamente em 206% a área superficial, o que favoreceu uma depleção de P, na região da rizosfera, duas vezes maior que a da cultivar Zita, sugerindo maior capacidade da primeira em absorver mais P inorgânico do solo.

Evidências da participação direta do papel dos pêlos radiculares na absorção de P foram apresentadas por Gahoonia & Nielsen (1998) que realizaram estudos com P marcado (^{32}P) e quantificaram a atividade do radioisotopo na parte aérea de plantas de centeio. Pelos resultados verificou-se que, quando 70% dos pêlos radiculares cresceram dentro do solo com P marcado, a sua contribuição correspondeu a 63% do total de P absorvido na parte aérea.

Em condições de campo, Gahoonia et al. (1999), utilizando cultivares de cereais (trigo de inverno, cevada de inverno e cevada de primavera), verificaram grande variação no comprimento e na densidade dos pêlos radiculares entre os cultivares, quando cultivados em solo sem fertilização de P. Entretanto, quando foi aplicado 10 kg P ha^{-1} , o comprimento dos pêlos não diferiu entre as cultivares. Os autores sugerem que, em função da larga variação na absorção de P verificada, especialmente, para cevada, e sua relação com o comprimento de pêlos radiculares, essa característica poderia ser usada adequadamente como

critério para seleção de genótipos da cultura eficientes em condições de baixa disponibilidade do nutriente.

O fator que regula a formação de pêlos radiculares tem motivado a busca de hipóteses nos últimos anos. Michael (2001) tem postulado que a formação de pêlos radiculares é o resultado final de uma cadeia de reações fisiológicas na planta, em que o etileno exerce um papel central e que a concentração de P seria um fator determinante dessa cadeia. A intensa formação de pêlos radiculares tem sido observada em solos deficientes em P, o que frequentemente é apontado como uma “adaptação à demanda”. Para o autor, um estímulo na superfície da raiz induzindo a formação de pêlos, causado provavelmente pela deficiência de P, parece ser contraditório, pois tem sido observado que raízes crescendo em solução com a mesma concentração de P podem mostrar formação de pêlos totalmente diferente, como demonstrado por Föhse & Jungk (1983). Assim, parece evidente que o sinal para a formação dos pêlos radiculares se origina a partir de uma concentração limitante de fosfato nos tecidos da planta e não da concentração do nutriente na superfície das raízes (Jungk, 2001; Michael, 2001).

2.2.3 Atributos da rizosfera que atuam na aquisição de P pelas plantas

O termo “rizosfera” foi usado pela primeira vez pelo pesquisador alemão Hiltner, em 1904, que o definiu com sendo a região do solo sob influência das raízes (Cardoso & Freitas, 1992).

O solo rizosférico tem características bem diferentes do restante do solo distante das raízes, já que a rizosfera é um microambiente caracterizado por mudanças dinâmicas, continuamente renovado ou afetado pelo crescimento das raízes e pela liberação ou exsudação de substâncias pelas raízes.

Além de atuar como dreno de nutrientes e água, nessa região da raiz ainda podem ocorrer diversos outros processos cruciais para a nutrição mineral

das plantas (Marschner, 1995). Os principais processos são: a) alterações no pH, causadas pela liberação H^+ , HCO_3^- e CO_2 ; b) modificações no potencial redox, pelo consumo ou liberação de O_2 ; c) liberação de exsudatos radiculares de baixo peso molecular, favorecendo diretamente a mobilização de nutrientes minerais e fornecendo indiretamente energia para a atividade microbiana na rizosfera.

Quando as plantas crescem em um meio deficiente em P, as raízes podem excretar substâncias funcionais tais como ácidos orgânicos, contribuindo para a formação de um importante mecanismo adaptativo à variação de P, já que a planta pode alterar seu microambiente e subseqüentemente afetar a disponibilidade do nutriente na rizosfera (Li et al., 1997).

a) Exsudação de ácidos orgânicos

Os ácidos orgânicos são produzidos principalmente nas mitocôndrias, durante o ciclo do ácido tricarbóxico ou ciclo de Krebs. Em decorrência da natureza catalítica do ciclo de Krebs, os ácidos orgânicos encontram-se presentes somente em pequenos locais nas mitocôndrias, ficando preferencialmente armazenados no vacúolo (López-Bucio et al., 2000). Dependendo da espécie vegetal, os ácidos mais comumente exsudados são cítrico, málico, malônico e oxálico, muito embora, possam ser encontradas quantidades variadas dos ácidos aconítico, fumárico, piscídico, succínico e tartárico (Hocking, 2001). A composição de ácidos orgânicos que se acumulam nos tecidos vegetais varia com a espécie, cultivar, idade da planta e tipo de tecido (López-Bucio et al., 2000).

Variações nas quantidades exsudadas podem ser relacionadas ao genótipo, às condições de crescimento, ao estágio de desenvolvimento da planta e da técnica usada para coleta dos ácidos orgânicos (Hocking, 2001).

A exsudação de ácidos orgânicos pelas raízes modifica a química da rizosfera, alterando a disponibilidade de vários elementos. Indiretamente, no caso do P, isso pode ocorrer pela promoção do crescimento de microorganismos que mineralizam formas orgânicas de P (Richardson, 1994). O efeito direto pode ser verificado por meio de: 1) mudanças no pH da solução do solo, aumentando a dissolução de compostos de P com baixa solubilidade; 2) alteração nas características de superfície das partículas do solo, pela competição com íons fosfato por sítios de adsorção; e 3) complexação ou quelação de cátions que formam ligações com o P (Bar-Yosef, 1991; Jones & Darrah, 1994; Lan et al., 1995; Jones, 1998). A importância de cada um desses mecanismos depende do tipo de solo, bem como das formas de P.

A efetividade de um ácido orgânico em mobilizar no solo P complexado com íons metálicos, tais como Al e Fe, deslocando P das superfícies de troca, depende do número e arranjo de seus grupos carboxílicos e hidroxílicos (Bar-Yosef, 1991; Bolan et al., 1994).

Com relação aos grupos carboxílicos, a intensidade da dessorção de P no solo por ácidos orgânicos ocorre na seguinte ordem: tricarboxílico > dicarboxílico > monocarboxílico (Hocking, 2001). Para Nagarajah et al. (1970) a atuação de ácidos orgânicos na mobilização de P fixado no solo foi a seguinte: cítrico > oxálico > málico > tartátrico > acético > succínico > láctico. De acordo com Jones (1998), o ácido cítrico, que é um tricarboxílico, é particularmente efetivo em ligar-se a íons metálicos que são importantes na química de P em solos ácidos.

Várias espécies possuem a capacidade de responder à deficiência de P, mediante o aumento na exsudação de ácidos orgânicos pelas suas raízes. Espécies de tremoço branco sob condições de deficiência de P, em solução nutritiva, apresentaram altas taxas de exsudação de citrato em suas raízes (Johnson et al. 1996). Além disso, alta concentração de citrato tem sido

detectada na rizosfera de raízes proteóides dessas espécies, bem como elevados níveis de P solubilizado de complexos com Al e Fe (Dinkelaker et al., 1989).

Otani et al. (1996) verificaram que as raízes de plantas de guandu (*Cajanus cajan*) exsudaram grande quantidade de ácidos malônico, oxálico e piscídico, que foram capazes de solubilizar P ligado a Fe e Al, em intensidades variadas. No entanto, os autores constataram que tanto as quantidades de P liberado, como a afinidade com a forma de P, foram diferentes e que, dentre os ácidos exsudados, o oxálico apresentou quantidades de P liberado similares ao do ácido cítrico (padrão de comparação).

Segundo Hocking (2001), mecanismos de transporte que controlam o efluxo de ácidos orgânicos pelas raízes têm sido estudados em plantas de trigo tolerantes ao Al, em que o efluxo de malato do ápice de raízes parece ser controlado por um canal de ânions. Para o autor, é provável que esses canais estejam envolvidos na exsudação de ácidos orgânicos de raízes de plantas deficientes em P.

Apesar de existirem evidências de que espécies que exsudam ácidos orgânicos diferem na sua capacidade de acessar várias formas de P no solo, há poucas informações sobre variação intraespecífica de plantas e sua influência na aquisição de P, em condições de baixa disponibilidade do nutriente.

b) pH de rizosfera

As propriedades químicas do solo são de fundamental importância para o crescimento das plantas e para a disponibilidade de nutrientes. No entanto, as condições da rizosfera podem exercer marcante influência na absorção de nutrientes minerais, além de serem importantes para a adaptação de plantas às adversas condições químicas do solo, especialmente em solo ácido (Marschner, 1991).

As raízes das plantas podem promover consideráveis mudanças no pH da rizosfera, podendo ocasionar diferenças acima de duas unidades no valor do pH, em relação ao restante do solo, dependendo de fatores da planta e do solo (Hinsinger, 1998).

De acordo com Marschner (1998), os principais fatores da planta responsáveis por mudanças induzidas pelas raízes no pH da rizosfera, são: a) desbalanço na relação de absorção cátion/ânion, com correspondentes diferenças nas taxas de excreção de H^+ e OH^-/HCO_3^- ; b) exsudação de ácidos orgânicos pelas raízes ou produzidos por meio de microorganismos estimulados pela liberação de carbono orgânico pelas raízes; c) produção de CO_2 pelas raízes e/ou microorganismos da rizosfera. Em solos aerados, o CO_2 possui pouca importância na alteração do pH da rizosfera, já que se difunde rapidamente para longe da raiz, através do espaço poroso do solo (Nye, 1986).

Em geral, o fator que pode promover maiores alterações no pH da rizosfera é o desbalanço na relação de cátion/ânion durante a absorção (Haynes, 1990). Nesse processo, o nitrogênio exerce uma grande influência, já que é um nutriente absorvido em altas concentrações pela maioria das espécies de plantas (Mengel & Kirkby, 1987). O fornecimento de nitrato é altamente correlacionado com uma proporcional liberação de HCO_3^- , ao passo que, com o suprimento de amônio, ocorre um processo inverso, havendo excreção de H^+ .

A contribuição de ácidos orgânicos na acidificação da rizosfera tem sido objeto de controvérsia. Marschner (1995) considera que, apesar de a acidificação da rizosfera em plantas de nabo deficientes em P estar relacionada ao aumento da exsudação de ácidos orgânicos (citrato e malato) na zona apical da raiz, os mecanismos envolvidos nesse processo ainda não são claros. No entanto, Jones (1998) menciona que, atualmente, tem havido indicações de que a liberação de H^+ e a exsudação de ácidos orgânicos, provavelmente, são dois eventos de

transporte bioquimicamente separados, mas espacialmente coordenados. De acordo com o autor, considerando que o pH do citosol das células da raiz varia de 7,1 a 7,4, pode-se estimar, por intermédio de modelos de equilíbrio químico, que as espécies principais de ácidos orgânicos seriam as formas completamente dissociadas de malato e citrato, como ânions (mal^{2-} e cit^{3-}). Durante a passagem desses ácidos através da membrana, dentro do apoplasto, há necessidade de um contra-íon para manter a neutralidade elétrica. Nesse caso, a liberação de H^+ seria uma forma de compensar esse efluxo de cargas negativas. No entanto, sob condições tóxicas de Al na rizosfera, não foi observado estímulo para excreção de H^+ e não houve mudanças de pH da rizosfera, quando o malato foi exsudado, indicando que o H^+ não foi o contra-íon. No caso específico do malato liberado na rizosfera de trigo, Ryan et al. (1995) mostraram que K^+ é o contra-íon que acompanha esse ácido orgânico através da membrana em uma relação estequiométrica de 2:1, quando as raízes foram expostas à toxidez de Al.

Atualmente, alguns trabalhos têm indicado que a exsudação de ânions orgânicos pelas raízes de plantas deficientes em P é acompanhada pela extrusão de prótons (H^+), presumivelmente, via bomba de prótons H^+ -ATPase (Jones, 1998; Neumann et al., 1999 e 2000).

O pH da rizosfera tem grande influência sobre a biodisponibilidade de P no solo. Em solos neutros ou alcalinos, Gahoonia et al. (1992) mencionaram que a acidificação de rizosfera de plantas nutridas com NH_4^+ pode aumentar a solubilização de fosfatos de cálcio pouco solúveis, favorecendo a absorção de P. Segundo os mesmos autores, em solos ácidos o aumento do pH, induzido pelo fornecimento de nitrato, aumenta a absorção de P, provavelmente, pela troca de HCO_3^- por fosfato adsorvido por óxidos de Fe e Al.

Diferenças no pH da rizosfera existem entre espécies de plantas crescendo no mesmo solo. Segundo Bertrand et al., (1999), plantas de milho possuem uma maior capacidade de acidificação da rizosfera do que nabo. Essas

diferenças genéticas são reflexo, principalmente, de diferenças na taxa de absorção de cátion/ânion (Bekele et al., 1983). Muito pouco se conhece a respeito de variações intraespecíficas em plantas. No entanto, Youssef & Chino, 1989 mostraram que uma simples espécie pode acidificar sua rizosfera quando cultivada em solo alcalino e inversamente alcalinizar o meio quando cultivada em solo ácido.

c) Diversidade microbiana na rizosfera

Em geral, a comunidade microbiana encontra-se envolvida em processos biológicos e biogeoquímicos, que contribuem para a formação e manutenção da estrutura física e fertilidade dos solos. A composição da microbiota do solo varia com o ambiente, tipo de solo, plantas, ou seja, varia de acordo com as modificações de fatores abióticos e bióticos.

Os microorganismos do solo exercem um importante papel na aquisição de nutrientes pelas plantas. Com o aumento da ênfase nas práticas agrícolas de baixos insumos, tem havido crescente interesse no manejo das comunidades microbianas do solo para promover aumento do crescimento das plantas.

Segundo Grayston et al. (1998), a abundância e a atividade dos microorganismos no solo são influenciados por vários fatores ambientais (tipo de solo, fertilidade, pH, umidade, etc.) e por fatores da planta (espécie, idade, etc.).

Em decorrência da liberação de exsudato e lisatos, a ocorrência de espécies de microorganismos (*Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Alcaligenes* e *Agrobacterium*) é estimulada na rizosfera de raízes de plantas (Curl & Truelove, 1986). A grande variação de compostos orgânicos liberados pelas raízes das plantas tem sido considerada como um fator preponderante capaz de influenciar a diversidade de microorganismos na rizosfera de diferentes espécies de plantas

(Bowen & Rovira, 1991; Bolton et al., 1992). No entanto, em função da existência de poucas informações, não há evidências diretas que possam dar suporte a essa hipótese.

A composição dos exsudatos das raízes das plantas e a microflora da rizosfera diferem entre os tipos de plantas (Neal et al., 1973; Miller et al., 1989). A quantidade e composição de carbono liberado pelas raízes (rizodeposição) se altera com a idade da planta (Lynch & Whipps, 1990), resultando em mudanças na estrutura das comunidades microbianas na rizosfera.

O potencial para manipulação da estrutura de comunidade microbiana na rizosfera, visando promover o crescimento da planta, tem estimulado o interesse nesse tipo de estudo. Para Garland (1996) a quantificação da estrutura da comunidade microbiana na rizosfera é um importante componente para o sucesso no desenvolvimento de métodos efetivos de controle da rizosfera.

O conhecimento sobre a estrutura e função dos microrganismos sob sistemas agrícolas tropicais ainda é incipiente. Essa limitação, em parte, seria em razão de dificuldades metodológicas de identificação de microrganismos e da incapacidade de se isolarem populações representativas. Nos últimos anos, métodos moleculares de medidas quantitativas têm sido empregados na caracterização de comunidades microbianas. Em vista disso, torna-se de grande importância a avaliação funcional para caracterização de comunidades microbianas metabolicamente ativas (Garland & Mills, 1991; Zak et al., 1994).

A análise da comunidade microbiana na rizosfera tem sido baseada na caracterização de isolados. Mesmo com a utilização de métodos rápidos (Lambert et al., 1990), o tempo natural para a realização desses métodos tem limitado esses procedimentos. Atualmente, a análise da comunidade microbiana tem sido realizada por meio de respostas funcionais múltiplas de toda a comunidade microbiana ou do perfil fisiológico para caracterizar a amostra microbiana (Garland & Mills, 1991). O sistema "Biolog", que utiliza diferentes

fontes de carbono para produzir um perfil metabólico dos microorganismos, tem sido empregado para avaliar a diversidade metabólica de comunidades microbianas em diferentes condições (Garland & Mills, 1991; Winding, 1994; Grayston & Campbell, 1996). A natureza rápida dessa avaliação aumenta o potencial para a intensividade da amostragem temporal e espacial em relação ao método de isolamento das amostras. No entanto, esse procedimento não inclui comunidades de fungos, graças à sua baixa taxa de crescimento.

Grayston et al. (1998), avaliando o solo rizosférico de raízes de trigo, trevo, centeio e *Agrostis* sp, verificaram que houve uma clara discriminação entre as fontes de carbono utilizadas pelas comunidades microbianas da rizosfera das diferentes plantas. Carboidratos, ácidos carboxílicos e aminoácidos foram os principais substratos responsáveis por essa discriminação, sugerindo que as plantas podem diferir na exsudação desses compostos.

Os microorganismos da rizosfera tendem a aumentar as taxas de recuperação de C-orgânico, N e P e então reciclar os nutrientes ligados organicamente. Efeitos benéficos sobre a aquisição de P e de vários micronutrientes pelas plantas podem ser esperados na rizosfera, já que microorganismos podem usar açúcares de exsudatos de baixo peso molecular ou pedaços de células e tecidos como fontes de carbono para produção de quelatos ou ácidos orgânicos, podendo atuar de forma semelhante aos exsudatos de raiz (Marschner, 1995).

A atividade metabólica de comunidades microbianas extraídas de compartimentos rizosféricos e não rizosféricos de milho foi avaliada por Baudoin et al. (2001), utilizando o sistema Biolog. O perfil metabólico comparativo revelou clara mudança entre as populações microbianas do rizoplano e do solo controle, tendo como principais substratos discriminantes carboidratos, aminoácidos e amidas.

Embora sejam evidentes os resultados mostrando diferenças nos padrões de utilização de fontes de carbono por microorganismos da rizosfera de diferentes plantas, ainda se dispõem de poucas informações sobre variações intraespecíficas em plantas sob condições de estresse de P.

Com base nas informações contidas na literatura, pode-se supor que a identificação de mecanismos envolvidos na eficiência de aquisição e uso de P em genótipos de milho pode favorecer o desenvolvimento metodologias de seleção rápida, além de possibilitar a obtenção de genótipos produtivos adaptados a condições ecológicas específicas, por meio de programas de melhoramento genético, podendo contribuir para a melhoria da eficiência dos sistemas de produção, aumentando o retorno econômico aos produtores e reduzindo os riscos ambientais.

3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGRIANUAL 2000 - Anuária da agricultura brasileira. São Paulo: FNP/M&S, 2000. 546 p.

ALVES, V. M. C.; PARENTONI, S. N.; MARRIEL, I. E.; VASCONCELLOS, C. A.; PITTA, G. V. E.; PURCINO, A. A. C. [Eficiência nutricional em milho: a experiência da Embrapa Milho e Sorgo.](#) In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 23., 2000, Uberlândia, MG. **Resumos expandidos.** . . Sete Lagoas: ABMS/Embrapa Milho e Sorgo/Universidade Federal de Uberlândia, 2000a. CD-ROM.

ALVES, V. M. C.; PARENTONI, S. N.; VASCONCELOS, C. A.; PITTA, G. V. E.; FRANÇA, C. C. de M. Cinética de absorção de fósforo e caracterização morfológica dos sistema radicular de genótipos de milho contrastantes para eficiência à fósforo. In: REUNIÃO BRASILEIRA DE FERTILIDADE DO SOLO E NUTRIÇÃO DE PLANTAS, 24.; REUNIÃO BRASILEIRA OBRE MICORRIZAS, 8.; SIMPÓSIO BRASILEIRO DE MICRIBIOLOGIA DO SOLO, 6.; REUNIÃO BRASILEIRA DE BIOLOGIA DO SOLO, 3., 2000, Santa Maria, RS. **Guia do congressista.** . . Santa Maria, RS: SBCS, 2000b. p. 166.

ALVES, V. M. C.; VASCONCELOS, C. A.; PITTA, G. V. E.; MAGNAVACA, R. Seleção de genótipos de milho para eficiência a fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 23 n. 10, p. 1083-1090, out. 1988.

ANGHINONI, I.; MEURER, E. J. Eficiência de absorção de nutrientes pelas raízes. In: FERNANDES, M. F.; TAVARES, E. D.; LEAL, M. L. S. (Ed.). WORKSHOP SOBRE SISTEMA RADICULAR: Metodologias e estudo de casos. Aracaju: Embrapa Tabuleiros Costeiros, 1999. p. 57-87.

ANGHINONI, I.; VOLKART, C. R.; FATTORE, N.; ERNANI, P. R. Morfologia de raízes e cinética de absorção de nutrientes em diversas espécies e genótipos de plantas. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 13, n. 3, p. 355-361, set. /dez. 1989.

ASCENCIO, J.; MEDINA, E. Root morphology and phosphorus efficiency in three pigeonpea genotypes grown in low-phosphorus soils. In: FLORES, H. E.; LYNCH, J. P.; EISSENSTAT, D. (Ed.) **Advances and perspectives on the**

function of plant roots. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 1977. p. 385-387.

BALIGAR, V. C.; BARBER, S. A.; Genetic differences of corn on ion uptake. **Agronomy Journal**, Madison, v. 71, n. 5, p. 870-873, Sept./Oct. 1979.

BALIGAR, V. C.; FAGERIA, N. K. Nutrient use efficiency in acid soils: nutrient management and plant efficiency. In: MUNIS, A. C.; FURLANI, A. M. C.; SCHAFFERT, R. E.; FAGERIA, N. K.; ROSOLEM, C. A.; CANTARELLA, H. (Ed.). **Plant-soil interations at low pH: sustainable agriculture and forestry production.** INTERNATIONAL SYMPOSIUM, 4., Belo Horizonte, 1996. **Proceedings.** Campinas: Brazilian Soil Science Society, 1997. p. 75-95.

BALIGAR, V. C.; FAGERIA, N. K. Plant nutrient efficiency: Towards the second paradigm. In: SIQUEIRA, J. O.; MOREIRA, F. M. S.; LOPES, A. S.; GUILHERME, L. R. G.; FAQUIN, V.; FURTINI NETO, A. E.; CARVALHO, J. G. de (Ed.). **Inter-relação fertilidade, biologia do solo e nutrição de plantas.** Lavras, MG: UFLA/DCS-SBCS, 1999. p. 183-204.

BAR-YOSEF, B. Root excretions and thier environment effects. Influence on availability of phosphorus. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **Plant roots: the hidden half.** New York: Dekker, 1991. p. 529-557.

BATES, T. R.; LYNCH, J. P. Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 19, n. 5, p. 529-538, May 1996.

BAUDOIN, E.; BENIZRI, E.; GUCKERT, A. Metabolic fingerprint of microbial communities from distinct maize rhizosphere comportaments. **Europan Journal of Soil Biology**, Paris, v. 37, n. 2, p. 85-94, apr./june 2001.

BEKELE, T.; CINO, B. J.; EHLERT, P. A. I.; VAN DER MASS, A. A.; VAN DIEST, A. An evaluation of plant-borne factors promoting the solubilization of alkaline rockphosphate. **Plant and Soil**, The Hague, v. 75, n. 3, p. 361-378, 1983.

BERTRAND, I; HINSINGER, P.; JAILLARD, B.; ARVIEU, J. C. Dynamics of phosphorus in the rhizosphere of maize and rape grown on syntetic, phosphated calcite and goetite. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 211, n. 1, p. 111-119, 1999.

BLAIR, G. Nutrient efficiency – what do we really mean ? In: RANDALL, P. J.; DELHAIZE, E.; RICHARDS, R. A.; MUNNS, R. (Ed.). **Genetic aspects of plant mineral nutrition**. Dordrecht: Kluwer Academic, 1993. p. 205-213.
BOLAN, N. S.; NAIDU, R.; MAHIMAIRAJA, S.; BASKARAN, S. Influence of low molecular weight organic acids on solubilization of phosphates. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 18, n. 4, p. 311-319, Oct. 1994.

BOLTON, H.; FREDERICKSON, J. K.; ELLIOT, L. F. Microbial ecology of the rhizosphere. In: METTING, F. B. **Soil microbial ecology**. New York: Marcel Dekker, 1992. p. 27-36.

BONSER, A. M.; LYNCH, J. P.; SNAPP, S. Effects of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots of *Phaseolus vulgaris* L. **The New Phytologist**, Cambridge, v. 132, n. 2, p. 281-288, Feb. 1996.

BORCH, K.; BOUMA, J. J.; LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Interactions of ethylene and phosphorus nutrition on root growth. In: FLORES, H. E.; LYNCH, J. P.; EISSENSTAT, D. (Ed.). **Advances and perspectives on the function of plant roots**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 1998. p. 391-393.

BOWEN, G. D.; ROVIRA, A. D. The rhizosphere, the hidden half of the hidden half. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **Plant roots – the hidden half**. New York: Marcel Dekker, 1991. p. 641-649.

CARDOSO, E. J. B. N.; FREITAS, S. S. A rizosfera. In: CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M.; NEVES, M. C. P. (Coord.). **Microbiologia do solo**. Campinas: SBCS, 1992. p. 41-58.

CHAPIN, F. S.; BIELESKI, R. L. Mild phosphorus stress in barley and a related low-phosphorus-adapted barley grass. Phosphorus functions and phosphate absorption in relation to growth. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 54, n. 3, p. 309-317, 1982.

CLARKSON, D. T. Root structure and site of ion uptake. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **Plant roots: the hidden half**. New York: Marcel Dekker, 1991. p. 417-453.

CURL, E. A.; TRUELOVE, B. **The rhizosphere**. New York: Springer-Verlag. 1986. p. 9-54.

DECHEN, A. R.; FURLANI, A. M. C.; FURLANI, P. R. Tolerância e adaptação de plantas aos estresses nutricionais. In: SIQUEIRA, J. O.; MOREIRA, F. M. S.; LOPES, A. S.; GUILHERME, L. R. G.; FAQUIN, V.; FURTINI NETO, A. E.; CARVALHO, J. G. de (Ed.). **Inter-relação fertilidade, biologia do solo e nutrição de plantas**. Lavras, MG: UFLA/DCS-SBCS, 1999. p. 337-361.

DINKELAKER, B.; RÖMHELD, V.; MARSCHNER, H. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*lupinus albus* L.). **Plant, Cell Environment**, Oxford, v. 12, n. 3, p. 285-292, Apr. 1989.

EL BASSAM, N.; DAMBROTH, M.; LOUGHMAN, B. C. (Ed.). Genetic aspects of plant nutrition. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON GENETIC ASPECTS ON PLANT MINERAL NUTRITION, 4., 1990, Dordrecht. **Proceedings**. . . Dordrecht: Klumer Academic Publishers, 1990. 590 p.

FAGERIA, N. K.; BALIGAR, V. C. Screening genotypes for mineral stresses. In: WORKSHOP ON ADAPTATION OF PLANT TO SOIL STRESSES, 1993, Lincoln. **Proceedings**. . . Lincoln: University of Nebraska, 1993. p. 142-159.

FAO. FAOSTAT. **Database gateway**. Disponível em: <<http://www.fao.org>>. Acesso em: 12/03/2002.

FÖHSE, D.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A. Phosphorus efficiency of plant. 2. Significance of root radius, root hair and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species. **Plant and Soil**, The Hague, v. 132, n. 2, p. 261-272, Apr. 1991.

FÖHSE, D.; JUNGK, A. Influence of phosphate and nitrate supply on root hair formation of rape, spinach and tomato plants. **Plant and Soil**, The Hague, v. 74, n. 3, p. 59-368, 1983.

FURLANI, A. M. C.; BATAGLIA, O. C.; LIMA, M. Eficiência de linhagens de milho na absorção e utilização de fósforo em solução nutritiva. **Bragantia**, Campinas, v. 44, n. 1, p. 29-147, 1985.

FURLANI, A. M. C.; LIMA, M.; NASS, L. L. Combining ability effects for P-efficiency characters in maize grown in low P nutrient solution. **Maydica**, Bergamo, v. 43, n. 3, p. 169-174, 1998.

GAHOONIA, T. S.; CARE, D.; NIELSEN, N. K. Root hairs and phosphorus acquisition of wheat and barley cultivars. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 191, n. 2, p. 181-189, Apr. 1997.

GAHOONIA, T. S.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A. Mobilization of phosphate in different soils by ryegrass supplied with ammonium or nitrate. **Plant and Soil**, The Hague, v. 140, n. 2, p. 241-248, Feb. 1992.

GAHOONIA, T. S.; NIELSEN, N. E. Direct evidence on participation of root hairs in phosphorus (^{32}P) uptake from soil. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 198, n. 2, p. 147-152, Jan. 1998.

GAHOONIA, T. S.; NIELSEN, N. E. Variation in root hairs of barley cultivars doubled soil phosphorus uptake. **Euphytica**, Dordrecht, v. 98, n. 3, p. 177-182, 1997.

GAHOONIA, T. S.; NIELSEN, N. E.; LYSHEDE, O. B. Phosphorus acquisition of cereal cultivars in the field at three levels of P fertilization. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 211, n. 2, p. 269-281, Jan. 1999.

GARLAND, J. L. Patterns of potential C source utilization by rhizosphere communities. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 28, n. 2, p. 223-230, Feb. 1996.

GARLAND, J. L.; MILLS, A. L. Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level-solo-carbon-source-utilization. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 57, n. 8, p. 2351-2359, Aug. 1991.

GE, Z.; RUBIO, G. LYNCH, J. P. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 218, n. 1/2, p. 159-171, 2000.

GERLOFF, G. C. Plant efficiencies in the use of nitrogen, phosphorus and potassium. In: WORKSHOP ON PLANT ADAPTATION TO MINERAL STRESS PROBLEM SOILS. **Proceedings**. . . Cornell: University of Agricultural Experiment Station, 1977. p. 161-173.

GERLOFF, G. C.; GABELMAN, W. H. Genetic basis of inorganic plant nutrition. In: LAUCHLI, A.; BEILESKI, R. L. (Ed.). **Encyclopedia of plant physiology**. New York: Springer-Verlag, 1983. p. 453-480 (New Series, v. 15B).

GILBERT, G. A.; ALLAN, D. L.; VANCE, C. P. Phosphorus deficiency in white lupin alters root development and metabolism. In: FLORES, H. E.;

LYNCH, J. P.; EISSENSTAT, D. (Ed.). **Advances and perspectives on the function of plant roots**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 1998. p. 93-103.

GILROY, S.; JONES, D. L. Through form to function: root hair development and nutrient uptake. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 5, n. 2, p. 56-60, Feb. 2000.

GRAHAM, R. D. Breeding for nutritional characteristics in cereals. In: TINKER, P. B.; LAUCHLE, A. (Ed.). **Advances in plant nutrition**. New York: Praeger, 1984. v. 1, p. 57-102.

GRAYSTON, S. J.; CAMPBELL, C. D. Functional biodiversity of microbial communities in the rhizosphere of hybrid larch (*Larix eurolepis*) and sitka spruce (*Picea sitchensis*). **Tree Physiology**, Victoria-Canada, v. 16, n. 11/12, p. 1031-1038, Nov. /Dec. 1996.

GRAYSTON, S. J.; WANG, S.; CAMPBELL, C. D.; EDWARDS, A. C. Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 30, n. 3, p. 369-378, Mar. 1998.

GROSS, M. J.; MILLER, M. H.; BAILEY, L. D.; GRANT, C. A. Root growth and distribution in relation to nutrient available and uptake. **European Journal of Agronomy**, Paris, v. 2, n. 1, p. 57-67, 1993.

HAYNES, R. J. Active ion uptake and maintenance of cation-anion balance: a critical examination of their role in regulating rhizosphere pH. **Plant and Soil**, The Hague, v. 126, n. 2, p. 247-264, Aug. 1990.

HINSINGER, P. How do plant roots acquire minerals nutrients? Chemical processes involved in the rhizosphere. **Advances in Agronomy**, New York, v. 64, p. 225-265, 1998.

HOCKING, P. J. Organic acids exuded from roots in phosphorus uptake and aluminium tolerance of plants in acid soils. **Advances in Agronomy**, New York, v. 74, p. 63-97, 2001.

IBGE. Sistema IBGE de recuperação automática-SIDRA. Disponível em: <<http://www.sidra.ibge.gov.Br>>. Acesso em: 12/03/2002.

ITOH, S.; BARBER, S. A. Phosphorus uptake by six plant species as related to root hairs. **Agronomy Journal**, Madison, v. 75, n. 3, p. 457-461, May/June 1983.

JOHNSON, J. F.; ALLAN, D. L.; VANCE, C. P.; WEIBLEN, G. Root carbon dioxide fixation by phosphorus-deficient *Lupinus albus*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 112, n. 1, p. 19-30, Sept. 1996.

JONES, D. L. Organic acids in the rhizosphere – A critical review. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 205, n. 1, p. 25-44, Aug. 1998.

JONES, D. L.; DARAH, P. R. Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients in the rhizosphere. **Plant and Soil**, The Hague, v. 166, n. 2, p. 247-257, Oct. 1994.

JUNGK, A. Roots hair and acquisition of plant nutrients from soil. **Journal Plant Nutrition and Soil Science**, Berlin, v. 164, n. 2, p. 121-129, Apr. 2001.

KEERTHISINGHE, G.; HOCKING, P. J.; RYAN, P. R.; DELHAINE, E. Effect of phosphorus supply on the formation and function of proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus*). **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 21, n. 5, p. 467-478, May 1998.

LAINÉ, P.; OURRY, A.; SALETTE, J. Effects of a localized supply on nitrate on NO₃⁻ uptake rate and growth of roots in *Lolium multiflorum* Lam. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 202, n. 1, p. 61-69, May 1998.

LAMBERT, B.; MIERE, P.; JOOS, H.; LENS, P.; SWINGS, J. Fast-growing, aerobic, heterotrophic bacteria from the rhizosphere of young sugar beet plants. **Applied Environment Microbiology**, Washington, v. 56, n. 11, p. 3375-3381, Nov. 1990.

LAN, M.; COMERFORD, N. B.; FOX, T. R. Organic anions effect on phosphorus release from spodic horizons. **Soil Science Society American Journal**, Madison, v. 59, n. 6, p. 1745-1749, Nov. /Dec. 1995.

LI, M.; SHINANO, T.; TADANO, T. Distribution of exudates of lupin roots in the rhizosphere under phosphorus deficient conditions. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 43, n. 1, p. 237-245, Mar. 1997.

LÓPEZ-BUCIO, J.; NIETO-JACOBO, M. F.; RAMIREZ-RODRIGUEZ, V.; HERRERA-ESTRELLA, L. Organic acid metabolism in plants: from adaptative

physiology to transgenic varieties for cultivation en exteme soils. **Plant Science**, Berkeley, v. 160, p1-13, 2000.

LYNCH, J. M.; WHIPPS, J. M. substrate flow in the rhizosphere. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 129, n. 1, p. 1-10, 1990.

LYNCH, J. P. Root architecture and phosphorus aquisition efficiency in common bean. In: FLORES, H. E.; LYNCH, J. P.; EISSENSTAT, D. (Ed.). **Advances and perspectives on the function of plant roots**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 1997. p. 81-91.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Ethylene and nutritional stress. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 100, n. 3, p. 613-619, July 1997.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Regulation of root architecture by phosphorus availability. In: LYNCH, J. P.; DEIKMAN, J. (Ed.). **Phosphorus in plant biology: regulatory roles in molecular, cellular, organismic and ecosystem processes**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 1998. p. 148-156.

MACHADO, C. T. de T. **Caracterização de genótipos de milho quanto a parâmetros morfológicos, fisiológicos e microbiológicos associados à eficiência de absorção e uso de fósforo**. 2000. 362 p. Tese (Doutorado em Ciência do solo) – Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of hight plants**. San Diego: Academic Press, 1995. 889 p.

MARSCHNER, H. Rhizosphere pH effects on phosphorus nutrition. In: RÖMHELD, V. A **Interface solo-raiz (rizosfera) e relações com a disponibilidade de nutrientes, a nutrição e as doenças de plantas**. Piracicaba, SP: POTAFOS/USP/CEA, 1998. p. 107-115.

MARSCHNER, H. Root-induced changes in the avalilability of micronutrients in the rhizosphere. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **Plant roots: the hidden half**. New York: Marcel Dekker. 1991. p. 503-528.

MENGEL, K.; KIRKBY, E. A. **Principles of plant nutrition**. 4. ed. Bern-Switzerland: International Potash Institute. 1987. 687 p.

MICHAEL, G. The control of root hair formation: suggested mechanisms. **Journal Plant Nutrition and Soil Science**, New York, v. 164, n. 2, p. 111-119, Apr. 2001.

MILLER, C. R.; NIELSEN, K. L.; LYNCH, J. P.; BECK, D. Adventitious root response in field grown common bean: a possible adaptative strategy to low-phosphorus conditions. In: FLORES, H. E.; LYNCH, J. P.; EISSENSTAT, D. (Ed.). **Advances and perspectives on the function of plant roots**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 1998. p. 394-396.

MILLER, H. J.; HENDEN, G.; VAN VEEN, J. A. Variation and composition of bacterial populations in the rhizosphere of maize, wheat and grass cultivars. **Canadian Journal of Microbiology**, Ottawa, v. 35, n. 6, p. 656-660, June 1989.

NAGARAJAH, S.; POSNER, A. M.; QUIRK, J. P. Competitive adsorption of phosphate with polygalacturonate and other organic anions on kaolinite and oxide surfaces. **Nature**, London, v. 228, n. 5266, p. 83-85, Sept. 1970.

NEAL, J. L.; LARSON, R. I.; ATKINSON, T. G. Changes in rhizosphere populations of selected physiological groups of bacteria related to substitution of specific pairs of chromosomes in spring wheat. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 39, n. 1, p. 209-212, 1973, 1973.

NEUMANN, G.; MASSONNEAU, A.; LANGLADE, N.; DINKELAKER, B.; HENGELER, C.; RÖMHELD, V.; MARTINOIA, E. Physiological aspects of cluster root function and development in phosphorus-deficient white lupin (*Lupinus albus* L.). **Annals of Botany**, London, v. 85, n. 6, p. 909-919, June 2000.

NEUMANN, G. MASSONNEAU, A.; MARTINOIA, A.; RÖMHELD, V. Physiological adaptations to phosphorus deficiency during proteoid root development in white lupin. **Planta**, Berlin, v. 208, n. 3, p. 373-382, May 1999.

NIELSEN, K. L.; LYNCH, J. P.; JABLOKOW, A. G.; CURTIS, P. S. Carbon cost of root systems: a architecture approach. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 165, n. 1, p. 161-169, Nov. 1994.

NIELSEN, N. E. BARBER, S. A. Differences among genotypes of corn in the kinetics of P uptake. **Agronomy Journal**, Madison, v. 70, n. 5, p. 695-698, Sept./Oct. 1978.

NYE, P. H. Acid-base changes in the rhizosphere. **Advances in Plant Nutrition**, New York, v. 2, p. 129-153, 1986.

OTANI, T.; AE, N.; TANAKA, H. Phosphorus (P) uptake mechanisms of crops grown in soils with low P status. II. Significance of organic acids in root exudates of pigeon pea. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 42, n. 1, p. 555-56, Mar. 1996.

PARENTONI, S. N.; VASCONCELLOS, C. A.; ALVES, V. M. C.; PACHECO, C. A. P.; SANTOS, M. X.; GAMA, E. E. G.; MEIRELLES, W. F.; CORREA, L. A.; PITTA, G. V. E.; BAHIA FILHO, A. F. C. [Eficiência na utilização de fósforo em genótipos de milho.](#) In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 23., 2000, Uberlândia, MG. **Resumos expandidos.** . . Sete Lagoas: ABMS/EMBRAPA Milho e Sorgo/Universidade Federal de Uberlândia, 2000. CD-ROM.

RICHARDSON, A. E. Soil microorganisms and phosphorus availability. In: PANKHURST, C. E.; DOUBE, B. M.; GUPTA, V. V. S. R.; GRACE, P. R. (Ed.). **Management of the soil biota in sustainable farming systems.** Melbourne: CSIRO. 1994. p. 50-62.

ROBINSON, D. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. **The New Phytologist**, Cambridge, v. 127, n. 4, p. 635-674, Aug. 1994.
ROSOLEM, C. A.; ASSIS, J. S.; SANTIAGO, A. D. Root growth and mineral nutrition of corn. **Communication Soil Science Plant Analysis**, New York, v. 25, n. 13/14, p. 2491-2499, 1994.

RYAN, P. R.; DELHAIZE, E.; RANDALL, P. J. Characterization of Al-stimulation efflux of malate from the apices of Al-tolerant wheat roots. **Planta**, Berlin, v. 196, n. 1, p. 103-110, Mar. 1995.

SIDDIQI, M. Y.; GLASS, A. D. M. Utilization index: a modified approach to the estimations and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 4, n. 3, p. 289-302, 1981.

SILVA, A. E. da; GABELMAN, W. H. Screening maize inbred lines for tolerance to low P stress conditions. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 146, n. 1/2, p. 181-187, Oct. 1992.

VASCONCELLOS, C. A.; ALVES, V. M. C.; PARENTONI, S. N.; PITTA, G. V. E. Eficiência no uso de fósforo em genótipos de milho. In: REUNIAO BRASILEIRA DE FERTILIDADE DO SOLO E NUTRICAÇÃO DE PLANTAS,

24.; REUNIAO BRASILEIRA SOBRE MICORRIZAS, 8.; SIMPOSIO BRASILEIRO DE MICROBIOLOGIA DO SOLO, 6.; REUNIAO BRASILEIRA DE BIOLOGIA DO SOLO, 3., 2000, Santa Maria, RS. **Guia do congressista.** . . Santa Maria, RS: SBCS/UFRGS, 2000. p. 99.

VOSE, P. B. Rationale of selection for specific nutritional characters in crop improvement with *Phaseolus vulgaris* L. as a case study. **Plant and Soil**, The Hague, v. 72, n. 2/3, p. 351-364, 1983.

WILLIAMSON, L. C.; RIBRIOUX, S. P. C. P.; FITTER, A. H.; LEYSER, H. M. O. Phosphate availability regulates root system architecture in arabidopsis. **Plant Physiology**, Rockville, v. 126, n. 2, p. 875-882, June 2001.

WINDING, A. K. Fingerprinting bacterial soil communities using boilog microtitre plates. In: RITZ, K.; DIGHTON, J.; GILLER, K. E. (Ed.). **Beyond the biomass:** compositional and functional analysis of soil microbial communities. Chichester: Wiley, 1994. p. 85-94.

YOUSSEF, A. R.; CHINO, M. Root-induced changes in the rhi-zosphere of plants. I. pH changes in relation to the bulk soil. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 35, n. 3, p. 461-468, Dec. 1989.

ZAK, J. C.; WILLING, M. R.; MOOREHEAD, D. L.; WILDMAN, H. G. Functional diversity of microbial communities: a quantitative approach. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 26, n. 9, p. 1101-1108, Sept. 1994.

CAPITULO 2

ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS DO SISTEMA RADICULAR DE GENÓTIPOS DE MILHO CONTRASTANTES QUANTO À EFICIÊNCIA PARA FÓSFORO, EM CONDIÇÕES DE ESTRESSE DO NUTRIENTE

RESUMO

Com o intuito de avaliar o efeito do estresse de P sobre atributos morfológicos do sistema radicular de genótipos de milho contrastantes quanto a eficiência para fósforo, conduziu-se um experimento em solução nutritiva, em casa de vegetação da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, nos meses de novembro e dezembro de 2001. O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, em esquema fatorial 8 x 2, com três repetições, correspondendo a oito genótipos (três linhagens: L1 = ineficiente, L2 e L3 = eficientes; e cinco híbridos: H1, H2 e H3 = eficientes, H4 e H5 = ineficientes) e dois níveis de P (baixo = 2,3 μM e alto = 129 μM). Para crescimento das plantas, utilizou-se um sistema em que plântulas de milho foram colocadas sobre papel de germinação recobrimdo placas de acrílico e inseridos na vertical (inclinação de 45°), em caixas de plástico com capacidade de 140 litros de solução nutritiva. Aos 14 dias do transplântio, a relação de massa entre a raiz e a parte aérea foi maior em plantas crescidas sob estresse de P. Diferenças genotípicas foram verificadas para as características morfológicas do sistema radicular das plantas de milho. Os materiais considerados eficientes apresentaram perfil radicular diferenciado dos ineficientes, por possuírem maior desenvolvimento radicular, em termos de número de interseções de raiz, nos primeiros 20 cm de comprimento, independentemente do nível de P no meio. Os híbridos crescidos sob condições de estresse de P na solução nutritiva apresentaram maior crescimento radicular, em número de interseções de raiz, do que sob condições de suficiência do nutriente. Os híbridos H2 e H3 e a linhagem L3 destacaram-se por apresentarem desenvolvimento radicular superior aos demais genótipos avaliados. O desenvolvimento radicular mais restrito foi verificado para os genótipos H5 e L1. A distribuição média do sistema radicular para os materiais eficientes foi de 44%, 40% e 15%, respectivamente, nas faixas de 0-10 cm, 10-20 cm e 20-40 cm de comprimento das raízes.

MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE ROOT SYSTEM OF CONTRASTING MAYZE GENOTYPES IN RELATION TO PHOSPHURUS EFFICIENCY UNDER PHOSPHORUS STRESS

ABSTRACT

The objective was to evaluate the root morphological characteristics under P stress of contrasting maize genotypes. One experiment in nutrient solution was carried out in greenhouse at The National Maize and Sorghum Research Center. Eight genotypes, being three inbred lines (L1, L2 and L3) and five hybrids (H1 up to H5), were tested in presence of two levels of P (2,3 μM and 129 μM). The experimental design was the completely randomized, with the treatments in factorial arrangement 8x2, replicated three times. The genotypes used were classified previously based on their grain yields as P-efficient (L2, L3, H1, H2 and H3) and P-inefficient (L1, H4 and H5). The seedlings were grown in a 140 L plastic container with nutrient solution. Four seedlings of each genotype were placed in a acrylic hanging file covered by one sheet of germination paper, and left a 45° angle inside the container for 14 days. The results showed that the root/shoot dry weight ratios of the seedlings in low P treatment were higher than those in high P. Differences among genotypes were also found for some morphological patterns. The root profile of the P-efficient genotypes differed markedly from those of P-inefficient, based on total number of intersections, principally at the first 20 cm from the crown, independently of the P treatment. The hybrids H2 and H3 and the inbred line L3 had a much higher root growth than the other genotypes studied, contrasting with poorest growth of the H5 and L1 in the same conditions. The spatial distribution of the root system observed for the P-efficient genotypes relative to the root length was 44% for 0-10 cm, 40% for 10-20 cm and 15% for 20-40 cm.

1 INTRODUÇÃO

O cultivo de milho em solos sob vegetação de cerrado tem sido tradicionalmente realizado com a utilização de grandes quantidades de fertilizantes fosfatados e corretivos, em decorrência das características desses solos, como alta capacidade de sorção de P, baixos teores de nutrientes e elevada acidez.

Dentre as alternativas de manejo sugeridas para o aumento da produção de alimentos nesses solos, estão a melhoria do grau de fertilidade dos solos, mediante a utilização de fertilizantes e corretivos e o desenvolvimento de genótipos adaptados às condições de baixa fertilidade natural. A obtenção de genótipos produtivos com características de eficiência para absorver e utilizar P favorece a relação custo/benefício ao longo do tempo, propiciando maior eficiência do uso de insumos.

Diferenças genótípicas na eficiência nutricional têm sido atribuídas a uma série de mecanismos, que estão relacionados às características de absorção, translocação e utilização do nutriente pela planta, de forma isolada ou em conjunto (Clark, 1983). As diferenças entre as plantas quanto à capacidade de absorver nutrientes são decorrentes, entre outras características, da variação na magnitude e morfologia do sistema radicular (Anghinoni et al., 1989).

De maneira geral, as plantas promovem modificações fisiológicas e morfológicas, alterando a arquitetura (configuração espacial) do sistema radicular em resposta a variações espaciais e temporais nas concentrações de nutrientes no solo (Lainé et al., 1998; Anghinoni & Meurer, 1999).

Diversas características morfológicas do sistema radicular das plantas, relacionadas à eficiência da nutrição fosfatada, têm sido indicadas como descritores da eficiência de aquisição de P, dentre os quais: comprimento, raio, área, superfície, diâmetro e volume de raiz, além da densidade e comprimento de

pêlos radiculares (Nielsen & Barber, 1978; Schenk & Barber, 1979a e 1979b; Anghinoni et al., 1989; Machado, 2000).

Embora a adaptação genética de germoplasma de milho em solos com baixa disponibilidade de P esteja associada com a morfologia do sistema radicular, a relação de atributos morfológicos e a eficiência de aquisição de P ainda é pouco entendida. De certa forma, essa situação se verifica em decorrência das dificuldades inerentes de observação, análise e manipulação realística da arquitetura da raiz.

Em decorrência da complexidade da estrutura morfológica do sistema radicular das plantas e da sua plasticidade, expressa pela capacidade em alterar a sua configuração em função do ambiente físico, químico e biológico do solo, a quantificação do sistema radicular como um todo, ainda, tem sido insatisfatória.

Na maioria das vezes, a quantificação de atributos da morfologia da raiz tem sido dificultada pelo grande volume de trabalho dispensado nos estudos de raiz. Segundo Schwarz & Geisler (1991), a falta de informações com respeito a variabilidade genética do sistema radicular das plantas é responsável pela noção imprecisa de qual seria a melhor configuração da raiz para diferentes ambientes. Para tanto, esses autores desenvolveram um método para quantificação do sistema radicular, baseado no crescimento da planta sobre folhas de papel de filtro sobrepostas a lâminas de acrílico, o que permite uma rápida quantificação de atributos morfológicos da raiz, para um grande número de genótipos.

O trabalho foi realizado com o objetivo de avaliar o efeito do estresse de P sobre atributos morfológicos do sistema radicular de genótipos de milho contrastantes quanto à eficiência para P, em solução nutritiva.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado nos meses de novembro e dezembro de 2001, em casa de vegetação da Embrapa Milho e Sorgo, em Sete Lagoas - MG, onde foram testados oito genótipos de milho, provenientes do programa de melhoramento da Empresa. Os materiais foram selecionados considerando-se os resultados de ensaios de campo, realizados anteriormente nesse Centro da Embrapa, em que as plantas foram caracterizadas quanto à eficiência para P, com base na produção de grãos.

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, em esquema fatorial 8 x 2, com três repetições. Os tratamentos corresponderam à combinação de oito genótipos e dois níveis de P (baixo e alto). Os genótipos utilizados foram: três linhagens (L1 – ineficiente, L2 e L3 – eficientes) e cinco híbridos (H1 e H3 – híbridos simples eficientes, H2 – híbrido triplo eficiente, H4 e H5 – híbridos simples ineficientes). Os níveis de P corresponderam às seguintes concentrações: baixo = 2,3 μM e alto = 129 μM .

Para o estabelecimento das concentrações de P foram realizados ensaios preliminares em que os genótipos foram cultivados em concentrações calculadas com base na produção da matéria seca esperada, permanecendo as plantas em solução nutritiva até apresentarem sintomas visuais de deficiência do nutriente. Nesses ensaios, também foi definida a retirada do endosperma remanescente nas sementes antes do transplântio, visando a eliminar as reservas nutricionais da planta e garantir o estresse de P nos tratamentos com baixo nível do nutriente.

As sementes dos genótipos de milho foram desinfetadas com hipoclorito de sódio (0,5% por 10 minutos) e germinadas em rolos de papel-toalha colocados em vasos contendo água deionizada, constantemente aerada, por quatro dias. Após a germinação, plântulas uniformes foram selecionadas, para posterior retirada do endosperma remanescente nas sementes.

O experimento foi realizado conforme metodologia descrita por Schwarz & Geisler (1991), que consistiu no cultivo de plântulas de milho em dois conjuntos separados, cada um composto de uma caixa de plástico, com capacidade de 140 litros e dimensões de 50 x 40 x 70 cm. As caixas foram interligadas, por mangueiras de borracha, a um reservatório de 200 litros e conectados a uma bomba elétrica (Figura 1).

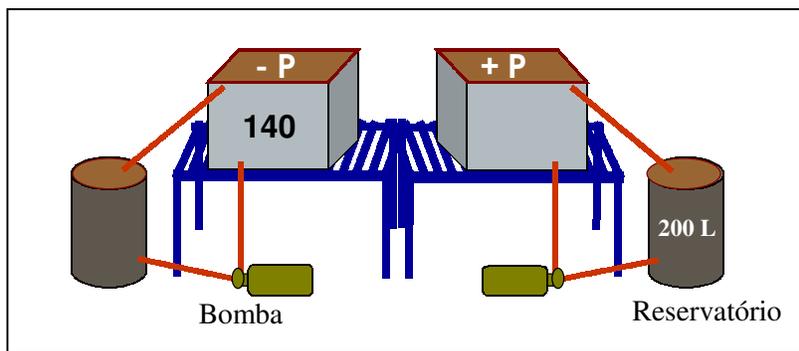


FIGURA 1. Desenho esquemático do sistema para circulação da solução nutritiva.

Em cada reservatório foram colocados 150 litros de solução nutritiva de Clark (1982a), modificada por Magnavaca (1982), com diferentes concentrações de P, correspondendo aos níveis baixo e alto do nutriente. A composição da solução nutritiva foi a seguinte, em mg L^{-1} : $\text{N-NO}_3 = 152$; $\text{N-NH}_4 = 18,2$; $\text{Ca} = 141,1$; $\text{K} = 90,1$; $\text{Mg} = 20,8$; $\text{S} = 18,8$; $\text{Fe} = 4,3$; $\text{Mn} = 0,5$; $\text{B} = 0,27$; $\text{Cu} = 0,04$; $\text{Zn} = 0,15$; $\text{Mo} = 0,08$; $\text{Na} = 0,04$ e $\text{HEDTA} = 20,06$. Utilizaram-se os seguintes sais: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, NH_4NO_3 , KCl , K_2SO_4 , KNO_3 , $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, $\text{Fe}(\text{NO}_3)_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$, $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, H_3BO_3 , $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$. O P foi adicionado na forma de KH_2PO_4 , de acordo com as respectivas concentrações dos tratamentos. No tratamento correspondente ao baixo nível de P, efetuou-se a complementação de K, na forma de KCl, para

promover o balanceamento da solução nutritiva. O pH das soluções nutritivas foi ajustado para 5,5 e as soluções foram trocadas a cada quatro dias.

Para uniformizar as quantidades de nutrientes advindas das sementes, nos dois primeiros dias do experimento, todas as plantas foram mantidas em solução com alta concentração de P, efetuando-se, em seguida, a aplicação dos tratamentos.

Nas caixas, foram colocadas 24 placas de acrílico, com as dimensões de 48cm x 38cm, recobertas por folhas de papel de germinação umedecidas, com as mesmas dimensões. As plântulas foram acondicionadas sobre o papel de germinação e cobertas com tiras de 10 cm do mesmo papel, mantendo-se o conjunto fixado com elástico fino na parte superior das placas. Cada placa recebeu quatro plântulas, constituindo a unidade experimental. As placas foram inseridas lado a lado, verticalmente, nas caixas de plástico, com inclinação de aproximadamente 45°, para favorecer que as raízes se desenvolvessem aderidas ao papel de germinação (Figura 2).

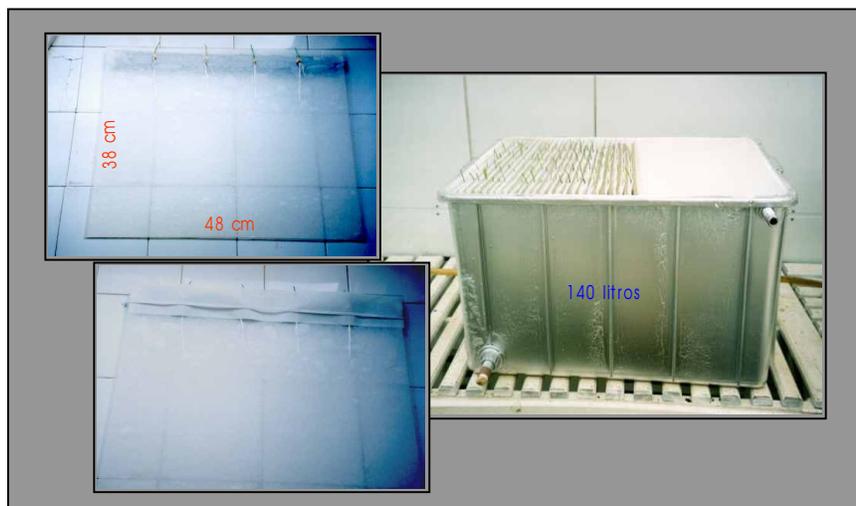


FIGURA 2. Sistema para crescimento das plântulas de milho em placas de acrílico cobertas com papel de germinação.

Durante o período de condução do experimento, as soluções nutritivas foram bombeadas para as caixas de plástico a intervalos de tempo de 60 minutos, durante o dia, e de 90 minutos, durante a noite. Quando o nível da solução nutritiva atingia cerca de 2 cm abaixo do coleto das plântulas, o enchimento das caixas cessava e a solução permanecia nesse nível por 3 minutos, para em seguida, ser drenada ao reservatório. O sistema foi regulado por um “timer” que controlava o tempo de enchimento/drenagem.

Realizaram-se cinco avaliações da morfologia do sistema radicular, aos 4, 7, 9, 11 e 14 dias após o transplante, constando de: comprimento da raiz seminal; número de raízes nodais e seminais; comprimento e número de raízes laterais em uma faixa de 10 cm de altura. Efetuou-se, também, a contagem do número de raízes nodais, seminais e laterais em interseção com planos horizontais paralelos. Essa avaliação foi realizada utilizando-se uma lâmina de plástico transparente contendo linhas horizontais paralelas dispostas a cada 2 cm, até a distância de 40 cm, colocada sobre as placas de acrílico com as raízes.

Ao final das avaliações, as plantas foram colhidas e separadas em raiz e parte aérea. As raízes foram imersas em proveta graduada contendo água, efetuando-se o registro do volume de água deslocada, para determinação do volume do sistema radicular.

Posteriormente, as raízes foram inseridas em solução corante (vermelho congo), segmentadas em pequenos pedaços e espalhadas em bandeja de vidro transparente contendo pequeno volume de água, na qual foram obtidas imagens, utilizando-se scanner. As imagens foram tratadas, utilizando-se o programa de análise de imagem SIARCS, para obtenção da estimativa do comprimento total e área total das raízes (Jorge, 1996).

O material vegetal colhido (parte aérea e raiz) foi colocado em estufa de circulação forçada de ar, a aproximadamente 70° C, até obtenção de peso constante. Após secagem, o material vegetal foi pesado e moído para

determinação dos teores de macronutrientes no tecido vegetal (Sarruge & Haag, 1974).

Avaliações da eficiência nutricional dos genótipos foram realizadas pela estimativa de índices de eficiência, que foram divididos em três categorias:

a) Eficiência de absorção:

$EA = P \text{ total absorvido por unidade de massa seca de raiz (Barrow, 1975)}$

b) Eficiência de incorporação:

$EI = \text{massa seca da parte aérea por unidade de P na parte aérea (Jones, 1974)}$

c) Eficiência de utilização:

$EU(a) = \text{massa seca da parte aérea por unidade de P total absorvido (Blair \& Cordeiro, 1978)}$.

$EU(b) = \text{massa seca total por unidade de P total absorvido (Mclachlan, 1976)}$

$EU(c) = \text{massa seca total ao quadrado por unidade de P total absorvido (Siddiqi \& Glass, 1981)}$

Os dados referentes aos híbridos e linhagens foram submetidos à análise de variância (teste F) separadamente, em decorrência das características de vigor desses materiais e, conforme a significância dos resultados, efetuou-se a comparação das médias dos tratamentos pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5% de probabilidade.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Produção de matéria seca

Em termos de produção de matéria seca de raiz, não foram verificadas diferenças significativas entre os tratamentos. A produção de matéria seca total e da parte aérea dos híbridos, apresentaram efeito significativo para a interação genótipo x nível de P, indicando que o efeito de níveis de P foi dependente dos genótipos estudados (Tabela 1).

TABELA 1. Produção de matéria seca da raiz, da parte aérea e total de híbridos de milho em função de níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P na solução nutritiva.

Genótipo	Nível de P ⁽¹⁾		Média
	Baixo	Alto	
Massa seca da raiz (g planta ⁻¹)			
H1 (E)	0,185 ns	0,158 ns	0,171 ns
H2 (E)	0,161 ns	0,185 ns	0,173 ns
H3 (E)	0,160 ns	0,179 ns	0,169 ns
H4 (I)	0,146 ns	0,135 ns	0,140 ns
H5 (I)	0,179 ns	0,142 ns	0,160 ns
Média	0,166 NS	0,160 NS	--
Massa seca da parte aérea (g planta ⁻¹)			
H1 (E)	0,229 a B	0,271 c A	0,250 ns
H2 (E)	0,217 a B	0,375 a A	0,296 ns
H3 (E)	0,170 b B	0,313 b A	0,241 ns
H4 (I)	0,166 b B	0,332 b A	0,249 ns
H5 (I)	0,247 a B	0,322 b A	0,284 ns
Média	0,205 NS	0,322 NS	--
Massa seca total (g planta ⁻¹)			
H1 (E)	0,413 a A	0,429 b A	0,421 ns
H2 (E)	0,378 a B	0,559 a A	0,468 ns
H3 (E)	0,331 b B	0,491 b A	0,411 ns
H4 (I)	0,312 b B	0,467 b A	0,389 ns
H5 (I)	0,426 a A	0,463 b A	0,444 ns
Média	0,372 NS	0,482 NS	--

⁽¹⁾Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

Com baixo nível de P em solução nutritiva, os híbridos H5, H1 e H2 apresentaram os maiores valores de massa seca total e da parte aérea, em relação aos demais.

De modo geral, os híbridos crescidos em solução com alto P apresentaram maior produção de matéria seca do que em solução com baixo P, com exceção das produções de matéria seca total dos híbridos H5 e H1, que não diferiram entre os níveis de P. Com alto nível de P na solução de crescimento, o híbrido H2 apresentou os maiores de valores massa seca total e da parte aérea, mostrando um comportamento responsivo à aplicação do nutriente.

Entre as linhagens, a L3 (eficiente) destacou-se das demais por apresentar as maiores produções de matéria seca (Tabela 2).

TABELA 2. Produção de matéria seca da raiz, da parte aérea e total de linhagens de milho em função de níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P na solução nutritiva ⁽¹⁾

Genótipo	Nível de P		Média
	Baixo	Alto	
Massa seca da raiz (g planta ⁻¹)			
L1 (I)	0,065 ns	0,077 ns	0,071 b
L2 (E)	0,110 ns	0,134 ns	0,122 a
L3 (E)	0,135 ns	0,120 ns	0,128 a
Média	0,103 ns	0,111 ns	--
Massa seca da parte aérea (g planta ⁻¹)			
L1 (I)	0,138 ns	0,168 ns	0,153 b
L2 (E)	0,130 ns	0,191 ns	0,160 b
L3 (E)	0,192 ns	0,241 ns	0,216 a
Média	0,153 B	0,200 A	--
Massa seca total (g planta ⁻¹)			
L1 (I)	0,203 ns	0,245 ns	0,224 c
L2 (E)	0,240 ns	0,325 ns	0,282 b
L3 (E)	0,327 ns	0,361 ns	0,344 a
Média	0,254 B	0,310 A	--

⁽¹⁾Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

Independentemente da linhagem, as produções de matéria seca total e da parte aérea foram sempre maiores, quando as plantas foram crescidas em solução com alto nível de P.

A relação de massa seca entre a raiz e a parte aérea foi influenciada pela interação níveis de P x genótipos. Tanto os híbridos como as linhagens, quando foram crescidos em solução com baixo nível de P, apresentaram maior relação raiz/parte aérea, do que os materiais que cresceram em solução com alto nível do nutriente, com exceção da linhagem L1 (Tabela 3). De acordo com esses resultados pode-se verificar que, quando as plantas de milho foram cultivadas em condições de insuficiência de P, as raízes tenderam a apresentar um aumento proporcional de matéria seca, em relação à parte aérea, o que pode favorecer maior da absorção do nutriente, para atender às necessidades nutricionais da planta. Pode-se ainda inferir que essa característica não apresenta uma resposta genética única para o milho, já que o genótipo L1 não diferiu entre os níveis de P.

Clark (1982b) menciona que plantas de milho sob deficiência de P apresentam diminuição mais expressiva do crescimento da parte aérea do que as raízes e estas parecem ter prioridade para utilizar o nutriente quando ele é inicialmente absorvido.

Segundo Gill et al. (1992) esse processo pode ser explicado pela mobilização de carboidratos. Em condições sub-ótimas de P para as plantas, geralmente o conteúdo foliar de carboidratos é aumentado, já que a quantidade de fotossintatos produzida nessas condições é maior do que poderia ser utilizada para o crescimento da parte aérea. Então, os carboidratos em excesso são translocados e acumulados nas raízes, induzindo uma utilização desproporcional do substrato P e resultando em maior taxa de crescimento relativo das raízes em relação à parte aérea.

No tratamento com baixo nível de P, os híbridos H3 e H4 foram

estatisticamente superiores aos demais, em termos de relação raiz/parte aérea, ao passo que entre as linhagens, a L2 foi superior às demais (Tabela 3).

TABELA 3. Relação de massa seca entre a raiz e a parte aérea de genótipos de milho em função dos níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P em solução nutritiva.

Genótipo	Relação raiz / parte aérea		
	P - baixo	P - alto	Média
	Híbrido		
H1 (E)	0,811 b A	0,578 a B	0,694 ns
H2 (E)	0,745 b A	0,495 a B	0,620 ns
H3 (E)	0,947 a A	0,571 a B	0,759 ns
H4 (I)	0,873 a A	0,407 b B	0,640 ns
H5 (I)	0,722 b A	0,440 b B	0,581 ns
Média	0,819 NS	0,498 NS	--
	Linhagem		
L1 (I)	0,463 b A	0,464 b A	0,463 ns
L2 (E)	0,839 a A	0,705 a B	0,772 ns
L3 (E)	0,708 a A	0,501 b B	0,604 ns
Média	0,670 NS	0,557 NS	--

⁽¹⁾Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

Dentre os materiais avaliados, o híbrido H4 apresentou grande modulação, expressa pela maior variação na relação raiz/parte aérea, entre os tratamentos com níveis de P. No baixo nível de P na solução, verificou-se aumento de 114% na relação raiz/parte aérea desse híbrido, em comparação com o tratamento com alto nível de P. A menor variação foi observada para o híbrido H1 com aumento de 40% na relação raiz/parte aérea em nível baixo de P. Entre as linhagens, apesar da L2 ter apresentado maior valor absoluto para essa relação de massa, a L3 foi a que apresentou maior variação, com aumento de 41% no tratamento com baixo nível de P, em relação ao alto nível de P.

Vários autores têm observado essa tendência de aumento da relação de massa seca entre a raiz e a parte aérea para diversas espécies, sob condições de deficiência de P (Haynes & Ludecke, 1981; Alves et al., 1988; Machado, 1995; Halsted & Lynch, 1996).

Liu et al. (1998) assinalam que, quando a planta se encontra sob estresse de P, a distribuição, a direção e a energia de assimilação dos produtos da fotossíntese são voltados para promover a formação e desenvolvimento do sistema radicular, visando a aumentar a área de absorção do nutriente.

Nessas condições, as raízes tornam-se os drenos preferenciais de fotoassimilados, quando alguns nutrientes se encontram limitando o crescimento das plantas, especialmente o P e o N (Clarkson, 1985).

3.2 Nutrientes no tecido vegetal

O comportamento das plantas com relação à concentração e/ou ao conteúdo de nutrientes no tecido vegetal pode expressar a capacidade da planta em desenvolver-se normalmente, quando os nutrientes são fornecidos em quantidades suficientes e na forma adequada. No entanto, a variabilidade apresentada por alguns genótipos com respeito a essas variáveis, em resposta a situações de estresse de determinado nutriente, pode indicar uma maior ou menor eficiência da planta em utilizar um determinado nutriente.

3.2.1. Concentração de nutrientes

As concentrações de macronutrientes na parte aérea e na raiz (Tabelas 4 e 5) variaram entre os genótipos, nos diferentes níveis de P na solução nutritiva, mostrando o comportamento diferenciado dos materiais estudados, em condições tanto de suficiência, quanto de insuficiência do nutriente no meio.

A concentração de N na parte aérea das plantas foi significativamente superior no tratamento com baixo nível de P na solução nutritiva, em comparação com o com alto nível do nutriente (Tabela 4). Entretanto, observou-se comportamento contrário para a concentração de N nas raízes em que o tratamento com alto nível de P apresentou maior valor (Tabela 5). Esses resultados podem ser explicados pelo efeito de diluição, já que a produção de matéria seca da parte aérea foi afetada pelo baixo nível de P.

Os teores de P na parte aérea e na raiz foram sempre superiores quando as plantas foram cultivadas em solução com concentração suficiente de nutriente (Tabela 4 e 5). As diferenças nas concentrações de P na parte aérea dos genótipos de milho, entre os tratamentos com diferentes níveis de P variaram de 17,3% a 65,0% em favor do tratamento com alto nível do nutriente, constatando que as plantas crescidas em solução com baixo nível de P, encontraram-se em estresse do nutriente, na ocasião da conclusão do experimento. As médias de concentração de P verificadas nas plantas sob baixo nível de P, encontraram-se muito abaixo da faixa de valores estabelecidos por Malavolta et al. (1997), como adequados para cultura do milho.

Apesar de terem sido observadas diferenças estatísticas entre as concentrações de P na parte aérea dos híbridos crescidos sob baixo nível de P (Tabela 4), os valores absolutos foram muito próximos uns dos outros, o que não possibilita expressar variações na fisiologia dos genótipos nesse tratamento

Em geral, as linhagens apresentaram maiores valores de concentração de P na parte aérea, do que os híbridos, em ambos os níveis do nutriente na solução nutritiva (Tabela 4), expressando o efeito de diluição, já que os híbridos apresentaram maior produção de matéria seca total.

Independentemente do nível de P em solução, a concentração de P nas raízes não variou entre os híbridos avaliados (Tabela 5).

TABELA 4. Concentração de macronutrientes na parte aérea de genótipos de milho, em função dos níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P em solução nutritiva.

Genótipo	Concentração de macronutrientes na parte aérea (g kg^{-1})*														
	N			P			K			Ca			Mg		
	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média
Híbrido															
H1 (E)	39,0 ns	37,4 ns	38,2 b	1,6 a B	2,6 a A	2,1 ns	47,3 a A	47,8 a A	47,5 ns	8,3 c A	8,0 c A	8,1 ns	3,2 b A	3,3 a A	3,2 ns
H2 (E)	42,7 ns	37,3 ns	40,0 a	1,5 a B	2,2 b A	1,8 ns	50,4 a A	48,6 a A	49,5 ns	8,4 c A	7,5 c B	7,9 ns	3,3 b A	3,4 a A	3,3 ns
H3 (E)	44,2 ns	39,6 ns	41,9 a	1,5 a B	2,0 c A	1,7 ns	41,2 b A	43,1 b A	42,1 ns	9,4 b A	8,9 b A	9,1 ns	3,3 b A	3,3 a A	3,3 ns
H4 (I)	45,6 ns	37,1 ns	41,3 a	1,4 b B	2,3 b A	1,8 ns	48,1 a A	47,6 a A	47,8 ns	13,9 a A	10,7 a B	12,3 ns	3,8 a A	3,5 a B	3,4 ns
H5 (I)	38,9 ns	33,6 ns	36,2 b	1,3 b B	1,8 d A	1,5 ns	34,8 c B	40,3 b A	37,5 ns	6,0 d A	5,9 d A	5,9 ns	1,9 c B	2,2 b A	2,0 ns
Média	42,0 A	37,0 B	--	1,5 NS	2,2 NS	--	44,3 NS	45,5 NS	--	9,2 NS	8,2 NS	--	3,1 NS	3,1 NS	--
Linhagem															
L1 (I)	40,1 ns	34,9 ns	37,5 b	2,3 a A	2,7 b A	2,5 ns	46,1 ns	47,8 ns	47,0 a	6,8 ns	6,9 ns	6,8 b	2,3 ns	3,1 ns	2,7 b
L2 (E)	36,9 ns	35,9 ns	36,4 b	1,9 a B	2,8 b A	2,3 ns	43,0 ns	45,9 ns	44,4 b	6,8 ns	6,5 ns	6,7 b	2,8 ns	3,1 ns	2,9 b
L3 (E)	49,2 ns	45,6 ns	47,4 a	2,0 a B	3,3 a A	2,6 ns	41,8 ns	45,3 ns	43,6 b	10,7 ns	10,5 ns	10,6 a	3,3 ns	3,4 ns	3,4 a
Média	42,0 A	38,8 B	--	2,1 NS	2,9 NS	--	43,6 B	46,3 A	--	8,1 NS	7,9 NS	--	2,8 B	3,2 A	--

* Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

TABELA 5. Concentração de macronutrientes na raiz de genótipos de milho, em função dos níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P em solução nutritiva.

Genótipo	Concentração de macronutrientes na raiz (g kg^{-1})*														
	N			P			K			Ca			Mg		
	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média
	Híbrido														
H1 (E)	17,7 ns	20,0 ns	18,9 a	0,53 ns	0,96 ns	0,75 ns	7,0 ns	5,1 ns	6,1 b	2,3 b A	2,9 a A	2,6 ns	0,8 ns	0,9 ns	0,9 a
H2 (E)	19,1 ns	18,6 ns	18,9 a	0,80 ns	0,83 ns	0,82 ns	5,7 ns	4,6 ns	5,2 b	3,8 a A	2,8 a B	3,3 ns	0,8 ns	0,9 ns	0,9 a
H3 (E)	16,6 ns	17,9 ns	17,3 b	0,63 ns	0,76 ns	0,70 ns	5,6 ns	5,1 ns	5,4 b	2,1 b A	2,4 a A	2,2 ns	0,4 ns	0,6 ns	0,5 b
H4 (I)	16,8 ns	18,6 ns	17,7 b	0,83 ns	1,00 ns	0,92 ns	5,1 ns	3,1 ns	4,1 c	2,6 b A	3,1 a A	2,8 ns	1,0 ns	0,8 ns	0,9 a
H5 (I)	19,6 ns	20,2 ns	19,9 a	0,77 ns	0,90 ns	0,83 ns	8,5 ns	7,1 ns	7,8 a	2,3 b A	2,8 a A	2,5 ns	0,9 ns	0,9 ns	0,9 a
Média	17,9 B	19,1 A	--	0,71B	0,89 A	--	6,3 A	5,0 B	--	2,6 NS	2,8 NS	--	0,8 NS	0,8 NS	--
	Linhagem														
L1 (I)	21,4 ns	19,2 ns	20,3 ns	1,65 ns	0,83 ns	1,74 a	7,3 ns	6,2 ns	6,7 a	5,6 a A	4,7 a A	5,1 ns	1,3 ns	1,2 ns	1,2 a
L2 (E)	19,1 ns	21,5 ns	20,3 ns	0,87 ns	1,00 ns	0,93 b	7,4 ns	7,7 ns	7,5 a	3,1 b B	3,2 b A	3,1 ns	0,8 ns	1,0 ns	0,9 b
L3 (E)	19,4 ns	20,0 ns	19,7 ns	0,93 ns	1,47 ns	1,20 a	5,5 ns	4,8 ns	5,1 b	3,1 b A	4,2 a A	3,6 ns	1,0 ns	1,1 ns	1,1 b
Média	19,9 NS	20,2 NS	--	1,1 B	1,4 A	--	6,2 NS	6,7 NS	--	3,9 NS	4,0 NS	--	1,0 NS	1,1 NS	--

* Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

A maioria dos genótipos não apresentou efeito dos níveis de P sobre os teores de K na parte aérea, com exceção do híbrido H5, em que o maior nível de P na solução nutritiva resultou em maiores teores de K (Tabela 4). Entre as linhagens, a L1 foi superior às demais em termos de concentração de K na parte aérea. Os híbridos crescidos com baixo nível de P apresentaram, em média, maior concentração de K nas raízes, em relação ao tratamento com alto nível de P (Tabela 5). Em geral, houve grande diferença entre os valores das concentrações de K na parte aérea e na raiz, observando-se que os teores de K nas raízes dos genótipos corresponderam, em média, a aproximadamente 14% dos teores encontrados na parte aérea.

Os teores de Ca na parte aérea dos híbridos crescidos com baixo nível de P, em termos de tendência, foram maiores do que em solução com alto nível de P, observando-se tendência inversa para os teores de Ca nas raízes (Tabelas 4 e 5), constatando que houve efeito de diluição para os resultados..

As concentrações de Mg na parte aérea e na raiz variaram entre os genótipos e os níveis de P, sem, contudo, indicarem tendências claras em relação aos tratamentos.

3.2.2 Acúmulo de nutrientes

As quantidades de N acumuladas na parte aérea dos genótipos foram menores quando as plantas cresceram em solução com baixo nível de P (Tabela 6). Esse aspecto foi demonstrado por outros autores (Andreeva et al., 1992; Magalhães, 1995; Alves et al., 1996; Alves et al., 1999), que verificaram, com a omissão de P na solução nutritiva, uma redução no conteúdo de N na parte aérea das plantas. Os híbridos não diferiram nas quantidades de N acumuladas na parte aérea. Dentre as linhagens, a L3 apresentou maior acúmulo de N na parte aérea, em relação às demais.

Houve pouca variação entre os conteúdos de N nas raízes dos híbridos, observando-se que somente o H4 foi inferior aos demais (Tabela 7). As linhagens L2 e L3 apresentaram maiores quantidades de N acumuladas nas raízes, em relação à L1.

Os híbridos H1 e H2 acumularam as maiores quantidades de P na parte aérea, independentemente do nível de P na solução (Tabela 6). Dentre as linhagens, a L3 foi superior às demais. Esses resultados foram influenciados pelas maiores produções de produção de matéria seca apresentadas pelos referidos materiais. Em todos os genótipos estudados, o conteúdo de P na parte aérea das plantas cultivadas em solução com alto P, foi superior ao dos tratamentos com baixo P.

O conteúdo de P acumulado nas raízes não apresentou diferença significativa entre os genótipos, independente do nível de P na solução (Tabela 7). No entanto, observou-se que os genótipos crescidos com alto nível de P em solução apresentaram maiores valores de P absorvido, do que aqueles com baixo P. Resultados semelhantes foram obtidos por Machado et al. (1999), testando a variabilidade de genótipos de milho para eficiência de uso de P.

As maiores quantidades de K acumulado na parte aérea foram obtidas pelos híbridos H1 e H2, que apresentaram valores significativamente superiores aos demais, independentemente do nível de P (Tabela 6). O nível de P na solução influenciou significativamente o conteúdo de K na parte aérea das plantas, já que nos tratamentos com alto P foram constatadas maiores quantidades de K acumuladas. O mesmo comportamento não foi verificado no conteúdo de K nas raízes, em que os valores nos diferentes níveis de P pouco diferiram entre si (Tabela 7).

TABELA 6. Conteúdo de macronutrientes na parte aérea de genótipos de milho, em função dos níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P em solução nutritiva.

Genótipo	Conteúdo de macronutrientes na parte aérea (mg planta ⁻¹)*														
	N			P			K			Ca			Mg		
	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média
Híbrido															
H1 (E)	8,92 ns	11,38 ns	10,15 ns	0,36 ns	0,80 ns	0,58 a	10,80 ns	14,52 ns	12,66 a	1,91 ns	2,44 ns	2,17 b	0,73 a B	1,01 b A	0,87 ns
H2 (E)	9,25 ns	13,96 ns	11,60 ns	0,32 ns	0,82 ns	0,57 a	10,93 ns	18,19 ns	14,56 a	1,83 ns	2,81 ns	2,35 b	0,72 a B	1,27 a A	0,99 ns
H3 (E)	7,49 ns	12,39 ns	9,94 ns	0,25 ns	0,63 ns	0,44 b	7,04 ns	13,51 ns	10,27 b	1,59 ns	2,79 ns	2,19 b	0,56 a B	1,05 b A	0,80 ns
H4 (I)	7,56 ns	12,30 ns	9,86 ns	0,23 ns	0,76 ns	0,49 b	8,01 ns	15,83 ns	11,92 b	2,31 ns	3,57 ns	2,94 a	0,63 a B	1,17 a A	0,90 ns
H5 (I)	9,64 ns	10,83 ns	10,23 ns	0,32 ns	0,57 ns	0,45 b	8,61 ns	13,00 ns	10,81 b	1,49 ns	1,90 ns	1,69 c	0,48 a B	0,71 c A	0,59 ns
Média	8,57 B	12,17 A	--	0,30 B	0,72 A	--	9,08 B	15,01 A	--	1,83 B	2,70 A	--	0,62	1,04	--
Linhagem															
L1 (I)	5,47 ns	5,84 ns	5,65 b	0,31 b B	0,45 b A	0,38 ns	6,35 ns	8,02 ns	7,19 b	0,93 ns	1,15 ns	1,04 b	0,32 ns	0,53 ns	0,42 b
L2 (E)	4,76 ns	6,84 ns	5,80 b	0,25 b B	0,53 b A	0,39 ns	5,58 ns	8,75 ns	7,17 b	0,88 ns	1,25 ns	1,07 b	0,37 ns	0,57 ns	0,47 b
L3 (E)	9,44 ns	10,98 ns	10,21 a	0,39 a B	0,79 a A	0,59 ns	8,04 ns	10,89 ns	9,46 a	2,05 ns	2,53 ns	2,29 a	0,64 ns	0,83 ns	0,73 a
Média	6,56 B	7,89 A	--	0,25 NS	0,59 NS	--	6,63 NS	9,22 NS	--	1,29 B	1,64 A	--	0,44 B	0,64 A	--

* Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

TABELA 7. Conteúdo de macronutrientes na raiz de genótipos de milho, em função dos níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P em solução nutritiva.

Genótipo	Conteúdo de macronutrientes na raiz (mg planta^{-1})*														
	N			P			K			Ca			Mg		
	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média
Híbrido															
H1 (E)	3,28 ns	3,16 ns	3,22 a	0,09 ns	0,14 ns	0,11 ns	1,30 ns	0,81 ns	1,06 a	0,43 ns	0,45 ns	0,44 b	0,15 ns	0,14 ns	0,15 a
H2 (E)	3,08 ns	3,44 ns	3,26 a	0,12 ns	0,15 ns	0,13 ns	0,91 ns	0,85 ns	0,88 b	0,61 ns	0,52 ns	0,57 a	0,13 ns	0,16 ns	0,15 a
H3 (E)	2,65 ns	3,20 ns	2,93 a	0,10 ns	0,13 ns	0,12 ns	0,90 ns	0,92 ns	0,91 b	0,34 ns	0,42 ns	0,38 b	0,08 ns	0,11 ns	0,09 b
H4 (I)	2,46 ns	2,55 ns	2,50 b	0,12 ns	0,13 ns	0,12 ns	0,74 ns	0,42 ns	0,58 c	0,38 ns	0,41 ns	0,40 b	0,14 ns	0,11 ns	0,13 a
H5 (I)	3,50 ns	2,85 ns	3,18 a	0,13 ns	0,12 ns	0,12 ns	1,53 ns	1,00 ns	1,26 a	0,48 ns	0,40 ns	0,40 b	0,16 ns	0,13 ns	0,14 a
Média	2,99 NS	3,04 NS	--	0,11 B	0,13 A	--	1,08 A	0,80 B	--	0,45 NS	0,44 NS	--	0,13 NS	0,13 NS	--
Linhagem															
L1 (I)	1,37 b	1,48 b	1,43 ns	0,12 ns	0,14 ns	0,13 ns	0,47 ns	0,48 ns	0,48 b	0,42 ns	0,37 ns	0,39 ns	0,09 ns	0,09 ns	0,09 b
L2 (E)	2,08 a	2,89 a	2,48 ns	0,09 ns	0,13 ns	0,11 ns	0,82 ns	1,03 ns	0,92 a	0,34 ns	0,42 ns	0,38 ns	0,09 ns	0,14 ns	0,11 a
L3 (E)	2,63 a	2,40 a	2,51 ns	0,12 ns	0,17 ns	0,14 ns	0,74 ns	0,57 ns	0,66 b	0,41 ns	0,51 ns	0,46 ns	0,14 ns	0,13 ns	0,13 a
Média	2,03 NS	2,26 NS	--	0,10 B	0,15 A	--	0,68 NS	0,69 NS	--	0,39 NS	0,43 NS	--	0,10 NS	0,12 NS	--

* Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

O alto nível de P em solução favoreceu o acúmulo de maiores quantidades de Ca na parte aérea dos genótipos, efeito esse que não foi acompanhado pelas raízes, já que não houve efeito de níveis de P sobre o conteúdo de Ca nesse compartimento (Tabelas 6 e 7).

O conteúdo de Mg na parte aérea dos híbridos crescidos sob baixo nível de P na solução nutritiva, não variou (Tabela 6). Observou-se, também, que o alto nível de P na solução favoreceu maior acumulação de Mg em todos os genótipos, o que pode ser devido à maior produção de matéria seca da parte aérea ocorrida nessa condição. De modo semelhante ao que foi verificado para o Ca acumulado na raiz, o conteúdo de Mg não sofreu influência do nível de P em solução.

Com relação ao P total na planta, em geral, os genótipos crescidos em alto nível de P apresentaram quantidades significativamente maiores, do que os materiais que cresceram em solução com baixo nível do nutriente (Tabela 8). Apesar das diferenças observadas no conteúdo de P na parte aérea, as quantidades acumuladas de P total não diferiram entre os híbridos cultivados em solução de crescimento com baixo nível de P.

Em ambos os níveis de P em solução, a linhagem L3 apresentou quantidades superiores de P total acumulado, em relação às demais. Pode-se observar que as quantidades de P total acumuladas por essa linhagem foram superiores às dos híbridos, em condições de baixo nível de P, e igualaram-se às dos híbridos crescidos sob alto nível do nutriente na solução. Pelo resultados observa-se a alta capacidade dessa linhagem na absorção do nutriente, independentemente do nível de P no meio.

TABELA 8. Quantidades de P total acumuladas por genótipos de milho, em função de níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P em solução nutritiva.

Genótipo	P total acumulado (mg planta^{-1})	
	Baixo P	Alto P
Híbrido		
H1 (E)	0,46 a B	0,95 a A
H2 (E)	0,45 a B	0,97 a A
H3 (E)	0,35 a B	0,77 b A
H4 (I)	0,35 a B	0,90 a A
H5 (I)	0,46 a B	0,70 b A
Linhagem		
L1 (I)	0,41 b B	0,59 b A
L2 (E)	0,34 b B	0,66 b A
L3 (E)	0,51 a B	0,97 a A

⁽¹⁾Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente.

3.3 Índices de eficiência nutricional

Com base na capacidade de absorção, translocação e de acúmulo de nutrientes, e na conversão de nutrientes em matéria seca, as plantas podem ser agrupadas em eficientes e ineficientes. A possibilidade de caracterização de materiais em termos de índices de eficiência nutricional obtidos em condições de laboratório ou de casa de vegetação poderia promover ganhos consideráveis de tempo em programas de melhoramento.

De acordo com o Índice de eficiência de absorção de P, estimado com base na quantidade de P absorvido em relação à produção de matéria seca da raiz, os híbridos não diferiram, significativamente, entre si, sob condições de baixo nível de P na solução nutritiva (Tabela 9).

TABELA 9. Índice de eficiência de absorção de P (P total absorvido por unidade de massa seca da raiz) de genótipos de milho, em função de níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P em solução nutritiva.

Genótipo	Eficiência de absorção de P (mg g^{-1})	
	Baixo P	Alto P
Híbrido		
H1 (E)	2,51 a B	6,08 b A
H2 (E)	2,83 a B	5,29 c A
H3 (E)	2,22 a B	4,32 d A
H4 (I)	2,44 a B	6,65 a A
H5 (I)	2,62 a B	5,01 c A
Linhagem		
L1 (I)	6,73 a A	7,69 a A
L2 (E)	3,81 b B	8,14 a A
L3 (E)	3,22 b B	4,79 b A

⁽¹⁾Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente.

Dentre as linhagens, a L1 apresentou os maiores índices de eficiência de absorção, sob condições de baixo nível de P. Apesar da pouca massa seca de raiz apresentada por essa linhagem, que pode ter favorecido o valor final do índice, as quantidades de P total foram significativamente iguais a L2, o que indica a eficiência da linhagem L1 na absorção de P.

As plantas cultivadas com alto nível de P apresentaram maiores índices de absorção de P, em relação àquelas com baixo nível de P na solução, sugerindo que, em condições de suficiência do nutriente, esse índice pode não servir como indicativo de eficiência de absorção.

Pelos resultados verifica-se que, muito embora as linhagens tenham apresentado um desenvolvimento radicular limitado, esses materiais absorvem quantidades de P equivalentes às dos híbridos. Esse fato não parece ser muito vantajoso para plantas com características de eficiência para P, já que estas

deveriam ser capazes de utilizar adequadamente o nutriente absorvido e converter em matéria seca e/ou grãos, especialmente em baixo nível de P. Por outro lado, essa alta capacidade de absorção apresentada pelas linhagens pode ser útil em programas de melhoramento de plantas, se esse caráter for transmitido para os híbridos.

A eficiência de absorção é baseada em características da raiz e relacionada às características de absorção ou taxas de absorção de nutrientes por unidade de comprimento ou de massa de raiz (Baligar & Fageria, 1999). Segundo Föhse et al. (1988), a eficiência de absorção de P das plantas pode ser caracterizada pela concentração de P na parte aérea, quando as plantas são cultivadas sob condições limitantes do nutriente. Os autores consideram ainda que as estratégias que as plantas desenvolvem para conseguir alta eficiência de absorção variam entre espécies.

O índice de eficiência de incorporação, que relaciona a produção de massa seca da parte aérea com a quantidade de P acumulado na parte aérea, variou somente para os híbridos, verificando-se a superioridade do híbrido H5 sobre aos demais (Tabela 10). Os híbridos cultivados em baixo nível de P na solução nutritiva apresentaram, significativamente, maior eficiência de incorporação do que aqueles com alto nível de P no meio.

Comportamento semelhante foi observado entre as linhagens, observando-se que os materiais crescidos em baixo nível de P apresentaram maior eficiência de incorporação de P (Tabela 10). Em condições de baixo nível de P em solução, as linhagens L2 e L3 apresentaram maior eficiência de incorporação de P. Como esse índice leva em consideração apenas a parte aérea das plantas, pelos resultados obtidos pode-se fazer interpretações duvidosas quanto à eficiência nutricional da planta. Aspectos como translocação e redistribuição de P nas plantas, que se processam via floema, dos pontos de

reserva para partes apicais de crescimento (aérea e radicular), podem influenciar a magnitude e a efetividade desse índice.

TABELA 10. Índice de eficiência de incorporação de P (produção de massa seca da parte aérea por unidade P acumulado na parte aérea) de genótipos de milho, em função de níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P em solução nutritiva.

Genótipo	Eficiência de incorporação (g mg^{-1})		
	Baixo P	Alto P	Média
	Híbrido		
H1 (E)	0,63 ns	0,37 ns	0,50 c
H2 (E)	0,67 ns	0,45 ns	0,56 b
H3 (E)	0,68 ns	0,49 ns	0,58 b
H4 (I)	0,72 ns	0,43 ns	0,57 b
H5 (I)	0,75 ns	0,56 ns	0,65 a
Média	0,68 A	0,46 B	--
	Linhagem		
L1 (I)	0,43 b A	0,37 a B	0,40 ns
L2 (E)	0,51 a A	0,35 a B	0,43 ns
L3 (E)	0,49 a A	0,30 b B	0,39 ns
Média	0,47 NS	0,34 NS	--

Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

As estimativas dos índices de eficiência de utilização de P dos genótipos em função de níveis de P são apresentadas na tabela 11. O índice de eficiência de utilização (EU_1), que relaciona a massa seca da parte aérea com o P total absorvido, apresentou efeito para a interação híbrido x nível de P. Sob baixo nível de P na solução nutritiva, os híbridos não diferiram na eficiência de utilização de P. Em geral, as estimativas obtidas pelos híbridos em condições de baixo P foram superiores àquelas apresentadas por esses genótipos crescidos em

alto P. Entre as linhagens, somente se observou efeito para níveis de P, independente do material genético. As linhagens crescidas com baixo nível de P em solução apresentaram, em média, maior eficiência de utilização.

Com relação à eficiência de utilização de P (EU_2), obtida pelo índice que considera a massa seca total por unidade P absorvido, verificou-se que os híbridos H3 e H5 foram superiores aos demais, independente do nível de P em solução (Tabela 11). De modo semelhante ao índice anterior, a estimativa média obtida em condições de baixo P foi maior do que em alto P em solução. No entanto, a diferença verificada entre os valores obtidos nesses tratamentos foi de maior magnitude, do que o índice anterior que considera a massa seca da parte aérea. Com isso observa-se que esse índice de eficiência de utilização expressou melhor a conversão das quantidades de P absorvidas para matéria seca, ou seja, quando o índice é calculado com base na matéria seca total, ao invés da matéria seca da parte aérea, há melhor distinção da eficiência de genótipos cultivados em condições de estresse do nutriente. Para esse mesmo índice, em condições de baixo P, as linhagens L2 e L3 apresentaram estimativas significativamente iguais, porém superiores a L1.

Como observado para o índice de eficiência de incorporação, esses dois índices de utilização não conseguiram discriminar efetivamente os híbridos quanto à eficiência para P, em comparação com os estudos de caracterização realizados em condições de campo. Para Siddiqi & Glass (1981) os índices que relacionam massa seca com a quantidade de P absorvido, apesar de representarem expressões úteis e convenientes, simplificam e limitam seu uso, já que para um sistema dinâmico como o solo-planta, o crescimento deve estar conceitualmente implícito em considerações sobre eficiência de utilização.

TABELA 11. Índices de eficiência de utilização de P de genótipos de milho, em função de níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P em solução nutritiva.

Genótipo	Índices de eficiência de utilização de P*								
	EU ₁ (g mg ⁻¹)			EU ₂ (g mg ⁻¹)			EU ₃ (g ² mg ⁻¹)		
	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média
Híbrido									
H1 (E)	0,49 a A	0,31 c B	0,40 ns	0,90 ns	0,48 ns	0,69 b	0,37 a A	0,22 b B	0,29 ns
H2 (E)	0,47 a A	0,38 b B	0,42 ns	0,83 ns	0,57 ns	0,70 b	0,31 b A	0,32 a A	0,32 ns
H3 (E)	0,48 a A	0,40 a B	0,44 ns	0,93 ns	0,64 ns	0,78 a	0,31 b A	0,31 a A	0,31 ns
H4 (I)	0,47 a A	0,37 b B	0,42 ns	0,89 ns	0,52 ns	0,70 b	0,28 b A	0,24 b A	0,26 ns
H5 (I)	0,53 a A	0,45 a B	0,49 ns	0,91 ns	0,66 ns	0,78 a	0,39 a A	0,30 a B	0,34 ns
Média	0,49 NS	0,38 NS	--	0,89 A	0,57 B	--	0,33 NS	0,28 NS	--
Linhagem									
L1 (I)	0,33 ns	0,28 ns	0,30 ns	0,48 b A	0,41 b A	0,44 ns	0,10 ns	0,10 ns	0,10 b
L2 (E)	0,37 ns	0,28 ns	0,33 ns	0,68 a A	0,49 a B	0,58 ns	0,17 ns	0,16 ns	0,16 a
L3 (E)	0,37 ns	0,25 ns	0,31 ns	0,64 a A	0,37 b B	0,50 ns	0,21 ns	0,13 ns	0,17 a
Média	0,35 A	0,27 B	--	0,60 NS	0,42 NS	--	0,15 NS	0,13 NS	--

*Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-

Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

EU₁ = massa seca da parte aérea por unidade de P total absorvido;

EU₂ = massa seca total por unidade de P total absorvido;

EU₃ = massa seca total ao quadrado por unidade de P total absorvido.

Considerando que não foram verificadas diferenças nas quantidades totais de P acumulado pelos híbridos sob baixo nível de P, a melhor utilização de P em processos metabólicos nos tecido vegetais pode ser um importante fator para o desenvolvimento de determinados genótipos. Esse aspecto foi mencionado por Machado (2000) em estudos sobre a avaliação de variedades de milho, quanto à eficiência de uso de P. O índice de eficiência de utilização de P (EU_3), proposto por Siddiqi & Glass (1981), que relaciona a massa seca total ao quadrado por unidade de P absorvido (Tabela 11), apresentou algumas variações em relação aos demais índices de utilização. Com baixo nível de P na solução, os híbridos H5 e H1 destacaram-se dos demais por apresentarem os maiores valores de eficiência de utilização. Em um patamar inferior encontraram-se os híbridos H2, H3 e H4 com menor eficiência, porém iguais entre si. Nessa condição, as estimativas obtidas pelas linhagens L2 e L3 foram iguais entre si, porém superiores a L1. Apesar da dificuldade inerente de comparação entre as categorias de genótipos, pode-se observar que as linhagens apresentaram índices muito menores do que os híbridos.

Para os híbridos H2, H3, H4 não foram observadas diferenças significativas entre os índice nos tratamentos com diferentes níveis de P na solução, sugerindo um possível efeito genético para esses materiais. Para os demais genótipos, os índices obtidos nos tratamentos com baixo nível de P foram superiores aos obtidos com alto P.

Machado et al. (1999), avaliando a existência de diferenças entre variedades de milho locais e melhoradas quanto a eficiência para P, verificaram que o comportamento produtivo de diferentes genótipos, ao nível de campo, foi compatível com os resultados de eficiência de utilização, do índice proposto por Siddiqi & Glass (1981), obtidos em ensaio de casa de vegetação.

Por outro lado, Gerloff & Gabelman (1983) consideram que na avaliação de alguns aspectos que envolvem a capacidade do sistema radicular em adquirir

nutrientes de ambientes com baixa disponibilidade, todos os tipos de cultivo em solução nutritiva com agitação e aeração contínua, trazendo os nutrientes para a superfície de absorção das raízes, podem se insatisfatórios.

Um aspecto importante em estudos de eficiência nutricional envolvendo índices é que o ordenamento na eficiência de P entre genótipos, feito em plantas com uma mesma idade, pode ser alterado por fatores tais como concentração de P na planta, idade fisiológica e ontogenia (Blair, 1993).

3.4 Atributos morfológicos da raiz

3.4.1 Volume total, área total, comprimento total e diâmetro médio de raiz

O volume total de raiz não diferiu entre os híbridos e níveis de P. No entanto, considerando-se os dados médios obtidos para os híbridos, observa-se que, em termos de tendência, os materiais considerados eficientes apresentaram valores de volume médio de raiz sempre maiores que os ineficientes (Tabela 12). Entre as linhagens, também foi constatada essa mesma tendência, verificando-se que a linhagem L3 apresentou maior volume total de raiz do que as demais.

A área total de raiz somente foi influenciada pelo material genético (híbridos e linhagens), observando-se que os híbridos H1, H2, H3 e H4 não diferiram significativamente entre si, porém foram superiores ao H5 (Tabela 12). Entre as linhagens, a L3 destacou-se por apresentar maior área total de raiz, vindo em seguida a L2, que por sua vez foi superior a L1.

Com relação ao comprimento total de raiz, os híbridos H4, H1, H2 e H3 foram iguais entre si, porém superiores ao H5 (Tabela 12). Dentre as linhagens, a L3 destacou-se por apresentar bom desenvolvimento do sistema radicular.

TABELA 12. Volume total, área total, comprimento total e diâmetro médio de raízes de genótipos de milho, em função de níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P em solução nutritiva.

Genótipo	Características morfológicas de raiz*											
	Volume total (cm^3)			Área total (cm^2)			Comprimento total (m)			Diâmetro médio (mm)		
	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média
Híbrido												
H1 (E)	2,83 ns	2,66 ns	2,75 ns	50,22 ns	45,98 ns	48,10 a	8,62 ns	7,90 ns	8,26 a	0,58 ns	0,58 ns	0,58 b
H2 (E)	2,66 ns	2,66 ns	2,66 ns	44,03 ns	46,51 ns	45,27 a	8,23 ns	7,99 ns	8,11 a	0,53 ns	0,58 ns	0,55 b
H3 (E)	2,58 ns	2,83 ns	2,71 ns	43,78 ns	44,00 ns	43,89 a	7,47 ns	7,37 ns	7,42 a	0,59 ns	0,59 ns	0,59 b
H4 (I)	2,50 ns	2,25 ns	2,37 ns	45,67 ns	40,19 ns	42,93 a	9,51 ns	7,95 ns	8,73 a	0,48 ns	0,50 ns	0,49 c
H5 (I)	2,75 ns	2,33 ns	2,54 ns	37,03 ns	31,66 ns	34,35 b	5,81 ns	4,76 ns	5,29 b	0,64 ns	0,66 ns	0,65 a
Média	2,66 NS	2,55 NS	--	44,15 NS	41,67 NS	--	7,93 NS	7,19 NS	--	0,56 NS	0,58 NS	--
Linhagem												
L1 (I)	1,08 b A	1,08 c A	1,08 ns	14,80 ns	14,73 ns	14,76 c	1,97 ns	1,92 ns	1,94 c	0,75 ns	0,76 ns	0,75 a
L2 (E)	1,16 b B	1,66 b A	1,41 ns	20,31 ns	28,91 ns	24,61 b	3,59 ns	4,37 ns	3,98 b	0,57 ns	0,66 ns	0,61 b
L3 (E)	2,41 a A	2,16 a A	2,29 ns	36,08 ns	35,33 ns	35,70 a	6,68 ns	6,41 ns	6,55 a	0,54 ns	0,54 ns	0,54 c
Média	1,55	1,63	--	23,73 NS	26,33 NS	--	4,08 NS	4,23 NS	--	0,62 NS	0,65 NS	--

*Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

Apesar de a linhagem L2 ter sido superior a L1, ambas apresentaram forte tendência a um sistema radicular mais restrito que representa uma característica pouco desejável para o cultivo desses materiais, em condições de estresse de P. Quando os híbridos foram crescidos em condições de baixo nível de P verificou-se, em média, maior comprimento total de raiz, em relação ao alto nível do nutriente na solução nutritiva.

Diferentes dos resultados obtidos neste trabalho, Alves et al. (1999) encontraram diferenças no comprimento de raiz de híbridos de milho, entre tratamentos com ausência e presença de P, em solução nutritiva. Nesse caso, a omissão de P realizada para induzir o estresse nas plantas, pode ter favorecido a diferenciação na partição dos fotoassimilados, ocasionando maior crescimento no tratamento com ausência de P.

Uma correlação direta deveria existir entre o comprimento radicular e a absorção, no entanto, essa correlação não tem sido observada para todos os nutrientes (Rosolem, 1995). Contudo, tem sido demonstrado que plantas com o desenvolvimento de raízes mais grossas apresentam maior I_{max} , já que a superfície de absorção das células do cortex seria maior, nessa situação (Barber, 1984). Segundo Barber & Silberbush (1984) um sistema radicular curto e grosso seria ideal para absorção de nutrientes muito móveis no solo, como é o caso do N, ao passo que para a absorção de P, o desenvolvimento de raízes mais finas e compridas seria mais eficiente.

As características gerais dos genótipos estudados, apresentadas na Tabela 12, sugere que os híbridos H1, H2, H3 e H4 e a linhagem L3 apresentaram um comportamento uniforme para essas variáveis, indicando um sistema radicular bem desenvolvido, o que pode favorecer na absorção de P e outros nutrientes. Por esses resultados justifica-se claramente o desempenho dos dois primeiros híbridos, pela suas performances apresentadas nas demais variáveis. No entanto, para o H4 essa afirmativa parece não ser verdadeira, já

que para a maioria das variáveis até então avaliadas, esse material apresentou fraco desempenho, em termos de eficiência nutricional. Tendo em vista esses resultados, observa-se que, apesar de ter um sistema radicular aparentemente bem desenvolvido, o híbrido simples H4 possui baixa eficiência de absorção e de utilização de P.

A partir da razão entre os dados médios de área total e comprimento total de raiz, obteve-se uma estimativa do diâmetro médio das raízes. Observaram-se diferenças significativas entre os genótipos e níveis de P.

Em termos absolutos, com exceção do híbrido H4, todos os genótipos caracterizados como eficientes para P apresentaram menores diâmetros médios de raiz (Tabela 12). Essa característica tem sido citada em outros trabalhos. Rosolem et al. (1994) observaram que um genótipo de milho com alta eficiência na aquisição e utilização de nutrientes do solo apresentou raízes mais finas. Schenk & Barber (1979b) sugerem que a formação de raízes mais finas e longas seria um mecanismo utilizado pelas plantas para aumentar a superfície radicular.

Quando os genótipos foram crescidos em solução nutritiva com baixo nível de P, observou-se que as raízes apresentaram-se, em média, mais finas do que em solução com alto nível de P, tanto para os híbridos, como para as linhagens. Conforme esses resultados verifica-se que houve uma alteração no desenvolvimento das raízes, favorecendo a formação de um maior número de raízes finas.

Nielsen & Barber (1978) constataram que juntamente com a melhoria nas características cinéticas de absorção, sistemas radiculares mais finos possuem geometria mais favorável à absorção de nutrientes pouco móveis no solo, como é o caso do P. Clarkson & Hanson (1980) consideram que de maneira geral um sistema radicular com bastantes ramificações e com raízes finas seria mais efetivo na absorção de nutrientes.

3.4.2 Medidas de raízes seminais, nodais e laterais

O número total de raízes seminais e nodais das plantas de milho foi influenciado pela interação genótipo x níveis de P. Em condições de baixo nível de P, os híbridos H5, H1, H3 e H4 foram iguais entre si, porém superiores ao H2 (Tabela 13). Os híbridos não diferiram significativamente em número de raízes nodais e seminais quando foram cultivados em alto P. Entre as linhagens, não foram constatadas diferenças entre níveis de P e material genético para essa variável.

O sistema radicular seminal primário, apesar de ser considerado por alguns autores como temporário, na cultura do milho há relatos de que permanece ativo na absorção de nutrientes por um longo período (Fusseder, 1987). Segundo Kozinka et al. (1985), citados por Rosolem (1995), o número de raízes seminais é determinado geneticamente, mas pode variar em função de condições externas e internas, como massa inicial da semente e temperatura.

O comprimento de raiz seminal variou entre os genótipos e níveis de P, observando-se que os híbridos H1, H2, H3 e H4 não diferiram entre si, porém foram superiores ao H5 (Tabela 13). Entre as linhagens, a L3 apresentou maior comprimento de raiz seminal, enquanto a L1 teve raízes seminais pouco desenvolvidas.

Independentemente do híbrido avaliado, sob condições de estresse de P, houve maior crescimento de raiz seminal, em relação ao tratamento com alto nível de P em solução (Tabela 13). Por meio desses resultados observa-se que os híbridos possuem potencial para promover maior desenvolvimento radicular, na busca do nutriente em profundidade e que essa característica se manifesta em alguns materiais, quando a planta se encontra em condições de insuficiência nutricional de P.

TABELA 13. Número total de raízes nodais e seminal, comprimento de raiz seminal, número médio de raiz lateral e comprimento médio de raiz lateral de genótipos de milho, em função de níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P em solução nutritiva.

Genótipo	Características morfológicas de raiz*											
	No. total raiz nodal e seminal			Comprimento raiz seminal (cm)			No. raiz lateral			Comprimento raiz lateral (cm)		
	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média
Híbrido												
H1 (E)	10,7 a A	9,7 a A	10,2 ns	32,7 ns	32,9 ns	32,8 A	59,2 a A	34,6 b B	46,9 ns	1,3 ns	1,4 ns	1,3 ns
H2 (E)	8,3 b B	10,3 a A	9,3 ns	36,6 ns	30,0 ns	33,3 A	33,0 b A	27,6 b A	30,4 ns	1,8 ns	2,1 ns	1,9 ns
H3 (E)	10,3 a A	10,3 a A	10,3 ns	34,9 ns	23,2 ns	32,4 A	36,3 b A	42,2 a A	39,3 ns	1,6 ns	1,2 ns	1,4 ns
H4 (I)	9,7 a A	8,6 a A	9,2 ns	34,6 ns	25,2 ns	29,2 A	43,2 b A	51,2 a A	47,2 ns	1,5 ns	1,3 ns	1,4 ns
H5 (I)	10,7 a A	9,3 a A	10,0 ns	28,0 ns	25,2 ns	25,6 B	38,4 b A	41,0 a A	39,7 ns	1,2 ns	1,1 ns	1,1 ns
Média	9,9 NS	9,6 NS	--	33,4 A	28,3 B	--	42,0 NS	39,4 NS	--	1,5 NS	1,4 NS	--
Linhagem												
L1 (I)	9,3 ns	9,7 ns	9,5 ns	17,4 ns	17,6 ns	17,5 c	17,8 ns	19,3 ns	18,5 b	0,7 b A	0,7 b A	0,7 ns
L2 (E)	10,0 ns	9,3 ns	9,7 ns	25,8 ns	29,7 ns	27,7 b	27,9 ns	14,3ns	21,1 b	1,1 a B	2,2 a A	1,7 ns
L3 (E)	11,0 ns	10,0 ns	10,5 ns	31,5 ns	32,4 ns	31,9 a	55,7 ns	50,6 ns	53,1 a	1,2 a A	1,0 b A	1,1 ns
Média	10,1 NS	9,7 NS	--	24,9 NS	26,5 NS	--	33,8 NS	28,0 NS	--	1,0 NS	1,3 NS	--

*Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

Com relação ao número de raízes laterais, verificou-se que o comportamento dos híbridos foi influenciado pelo nível de P na solução de crescimento. Em condições de baixo nível de P, o híbrido H1 apresentou maior número de raízes laterais, dentre os materiais estudados (Tabela 13). Considerando-se os tratamentos com níveis de P, observou-se que apenas o híbrido H1, sob baixo nível de P, foi significativamente superior, em número de raízes laterais, do que quando foi cultivado com alto P em solução. Com isso verifica-se que sob condições de estresse de P, o aumento do número de raízes laterais não ocorre com todos os materiais avaliados. Independente do nível de P, a linhagem L3 apresentou maior número de raízes laterais, sendo superior às demais. De acordo com esses resultados pode-se observar a herdabilidade desse caráter, já que o híbrido simples H1 tem como material parental a linhagem L3.

O comprimento médio de raiz lateral, obtido aos 14 dias do transplante, não diferiu entre níveis de P e híbridos. No entanto, foi observada a influência dos níveis de P sobre as linhagens avaliadas (Tabela 13). Em condições de estresse de P, os maiores comprimentos médios de raízes laterais foram verificados para a linhagem L2 e L3. Apesar de ter havido diferenças entre os níveis de P para as diferentes linhagens, não se constatou alguma tendência clara para essa variável.

Em termos de eficiência nutricional, as características do sistema radicular como um todo devem ser analisadas na seleção de materiais, dependendo do nutriente de interesse, nos programas de melhoramento. Nesse sentido, seria altamente desejável para a cultura do milho, a obtenção de plantas com sistema radicular bem desenvolvido, longo, fino e com raízes bastante ramificadas, o que permitiria a exploração de um maior volume de solo, facilitando a absorção de P (Furlani et al., 1998).

3.4 Estrutura do sistema radicular

A estruturação do sistema radicular, ou seja, a disposição das partes constitutivas da raiz como um todo, foi avaliada pela contagem do número de interseções entre raízes seminais, nodais e laterais com planos lineares horizontais, dispostos a cada 2 cm, a partir da região do coleto das plantas.

O número total de interseções de raízes dá uma idéia da quantidade total de raízes, combinando o número e comprimento de raízes seminais, nodais e laterais (Schwarz & Geisler, 1991).

O número total de interseções de raiz nos diferentes genótipos de milho, crescidos em solução com níveis diferenciados de P, durante o período de duração do experimento, é apresentado na figura 3.

Isoladamente, observou-se um mesmo padrão comportamental entre os híbridos e as linhagens, independente do nível de P na solução. Somente a partir do 9º dia do transplântio começou a haver diferenciação no desenvolvimento radicular entre os híbridos (Figura 3A e 3B). Aos 14 dias do transplântio, a amplitude de variação para o número total de interseções de raiz obtido entre os híbridos crescidos em solução com baixo P (98), foi semelhante à amplitude observada pelos híbridos crescidos com alto P (96). No entanto, observou-se que todos os híbridos cultivados com baixo nível de P em solução apresentaram maior número de interseções de raiz do que quando foram cultivados em alto P.

Do mesmo modo que os híbridos, as linhagens passaram a apresentar maior diferenciação no número de interseções de raízes a partir do 9º dia após o transplântio, com exceção da linhagem L3 que se destacou a partir do 4º dia (Figura 3C e 3D). A amplitude de variação verificada para o número de interseções de raiz entre as linhagens crescidas com baixo P em solução (94), foi superior à amplitude das linhagens com alto P (78), aos 14 dias do transplântio.

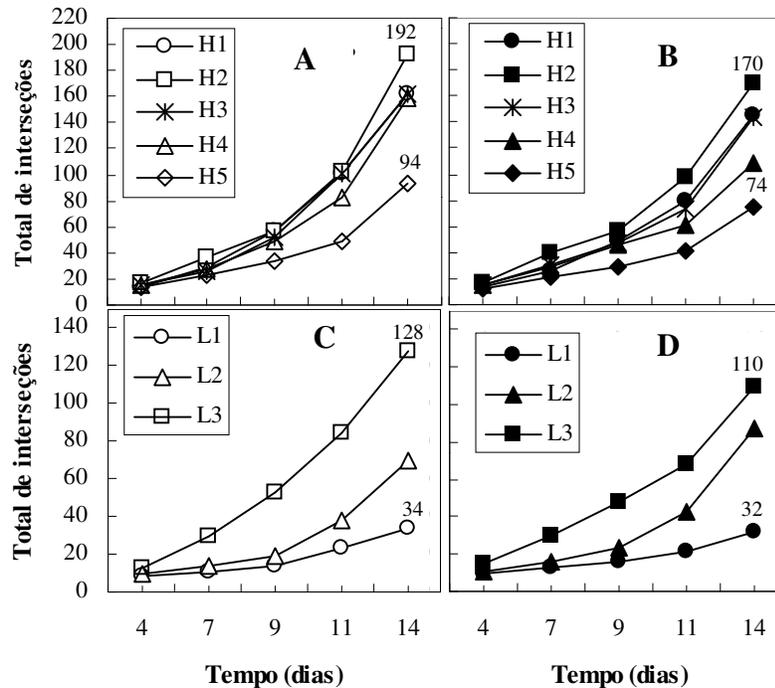


FIGURA 3. Número total de interseção de raízes seminais, nodais e laterais de genótipos de milho crescidos em solução nutritiva com níveis diferenciados de P, obtido durante o período de condução do experimento (A – híbrido com baixo P; B – híbrido com alto P; C – linhagem com baixo P; D – linhagem com alto P).

O perfil radicular verificado para os híbridos foi bastante diferenciado entre os materiais caracterizados como eficiente e ineficientes (Figuras 4). De maneira geral, os híbridos eficientes (H1, H2 e H3) diferiram dos ineficientes (H4 e H5) por apresentarem um grande número de raízes nos primeiros 20 cm de profundidade, independente do nível de P. Esse aspecto foi bastante acentuado nos híbridos H2 e H3. Além disso, todos os materiais eficientes apresentaram um maior comprimento de raiz. Por esses resultados observa-se que os materiais eficientes possuem características genéticas de bom desenvolvimento radicular,

o que pode favorecer maior distribuição das raízes ao longo perfil e em consequência possibilitar maior absorção de nutrientes.

Além dessas características gerais, observou-se ainda um padrão comportamental diferenciado entre os híbridos, em função do estresse de P no meio. Dentre os materiais eficientes, o híbrido H1 apresentou o maior de número de interseções de raiz até os 12 cm iniciais, como resposta ao estresse de P (Figura 4). A partir desse comprimento verificou-se pouco acréscimo no número de raízes em resposta ao baixo nível de P na solução. Em geral, o híbrido H2 apresentou o melhor perfil radicular dentre os materiais avaliados, já que naturalmente mostrou grande formação de raízes nos primeiros 20 cm, sem contudo apresentar resposta ao estresse de P nesse comprimento (Figura 4). Porém, observou-se um grande número de interseções de raízes a partir dessa profundidade, em resposta ao baixo nível de P em solução. O híbrido H3 apresentou um comportamento geral semelhante ao H2, porém mostrando maior intensidade de resposta próximo aos 5 cm de comprimento e menor intensidade no restante do perfil (Figura 4). Dentre os híbridos caracterizados como ineficientes, o H4 apresentou um perfil radicular melhor desenvolvido, além de expressar grande capacidade de resposta ao estresse de P (Figura 4). Essa pode ser a justificativa para o comportamento desse genótipo em apresentar bons resultados para algumas variáveis morfológicas, mencionadas anteriormente.

De todos os materiais avaliados, o híbrido H5 apresentou o perfil radicular mais restrito, muito embora possa ser percebida alguma capacidade de resposta em condições de baixo P (Figura 4).

O perfil radicular apresentado pelas linhagens também foi bastante diferenciado entre os materiais eficientes e ineficientes (Figura 5).

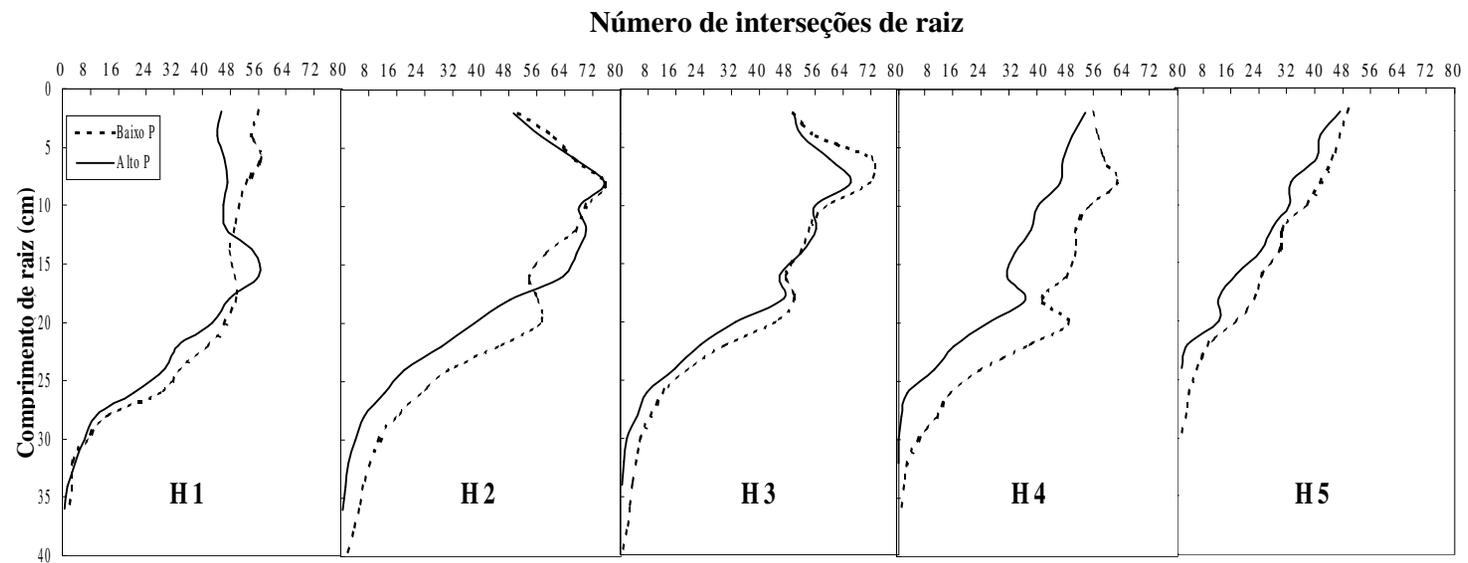


FIGURA 4. Perfil radicular de híbridos de milho obtidos a partir do número médio de interseção de raízes seminais, nodais e laterais, em solução nutritiva com níveis diferenciados de P, aos 14 dias do transplântio.

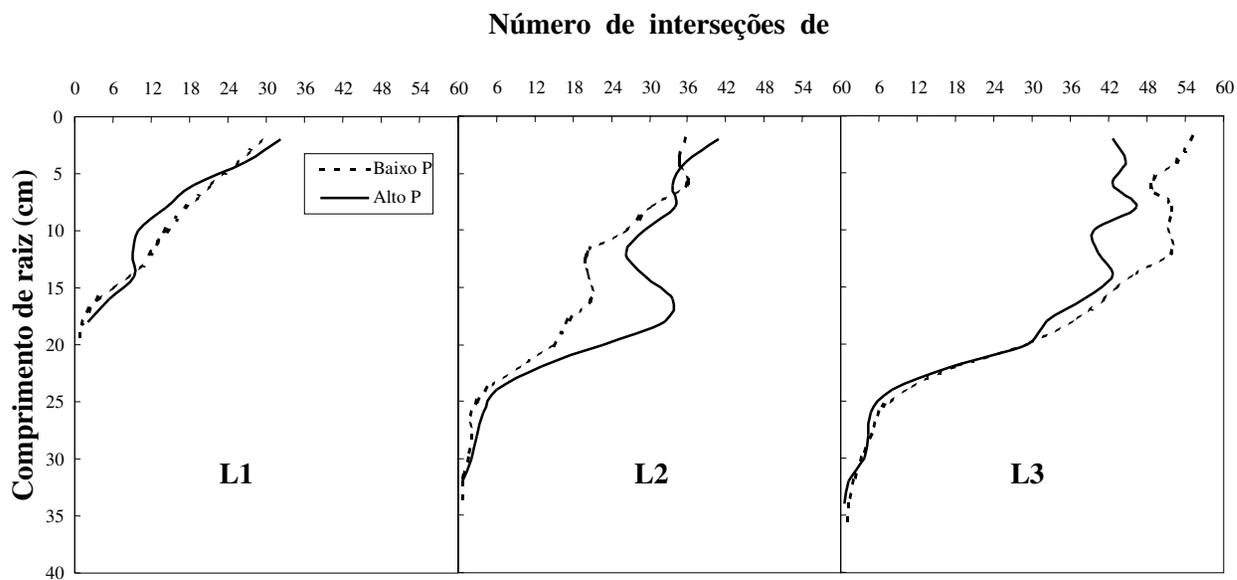


FIGURA 5. Perfil radicular de linhagens de milho obtidos a partir do número médio de interseção de raízes seminais, nodais e laterais, em solução nutritiva com níveis diferenciados de P, aos 14 dias do transplântio.

Do mesmo modo que os híbridos, as linhagens consideradas eficientes (L2 e L3) apresentaram bom desenvolvimento radicular nos primeiros 20 cm de profundidade, independente da condição de estresse de P. Também esses materiais possuem maior capacidade de explorar camadas mais profundas do solo, do que a linhagem L1, ineficiente. O padrão individual das linhagens eficientes não foi o mesmo. A linhagem L2, apesar de possuir bom desenvolvimento nos primeiros centímetros do perfil, não manifestou qualquer resposta ao estresse de P, em termos de número de interseções de raiz (Figura 5), o que levar a sugerir que o comportamento apresentado pode estar mais relacionado ao caráter genético do material. Dentre as linhagens, a L3 apresentou o melhor perfil radicular (Figura 5). Além do bom desenvolvimento radicular até 20 cm, também verificou-se aumento do número de interseções de raiz, em condições de insuficiência de P nessa profundidade. No entanto, observou-se que abaixo dessa profundidade não houve resposta ao estresse do nutriente. A linhagem ineficiente L1 apresentou o perfil radicular restritamente desenvolvido, indicando a dificuldade em adquirir nutrientes pouco móveis do solo, como é o caso do P (Figura 5).

Para obter maiores informações sobre o padrão de crescimento radicular, o perfil radicular dos genótipos foi subdividido em faixas de 10 cm de profundidade, nos diferentes níveis de P. Pelos resultados contidos nas figuras 6 e 7 verifica-se que os genótipos apresentaram padrões genético e de resposta ao estresse de P diferenciados.

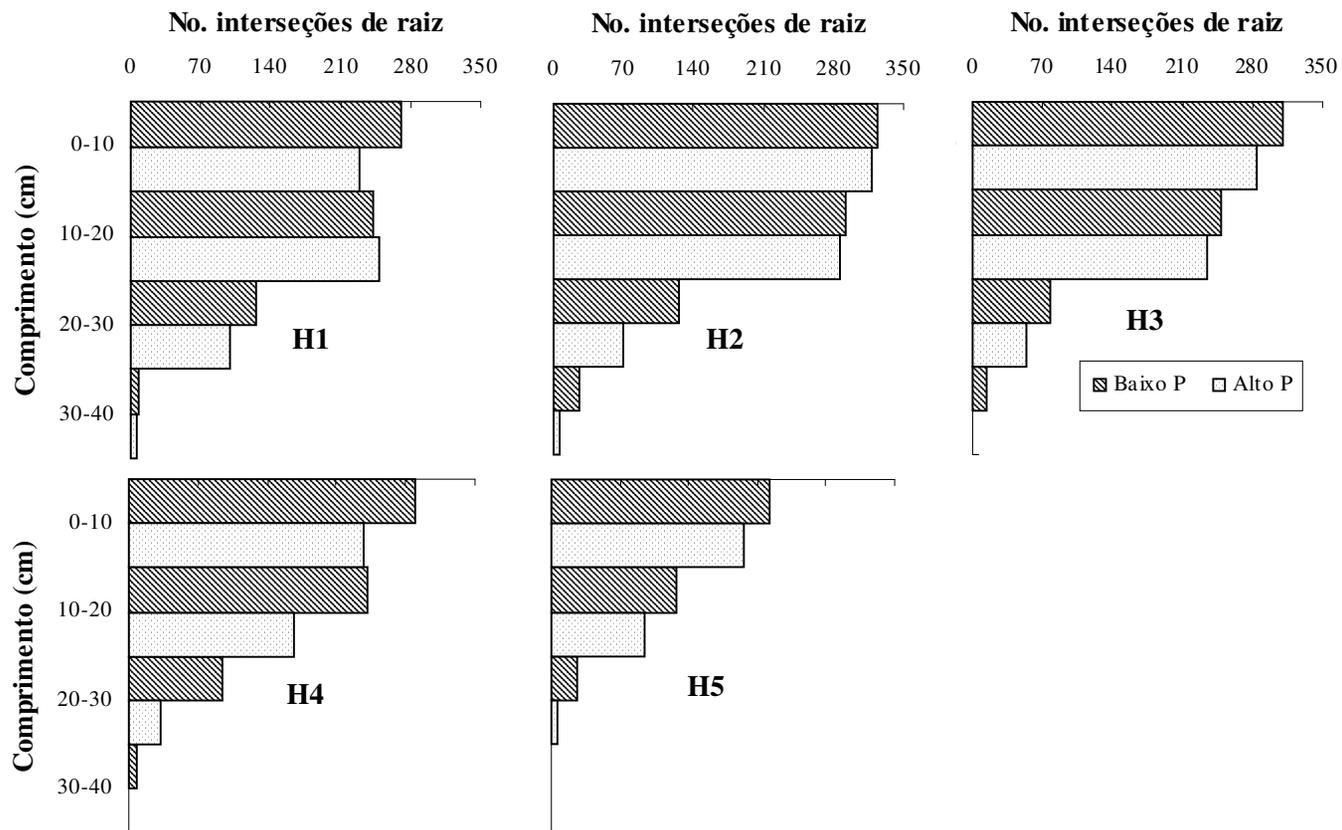


FIGURA 6. Número total de interseções de raízes seminais, nodais e laterais de híbridos de milho crescidos em solução nutritiva com níveis diferenciados de P, aos 14 dias do transplante.

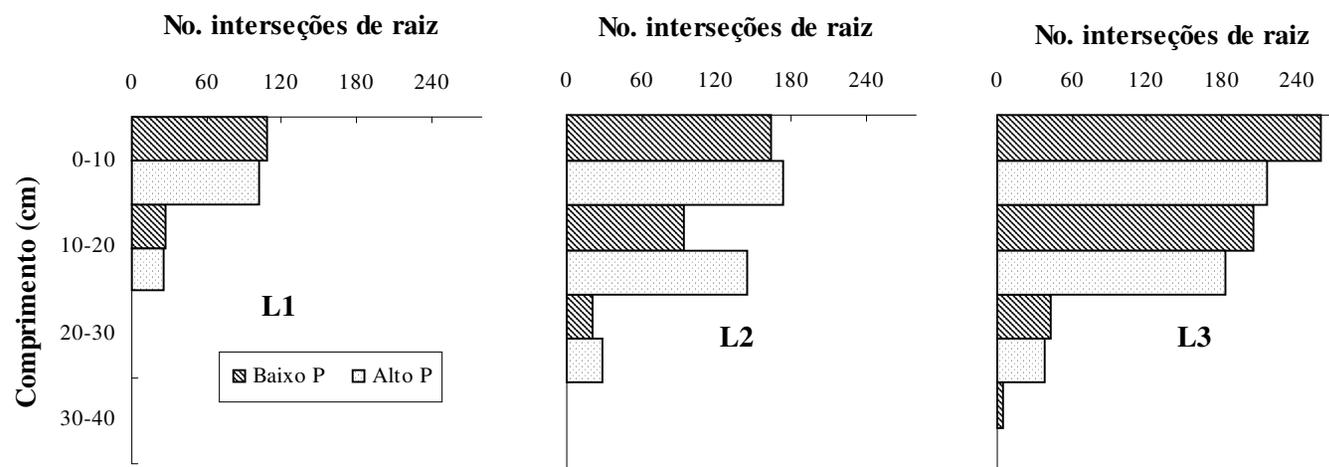


FIGURA 7. Número total de interseções de raízes seminais, nodais e laterais de linhagens de milho crescidos em solução nutritiva com níveis diferenciados de P, aos 14 dias do transplântio.

De maneira geral, observou-se que os híbridos promoveram aumento no número de interseções de raiz em resposta ao estresse de P no meio, quando comparados com os materiais crescidos em nível suficiente do nutriente (Figura 6). No entanto, a magnitude das respostas foi peculiar aos diferentes materiais. Para o híbrido H1, em condições de suficiência de P, observa-se que o crescimento radicular foi praticamente o mesmo nas duas primeiras camadas, constatando-se inclusive que na camada de 0-10 cm de profundidade houve menor número de raízes, do que na camada subsequente. No entanto, quando houve estresse do nutriente ocorreu uma inversão desse comportamento, verificando-se maior formação de raízes na primeira camada, indicando uma modificação na morfologia das raízes. Os híbridos H2 e H3 apresentaram sempre o maior número de interseções de raiz, quando as plantas foram submetidas ao estresse de P, em todas as faixas de profundidade. Porém, a intensidade de resposta do híbrido H3 foi maior nas duas primeiras camadas. Independente do nível de P na solução de crescimento, os híbridos H2 e H3 apresentaram grande número de raízes nas duas primeiras camadas, indicando que essa é uma característica genética dos materiais. Dentre os híbridos, o H4 apresentou a maior magnitude de resposta ao estresse de P, em termos de número de interseções de raiz.

Apesar de o híbrido H5 apresentar crescimento restrito de raiz, verificou-se que houve aumento no número de interseções de raiz em todas as camadas, como resposta ao nível insuficiente de P no meio.

As linhagens manifestaram grandes contrastes em termos de número de interseções de raiz, como resposta ao baixo nível de P na solução de crescimento, tomando-se como padrão de comparação as plantas crescidas com alto P (Figura 7). A linhagem L3 apresentou aumento do número de interseções de raiz nas camadas de 0-10 cm e 10-20 cm, quando as plantas foram submetidas ao estresse de P no meio. Nessa condição, não foi constatado

aumento na quantidade de raízes pela L3, nas camadas subseqüentes. Para a linhagem L2 verificou-se ligeira redução no número de interseções de raiz em todas as faixas de profundidade, em condições de insuficiência de P. Esse genótipo apresentou um crescimento radicular intermediário entre a linhagem L3 e L1. A linhagem L1, além de ter apresentado um sistema radicular pouco desenvolvido, não apresentou alteração no número de interseções de raiz quando as plantas foram submetidas ao estresse de P, em comparação com o tratamento com nível alto de P.

Para comparação do número de interseções de raízes total e nas faixas de profundidade, realizou-se a análise de variância para número de interseções de raiz, aos 14 dias do transplântio. Verificou-se que apenas o híbrido H5 diferiu significativamente dos demais, apresentando o menor número de interseções, independente do nível de P na solução de crescimento (Tabela 14).

Apesar de não ter havido diferença significativa entre os demais híbridos, percebe-se que, em termos de tendência, os híbridos H2, H1 e H3, caracterizados como eficientes em ensaios de campo, apresentaram valores totais de interseção de raiz muito maiores, do que aqueles considerados ineficientes.

Dentre as linhagens, a L3 destacou-se por apresentar maior número total de interseções de raiz, ao passo que a L1 apresentou os menores valores (Tabela 14). Independente da linhagem, não houve diferença entre os níveis de P em solução.

Quando os híbridos foram crescidos com baixo nível de P em solução, houve maior número total de interseções de raiz, em relação aos tratamentos com alto P, verificando-se com isso, que as plantas tenderam a promover maior desenvolvimento radicular nessa condição.

Os resultados do número total de interseções de raízes seminais, nodais e laterais apresentados pelas linhagens mostraram um mesmo comportamento em todas as faixas de comprimento, verificando-se que a linhagem L3, caracterizada

como eficiente para P em ensaios de campo, foi sempre superior às demais (Tabela 14). Em posição intermediária encontrou-se a linhagem L2, também considerada eficiente para P. A linhagem L1 foi a que apresentou os piores resultados em número de interseções de raiz.

TABELA 14. Número total de interseções de raízes seminais, nodais e laterais de genótipos de milho, em função de níveis baixo (2,3 μM) e alto (129 μM) de P na solução nutritiva.

Genótipo	Número total de interseções de raiz ⁽¹⁾		
	Baixo P	Alto P	Média
	Híbrido		
H1 (E)	646 ns	582 ns	614 a
H2 (E)	769 ns	679 ns	724 a
H3 (E)	649 ns	573 ns	611 a
H4 (I)	633 ns	436 ns	535 a
H5 (I)	375 ns	297 ns	335 b
Média	614 A	513 B	--
	Linhagem		
L1 (I)	135 ns	128 ns	131 c
L2 (E)	279 ns	347 ns	313 b
L3 (E)	512 ns	439 ns	475 a
Média	308 NS	304 NS	--

⁽¹⁾Médias seguidas da mesma letra na vertical não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

Fazendo-se uma análise por faixas de comprimento, nos primeiros 10 cm observa-se que os híbridos H2 e H3 apresentaram os maiores números de interseção de raiz, dentre os materiais avaliados (Tabela 15). Na faixa de 10-20 cm de profundidade apenas o híbrido H5 diferiu dos demais, apresentado valores significativamente inferiores em número de interseções de raiz. No entanto, os valores absolutos verificados para os híbridos caracterizados como eficientes H2, H1 e H3 apresentaram tendência de maior número de interseções de raiz, do

que os ineficientes H4 e H5. Na faixa de 20-40 cm, os híbridos H2 e H1 foram muito superiores aos demais, enquanto o H5 apresentou o menor valor de interseções de raiz. Por esses resultados verifica-se que o híbrido H2 destacou-se por apresentar grande quantidade de raízes em todas as faixas de comprimento avaliadas, sugerindo um sistema radicular bem desenvolvido ao longo do perfil, o que pode favorecer maior aquisição de P e outros nutrientes.

TABELA 15. Distribuição do número total de interseções de raiz em faixas de comprimento em genótipos de milho crescidos em solução nutritiva.

Genótipo	Número de interseções de raiz ⁽¹⁾		
	0-10 cm	10-20 cm	20-40 cm
	Híbrido		
H1 (E)	250 (41) b	245 (40) a	118 (19) a
H2 (E)	320 (44) a	289 (40) a	113 (16) a
H3 (E)	296 (48) a	241 (40) a	73 (12) b
H4 (I)	264 (50) b	203 (38) a	67 (12) b
H5 (I)	208 (62) b	111 (33) b	16 (05) c
	Linhagem		
L1 (I)	105 (81) c	26 (19) c	0 (0) c
L2 (E)	168 (56) b	119 (36) b	25 (08) b
L3 (E)	238 (50) a	193 (41) a	43 (09) a

⁽¹⁾Médias seguidas da mesma letra na vertical não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente.

Além da importância da quantidade de raízes produzidas pelos diferentes genótipos, verifica-se que a distribuição destas ao longo do perfil representa um ponto crucial na manifestação da eficiência para P. A proporção de raízes encontradas nas duas primeiras faixas de comprimento foi diferenciada entre os híbridos eficientes e ineficientes (Tabela 15). Em termos médios, a porcentagem de ocorrência de raízes dos híbridos eficientes foi de 44%, 40% e 15%

respectivamente, para as faixas de 0-10 cm, 10-20 cm e 20-40 cm, enquanto os materiais ineficientes apresentaram valores médios de 56%, 35% e 8%, respectivamente para as mesmas faixas. Com esses resultados constata-se que para os materiais eficientes houve uma distribuição equilibrada de raízes nas duas primeiras faixas de comprimento, além de haver razoável proporção na camada mais profunda. Por sua vez, os materiais ineficientes tenderam a acumular maior quantidade de raízes na camada superficial (0-10 cm) e em menor proporção nas camadas inferiores.

Pela avaliação da morfologia do sistema radicular, que envolve a utilização do número de interseções de raízes seminais, nodais e laterais, sugere-se que a eficiência para P, pode ser condicionado pelo padrão genético de morfologia do sistema radicular, manifestado pelos genótipos. No entanto, a condição de estresse de P pode exacerbar a expressão desse caráter, pelo aumento na formação de raízes no perfil radicular.

3.5 Relação entre as variáveis

Considerando-se a efetiva discriminação apresentada pela variável número de interseções de raiz, quanto à eficiência para P, e para identificar possíveis relações existentes com as diversas variáveis analisadas, os dados foram submetidos à análise de correlação linear e os resultados são apresentados na tabela 16.

Pela análise de correlação verifica-se que o número de interseções de raízes seminais, nodais e laterais foi altamente relacionado com algumas características apresentadas pelos diferentes genótipos. No entanto, essa relação apresentou comportamento variado em função do nível de P na solução de crescimento.

Independentemente do nível de P na solução nutritiva, o número de interseções de raiz foi altamente correlacionado com o comprimento de raiz seminal, massa seca da raiz, volume total de raiz, área total de raiz, comprimento total de raiz e diâmetro médio de raiz, podendo-se observar que essas relações não foram influenciadas pelo estado nutricional das plantas em relação ao P.

TABELA 16. Coeficientes de correlação entre o número de interseções de raiz e as diferentes variáveis obtidas de genótipos de milho crescidos em solução nutritiva com níveis baixo e alto de P.

Variáveis	Número de interseções de raiz		
	Baixo P	Alto P	Geral
Número raiz nodal e seminal	- 0,068 ns	0,394 ns	0,147 ns
Comprimento raiz seminal	0,968 **	0,800 *	0,902 **
Número raiz lateral	0,572 ns	0,298 ns	0,460 ns
Comprimento raiz lateral	0,912 **	0,496 ns	0,599 *
Massa seca da parte aérea	0,489 ns	0,746 *	0,340 ns
Massa seca de raiz	0,754 *	0,902 **	0,806 **
Massa seca total	0,645 ns	0,831 *	0,543 *
Relação raiz/parte aérea	0,637 ns	0,113 ns	0,428 ns
Volume total de raiz	0,822 *	0,882 **	0,839 **
Área total de raiz	0,924 **	0,961 **	0,929 **
Comprimento total de raiz	0,939 **	0,918 **	0,928 **
Diâmetro médio raiz	- 0,754 *	- 0,723 *	- 0,744 **
N absorvido na parte aérea	0,631 ns	0,845 **	0,510 *
P absorvido na parte aérea	0,036 ns	0,813 *	0,085 ns
N absorvido na raiz	0,616 ns	0,853 **	0,692 **
P absorvido na raiz	- 0,014 ns	0,277 ns	- 0,040 ns
P total absorvido	0,094 ns	0,797 *	0,084 ns
Eficiência de absorção de P	- 0,739 *	- 0,395 ns	- 0,528 *
Eficiência de incorporação	0,617 ns	0,126 ns	0,422 ns
Eficiência de utilização (EU ₁)	0,654 ns	0,244 ns	0,475 ns
Eficiência de utilização (EU ₂)	0,723 *	0,313 ns	0,519 *
Eficiência de utilização (EU ₃)	0,673 ns	0,639 ns	0,671 **

** , * e ns, significativo a 1%, 5% e não significativo, respectivamente (Teste t).

(EU₁) – massa seca da parte aérea por unidade de P total absorvido.

(EU₂) – massa seca total por unidade de P total absorvido.

(EU₃) – massa seca total ao quadrado por unidade de P total absorvido.

Dentre as variáveis mencionadas, apenas o diâmetro médio de raiz apresentou correlação inversa, do que se pode concluir que a planta compensa o aumento no número de interseções de raiz, com a formação de raízes mais finas, sugerindo um ajuste morfológico da raiz, sem haver aumento no consumo médio de carbono, já que a massa seca de raiz pouco variou dentre os genótipos. Esse comportamento foi demonstrado por Nielsen et al. (1997), em estudo sobre a respiração de raízes de feijoeiro, em que foi observado que o custo do carbono para as raízes é uma limitação primária para o crescimento das plantas em condições de baixo teor de P no solo. Segundo os autores, raízes que possuem como característica a utilização eficiente de carbono para aumentar a aquisição de P, podem possibilitar maior crescimento das plantas, em condições de baixa disponibilidade de P no solo.

O comprimento de raiz lateral apresentou alta correlação com o número de interseções de raiz, somente quando as plantas foram cultivadas sob baixo nível de P em solução, o que sugere que essa relação somente se manifesta em condições de estresse do nutriente. Esses resultados estão de acordo com os pressupostos básicos desse método de avaliação raízes, proposto por Schwarz & Geisler (1991), segundo o qual essa complexa medida é composta pela combinação do número e do comprimento de raízes laterais e seminais.

As quantidades de N e P acumuladas na parte aérea e de N na raiz somente correlacionaram-se com o número de interseções de raiz quando as plantas cresceram em condições de suficiência de P no meio. A falta de correlação entre essas variáveis, em condições de estresse de P, pode indicar um provável distúrbio nutricional na planta. Considerando-se que houve uma redução nas quantidades acumuladas de N e P na parte aérea, no tratamento com baixo nível de P na solução, o aumento do número de interseções pode ter sido favorecido pelo uso mais eficiente dos nutrientes pelas plantas. No caso específico do P, de acordo com os resultados, verifica-se que as quantidades

totais do nutriente nas diferentes partes dos tecidos vegetais não são boas características para representar o *status* de P em plantas sob estresse. Nesse sentido, a remobilização do P internamente na planta parece justificar melhor a falta de correlação entre as variáveis. Alves (1994) verificou que houve maior liberação das frações de P inorgânico (Pi) para manutenção das frações metabolicamente ativas de P, quando o suprimento externo do nutriente foi interrompido. Tu et al. (1990) demonstraram que, ao exporem raízes de milho a condições de suficiência de P, o P-inorgânico absorvido, inicialmente detectado no citoplasma, foi rapidamente transportado para o vacúolo, ao passo que, no caso de deficiência, o Pi vacuolar foi liberado para o citoplasma.

O número de interseções de raiz apresentou correlação negativa com o índice de eficiência de absorção, sob condições de estresse de P, o que significa, à medida que houve aumento da quantidade de raízes seminais, nodais e laterais, ocorreu menor eficiência de absorção de P pelas plantas. Esses resultados de certo modo já eram esperados, tendo em vista que o índice de eficiência de absorção corresponde à relação entre o P total absorvido e a massa seca de raiz, e esta apresentou boa correlação com o número de interseções de raiz.

Quando as plantas foram crescidas com baixo nível de P em solução, o índice de eficiência de utilização, estimado com base na massa seca total por unidade de P total absorvido, também foi altamente correlacionado com o número de interseções de raiz, demonstrando que pode ser utilizado para caracterização de genótipos quanto à eficiência para P.

4 CONCLUSÕES

O caráter de eficiência para P foi condicionado pelo padrão da morfologia do sistema radicular, expressado pelos genótipos. No entanto, a condição de estresse de P pode exacerbar a expressão desse caráter, pelo aumento na formação de raízes no perfil radicular.

As características morfológicas do sistema radicular foram variáveis entre os genótipos de milho e o perfil radicular dos materiais considerados eficientes diferiu dos ineficientes, em termos de número de interseções de raiz.

O comportamento morfológico das raízes de milho foi diferenciado em função do estresse de P.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVES, V. M. C. **Frações de fósforo, de açúcares solúveis e de nitrogênio em quatro híbridos de milho submetidos à omissão e ao ressuprimento de fósforo.** 1994. 106 p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

ALVES, V. M. C.; MAGALHÃES, J. V.; VASCONCELOS, R. F.; NOVAIS, R. F.; BAHIA FILHO, A. F. C.; FRANÇA, G. E.; OLIVEIRA, C. A.; FRANÇA, C. C. M. Acúmulo de nitrogênio e de fósforo em plantas de milho afetadas pelo suprimento parcial de fósforo de raízes. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 23, n. 2, p. 299-305, abr./jun. 1999.

ALVES, V. M. C.; NOVAIS, R. F.; OLIVEIRA, M. F. G.; BARROS, N. F. Efeito da omissão de fósforo na absorção de nitrogênio por híbridos de milho (*Zea mays*, L.). **Revista Ceres**, Viçosa, v. 43, n. 248, p. 435-443, jul./ago. 1996.

ALVES, V. M. C.; NOVAIS, R. F. de; OLIVEIRA, M. F. G. de; SANT'ANNA, R. Cinética e translocação de fósforo em híbridos de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 33, n. 7, p. 1047-1052, jul. 1988.

ANDREEVA, T. F.; MAEVSKAYA, S. N.; VOEVUDSKAYA, S. Y. Interrelationship between photosynthesis and nitrogen metabolism in mus tarda plantsonder condicions of different phosphorus and nitrogen nutrition. **Soviet Plant Physiology**, Moscow, v. 39, n. 2, p. 438-442, Mar./Apr. 1992.

ANGHINONI, I.; MEURER, E. J. Eficiência de absorção de nutrientes pelas raízes. In: FERNANDES, M. F.; TAVARES, E. D.; LEAL, M. L. S. (Ed.). **WORKSHOP SOBRE SISTEMA RADICULAR: Metodologias e estudo de caso.** Aracaju: Embrapa Tabuleiros Costeiros, 1999. p. 57-87.

ANGHINONI, I.; VOLKART, C. R.; FATTORE, N.; ERNANI, P. R. Morfologia de raízes e cinética da absorção de nutrientes em diversas espécies e genótipos de plantas. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 13, n. 3, p. 355-361, set./dez. 1989.

BALIGAR, V. C.; FAGERIA, N. K. Plant nutrient efficiency: Forward the second paradigm. In SIQUEIRA, J.; MOREIRA, F. M. S.; LOPES, A. S.; GUILHERME, L. R. G.; FAQUIN, V.; FURTINI NETO, A. E.; CARVALHO, J. G. de. **Inter-relação fertilidade, biologia do solo e nutrição de plantas.** Lavras, MG: UFLA/DCS/SBCS, 1999. p. 183-204.

BARBER S. A. **Soil nutrient bioavailability**: a mechanistic approach. New York: John Willey, 1984. 398 p.

BARBER, S. A.; SILBERBUSH, M. Plant root morphology and nutrient uptake. In: BARBER, S. A.; BOULDIN, D. R. (Ed.). **Roots, nutrient and water influx and plant growth**. Madison: American Society of Agronomy, 1984. p. 65-100.

BARROW, N. J. The response to phosphate of two annual pasture species. II. The specific rate of uptake of phosphate, its distribution and use for growth. **Australian Journal of Agricultural Research**, Collingwood, v. 26, n. 1, p. 145-156, 1975.

BLAIR, G. Nutrient efficiency – what do we really mean? In: RANDALL, P. J.; DELHAIZE, E.; RICHARD, R. A.; MUNNS, R. **Genetic aspects of plant mineral nutrition**. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic, 1993. p. 205-213.

BLAIR, G. J.; CORDEIRO, S. The phosphorus efficiency of three annual legumes. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 50, n. 2, p. 387-398, 1978.

CLARK, R. B. Nutrient solution growth of sorghum and corn in mineral nutrition studies. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 5, n. 8, p. 1039-1057, 1982a.

CLARK, R. B. Plant genotype differences in the uptake, translocation, accumulation and use of mineral elements required for plant growth. In: SARIC, M. R.; LONGHMANN, B. C. (Ed.). **Genetic aspects of plant nutrition**. The Hague: Martinus Nijhoff, 1983. p. 49-70.

CLARK, R. B. Plant response to mineral element toxicity and deficiency. In: CHRISTIANSEN, M. N.; LEWIS, C. F. (Ed.). **Breeding plants for less favorable environments**. New York: John Wiley e Sons, 1982b. p. 71-73.

CLARKSON, D. T. Adaptações morfológicas e fisiológicas das plantas a ambientes de baixa fertilidade. In: REUNIÃO DE FERTILIDADE DO SOLO, 16. , Ilhéus, 1985. **Anais. . .** Ilhéus: P. Cabala Rosand, 1985. p. 45-75.

CLARKSON, D. T.; HANSON, J. B. The mineral nutrition of higher plants. **Annual Review Plant Physiology**, Palo Alto, v. 3, p. 329, 1980.

FÖHSE, D.; CLAASSEN, N.; JUNK, A. Phosphorus efficiency of plants. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 110, n. 1, p. 101-109, 1988.

FURLANI, A. M. C.; LIMA, M.; NASS, L. L. Combining ability effects for P-efficiency characters in mayze grown in low P nutrient solution. **Maydica**, Bergamo, v. 43, n. 3, p. 169-174, 1998.

FUSSEDER, A. The longevity and activity of the primary root of mayze. **Plant and Soil**, Doedrecht, v. 101, n. 2, p. 257-265, 1987.

GERLOFF, G. C.; GABELMAN. Genetic basic of inorganic plant nutrition. In A. LAUCHLI and R. L. BIELESK (Eds). **Inorganic plant nutrition**. New York: Springer-Verlag, 1983. p. 453-480. (Encyclopedia of plant physiology, New Series, v. 158).

GILL, M. A.; SALIM, R. M.; ZIA, M. S. Maize growth and uptake of phosphorus and copper at different ambient phosphate concentrations. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 38, n. 4, p. 631-636, Dec. 1992.

HALSTED, M.; LYNCH, J. Phosphorus responses of C3 and C1 species. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 47, n. 297, p. 497-505, Apr. 1996.

HAYNES, R. J.; LUDECKE, T. E. Yield, root morphology and chemical composition of two posture legumes as affected by lime and phophorus application to na acid soil. **Plant and Soil**, Dordrech, v. 62, n. 2, p. 241-254, 1981.

JONES, R. R. A study of the phosphorus responses of a wide range of accessions from the genus *Stylosanthes*. **Australian Journal of Agricultural Research**, Collingwood, v. 25, p. 847-862, 1974.

JORGE, L. A. de C. **Recomendações práticas para aquisição de imagens digitais analisadas através do SIARCS**. São Carlos: Embrapa Instrumentação Agropecuária, 1996. 44 p. (Circular técnica 1).

LAINÉ, P.; OURRY, A.; SALETTE, J. Effects of a localized supply on nitrate on NO₃ uptake rate and growth of roots in *Lolium multiflorum* Lam. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 202, n. 1, p. 61-69, May 1998.

LIU, G.; LI, J.; LI, Z. Effect from horizontally diving the root system of weat plants having different phosphorus efficiencies. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 21, n. 12, p. 2535-2544, 1998.

MACHADO, C. T. de T. **Avaliação da eficiência de utilização de fósforo de variedades locais de milho (*Zea mays L.*)**. 1995. 131 p. Tese (Mestrado) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Itaguaí, RJ.

MACHADO, C. T. de T. **Caracterização de genótipos de milho quanto aos parâmetros morfológicos, fisiológicos e microbiologia associados a eficiência de absorção e uso de fósforo**. 2000. 366 p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ.

MACHADO, C. T. de T.; GUERRA, J. G. M.; ALMEIDA, D. L. de; MACHADO, A. T. Variedade entre genótipos de milho para eficiência em níveis de fósforo. **Bragantia**, Campinas, v. 58, n. 1, p. 109-124, 1999.

MAGALHÃES, J. V. **Alterações na absorção e no metabolismo do nitrogênio em diferentes níveis de estresse de fósforo em plantas de milho (*Zea mays, L.*)**. 1995. 76 p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

MAGNAVACA, R. **Genetic variability and the inheritance of aluminum tolerance in maize (*Zea mays L.*)**. 1982. Thesis (Ph D) - Lincoln, Nebraska.

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

McLACHLAN, K. O. Comparative phosphorus responses in plants to a range of available phosphorus situations. **Australian Journal of Agricultural Research**, Collingwood, v. 27, n. 2, p. 323-341, 1976.

NIELSEN, K. L.; BOUMA, T. J.; LYNCH, J. P.; EISSENSTAT, D. M. effects of phosphorus on root carbon costs in common bean. In: FLORES, H. E.; LYNCH, J. P.; EISSENSTAT, D. M. (Ed.). **Radical biology: advances and perspectives on the plant functions of plant roots**. American Society of Plant Physiologist, 1997.

NIELSEN, N. E.; BARBER, S. A. Differences among genotypes of corn in the kinetics of P uptake. **Agronomy Journal**, Madison, v. 70, n. 5, p. 695-698, Sept./Oct. 1978.

ROSOLEM, C. A. **Relações solo-planta na cultura do milho**. Jaboticabal: Funep, 1995. p. 53.

ROSOLEM, C. A.; ASSIS, J. S.; SANTIAGO, A. D. Root grown and mineral nutrition of corn. **Communication in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 25, n. 13/14, p. 2491-2499, 1994.

SARRUGE, J. R.; HAAG, H. P. **Análises químicas em plantas**. Piracicaba: ESALQ/USP, 1974. 57 p.

SCHENK, M. K.; BARBER, S. A. Phosphate uptake by corn as affected by soil characteristics and root morphology. **Soil Science of America Journal**, Madison, v. 43, n. 4, p. 880-883, July/Aug. 1979a.

SCHENK, M. K.; BARBER, S. A. Root characteristics of corn genotypes as related to P uptake. **Agronomy Journal**, Madison, v. 71, n. 6, p. 921- 924, Nov./Dec. 1979b.

SCHWARZ, K. U.; GEISLER, G. A rapid screening method to describe genetic variability in root development of cereals. In: McMICHAEL, B.A. L.; PEARSON, H. (Ed.). **Plant roots and their environment**. Kiel: Elsevier science Publishers, 1991. p. 632-647.

SIDDIQI, M. Y.; GLASS, A. D. M. Utilization index: a modified approach to the estimations and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 4, n. 3, p. 289-302, 1981.

TU, S. I.; CAVANAUGHT, J. R.; BOSWELL, R. T. Phosphate uptake by excised maize root tip studied by in vivo ³¹P nuclear magnetic resonance spectroscopy. **Plant Physiology**, Rockville, v. 93, n. 2, p. 778-784, June 1990..

CAPITULO 3

CARACTERÍSTICAS DA RIZOSFERA DE GENÓTIPOS DE MILHO CONTRASTANTES NA EFICIÊNCIA AO FÓSFORO, CULTIVADOS EM SOLO COM DIFERENTES NÍVEIS DO NUTRIENTE

RESUMO

Um experimento foi conduzido em câmara de crescimento da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, visando a desenvolver estudos de características da rizosfera de genótipos de milho contrastantes na eficiência P, por meio da avaliação de pêlos radiculares, do pH de rizosfera, da exsudação de ácidos orgânicos e da diversidade metabólica. Utilizou-se amostra de um LATOSSOLO VERMELHO Distrófico, que, após a correção da acidez, recebeu adubação com N, K e micronutrientes. No tratamento correspondente ao nível alto de P, adicionaram-se 174 mg kg⁻¹ de P. A amostra foi acondicionada em rizoboxes de PVC, que receberam 2,2 dm³ de terra cada. O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado com três repetições, em arranjo fatorial 5 x 2, correspondendo a cinco genótipos (H1, H2 e H3 = híbridos eficientes, H4 e H5 = híbridos ineficientes) e dois níveis de P (baixo e alto). Aos 18 dias do transplântio, verificou-se que não houve relação entre o P total absorvido e as características da rizosfera avaliados para os diferentes genótipos. As raízes nodais dos híbridos H3 e H2 apresentaram maiores comprimentos de pêlos radiculares. Em geral, o pH da rizosfera dos diferentes genótipos foi maior do que o pH não rizosférico, independentemente do nível de P. O pH da rizosfera de raízes laterais foi superior ao das nodais. Sob baixo nível de P, os híbridos H2, H5 e H4 apresentaram tendência de maior variação de pH rizosférico em relação ao não rizosférico. A exsudação de ácidos orgânicos não foi influenciada pelos genótipos ou nível de P no solo, com exceção do híbrido H5 que apresentou maior exsudação de ácido succínico. Os híbridos H5 e H3 apresentaram uma tendência de manifestarem maior atividade microbiana na rizosfera. Sob baixo nível de P no solo, os índices de diversidade microbiana também apresentaram maiores valores. A rizosfera dos híbridos H1, H2, H3 e H5 apresentaram mesmo perfil metabólico microbiano, quando as plantas foram cultivadas sob baixo nível de P.

**CHARACTERISTICS OF THE RHIZOSPHERE OF MAIZE GENOYPES
CONTRASTING IN PHOSPHORUS EFFICIENCY GROWN IN SOIL IN
DIFFERENT LEVELS OF THE NUTRIENT.**

ABSTRACT

The objective of this experiment was to evaluate rhizosphere characteristics, through the root hair, pH, exudation of organic acids and metabolic diversity measurements. The soil used was an Red Oxisol, from Cerrado region of Sete Lagoas, Minas Gerais. Dolomitic limestone was used to correct the soil acidity. Before planting a basal fertilization with N, K and micronutrients was used in all treatments. Two levels of P was used: low (no added P) and high (174 mg P kg^{-1}). The soil was placed in "rhizoboxes" containing $2,2 \text{ dm}^3$ soil. The experimental design was a completely randomized with the treatments in a factorial arrangement, where five maize hybrids (three classified as P-efficient: H1, H2, H3 and two P-inefficient: H4, H5) were tested in presence of two levels of P, replicated three times. At 18 days after transplanting, the results showed no relationship between the P uptake and the characteristics of the rhizosphere for all the genotypes evaluated. The root hair of nodal roots of the H3 and H2 were much longer than the other genotypes. The rhizosphere pH of all genotypes were higher than those of non-rhizospheric pH, independently of the P treatment. Also, it was observed that the rhizosphere pH of the lateral roots were slightly higher than of the nodal roots. The exudation of organic acids was not influenced neither by the P levels and by the genotypes, except for the H5, which exuded higher concentrations of succinic acid. The H3 and H5 genotypes showed higher indices of microbial activities in the rhizosphere at the low P treatment, while the H1, H2, H3 and H4 had a similar microbial metabolic profile.

1 INTRODUÇÃO

Em decorrência da importância da cultura do milho no cenário nacional, extensas áreas de solo sob vegetação de cerrado têm sido cultivadas nos últimos anos no Brasil.

Nos ecossistemas naturais de regiões tropicais e subtropicais, com predominância de oxissolos, como o Cerrado, o P é um dos nutrientes que mais frequentemente limita a produtividade das culturas. Além disso, a alta capacidade de sorção de P desses solos, tornando-o pouco disponível para as plantas, representa um sério problema agrônômico e econômico (Novais & Smyth, 1999).

Como forma de contornar as condições adversas do solo, as plantas adaptadas a ambientes específicos desenvolveram vários mecanismos que influenciam as condições da interface raiz-solo, aumentando a disponibilidade de P na zona de influência da rizosfera (Hinsinger, 1998). No entanto, a importância relativa desses processos na mobilização de P pode diferir com a espécie de planta e a cultivar (Gahoonia et al., 2000).

A formação de pêlos radiculares representa um importante meio para otimizar a absorção de P do solo. Dependendo de fatores ambientais e genéticos, os pêlos radiculares podem ser altamente variáveis em número, comprimento e longevidade (Jungk, 2001). O desenvolvimento de pêlos radiculares pode ser fortemente influenciado pelo fornecimento de nutrientes minerais, especialmente P (Föhse & Jungk, 1983). Em algumas cultivares de trigo e de cevada, diferenças na absorção de P foram atribuídas a variações nas características de pêlos radiculares (Gahoonia et al., 1999; Gahoonia et al., 1997).

Considerando-se que o solo rizosférico tem características bem diferentes do solo distante das raízes, diversos processos importantes para a nutrição mineral das plantas podem ocorrer nessa região, principalmente,:

alterações no pH e liberação de exsudatos radiculares de baixo peso molecular, como ácidos orgânicos.

As raízes das plantas podem ser responsáveis por consideráveis mudanças de pH da rizosfera, originadas principalmente pela liberação de H^+ , OH^-/HCO_3^- , para contrabalancear o excesso de cátions ou ânions que são absorvidos pelas raízes, respectivamente (Haynes, 1990). Alguns estudos em solos calcários têm mostrado que a acidificação da rizosfera pelas raízes das plantas resulta em aumento da biodisponibilidade de P, provavelmente por causa do aumento da solubilidade de fosfato de cálcio (Grinsled et al., 1982; Hedley et al., 1982). No entanto, em solos ácidos, há poucas evidências do aumento do pH da rizosfera em promover maior disponibilidade de P inorgânico. Gahoonia et al. (1992) mostraram que plantas de centeio nutridas com $N-NO_3$ absorveram mais P de um oxissolo, do que quando foram nutridas com $N-NH_4$, em decorrência do aumento do pH de rizosfera.

A exsudação de ácidos orgânicos pelas raízes de plantas também pode modificar quimicamente a rizosfera e, em conseqüência, alterar a disponibilidade de compostos fosfatados (Hocking, 2001). Essas alterações podem ser decorrentes da dissolução de fosfatos de baixa solubilidade, presentes no solo, da competição com íons fosfato por sítios de adsorção e da complexação de cátions metálicos que se encontram ligados ao P (Bar-Yosef, 1991; Jones & Darrah, 1994; Lan et al., 1995; Jones, 1998).

Além disso, a liberação de quantidades variadas de tipos diferenciados de compostos de carbono pelas raízes de diferentes genótipos, tem um importante significado ecológico para a atividade microbiana da rizosfera, já que os exsudatos de raiz representam a principal fonte de energia para o crescimento microbiano no solo (Bowen & Rovira, 1999).

Objetivou-se com este trabalho realizar estudos de características da rizosfera de genótipos de milho, relacionadas com a eficiência para P, em

amostras de solo com níveis diferenciados desse nutriente, pela avaliação de pêlos radiculares, do pH de rizosfera, da exsudação de ácidos orgânicos e da diversidade metabólica microbiana.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em câmara de crescimento da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, em condições controladas com temperatura (dia/noite) 28°C/20°C, umidade relativa média 70%, fotoperíodo (dia/noite) 12/12 e intensidade luminosa de 540 mE s^{-1} .

Amostra de um solo classificado como LATOSSOLO VERMELHO Distrófico foi coletada na camada superficial (0-20 cm), secada ao ar, destorroada e passada em peneira com malha de 4 mm de abertura. Na correção da acidez da amostra de solo, utilizou-se carbonato de cálcio e de magnésio na proporção molar de 3:1, em quantidades calculadas com base no critério de saturação por bases, elevando-se o valor inicial para 50%. A amostra foi incubada por 30 dias, mantendo-se a umidade em aproximadamente 70% da capacidade máxima de retenção de água. Após a incubação, realizou-se a adubação com 80 mg kg^{-1} de N, como NH_4NO_3 , 60 mg kg^{-1} de K, como KCl, e 1 g kg^{-1} de FTE. O N e o K foram solubilizados em água e aplicados parceladamente, adicionando-se 1/3 na implantação do experimento e o restante a cada 7 dias.

No tratamento correspondente ao nível alto de P, adicionaram-se à amostra de terra, 174 mg kg^{-1} de P, na forma de superfosfato simples, em quantidade equivalente a uma adubação de 800 kg ha^{-1} de P_2O_5 e que, também, foi definida com base na capacidade máxima de adsorção de P do solo. Para

caracterização química de terra, retiraram-se subamostras antes da correção da acidez e após a aplicação dos tratamentos (Tabela 1).

TABELA 1. Caracterização química da amostra de solo antes e após a aplicação dos tratamentos com P.

Descrição	Atributos químicos ⁽¹⁾										
	pH	P ⁽²⁾	K ⁽²⁾	Ca	Mg	Al	H+Al	T ⁽³⁾	M.O.	m ⁽⁴⁾	V ⁽⁵⁾
	(H ₂ O)	mg dm ⁻³				cmol _c dm ⁻³			Dag kg	---	% ---
Ocasião da coleta	5,2	3	60	2,29	0,36	0,25	5,27	8,07	2,93	8,19	34,69
Tratamento baixo P	5,4	3	175	3,26	0,92	0,00	3,64	8,27	3,03	0,00	55,95
Tratamento alto P	5,4	29	175	5,02	0,90	0,00	3,65	10,01	2,98	0,00	63,53

⁽¹⁾ Embrapa (1997); ⁽²⁾ Mehlich 1; ⁽³⁾ CTC a pH 7,0; ⁽⁴⁾ saturação de alumínio; ⁽⁵⁾ saturação por bases.

As amostras foram acondicionadas em caixas de PVC (rizobox), com as dimensões de 20 cm de largura x 2,5 cm de espessura x 50 cm de altura, possuindo um dos lados de maior dimensão, removível, para facilitar o manuseio na ocasião das medições. Cada rizobox recebeu 2,2 dm⁻³ de terra (unidade experimental), que foi irrigada, regularmente, mantendo-se a umidade em aproximadamente 70% da capacidade máxima de retenção de água, por meio de pesagens periódicas do conjunto rizobox-terra.

O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado, com três repetições, em arranjo fatorial 5 x 2, correspondendo a cinco genótipos de milho (H1 e H3 – híbridos simples eficientes, H2 – híbrido triplo eficiente, H4 e H5 – híbridos simples ineficientes) e dois níveis de P (baixo e alto). Os genótipos utilizados foram provenientes do programa de melhoramento da Embrapa Milho e Sorgo, selecionados baseando-se em resultados de ensaios de campo, anteriormente realizados, em que foram caracterizados quanto à eficiência para P, com base na produção de grãos.

Sementes dos genótipos selecionados foram desinfetadas com hipoclorito de sódio (0,5% por 10 minutos), germinadas em rolos de papel-

toalha colocados em vasos contendo água deionizada, constantemente aerada, por quatro dias. Após a germinação, plântulas uniformes foram selecionadas, retirando-se o endosperma remanescente nas sementes.

Em cada rizobox colocaram-se três plântulas uniformes, com a raiz seminal medindo aproximadamente 5 cm de comprimento. Os rizoboxes foram mantidos na vertical, com inclinação de cerca de 45°, deixando-se o lado removível para baixo, como forma de favorecer o crescimento das raízes na superfície do solo (Figura 1).

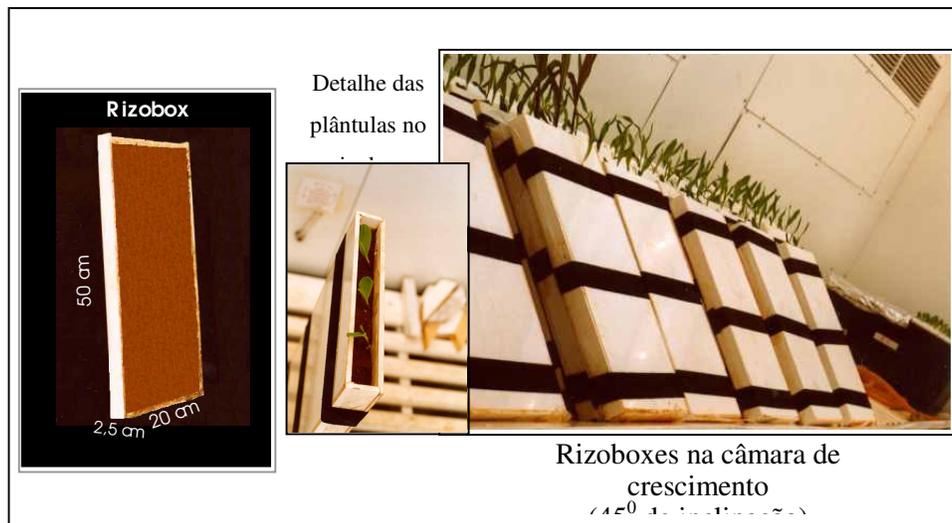


FIGURA 1. Sistema de cultivo de genótipos de milho em rizoboxes.

Aos 18 dias do transplântio, realizaram-se avaliações de pêlos radiculares, do pH de rizosfera, da exsudação de ácidos orgânicos e da diversidade microbiana na rizosfera.

a) Pêlos radiculares:

De cada rizobox selecionou-se uma planta para retiradas de segmentos de raízes seminais, nodais e laterais, com aproximadamente 2 cm de comprimento. Em cada tipo de raiz, 8 segmentos foram removidos com o solo adjacente (para evitar danos aos pêlos radiculares), transferidos para recipiente contendo água destilada e mantidos a aproximadamente 5°C por uma noite, protegidos da luz. Para remoção do excesso de solo, os segmentos de raiz foram lavados ligeiramente com água sobre peneira e colocados em ultra-som por 15 minutos (120W e 47 kHz), para remoção das partículas de solo ainda aderidas (Gahoonia et al., 1999). Os segmentos foram imersos em solução corante (azul violeta) por período de dois minutos e colocados em placa de petri com pequeno volume de água (10 ml), para obtenção de imagem digital dos pêlos radiculares, utilizando-se um sistema de câmera filmadora acoplada a uma lupa e interligados a um microcomputador. As estimativas do comprimento médio e da densidade de pêlos radiculares foram realizadas utilizando-se o programa de análise de imagem KS-300. Em cada imagem foram efetuadas 10 medições para compor o comprimento médio dos pêlos radiculares, ao passo que, para a densidade, efetuou-se a contagem do número de pêlos por milímetro de raiz.

b) pH de rizosfera

As medições de pH rizosférico e não rizosférico foram realizadas de acordo com metodologia não destrutiva, descrita por Häussling et al. (1985), utilizando-se um microeletrodo combinado, possuindo bulbo de 1,5 mm de diâmetro, acoplado a um peagâmetro portátil. As leituras de pH foram efetuadas no terço superior do rizobox, onde havia maior concentração de raízes, introduzindo-se a ponta do microeletrodo no solo a aproximadamente 2 mm das

raízes nodais e laterais (solo rizosférico). Em cada tipo de raiz foram efetuadas oito leituras de pH, além de medidas do pH em oito pontos fora da região de influência das raízes, para representar o solo não rizosférico.

c) Ácidos orgânicos

A extração dos ácidos orgânicos exsudados pelas raízes das plantas de milho foi efetuada segundo método descrito por Dinkelaker et al. (1997), o qual consiste na utilização de discos (5 mm de diâmetro) de papel cromatográfico (Whatman nº 3MM), com alta capacidade absorvente e previamente lavados (três vezes) com metanol, para remoção de impurezas que interferem na análise em HPLC. A coleta foi realizada em partes jovens das raízes da planta, localizadas no terço superior do rizobox. Em cada planta foram estabelecidos três pontos de coleta, nos quais foram colocados dois discos de papel cromatográfico umedecidos, um por baixo e outro por cima da raiz. Para evitar difusão dos exsudatos e/ou contaminação do disco inferior com a terra, um pedaço de plástico transparente foi colocado abaixo do disco inferior. A extração foi realizada durante duas horas e, nesse período, o restante das raízes permaneceu coberto com pedaços de papel de germinação umedecidos com água deionizada, para evitar o ressecamento. Após a extração, os discos de papel foram removidos da superfície das raízes e transferidos para frascos Eppendorf, contendo 300 µL de água milli-q (18 Ω). Os frascos foram agitados três vezes, por períodos de 20 segundos, em agitador vortex e depois centrifugados por 15 minutos a 14000 rpm e o sobrenadante armazenado à temperatura de cerca de – 20° C. A determinação dos ácidos orgânicos foi realizada utilizando-se a técnica de cromatografia líquida de alta resolução (HPLC), de acordo com metodologia ajustada por Campos et al. (2002), por meio da injeção do sobrenadante em aparelho com as seguintes características: coluna de fase reversa (RP-18);

eluição isocrática com 18 mM KH_2PO_4 , ajustando para pH 2,5 com ácido fosfórico; taxa de fluxo de $0,5 \text{ mL min}^{-1}$; e temperatura de 25°C .

d) Diversidade microbiana

Após a realização das avaliações anteriores, as raízes das plantas foram cuidadosamente retiradas da terra e colocadas sobre folhas de papel absorvente por 20 minutos, para ligeira secagem da terra. Em seguida, o excesso de terra foi removido e as partículas aderidas às raízes foram coletadas para constituírem o solo rizosférico. Paralelamente, amostras de solo distante das raízes foram coletadas, aleatoriamente, nos rizoboxes, para constituírem o solo não rizosférico. A diversidade microbiana foi avaliada de acordo com a metodologia descrita por Zak et al. (1994), que consistiu em transferir 5 g de amostra de solo para erlenmeyers, contendo 45 mL de solução salina (0,85% de NaCl) e agitando-se por 30 minutos, em agitador horizontal. Coletaram-se 5 mL da suspensão e centrifugou-se a 4000 rpm, durante 15 minutos. Filtrou-se o sobrenadante e transferiu-se 0,5 mL para tubos de ensaio, contendo 4,5 mL da solução salina. Colocaram-se 120 μL da suspensão em recipientes de plásticos (placas BIOLOG Ecoplate), contendo 31 tipos de substratos (fontes de carbono), permanecendo esses substratos em incubação por 120 horas, no escuro. A determinação da atividade microbiana foi realizada pelo método colorimétrico, utilizando-se espectrofotômetro no comprimento de onda de 405 nm. As leituras foram realizadas as 24, 48, 72, 96 e 120 horas. Os valores de absorbância das cavidades controle (sem fontes de carbono) foram estabelecidos como branco. A diversidade funcional microbiana foi avaliada utilizando-se os índices descritos por Garland & Mills (1991) e Zak et al. (1994):

AWCD = média de desenvolvimento de cor dos substratos;

S = riqueza de substratos (número de fontes de carbono utilizadas pela comunidade microbiana);

H = diversidade de substratos (somatório das relações entre as atividades individuais dos substratos e a atividades total);

E = equivalência de substrato (atividade média efetiva dos substratos)

Coleta do material vegetal

Ao final das avaliações, as plantas foram colhidas e separadas em parte aérea e raiz, sendo acondicionadas em estufa de circulação forçada de ar, a 70° C, até obtenção de peso constante. O material vegetal foi pesado e moído para determinação dos teores de nutrientes no tecido vegetal (Sarruge & Haag, 1974).

As variáveis de resposta foram submetidas à análise de variância (teste F) e em função do grau de significância, efetuou-se a comparação estatística das médias dos tratamentos pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5% de probabilidade.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Produção de matéria seca

As produções de matéria seca da raiz, da parte aérea e total diferiram significativamente entre os híbridos avaliados. Os níveis de P no solo somente variaram nas produções de matéria seca da parte aérea e total.

De maneira geral, os híbridos H5, H2 e H1 apresentaram produções de matéria seca da raiz, da parte aérea e total superiores aos demais materiais avaliados, independentemente do nível de P no solo (Tabela 2). Quando as

plantas de milho foram cultivadas no solo com alto nível de P, houve maior produção de matéria seca da parte aérea e total, em relação ao tratamento com baixo nível de P, independente dos híbridos testados.

TABELA 2. Produção de matéria seca da raiz, da parte aérea e total de híbridos de milho em função dos níveis baixo e alto de P no solo⁽¹⁾

Genótipo	Massa seca (g planta ⁻¹)			Média
	Baixo P	Alto P	Diferença (%) ⁽²⁾	
Raiz				
H1 (E)	0,162 ns	0,204 ns	-20,5	0,183 a
H2 (E)	0,177 ns	0,218 ns	-18,8	0,197 a
H3 (E)	0,185 ns	0,152 ns	21,7	0,168 b
H4 (I)	0,133 ns	0,129 ns	3,1	0,131 b
H5 (I)	0,219 ns	0,237 ns	-7,6	0,228 a
Média	0,175 NS	0,188 NS	--	--
Parte aérea				
H1 (E)	0,204 ns	0,337 ns	-39,4	0,271 a
H2 (E)	0,230 ns	0,335 ns	-31,3	0,282 a
H3 (E)	0,201 ns	0,290 ns	-30,6	0,245 b
H4 (I)	0,173 ns	0,244 ns	-29,1	0,209 b
H5 (I)	0,284 ns	0,367 ns	-22,6	0,326 a
Média	0,218 B	0,315 A	--	--
Total				
H1 (E)	0,366 ns	0,542 ns	-32,5	0,454 a
H2 (E)	0,407 ns	0,552 ns	-26,3	0,480 a
H3 (E)	0,386 ns	0,442 ns	-12,6	0,414 b
H4 (I)	0,307 ns	0,373 ns	-17,7	0,340 b
H5 (I)	0,503 ns	0,605 ns	-16,8	0,554 a
Média	0,394 B	0,503 A	--	--

⁽¹⁾ Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

⁽²⁾ Diferença percentual de massa seca entre os níveis de P, tomando-se por base o nível alto P.

Considerando-se a diferença percentual de massa seca entre os níveis alto e baixo de P no solo (tomando-se por base as médias do nível alto), de maneira geral, observou-se que os híbridos H3, H4 e H5 apresentaram as

menores reduções na massa seca total, quando foram cultivados em baixo nível de P no solo (Tabela 2). No entanto, verificou-se aumento na produção de matéria seca da raiz dos híbridos H3 e H4 no tratamento com baixo nível de P no solo, em relação ao alto P. Pelas pequenas diferenças percentuais de massa seca da parte aérea, observadas entre os híbridos verifica-se que, apesar de as plantas adaptarem o sistema radicular para favorecerem seu crescimento, em condições de estresse de P, a parte aérea das plantas apresenta pouca sensibilidade para expressar essas variações.

A relação de massa seca entre a raiz e a parte aérea diferiu apenas entre os níveis de P, observando-se que, independente do híbrido utilizado, as plantas crescidas em solo com baixo nível de P apresentaram valor médio superior (0,8) ao das plantas que cresceram em alto nível do nutriente (0,6). Comportamento semelhante foi encontrado por diversos autores (Anghinoni & Barber, 1980; Machado, 1995; Halsted & Lynch, 1996).

Embora não tenha havido efeito significativo para a interação genótipo x nível de P, observou-se que no tratamento com baixo nível de P no solo, o híbrido H3 destacou-se por apresentar maior valor para a relação raiz/parte aérea, dentre os materiais avaliados (Figura 2).

Verificou-se, ainda, que as maiores diferenças na relação raiz/parte aérea entre os níveis de P foram observadas para os híbridos H3 e H4, que apresentaram incrementos da ordem de 62% e 47%, respectivamente, em relação ao alto nível de P no solo. Isso demonstra que esses híbridos apresentam grande capacidade de promover alteração nessa relação, quando as plantas crescem em condições de insuficiência de P no solo, provavelmente para favorecer maior absorção do nutriente no meio.

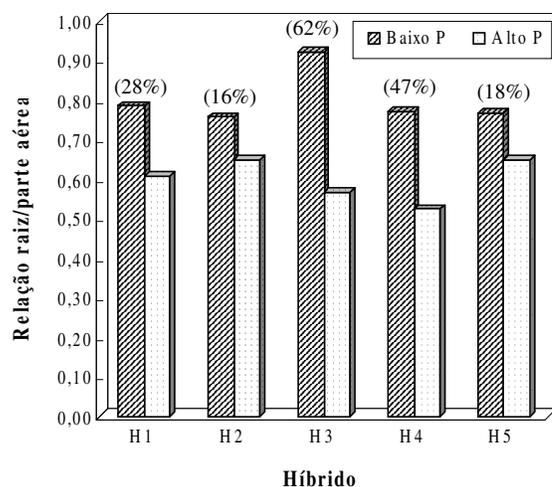


FIGURA 2. Relação de massa entre a raiz e a parte aérea de híbridos de milho em função de níveis de P no solo. Número entre parênteses corresponde a diferença percentual entre os valores médios da relação raiz/parte aérea dos níveis de P, tomando-se por base o nível alto P.

3.2 Concentração de nutrientes no tecido vegetal

A concentração de todos os macronutrientes (N, P, K, Ca e Mg) na parte aérea das plantas de milho somente diferiu significativamente entre os genótipos e entre os níveis de P.

As maiores concentrações de N na parte aérea foram obtidas pelos híbridos H1 e H2, que foram superiores aos demais, independentemente do nível de P no solo (Tabela 3). A menor concentração de N foi apresentada pelo híbrido H5, que possivelmente foi motivada pelo efeito de diluição, já que esse genótipo apresentou maior massa seca da parte aérea. As plantas crescidas em solo com alto nível de P apresentaram maior concentração de N na parte aérea, sem considerar o genótipo utilizado.

Na raiz, verificou-se comportamento contrário, já que a concentração média de N nas plantas crescidas em baixo nível de P foi maior do que as crescidas em alto nível de P. Para essa mesma variável, não foram observadas diferenças entre os genótipos estudados.

Embora os teores médios de P na parte aérea dos híbridos terem apresentado diferença significativa (Tabela 3), os valores absolutos não permitem estabelecer variações em processos fisiológicos, em decorrência das mínimas diferenças verificadas entre as médias. Independentemente do híbrido avaliado, a concentração de P na parte aérea foi maior quando as plantas cresceram em solo com alto nível do nutriente, com valor médio de 54% superior ao das plantas crescidas em baixo nível de P.

No tratamento com baixo nível de P, a concentração de P na parte aérea encontrou-se muito abaixo do limite estabelecido por Malavolta et al. (1997) para plantas de milho adequadamente nutridas no nutriente, caracterizando o estado de deficiência apresentado pelas plantas, o que foi constatado pela identificação visual de sintomas de deficiência de P.

Apesar de as plantas do tratamento com alto nível de P no solo terem apresentado valores médios de concentração de P na parte aérea ligeiramente abaixo do limite proposto pelos autores acima citados, não foram identificados aspectos visuais de deficiência de P.

Os teores de P na raiz foram influenciados pela interação níveis de P no solo x genótipos. Os híbridos crescidos em condições de insuficiência de P não diferiram significativamente entre si, ao passo que sob condições de alto P no solo, os híbridos H2, H3 e H4 foram iguais entre si, porém superiores aos demais (Tabela 3). De modo geral, os genótipos cultivados em solo com alto P apresentaram maiores teores de P na raiz, do que os materiais crescidos em baixo nível do nutriente.

TABELA 3. Concentração de macronutrientes na raiz e na parte aérea de híbridos de milho crescidos em solo com diferentes níveis de P.

Genótipo	Concentração de nutrientes (g kg ⁻¹)*														
	N			P			K			Ca			Mg		
	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média
Parte aérea															
H1 (E)	33,6 ns	37,0 ns	36,6 a	1,2 ns	1,8 ns	1,5 a	42,8 ns	52,8 ns	47,8 b	9,5 ns	9,9 ns	9,7 b	0,52 ns	0,45 ns	0,49 b
H2 (E)	34,1 ns	36,2 ns	35,1 a	1,1 ns	1,7 ns	1,4 b	49,6 ns	56,0 ns	52,8 a	8,9 ns	10,7 ns	9,8 b	0,51 ns	0,47 ns	0,49 b
H3 (E)	30,0 ns	35,8 ns	32,9 b	1,1 ns	1,6 ns	1,4 b	46,5 ns	53,6 ns	50,0 b	9,8 ns	10,3 ns	10,0 b	0,56 ns	0,45 ns	0,51 b
H4 (I)	q/i	q/i	n/d	1,1 ns	1,8 ns	1,5 a	49,9 ns	52,2 ns	51,0 b	12,5 ns	13,5 ns	13,0 a	0,61 ns	0,53 ns	0,57 a
H5 (I)	24,9 ns	32,2 ns	28,6 c	1,0 ns	1,4 ns	1,2 b	51,8 ns	56,0 ns	53,9 a	6,4 ns	7,0 ns	6,7 c	0,42 ns	0,39 ns	0,40 c
Média	30,6 B	36,0 A	--	1,1 B	1,7 A	--	48,1 B	54,1 A	--	9,4 B	10,3 A	--	0,52 A	0,46 B	--
Raiz															
H1 (E)	31,2 ns	25,5 ns	28,4 ns	1,0 a B	1,3 b A	1,2 ns	32,1 ns	30,5 ns	31,3 ns	7,3 ns	9,0 ns	8,1 ns	3,8 ns	3,8 ns	3,8 ns
H2 (E)	32,6 ns	25,4 ns	29,0 ns	1,1 a B	1,6 a A	1,3 ns	34,3 ns	31,8 ns	33,0 ns	7,7 ns	9,3 ns	8,5 ns	3,7 ns	4,4 ns	4,0 ns
H3 (E)	30,6 ns	27,1 ns	29,7 ns	0,9 a B	1,5 a A	1,2 ns	35,4 ns	23,9 ns	29,7 ns	7,0 ns	8,7 ns	7,9 ns	3,3 ns	3,3 ns	3,3 ns
H4 (I)	26,3 ns	26,5 ns	26,3 ns	1,0 a B	1,6 a A	1,3 ns	32,9 ns	35,4 ns	34,1 ns	6,8 ns	8,1 ns	7,4 ns	3,8 ns	4,0 ns	3,9 ns
H5 (I)	41,0 ns	23,3 ns	32,1 ns	1,0 a B	1,3 b A	1,2 ns	33,5 ns	33,3 ns	33,4 ns	7,0 ns	8,1 ns	7,6 ns	3,4 ns	3,7 ns	3,5 ns
Média	32,3 A	25,1 B	--	1,0 NS	1,4 NS	--	33,6 NS	31,0 NS	--	7,2 B	8,6 A	--	3,6 NS	3,8 NS	--

* Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%; q/i – quantidade de material vegetal insuficiente para análise química. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

Com relação aos teores de K na parte aérea, verificou-se que os híbridos H5 e H2 foram superiores aos demais, independentemente da condição nutricional de P no meio (Tabela 3). O teor de K na parte aérea das plantas do tratamento com alto nível de P foi superior ao do tratamento com baixo P, sem considerar o genótipo avaliado. Na raiz, não foram observadas diferenças entre os tratamentos para a concentração K.

As concentrações de Ca e de Mg na parte aérea apresentaram o mesmo comportamento em que o híbrido H4 foi superior aos demais (Tabela 3). Os materiais crescidos sob condições de alto P apresentaram maior concentração de Ca na parte aérea e na raiz, do que em condições de baixo P no solo. A concentração de Mg na parte aérea foi maior quando as plantas foram cultivadas em baixo nível de P. Na raiz, não houve efeito dos tratamentos sobre a concentração de Mg.

3.3 Conteúdo de nutrientes no tecido vegetal

Dentre os conteúdos de macronutrientes (N, P, K, Ca e Mg) na parte aérea, somente as quantidades acumuladas de K diferiram significativamente entre genótipos. Os conteúdos de todos os macronutrientes avaliados foram influenciados pelos níveis de P no solo.

Considerando-se as diferenças verificadas entre os genótipos na produção de matéria seca, anteriormente mencionadas, a semelhança estatística no conteúdo de P na parte aérea, significa que os híbridos apresentaram comportamento diferenciado quanto à eficiência de utilização de P. Pode-se inferir pelos resultados, que os híbridos H5, H2 e H1 foram mais eficientes que os demais, já que com os mesmos conteúdos de P na parte aérea, conseguiram produzir maiores quantidades de matéria seca (Tabela 4).

Independente do nível de P no solo, os híbridos H5 e H2 apresentaram as maiores quantidades de K acumuladas na parte aérea, em relação aos demais materiais avaliados (Tabela 4).

De modo geral, as quantidades de N, P, K, Ca e Mg acumuladas na parte aérea das plantas, crescidas sob condições de suficiência de P no solo, foram significativamente maiores, do que sob condições de insuficiência do nutriente no meio, independentemente do híbrido avaliado (Tabela 4), significando que o estresse de P no solo dificultou o crescimento normal das plantas e, em consequência, a absorção de nutrientes, para atender as suas exigências nutricionais.

As quantidades de macronutrientes acumuladas na raiz diferiram significativamente entre os genótipos, com exceção do conteúdo de N. Somente houve diferença entre os níveis de P para as quantidades de P e de Ca acumuladas na raiz.

Os genótipos apresentaram o mesmo comportamento quanto às quantidades de P e de K acumuladas na raiz, verificando-se que os híbridos H2 e H5 acumularam as maiores quantidades desses nutrientes, em relação aos demais genótipos, independentemente do nível de P no solo (Tabela 4).

Os conteúdos de Ca e de Mg na raiz apresentaram comportamento semelhante, verificando-se que os híbridos H2, H5 e H1 apresentaram quantidades iguais entre si, porém superiores aos demais.

As quantidades médias de P e de Ca acumuladas nas raízes das plantas crescidas em solo com alto nível de P foram sempre maiores às das plantas cultivadas sob condições de estresse do nutriente (Tabela 4).

TABELA 4. Conteúdo de macronutrientes na raiz e na parte aérea de híbridos de milho crescidos em solo com diferentes níveis de P.

Genótipo	Conteúdo de nutrientes (mg planta ⁻¹)*														
	N			P			K			Ca			Mg		
	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média
Parte aérea															
H1 (E)	6,89 ns	13,47 ns	10,18 ns	0,24 ns	0,60 ns	0,42 ns	8,74 ns	17,77 ns	13,25 b	1,94 ns	3,31 ns	2,62 ns	1,07 ns	1,52 ns	1,29 ns
H2 (E)	7,84 ns	12,17 ns	10,00 ns	0,25 ns	0,57 ns	0,41 ns	11,45 ns	18,70 ns	15,07 a	2,03 ns	3,61 ns	2,82 ns	1,16 ns	1,57 ns	1,37 ns
H3 (E)	6,03 ns	10,38 ns	8,20 ns	0,22 ns	0,49 ns	0,35 ns	9,34 ns	15,64 ns	12,49 b	1,98 ns	2,92 ns	2,45 ns	1,14 ns	1,32 ns	1,23 ns
H4 (I)	q/i	q/i	q/i	0,20 ns	0,45 ns	0,32 ns	8,65 ns	12,79 ns	10,72b	2,17 ns	3,40 ns	2,78 ns	1,06 ns	1,31 ns	1,19 ns
H5 (I)	7,08	11,85 ns	9,46 ns	0,29 ns	0,54 ns	0,41 ns	14,77 ns	20,66 ns	17,71a	1,82 ns	2,58 ns	2,20 ns	1,20 ns	1,45 ns	1,32 ns
Média	6,96 B	11,96 A	--	0,24 B	0,53 A	--	10,59 B	17,11 A	--	1,98 B	3,16 A	--	1,12 B	1,43 A	--
Raiz															
H1 (E)	5,33 ns	5,17 ns	5,25 ns	0,17 ns	0,26 ns	0,21 b	5,27 ns	6,23 ns	5,75 b	1,19 ns	1,83 ns	1,51 a	0,61 ns	0,79 ns	0,70 a
H2 (E)	6,14 ns	5,57 ns	5,85 ns	0,19 ns	0,35 ns	0,27 a	6,16 ns	6,97 ns	6,57 a	1,41 ns	2,02 ns	1,71 a	0,69 ns	0,96 ns	0,82 a
H3 (E)	5,72 ns	5,42 ns	5,64 ns	0,18 ns	0,23 ns	0,20 b	6,57 ns	3,71 ns	5,14 b	1,31 ns	1,31 ns	1,31 b	0,61 ns	0,50 ns	0,56 b
H4 (I)	3,50 ns	4,51 ns	3,75 ns	0,14 ns	0,20 ns	0,17 b	4,42 ns	4,59 ns	4,51 b	0,92 ns	1,06 ns	0,99 b	0,52 ns	0,53 ns	0,52 b
H5 (I)	8,96 ns	5,54 ns	7,25 ns	0,23 ns	0,32 ns	0,27 a	7,35 ns	7,92 ns	7,63 a	1,54 ns	1,95 ns	1,74 a	0,75 ns	0,88 ns	0,81 a
Média	5,93 NS	5,34 NS	--	0,18 B	0,27 A	--	5,95 NS	5,88 NS	--	1,27 B	1,63A	--	0,63 NS	0,73 NS	--

* Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%; q/i = quantidade de material vegetal insuficiente para análise química. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

O P total acumulado foi influenciado pela interação níveis de P x genótipos. Os híbridos crescidos sob condições de insuficiência de P no solo não diferiram entre si em termos de P total, porém no tratamento com alto nível de P os híbridos H2, H1 e H5 apresentaram as maiores quantidades de P total, superando os demais materiais (Tabela 5).

TABELA 5. P total acumulado por híbridos de milho cultivados em níveis baixo e alto do nutriente no solo.

Híbrido	P total*		
	Baixo P	Alto P	Média
H1 (E)	0,41 a B	0,87 a A	0,64 ns
H2 (E)	0,45 a B	0,92 a A	0,68 ns
H3 (E)	0,40 a B	0,72 b A	0,56 ns
H4 (I)	0,34 a B	0,65 b A	0,50 ns
H5 (I)	0,52 a A	0,85 a A	0,85 ns

* Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

De modo geral, os materiais crescidos em alto nível de P no solo apresentaram maiores quantidades de P total absorvido, do que em baixo P, com exceção do híbrido H5 que não apresentou diferença significativa entre os níveis de P no solo.

3.4 Pêlos radiculares

O comprimento médio de pêlos radiculares foi influenciado pelos genótipos e tipos de raiz, não tendo sido encontradas diferenças entre os níveis de P no solo. Para o comprimento total de pêlos, verificou-se que houve efeito significativo para a interação genótipo x tipo de raiz. Por sua vez, a densidade de

pêlos radiculares foi influenciada pelas interações genótipo x nível de P e genótipo x tipo de raiz.

Os híbridos H2, H3, H4 e H5 apresentaram comprimento médio de pêlos radiculares iguais entre si, porém foram significativamente maiores, do que o híbrido H1 (Tabela 6), mostrando que houve variação entre os materiais avaliados para essa característica. Em todos os materiais, observou-se que as raízes nodais e seminais apresentaram maiores comprimentos de pêlos radiculares, do que as laterais.

TABELA 6. Comprimento médio, comprimento total e densidade de pêlos de raízes seminais, nodais e laterais de híbridos de milho crescidos em solo (média dos níveis de P).

Híbridos	Características dos pêlos radiculares *			
	Raiz seminal	Raiz nodal	Raiz lateral	Média
Comprimento médio (mm)				
H1 (E)	0,687 ns	0,646 ns	0,565 ns	0,633 b
H2 (E)	0,666 ns	0,840 ns	0,675 ns	0,730 a
H3 (E)	0,677 ns	0,881 ns	0,638 ns	0,738 a
H4 (E)	0,822 ns	0,783 ns	0,691 ns	0,765 a
H5 (E)	0,806 ns	0,800 ns	0,716 ns	0,774 a
Média	0,731 A	0,790 A	0,656 B	--
Comprimento total (mm mm ⁻¹)				
H1 (E)	22,00 a A	21,50 b A	13,83 a B	19,11 ns
H2 (E)	19,40 a B	30,50 a A	19,00 a B	23,17 ns
H3 (E)	21,66 a B	36,66 a A	16,20 a B	25,35 ns
H4 (E)	25,50 a A	24,33 b A	17,83 a B	22,55 ns
H5 (E)	24,40 a A	25,80 b A	16,20 a B	22,13 ns
Média	22,64 NS	27,82 NS	16,64 NS	--
Densidade (número mm ⁻¹)				
H1 (E)	31 a A	33 c A	24 a B	29 ns
H2 (E)	28 a B	36 b A	28 a B	31 ns
H3 (E)	31 a B	41 a A	25 a C	33 ns
H4 (E)	31 a A	30 c A	25 a B	29 ns
H5 (E)	29 a A	32 c A	22 a B	27 ns
Média	30 NS	34 NS	25 NS	--

* Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

Em termos de comprimento total de pêlos radiculares, somente houve diferença entre os híbridos para as raízes nodais, verificando-se que os híbridos H2 e H3 foram superiores aos demais, independente dos níveis de P no meio (Tabela 6). Na maioria dos materiais, as raízes nodais e seminais apresentaram maior comprimento total de pêlos, do que as laterais.

Com relação à densidade de pêlos radiculares, também verificou-se que houve diferenças entre os híbridos e as raízes nodais (Tabela 6). Apenas o híbrido H3 foi superior aos demais em comprimento de raízes nodais, seguindo-se o H2 com valor ligeiramente menor, porém superior ao restante dos materiais avaliados. Também para a maioria dos híbridos, a densidade de pêlos foi maior nas raízes nodais e seminais.

Itoh & Barber (1983), utilizando a técnica de microfotografias tomadas por meio de microscópio, avaliaram características dos pêlos radiculares e sua relação com a absorção de P. Pelos resultados verificou-se grande variação no comprimento (0,04 a 0,60 mm) e na densidade (560 a 1800 pêlos cm^{-1}) de pêlos radiculares em raízes de plantas de trigo, alface, tomate, cebola e cenoura. Segundo os autores, a contribuição dos pêlos radiculares para a absorção de P foi diferenciada para as espécies estudadas.

De acordo com os resultados obtidos do comprimento médio, total e densidade de pêlos radiculares pode-se evidenciar a variabilidade existente entre os materiais avaliados. Variações entre genótipos de algumas culturas têm sido encontradas por outros autores para cevada (Gahoonia & Nielsen, 1997), trigo (Gahoonia et al., 1997) e amendoim (Wissuwa & Ae, 2001), que geralmente são associadas com a maior absorção de P. Apesar de terem ocorrido variações entre os materiais avaliados, o comprimento médio e densidade de pêlos radiculares não tiveram relação direta com a absorção de P e a produção de matéria seca das plantas. No entanto, verificou-se boa correspondência entre o comprimento

total de pêlos radiculares das plantas do híbrido H2 com a produção de matéria seca e conteúdo de P na raiz.

O efeito interativo entre os híbridos e os níveis de P, sobre a densidade de pêlos radiculares, somente foi observada quando as plantas foram crescidas em alto nível de P. Nessa condição, o híbrido H3 apresentou maior densidade de pêlos em relação aos demais (Tabela 7).

Em geral, não houve diferença na densidade de pêlos radiculares entre os níveis de P no solo, com exceção do híbrido H3 que apresentou, em média, maior densidade de pêlos com alto nível de P, do que com baixo nível do nutriente.

TABELA 7. Densidade de pêlos de raízes de híbridos de milho crescidos em solo níveis baixo e alto de P.

Híbridos	Densidade de pêlos radiculares *	
	Baixo P	Alto P
H1 (E)	29 a A	29 b A
H2 (E)	30 a A	31 b A
H3 (E)	29 a B	37 a A
H4 (I)	30 a A	27 b A
H5 (I)	28 a A	27 b A
Média	29 NS	30 NS

* Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

Alguns trabalho mostram que as diferenças observadas entre genótipos em relação aos pêlos radiculares são mais expressivas em condições de deficiência de P no solo (Föhse & Jungk, 1983; Gahoonia et al., 1999), o que não foi verificado no presente experimento. As principais variações no comprimento e densidade de pêlos radiculares ocorreram no alto nível de P no solo, no entanto essas diferenças não foram refletidas em termos de produção de matéria seca das plantas. Bates & Lynch (2000a) verificaram que a maior densidade de pêlos radiculares, obtida em condições de insuficiência de P no

meio, não promoveu aumento na produção de matéria seca da parte aérea ou mesmo na absorção de P em plantas de *Arabidopsis thaliana*. De acordo com os autores, apesar do crescimento diferencial dos pêlos radiculares, é possível que a baixa disponibilidade de P tenha sido o fator limitante para a absorção do nutriente e o crescimento das plantas.

Jungk (2001) menciona que, apesar da contribuição dos pêlos radiculares na aquisição de P e da sua capacidade adaptativa a condições variadas na disponibilidade de nutrientes, não é a única característica das raízes que pode aumentar a absorção de nutrientes. Conforme o autor, outras estratégias podem ser usadas pelas plantas, como aumento da relação raiz/parte aérea, alteração na cinética de absorção, associação com fungos micorrízicos e exsudação de substâncias pelas raízes. No entanto, segundo Bates & Lynch (2000b), sob condições de baixa disponibilidade de P no solo, o aumento na aquisição do nutriente, através dos pêlos radiculares, representa uma eficiente estratégia da planta. Além disso, os pêlos aumentam o contato solo-raiz com um baixo custo de carbono para a planta (Clarkson, 1991).

3.5 pH de rizosfera

Para avaliar a influência do pH do solo não rizosférico sobre o pH na região de influência da rizosfera (pH rizosférico) das plantas de milho, realizou-se análise de contrastes ortogonais, comparando-se os valores médios de pH rizosférico x pH não rizosférico nos níveis baixo e alto P. Efetuou-se também comparação do pH não rizosférico x pH da rizosfera de raízes nodais e laterais, em ambos os níveis de P.

Os valores médios de pH da rizosfera dos genótipos de milho foram significativamente maiores do que os de pH não rizosférico, tanto em baixo, como em alto teor de P no solo (Figura 3), indicando a capacidade dos híbridos

de milho em alterar o pH do solo, na região de influência das raízes, independente da concentração de P no meio.

Considerando-se que N-NO_3 representa a forma nitrogenada preferencialmente absorvida pelas raízes de plantas de milho, pelos resultados pode-se inferir que o aumento do pH verificado na rizosfera das plantas foi devido à maior excreção de $\text{OH}^-/\text{HCO}_3^-$ pelas raízes, já que na ocasião da instalação do experimento adicionou-se NH_4NO_3 como fonte de nitrogênio. De acordo com Klotz & Horst, (1988) a absorção preferencial do N-NO_3 , juntamente com alta atividade da redutase do nitrato na zona apical das raízes de soja foram os dois principais fatores responsáveis pelo aumento do pH no rizoplano e na rizosfera de plantas tolerantes a solos ácidos. Os autores mencionam ainda que, em comparação com o pH da zona basal e mesmo o pH não rizosférico, o aumento do pH da rizosfera na zona apical das raízes pode ocorrer quando o NH_4NO_3 é a fonte de N aplicada.

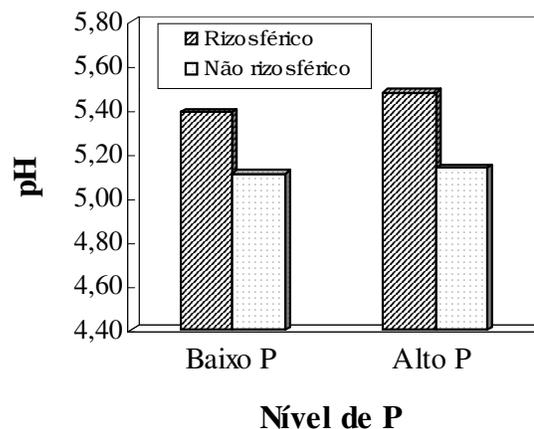


FIGURA 3. Valores médios de pH de solo não rizosférico e da rizosfera de genótipos de milho crescidos em níveis baixo e alto de P.

Os resultados da análise de contrastes ortogonais realizada entre os valores de pH não rizosférico x pH da rizosfera de raízes nodais e laterais mostraram que a rizosfera, tanto das raízes nodais, como das laterais apresentou maiores valores de pH, em relação ao solo não rizosférico, independente do nível de P no meio (Figura 4).

De acordo com a análise de variância, realizada para os dados de pH rizosférico, observou-se que o pH somente foi influenciado significativamente pelos níveis de P no solo e tipos de raiz.

As plantas crescidas sob alto nível de P no solo apresentaram maior valor de pH rizosférico, do que aquelas que cresceram em condições de baixo P, independentemente do genótipo avaliado (Tabela 8).

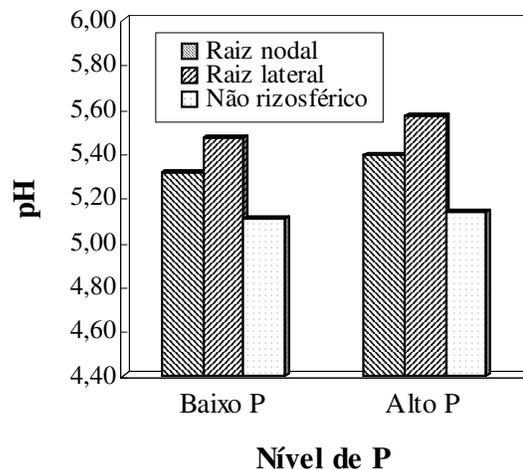


FIGURA 4. Valores médios de pH de solo não rizosférico e da rizosfera de raízes nodais e laterais de genótipos de milho crescidos em níveis baixo e alto de P.

Desse modo, o aumento do pH rizosférico no tratamento com alto nível de P no solo pode ser devido à maior liberação ânions ($\text{OH}^-/\text{HCO}_3^-$) na rizosfera das plantas, para promover a regulação do equilíbrio eletroquímico nas células, em decorrência das maiores quantidades de P absorvidas pelas plantas desse tratamento.

O pH rizosférico das raízes laterais dos genótipos de milho foi significativamente superior ao das raízes nodais, independentemente do nível de P no solo e do genótipo utilizado (Tabela 8).

Além disso, as raízes laterais apresentaram maiores variações entre os valores de pH rizosférico e não rizosférico (ΔpH), verificando-se aumentos de 0,36 e 0,43 unidades de pH, respectivamente, para os níveis baixo e alto de P. Isso pode significar que as raízes laterais apresentaram maior atividade na absorção de nutrientes, favorecendo maior excreção de ânions na rizosfera, aumentando o pH nessa região de influência da raiz.

TABELA 8. Valores médios de pH rizosférico de raízes laterais e nodais de genótipos de milho crescidos sob condições de baixo e alto nível de P no solo.

Tipo de raiz	pH rizosférico ⁽¹⁾				Média
	Baixo P		Alto P		
	pH	(ΔpH) ⁽²⁾	pH	(ΔpH)	
Lateral	5,47 ns	(0,36)	5,57 ns	(0,43)	5,52 a
Nodal	5,31 ns	(0,20)	5,39 ns	(0,25)	5,35 b
Média	5,39 B	--	5,48 A	--	--

⁽¹⁾ Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5%.

⁽²⁾ Valor entre parênteses corresponde a diferença entre as medidas de pH de solo rizosférico e não rizosférico para cada tratamento.

Apesar de não terem sido verificadas diferenças significativas nos valores de pH rizosférico entre os genótipos de milho, observou-se que a variação encontrada nos valores de pH rizosférico entre os genótipos crescidos

com baixo nível de P (0,25 unidades de pH) foi maior que a variação ocorrida entre os materiais crescidos em alto nível do nutriente no solo (0,1 unidades de pH), evidenciando uma diferenciação na capacidade dos materiais em promover alterações no pH da rizosfera, sob condições de estresse do P (Tabela 9).

Sob condições de baixo nível de P no solo, o híbrido H2 apresentou maior pH rizosférico, do que os demais materiais avaliados, seguindo-se os híbridos H4 e H5 com valores ligeiramente inferiores ao primeiro, porém superiores aos demais (Tabela 9). Nessa condição, observou-se grande variação entre pH rizosférico e não rizosférico (Δ pH) dos diferentes genótipos, com valores da ordem 0,18 a 0,39 unidades de pH. Verificou-se ainda que os híbridos H2, H4 e H5 apresentaram valores de Δ pH equivalentes aos observados no tratamento com alto nível de P. Esse comportamento não foi observado para os híbridos H1 e H3, que apresentaram valores de Δ pH bastante inferiores ao restante dos materiais avaliados, em baixo nível de P no solo.

TABELA 9. Valores médios de pH rizosférico de raízes genótipos de milho crescidos sob condições de baixo e alto nível de P no solo.

Genótipo	pH rizosférico ⁽¹⁾				Média
	Baixo P		Alto P		
	pH	(Δ pH) ⁽²⁾	pH	(Δ pH)	
H1 (E)	5,24 ns	(0,18)	5,47 ns	(0,31)	5,35 ns
H2 (E)	5,49 ns	(0,37)	5,45 ns	(0,36)	5,46 ns
H3 (E)	5,36 ns	(0,13)	5,43 ns	(0,36)	5,39 ns
H4 (I)	5,40 ns	(0,35)	5,53 ns	(0,32)	5,46 ns
H5 (I)	5,40 ns	(0,39)	5,52 ns	(0,37)	5,50 ns

⁽¹⁾ Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

⁽²⁾ Valor entre parênteses corresponde a diferença entre as medidas de pH de solo rizosférico e não rizosférico para cada tratamento.

Os valores de ΔpH obtidos entre os genótipos crescidos sob condições de alto P foram muito semelhantes entre si. Mediante esses resultados evidencia-se a variabilidade genética em termos de pH de rizosfera entre os genótipos, quando foram cultivados em solo deficiente de P.

Embora as diferenças nos valores de pH rizosférico entre os genótipos tenham sido aparentemente pequenas, a magnitude que o valor representa pode ser expressa em termos de alterações químicas nessa região. Para se ter uma idéia disso, Tyler et al. (1987) menciona que, na faixa de pH entre 4,0 a 4,5, um aumento de 0,2 unidades de pH pode reduzir a concentração de Al na solução do solo a um fator de 2-3 vezes. Além disso, a metodologia utilizada no presente trabalho possibilita que seja obtida uma medida direta do pH na região rizosfera, diferindo das leituras tradicionais de pH de solo, que são realizadas em uma suspensão diluída solo:água.

3.6 Ácidos orgânicos

A análise cromatográfica de exsudatos obtidos da rizosfera de plantas de milho permitiu a detecção dos seguinte ácidos orgânicos: cítrico, málico, succínico, cis-aconítico e trans-aconítico.

Dentre os ácidos orgânicos, apenas o succinico foi influenciado significativamente pelos genótipos avaliados, não tendo sido verificado efeito dos níveis de P no solo sobre as quantidades exsudadas de todos os ácidos (Tabela 10). Embora possam ser observadas variações nas quantidades exsudadas dos demais ácidos orgânicos entre os híbridos de milho, a falta de significância pode ser devido à alta variabilidade verificada nos valores detectados.

TABELA 10. Exsudação de ácidos orgânicos de raízes de híbridos de milho cultivados em solo com níveis baixo e alto de P.

Genótipo	Exsudação de ácidos orgânicos*														
	Cítrico			Málico			Succinico			Cis-aconítico			Trans-aconítico		
	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média	P-Baixo	P-Alto	Média
nmol cm ⁻¹ h ⁻¹			pmol cm ⁻¹ h ⁻¹												
H1 (E)	2,25 ns	1,22 ns	1,74	5,93 ns	6,62 ns	6,28 ns	6,60 ns	7,19 ns	6,90 b	35,32 ns	30,97 ns	33,14 ns	1,42 ns	1,89 ns	1,65 ns
H2 (E)	2,28 ns	3,58 ns	2,93	4,42 ns	5,29 ns	4,91 ns	7,92 ns	6,07 ns	7,00 b	23,69 ns	28,17 ns	25,93 ns	2,54 ns	7,36 ns	4,95 ns
H3 (E)	2,15 ns	2,61 ns	2,38	5,76 ns	5,97 ns	5,86 ns	5,94 ns	8,26 ns	7,10 b	19,29 ns	39,07 ns	29,18 ns	1,29 ns	1,59 ns	1,44 ns
H4 (E)	2,52 ns	2,31 ns	2,41	5,03 ns	5,10 ns	5,07 ns	5,36 ns	7,30 ns	6,33 b	21,96 ns	71,68 ns	46,82 ns	1,07 ns	0,90 ns	0,99 ns
H5 (E)	2,37 ns	2,02 ns	2,19	5,37 ns	7,28 ns	6,32 ns	10,65 ns	11,48 ns	11,07 a	32,69 ns	62,46 ns	47,58 ns	3,14 ns	2,24 ns	2,69 ns
Média	2,31 NS	2,35 NS	--	5,35 NS	6,05 NS	--	7,29 NS	8,06 NS	--	26,59 NS	46,47 NS	--	1,89 NS	2,80 NS	--
C.V. (%)	45,4			62,3			36,5			92,1			178,8		

* Médias seguidas da mesma letra minúscula na vertical não diferem significativamente pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5%. I – ineficiente, E – eficiente, ns – não significativo.

Apesar de utilizar uma metodologia de coleta de ácidos orgânicos diferente da empregada no presente trabalho, Ström et al. (2002) também obtiveram alta variabilidade nos valores de ácido málico, cítrico e isocítrico, extraídos da rizosfera de plantas de milho, indicando que pode ser uma característica inerente à planta.

Independentemente do nível de P no solo, as quantidades de ácido succínico exsudadas pelas raízes do híbrido H5 foram superiores às dos demais genótipos, que não diferiram entre si (Tabela 10). Avaliando o efeito do fornecimento de P sobre a exsudação de ácidos orgânicos por plantas de repolho, cenoura e batata, Dechassa & Schenk (2001) verificaram que, sob condições de deficiência de P, houve aumento na taxa de exsudação de ácido succínico em plantas de batata. No entanto, segundo os autores, o aumento na exsudação desse ácido não teve qualquer influência na absorção de P pela planta, já que o ácido succínico possui baixa capacidade em promover a “mobilização” de P no solo. Por outro lado, esse ácido pode interagir com a comunidade microbiana do solo, favorecendo a fixação de N₂. Krotzky et al. (1986) demonstraram que uma cultivar de sorgo eficientemente colonizada por bactéria de vida livre, fixadora de N₂, liberou maiores quantidades de ácido succínico, málico e fumárico, do que a cultivar menos ativa na fixação de N atmosférico. Rennie (1980) observou que a adição dos ácidos succínico e málico em plantas de milho inoculadas com *Azospirillum brasiliense*, estimulou maior fixação de nitrogênio atmosférico, do que a adição de açúcar (sucrose).

Apesar de não terem sido verificadas diferenças significativas nas quantidades exsudadas de ácidos orgânicos entre os tratamentos com níveis de P, tem sido verificado que várias espécies de planta aumentam a exsudação de ácidos orgânicos pelas raízes, principalmente citrato e malato, em resposta a deficiência de P, podendo-se citar *Lupinus albus* (Sas et al., 2001), grão de bico (Ohwaki & Hirata, 1992), arroz (Kirk et al., 1999), soja (Jianbo et al., 1998) e

alfafa (Lipton et al., 1987). Gaume (2000), citado por Hinsinger (2001), observou que o genótipo de milho eficiente para P, apresentou maior exsudação de ácidos orgânicos, especialmente trans-aconítico, málico e cítrico, sob condições de baixo P, em relação ao genótipo ineficiente. Em solo calcário, Ström et al. (2002) observaram ligeira tendência de diminuição da concentração de malato e citrato na rizosfera de plantas de milho, com o aumento da adição de P no solo, embora as diferenças não tenham sido significativas.

Segundo Li et al. (1997), os ácidos orgânicos exercem um importante papel na mobilização de compostos precipitados de fosfato inorgânico. Jones (1998) considera que malato e citrato são os primeiros compostos liberados pelas raízes sob condições de deficiência de P. Por outro lado, as quantidades exsudadas são de grande importância para que haja efeito no aumento da disponibilidade de P. Hinsinger (2001) menciona que em plantas com baixas taxas de exsudação de ácidos orgânicos, pode ser esperado pouco ou nenhum efeito sobre a solubilização de P no solo, com conseqüente alteração na biodisponibilidade para as plantas. Segundo o autor, para haver significativo efeito sobre a disponibilidade de P, a exsudação de citrato deve ocorrer em taxas mínimas de 10 a 50 $\mu\text{mol g}^{-1}$ solo, dependendo da espécie.

Dentre os ácidos orgânicos avaliados, as maiores taxas de exsudação foram verificadas para o ácido succínico (Tabela 10), com valores ligeiramente superiores às do ácido málico. Apesar das poucas informações existentes na literatura sobre exsudação de ácidos succínico por raízes de plantas, pelos resultados pode-se sugerir uma maior exsudação desse ácido pelas plantas de milho.

De maneira geral, as quantidades exsudadas de ácido málico foram cerca de duas vezes maiores do que as quantidades de ácido cítrico (Tabela 10). Resultados semelhantes têm sido obtidos por outros autores (Jones & Darrah, 1995; Ström et al., 2001), em que plantas de milho exsudaram maiores

quantidades de malato em relação ao citrato. Entretanto, essa exsudação preferencial não tem sido verificada para outras espécies, como cevada (Gahoonia et al., 2000), *Lupinus albus* (Keerthisnghe et al., 1998) e guandú (Otani et. al., 1996) que exsudaram, respectivamente, maiores quantidades de ácidos fumárico, cítrico e malônico. Segundo Hocking (2001), essas diferenças podem estar relacionadas à espécie utilizada, às condições de crescimento da planta, ao estágio de desenvolvimento das raízes e à técnica empregada para coleta dos ácidos orgânicos.

As quantidades dos ácidos cis-acetábico e trans-acetábico exsudadas pelas raízes dos diferentes genótipos foram muito baixas, encontrando-se próximas aos limites de detecção da metodologia utilizada, o que dificulta possíveis inferências sobre os resultados obtidos (Tabela 10). No entanto, o ácido trans-acetábico foi detectado em exsudatos das raízes de genótipos de milho eficientes para P (Gaume, 2000, citado por Hinsinger, 2001).

3.7 Diversidade microbiana

A análise de variância realizada para os índices de diversidade microbiana, estimados às 72 horas de incubação das amostras, mostrou que não houve efeito significativo entre os tratamentos testados, para todos os índices estimados.

Apesar disso, mediante os resultados de desenvolvimento de cor (expressos em AWCD) observa-se que os extratos microbianos da rizosfera dos híbridos H5 e H3 apresentaram soma de atividade maior que os demais, durante o período de incubação das amostras (Figura 5A).

No entanto, o solo rizosférico do híbrido H3 apresentou menor riqueza de substratos (Figura 5B), significando que, apesar de os microorganismos utilizarem menor número de substratos como fontes de carbono para seu

metabolismo, houve intensa atividade metabólica pelo uso dos substratos utilizados pelos microorganismos existentes na rizosfera desse genótipo.

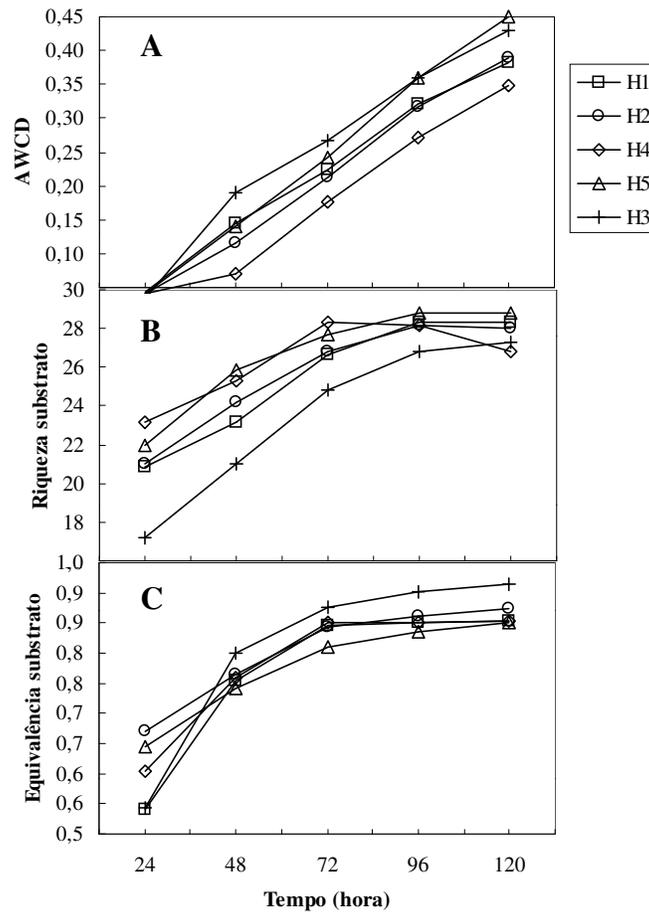


FIGURA 5. Índices de diversidade microbiana (A=AWCD; B=Riqueza de substrato e C=Equivalência de substrato) estimados a partir de extrato microbiano da rizosfera de genótipos de milho, incubado por 120 horas.

Esse aspecto pode ser confirmado pela Equivalência de substrato (Figura 5C), demonstrando que, em termos médios, os substratos utilizados pelos microorganismos da rizosfera do híbrido H3 apresentaram maior atividade, após as 48 horas de incubação. Em estudo realizado sob condições de campo, Oliveira et al. (2002) obtiveram resultados semelhantes com esse genótipo, o que permite sugerir que essa característica é inerente ao híbrido. Grayston et al. (1998) verificaram que houve clara discriminação entre as fontes de carbono utilizadas por comunidades microbianas da rizosfera de diferentes plantas.

De maneira geral, a rizosfera das plantas crescidas em solo com baixo nível de P, apresentaram maiores valores de atividade média (AWCD), de riqueza de substrato e de equivalência de substrato, em relação àquelas plantas cultivadas em condições de alto nível de P, independente do genótipo utilizado (Figuras 6A, 6B e 6C).

Pelos resultados verifica-se uma clara tendência de alteração do perfil metabólico microbiano na rizosfera dos genótipos de milho submetidos a baixos níveis de P, modificando a atividade e as fontes de carbono utilizadas pelos microorganismos. Um ponto que deve ser considerado para enfatizar essa observação é que o período de crescimento das plantas foi de apenas 18 dias e que, para o caso do P, haveria necessidade de um tempo maior de cultivo para que as plantas pudessem promover alterações significativas na rizosfera.

Segundo Marschner (1991) a alta taxa de liberação de carbono orgânico pelas raízes, favorece o aumento da densidade populacional de microorganismos na rizosfera, especialmente de bactérias, em relação ao restante do solo.

A relação composicional do perfil metabólico da rizosfera das plantas nos diferentes tratamentos é apresentada na figura 7. Os resultados do dendograma demonstram que podem ser separados dois grandes grupos principais de tratamentos com perfil metabólico distinto na utilização de substratos.

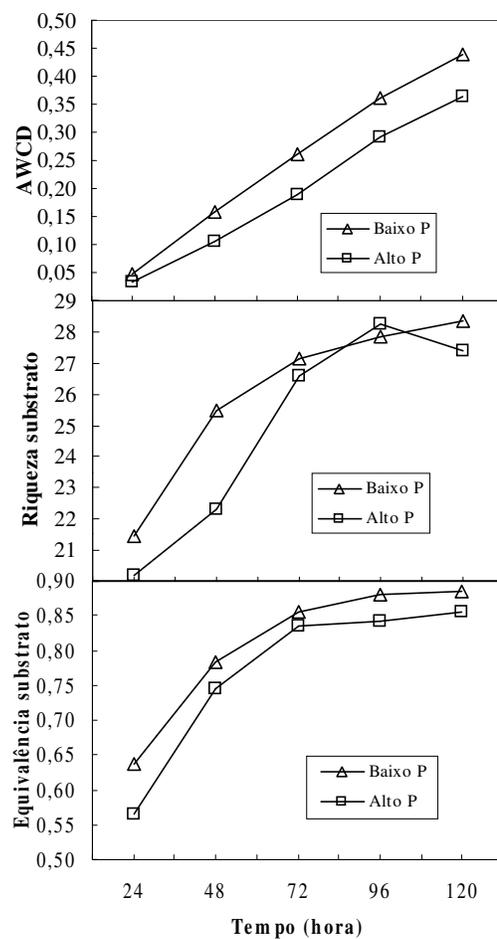


FIGURA 6. Índices de diversidade microbiana (A=AWCD; B=Riqueza de substrato e C=Equivalência de substrato) representativos da rizosfera de plantas de milho crescidas em níveis baixo e alto de P, obtidos durante 120 horas de incubação.

Um grupo envolveu os tratamentos com híbridos H1, H3 e H2 (eficientes), além do H5 (ineficiente), em baixo nível de P e outro grupo que agregou híbridos eficientes (H1 e H2) e ineficientes (H4 e H5) em alto nível de

P. Para o híbrido H3 observou-se que a atividade metabólica da comunidade microbiana na rizosfera não foi alterada em função do nível de P no solo. De acordo com esses resultados observa-se que a atividade metabólica de substratos específicos foi influenciada pelo nível de P na rizosfera de plantas de milho, independente do genótipo utilizado. Garland (1996) observou distintos padrões de utilização de fontes de carbono na rizosfera de plantas de soja, trigo, batata doce e batata branca.

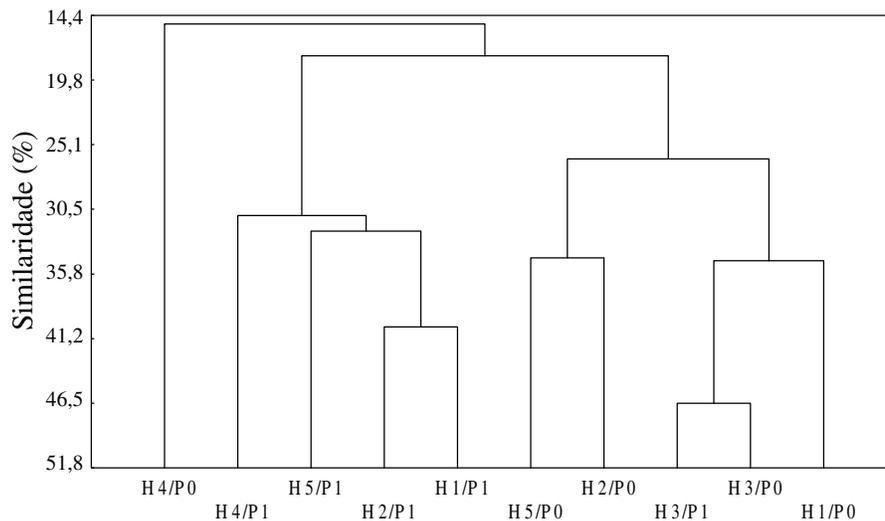


FIGURA 7. Análise de agrupamento (Cluster) baseado na presença e ausência de substratos utilizados (72 horas de incubação) pelo extrato microbiano da rizosfera de genótipos de milho cultivados em dois níveis de P (P0=baixo e P1=alto). Utilizou-se a regra de combinação UPGMA e distancia Euclidiana.

Dentro de cada grande grupo foram identificadas as categorias estruturais dos substratos que foram utilizados pela comunidade microbiana de todos os tratamentos desses grupos. No primeiro grupo encontraram-se as

categorias estruturais de aminoácidos > carboidratos > ácidos carboxílicos > polímeros. No segundo grande grupo a discriminação foi baseada principalmente nas categorias de carboidratos > aminoácidos > ácidos carboxílicos.

Comparando a atividade metabólica da comunidade microbiana extraída da rizosfera de milho com solo não rizosférico, Baudoin et al. (2001) observaram que o perfil metabólico comparativo foi diferente entre as populações microbianas do rizoplano de milho e do solo não rizosférico. De acordo com os autores, o perfil discriminatório das fontes de carbono foi baseado no maior consumo de ácidos carboxílicos > carboidratos > amoníácidos > amidas.

4 CONCLUSÕES

Os híbridos apresentam grande capacidade de promover alterações na relação raiz/parte aérea, quando cresceram em condições de insuficiência de P no solo;

O comprimento médio e densidade de pêlos radiculares não tiveram relação direta com a absorção de P e a produção de matéria seca das plantas. Além disso, não houve variações expressivas nas características dos pêlos radiculares, sob condições de deficiência de P no solo;

Houve variabilidade genética em termos de pH de rizosfera, quando as plantas foram cultivados em solo deficiente de P;

A exsudação de ácidos orgânicos não foi influenciada pelos genótipos e nível de P no solo;

Variações entre os híbridos foram verificadas na atividade microbiana da rizosfera e os índices de diversidade microbiana foram maiores sob baixo nível de P no solo.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANGHINONI, I.; BARBER, S. A. Phosphorus influx and growth characteristics of corn as influenced by phosphorus supply. **Agronomy Journal**, Madison, v. 72, n. 4, p. 685-688, July/Aug. 1980.

BAR-YOSEF, B. Root excretions and thier environment effects. Influence on availability of phosphorus. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **Plant roots: the hidden half**. New York: Dekker, 1991. p. 529-557.

BATES, T. R.; LYNCH, J. P. The efficiency of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) root hair in phosphorus acquisition. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 87, n. 7, p. 964-970, July 2000a.

BATES, T. R.; LYNCH, J. P. Plant growth and phosphorus acumulation of wild type and two root hair mutants of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 87, n. 7, p. 958-963, July 2000b.

BAUDOIN, E.; BENIZRI, E.; GUCKERT, A. Metabolic fingerprint of microbial communities from distinct maize rhizosphere comportaments. **European Journal of Soil Biology**, Paris, v. 37, n. 2, p. 85-94, Apr. /June 2001.

BOWEN, G. D.; ROVIRA, A. D. The rhizosphere and its management to improve plant growth. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 66, p. 1-102, 1999.

CAMPOS, L. J. M.; PRATES, H. T.; PITTA, G. V. E.; QUEIROZ, C. G. S.; SCHAFFERT, R. E.; ALVES, V. M. C. Determinacao de acidos organicos em exsudatos de raizes de milho pela tecnica de HPLC. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 24. , 2002, Florianopolis, SC. **Resumos. .** . Sete Lagoas: ABMS/Embrapa Milho e Sorgo/Epagri, 2002. p. 91

CLARKSON, D. T. Root structure and site of ion uptake. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **Plant roots: The hidden half**. New York: Marcel Dekker, 1991. p. 417-453.

DECHASSA, N.; SCHENK, M. K. Root exudation of organic anions by cabbage, carrot and potato plants as affected by P supply. In: HORST, W. J. (Ed.). **Plant nutrition – food security and sustainability of agro-ecosystems**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001. p. 582-583.

DINKELAKER, B.; HENGELER, C.; NEUMANN, G.; MARSCHNER, H. Root exudates and mobilization of nutrients. In: RENNERNBERG, H.; ESCHRICH, W.; ZIEGLER, H. (Ed.). **Trees. contributions to modern tree physiology**. The Netherlands: Backhuys Publishers, 1997. p. 441-452.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Manual de métodos de análise de solo**. 2. ed. ver. atual. Rio de Janeiro: CNPS, 1997. 212 p. (EMBRAPA-CNPS. Documentos, 1).

FÖHSE, D.; JUNGK, A. Influence of phosphate and nitrate supply on root hair formation of rape, spinach and tomato plants. **Plant and Soil**, The Hague, v. 74, n. 3, p. 359-368, 1983.

GAHOONIA, T. S.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A. Mobilization of phosphate in different soils by ryegrass supplied with ammonium or nitrate. **Plant and Soil**, The Hague, v. 140, n. 2, p. 241-248, Feb. 1992.

GAHOONIA, T. S.; ASMAR, F.; GIESE, H.; GISSEL-NIELSEN, G.; NIELSEN, N. E. Root-released organic acids and phosphorus uptake of two barley cultivars in laboratory and field experiments. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 12, n. 3/4, p. 281-289, June 2000.

GAHOONIA, T. S.; CARE, D.; NIELSEN, N. K. Root hairs and phosphorus acquisition of wheat and barley cultivars. **Plant and Soil**, The Hague, v. 191, n. 2, p. 181-189, Apr. 1997.

GAHOONIA, T. S.; NIELSEN, N. E. Variation in root hairs of barley cultivars doubled soil phosphorus uptake. **Euphytica**, Dordrecht, v. 98, n. 3, p. 177-182, 1997.

GAHOONIA, T. S.; NIELSEN, N. E.; LYSHEDE, O. B. Phosphorus acquisition of cereal cultivars in the field at three levels of P fertilization. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 211, n. 2, p. 269-281, Jan. 1999.

GARLAND, J. L. Patterns of potential C source utilization by rhizosphere communities. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 28, n. 2, p. 223-230, Feb. 1996.

GARLAND, J. L.; MILLS, A. L. Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level-soil-carbon-source-utilization. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 57, n. 8, p. 2351-2359, Aug. 1991.

GRAYSTON, S. J.; WANG, S.; CAMPBELL, C. D.; EDWARDS, A. C. Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 30, n. 3, p. 369-378, Mar. 1998.

GRINSTED, M. J.; HEDLEY, M. J.; WHITE, R. E.; NYE, P. H. Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald). I. pH changes and the increase in P concentration in the soil solution. **New Phytologist**, Cambridge, v. 91, n. 1, p. 19-29, 1982.

HALSTED, M.; LYNCH, J. Phosphorus responses of C3 and C1 species. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 47, n. 297, p. 497-505, Apr. 1996.

HÄUSSLING, M.; LEISEN, E.; MARSCHNER, H.; RÖMHELD, V. An improved method for non-destructive measurements of the pH at the root-plant interface (rhizosphere). **Journal of Plant Physiology**, New York, v. 117, n. 4, p. 371-375, 1985.

HAYNES, R. J. Active ion uptake and maintenance of cation-anion balance: a critical examination of their role in regulating rhizosphere pH. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 126, n. 2, p. 247-264, Dec. 1990.

HEDLEY, M. J.; NYE, P. H.; WHITE, R. E. Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. II. Origin in the pH change. **New Phytologist**, Cambridge, v. 91, n. 1, p. 31-44, 1982.

HINSINGER, P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 237, n. 2, p. 173-195, Dec. 2001.

HINSINGER, P. How do plant roots acquire minerals nutrients? Chemical processes involved in the rhizosphere. **Advances in Agronomy**, New York, v. 64, p. 225-265, 1998.

HOCKING, P. J. Organic acids exuded from roots in phosphorus uptake and aluminium tolerance of plants in acid soils. **Advances in Agronomy**, New York, v. 74, p. 63-97, 2001.

ITOH, S.; BARBER, S. A. Phosphorus uptake by six plant species as related to root hairs. **Agronomy Journal**, Madison, v. 75, n. 3, p. 457-461, May/June 1983.

- JIANBO, S.; FUSUO, Z.; QIN, H.; DARU, M. Determination of organic acids in root exudates by high performance liquid chromatography: I. Development and assesment of chromatographic conditions. **Pedosphere**, Beijing, v. 8, n. 1, p. 97-104, 1998.
- JONES, D. L. Organic acids in the rhizosphere – A critical review. **Plant and Soil**, The Hague, v. 205, n. 1, p. 25-44, Aug. 1998.
- JONES, D. L.; DARRAH, P. R. Influx and efflux of organic acids across the soil-root interface of *Zea mays* L. and its implications in rhizosphere C flow. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 173, n. 1, p. 103-109, Aug. 1995.
- JUNGK, A. Roots hair and acquisition of pant nutrients from soil. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, Berlin, v. 164, n. 2, p. 121-129, Apr. 2001.
- KEERTHISINGHE, G.; HOCKING, J. P.; RYAN, P. R.; DELHAIZE, E. Effect of phosphorus supply on the formation and function of proteoid roots of white lupin (*lupinus albus* L.). **Plant Cell Environment**, Oxford, v. 21, n. 5, p. 467-478, May 1998.
- KIRK, G. J. D.; SANTOS, E. E.; SANTOS, M. B. Phosphate solubilization by organic anion excretion from rice growing in aerobic soil: rates of excretion and decomposition effects on rhizosphere pH and effects on phosphate solubility and uptake. **New Phytologist**, Cambridge, v. 142, n. 2, p. 185-200, May 1999.
- KLOTZ, F.; HORST, W. J. Genotypic differences in aluminium tolerance of soybean (*Glycine max* L.) as affected by ammonium and nitrate-nitrogen nutrition. **Journal Plant Physiology**, New York, v. 132, n. 6, p. 702-707, June 1988.
- KROTZKY, A.; BERGGOLD, R.; WERNER, D. Analysis of factors limiting associative N₂ fixation with two cultivars of sorghum mutants. **Soil Biology & Biochemistry**, Oxford, v. 18, n. 2, p. 201-207, 1986.
- LAN, M.; COMERFORD, N. B; FOX, T. R. Organic anions effect on phosphorus release from spodic horizons. **Soil Science Society of Amereca Journal**, Madiosn, v. 59, n. 6, p. 1745-1749, Nov. /Dec. 1995.
- LI, M.; SHINANO, T.; TADANO, T. Distribution of exudates of lupin roots in the rhizosphere under phosphorus deficient conditions. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 43, n. 1, p. 237-245, Mar. 1997.

LIPTON, D. S.; BLANCHARD, R. W.; BLEVINS, D. G. Citrate, malate and succinate concentration in exudates from P-sufficient and P-stressed *Medicago sativa* L. seedlings. **Plant Physiology**, Rockville, v. 85, n. 2, p. 315-317, Oct. 1987.

MACHADO, C. T. de T. **Avaliação da eficiência de utilização de fósforo de variedades locais de milho (*Zea mays* L.)**. 1995. 131 p. Tese (Mestrado) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Itaguaí.

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

MARSCHNER, H. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. In: WHIGHT, R. J. et al. (Ed.). **Plant-soil interactions at low pH**. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1991. p. 683-702.

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

OHWAKI, Y.; HIRATA, H. Differences in carboxylic acid exudations among P-starved leguminous crops in relation to carboxylic acid contents in plant tissues and phospholipid level in roots. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 38, n. 2, p. 235-243, June 1992.

OLIVEIRA, C. A. DE; MARRIEL, I. E.; ALVES, V. M. C.; PARENTONI, S. N.; PEREIRA FILHO, I. A.; SCHAFFERT, R. E.; MUZZI, M. R. S.; SÁ, N. M. H. Diversidade metabólica de microrganismos em rizosfera de linhagens e híbridos de milho contrastantes para fósforo – campo. In: REUNIÃO BRASILEIRA DE FERTILIDADE DE SOLO E NUTRIÇÃO DE PLANTAS, 25., 2002, Rio de Janeiro, RJ. **Resumos expandidos...** Rio de Janeiro: SBCS/UFRRJ, 2002. CDROM.

OTANI, T.; AE, N.; TANAKA, H. Phosphorus (P) uptake mechanisms of crops grown in soils with low P status. II. Significance of organic acids in root exudates of pigeon pea. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 42, n. 4, p. 553-560, Dec. 1996.

RENNIE, R. J. ¹⁵N isotope dilution as a measure of dinitrogen fixation by *Azospirillum brasiliense* associated with maize. **Canadian Journal Botany**, Ottawa, v. 58, n. 1, p. 21-24, Jan. 1980.

SARRUGE, J. R.; HAAG, H. P. **Análises químicas em plantas**. Piracicaba: ESALQ/USP, 1974. 57 p.

SAS, L.; RENGEL, Z.; TANG, C. Excess cation uptake and extrusion of protons and organic acid anions by *Lupinus albus* under phosphorus deficiency. **Plant Science**, Clare, v. 160, n. 6, p. 1191-1198, May 2001.

STRÖM, L.; OWEN, A. G.; GODBOLD, D. L.; JONES, D. L. Organic acid behaviour in a calcareous soil: sorption reactions and biodegradation rates. **Soil Biology & Biochemistry**, Oxford, v. 33, n. 15, p. 2125-2133, Dec. 2001.

STRÖM, L.; OWEN, A. G.; GODBOLD, D. L.; JONES, D. L. Organic acid mediated P mobilization in the rhizosphere and uptake by maize roots. **Soil Biology & Biochemistry**, Oxford, v. 34, n. 5, p. 703-710, May 2002.

TYLER, G.; BERGGREN, D.; BERGKVIST, B. FALKENGREN-GRERUP, U.; FOLKESON, L.; RÜHLING, A. Soil acidification and metal solubilization in forests of south Sweden. In: HUTCHINSON, T. C.; MEEMA, K. M. (Ed.). **Effects of atmospheric pollutants on forests, wetlands and agriculture ecosystems**. Berlin: Springer-Verlag, 1987. p. 347-359. (NATO ASI series, v. 6. 16.)

WISSUWA, M.; AE, N. Genotypic differences in the presence of hair on roots and gynophores of peanuts (*Arachis hypogea* L.) and their significance for phosphorus uptake. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 52, n. 361, p. 1703-1710, Aug. 2001.

ZAK, J. C.; WILLING, M. R.; MOOREHEAD, D. L.; WILDMAN, H. G. Functional diversity of microbial communities: a quantitative approach. **Soil Biology & Biochemistry**, Oxford, v. 26, n. 9, p. 1101-1108, Sept. 1994.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estudos envolvendo mecanismos relacionados à adaptação de plantas ao estresse de fósforo e outras condições adversas do ambiente são bastante dificultados pela complexidade dos processos que ocorrem na interface solo-planta e que podem ser influenciados tanto pelas características do solo, bem como pelo tipo ou espécie de planta.

Quando as plantas crescem em condições de estresse de fósforo, a magnitude desses processos tende a aumentar pelas próprias características do nutriente no solo, que determinam sua disponibilidade para as plantas. Talvez, por essa razão as plantas expostas a essa condição respondem de forma diferente de outros tipos de estresses, como é caso de plantas estressadas pela toxidez de alumínio, que apresenta uma abrupta redução do crescimento radicular.

Apesar dos avanços no desenvolvimento de metodologias para o estudo de mecanismos envolvido na adaptação de espécies ou genótipos a condições de estresse de P, a maioria dos procedimentos metodológicos encontrados na literatura somente permitem uma avaliação isolada desses mecanismos, o que tem possibilitado a realização de estudos em condições bastante específicas. De maneira geral, as metodologias utilizadas para esse tipo de avaliação são direcionadas para situações muito peculiares de determinadas culturas, havendo a necessidade de adaptação metodológica para serem empregadas com outras culturas e condições do trabalho. Em muitos casos, os procedimentos e meios utilizados nem sempre representam as reais condições encontradas ao nível de campo, o que pode dificultar sobremaneira que os resultados obtidos em ensaios de campo sejam correlacionados àqueles desenvolvidos sob condições controladas.

As metodologias utilizadas no presente trabalho, para identificação de possíveis mecanismos relacionados à eficiência de aquisição de P, foram

ajustadas em função das características de crescimento das plantas de milho e dos objetivos do trabalho.

De acordo com os resultados obtidos no presente trabalho verifica-se que, em geral, a produção de matéria seca não apresentou boa relação com aqueles obtidos ao nível de campo, na Embrapa Milho e Sorgo, onde os materiais foram caracterizados quanto à eficiência para P, com base no critério de produção de grãos. Percebe-se, porém, que os resultados foram inerentes aos procedimentos metodológicos empregados e não invalidam a qualidade dos dados obtidos no trabalho. Isso significa que a utilização dessas metodologias para realização de seleção rápida, visando à obtenção de genótipos de milho eficientes na aquisição de P, deve ser considerada com certo cuidado, para evitar resultados precipitados e até certo ponto errôneos. Um aspecto importante que deve ser levado em consideração na avaliação dos resultados é que os experimentos foram conduzidos por um curto período de tempo (máximo de 18 dias) e muitas das variáveis analisadas podem ser influenciadas pelo estágio fisiológico das plantas, o que pode favorecer resultados contrastantes em relação ao trabalho de campo.

Considerando-se os resultados obtidos nos dois experimentos, observou-se que houve uma semelhança na produção de matéria seca dos genótipos utilizados. Tanto em solução nutritiva, como em solo, os híbridos H2, H5 e H1 apresentaram os melhores resultados de produção de matéria seca da parte aérea e total, mostrando que independente do meio de crescimento as produções dos genótipos mantiveram um mesmo padrão de resposta. A relação de massa seca entre a raiz e a parte aérea também apresentou comportamento semelhante nos dois meios de crescimento. Os híbridos H4 e H3 apresentaram as maiores diferenças nessa relação, entre os níveis baixo e alto de P, indicando ser uma característica peculiar desses materiais genéticos. Por outro lado, observou-se um comportamento diferenciado no particionamento de P nas plantas, nos dois

experimentos. A relação entre o conteúdo de P na raiz e na parte aérea foi maior no experimento em que as plantas cresceram no solo, do que quando se desenvolveram em solução nutritiva. Esses resultados são bastante coerentes, pois sugerem que a planta direciona o P das reservas em função da maior necessidade de gasto de energia para o crescimento das raízes. Partindo-se do princípio de que na solução nutritiva a difusão de P é facilitada, as plantas não necessitam de maiores gastos de energia para o crescimento das raízes, o que não se verifica no caso de crescimento das plantas no solo, onde a difusão do P geralmente é dificultada.

Fazendo-se uma análise conjunta dos experimentos, de modo geral, observa-se que não houve a manifestação efetiva de um ou mais mecanismos, que permita a caracterização dos genótipos quanto à eficiência para P. Além disso, percebe-se que houve respostas diferenciadas dos materiais avaliados, significando que não foi verificado um padrão definido de resposta para as diferentes categorias de genótipos (eficientes e ineficientes), mas a interação conjunta de várias características da planta, como forma de favorecer sua adaptação às condições do meio.

Com base nos resultados conjuntos, alguns aspectos podem ser considerados:

- Dentre os materiais eficientes, o híbrido H1 apresentou desenvolvimento radicular mediano, possuindo, porém, bom crescimento de raízes laterais. Sob condições de baixo nível de P no solo, observou-se alteração da atividade da comunidade microbiana na rizosfera do híbrido.
- O híbrido H2 apresentou os melhores resultados nas características de desenvolvimento radicular, além de possuir um dos maiores comprimentos de pêlos radiculares. O híbrido encontrou-se entre os materiais com maiores variações de pH de rizosfera, em relação ao não rizosférico. Sob condições de baixo nível de P no solo, a atividade da comunidade microbiana na

rizosfera do híbrido foi alterada.

- O híbrido H3 apresentou bons resultados nas características de desenvolvimento radicular e maior comprimento total de pêlos radiculares. Sob condições de estresse de P, apresentou alta relação raiz/parte aérea, bem como desenvolveu grande interação com os microorganismos do solo, apresentando alta atividade microbiana na região da rizosfera.
- O híbrido H4 apresentou sistema radicular medianamente desenvolvido e alta relação raiz/parte aérea em resposta ao baixo nível de P no meio de crescimento. Apresentou também bom comprimento de pêlos radiculares, além de ter promovido maiores variações no pH da rizosfera, em relação ao não rizosférico.
- O híbrido H5, apesar de ter apresentado o sistema radicular menos desenvolvido dentre os híbridos avaliados, foi o genótipo com maiores valores dos índices de eficiência de incorporação e de utilização. Além disso, apresentou bom comprimento de pêlos radiculares e maior variação do pH de rizosfera, em relação ao não rizosférico. Dentre os materiais, este genótipo apresentou a maior taxa de exsudação de ácido succínico. Também, apresentou alta atividade microbiana e sob condições de estresse de P promoveu alteração na atividade da comunidade microbiana na rizosfera.

ANEXOS

ANEXOS

	Página
ANEXO A Resumos das análises de variância	
TABELA 1A Quadrado médio da produção de matéria seca da raiz (MSR), da parte aérea (MSPA), total (MST), relação raiz/parte aérea (R/PA) e P total no experimento sobre morfologia do sistema radicular de genótipos de milho (Capítulo 2).....	147
TABELA 2A Quadrado médio da concentração de macronutrientes na parte aérea de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2) .	148
TABELA 3A Quadrado médio da concentração de macronutrientes na raiz de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2).....	149
TABELA 4A Quadrado médio da conteúdo de macronutrientes na parte aérea de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2)	150
TABELA 5A Quadrado médio da conteúdo de macronutrientes na raiz de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2)	151
TABELA 6A Quadrado médio dos índices de eficiência de absorção (EA), de incorporação (EI), de utilização (EU ₁ , EU ₂ e EU ₃) de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2).....	152
TABELA 7A Quadrado médio do volume total (VT), área total (AT), Comprimento total (CT) e diâmetro médio de raiz (DM) de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2)	153
TABELA 8A Quadrado médio do número de raiz nodal e seminal (NRNS), comprimento de raiz seminal (CRS), número de raiz lateral (NRL) e comprimento de raiz lateral (CRL) de	

	genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2)	154
TABELA 9A	Quadrado médio do número de total de interseções de raiz (INT-T), número de interseções na camada de 0-10 (INT 0-10), número de interseções na camada de 10-20 (INT 10-20) e número de interseções na camada de 20-40 (INT 20-40) de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2) ...	155
TABELA 10A	Quadrado médio da produção de matéria seca da raiz (MSR), da parte aérea (MSPA), total (MST), relação raiz/parte aérea (R/PA) e P total no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3)	156
TABELA 11A	Quadrado médio da área total (AT), Comprimento total (CT) e diâmetro médio de raiz (DM) no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3)	156
TABELA 12A	Quadrado médio da riqueza de substrato (S), diversidade metabólica (H) e equivalência de substrato (E) no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3)	157
TABELA 13A	Quadrado médio dos ácidos cítrico, málico, succínico, cis-aconítico e trans-aconítico no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3)	157
TABELA 14A	Quadrado médio da concentração de macronutrientes na parte aérea e raiz de genótipos de milho no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3)	158
TABELA 15A	Quadrado médio do conteúdo de macronutrientes na parte aérea e raiz de genótipos de milho no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3)	159
TABELA 16A	Quadrado médio do comprimento médio (CMP), densidade (DP), comprimento total (CTP) de pêlos	

radiculares e pH de rizosfera de genótipos de milho no
experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de
milho (Capítulo 3) 160

TABELA 17A Quadrado médio dos contrastes do pH rizosférico e não
rizosférico no experimento sobre avaliação de rizosfera de
genótipos de milho (Capítulo 3) 161

TABELA 1A. Quadrado médio da produção de matéria seca da raiz (MSR), da parte aérea (MSPA), total (MST), relação raiz/parte aérea (R/PA) e P total no experimento sobre morfologia do sistema radicular de genótipos de milho (Capítulo 2).

Fonte variação	Quadrado médio				
	MSPA	MSR	MST	R/PA	P total
	Híbridos				
Genótipo (G)	0,0035 *	0,0010 ns	0,0056 *	0,0288 *	0,0289 *
Nível de P (P)	0,1018 *	0,0003 ns	0,0904 *	0,7752 *	1,4731 *
GxP	0,0045 *	0,0010 ns	0,0089 *	0,0143 *	0,0229 *
Resíduo	0,0005	0,0004	0,0017	0,0033	0,0076
CV (%)	9,16	12,81	9,79	8,74	13,68
	Linhagens				
Genótipo (G)	0,0071 *	0,0058 *	0,0216 *	0,1434 *	0,1107 *
Nível de P (P)	0,0097 *	0,0002 ns	0,0129 *	0,0578 *	0,4534 *
GxP	0,0003 ns	0,0006 ns	0,0011 ns	0,0166 *	0,0286 *
Resíduo	0,0006	0,0003	0,0017	0,0026	0,0036
CV (%)	14,60	16,72	14,77	8,35	10,35

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 2A. Quadrado médio da concentração de macronutrientes na parte aérea de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2).

Fonte Variação	Quadrado médio				
	N	P	K	Ca	Mg
	Híbridos				
Genótipo (G)	0,3201 *	0,0024 *	1,4730 *	0,3282 *	0,0223 *
Nível de P (P)	1,9051 *	0,0403 *	0,0952 ns	0,0780 *	0,0001 ns
GxP	0,0900 ns	0,0009 *	0,1213 *	0,0235 *	0,0006 *
Resíduo	0,0337	0,0000	0,0329	0,0016	0,0001
CV (%)	4,69	5,17	4,04	4,63	3,27
	Linhagens				
Genótipo (G)	2,2242 *	0,0013 ns	0,1864 *	0,3006 *	0,0068 *
Nível de P (P)	0,4736 *	0,0312 *	0,3253 *	0,0005 ns	0,0060 *
GxP	0,0654 ns	0,0032 *	0,0131 ns	0,0005 ns	0,0021 ns
Resíduo	0,0439	0,0005	0,0223	0,0009	0,0008
CV (%)	5,19	9,18	3,32	3,87	9,40

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 3A. Quadrado médio da concentração de macronutrientes na raiz de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2).

Fonte variação	Quadrado médio				
	N	P	K	Ca	Mg
	Híbridos				
Genótipo (G)	0,0664 *	0,0004 ns	0,1147 *	0,0092 *	0,0020 *
Nível de P (P)	0,0896 *	0,0024 *	0,1373 *	0,0020 ns	0,0004 ns
GxP	0,0179 ns	0,0003 ns	0,0061 ns	0,0066 *	0,0003 ns
Resíduo	0,0116	0,0002	0,0093	0,0014	0,0002
CV (%)	5,83	20,58	16,97	13,82	19,33
	Linhagens				
Genótipo (G)	0,0076 ns	0,0104 *	0,0893 *	0,0652 *	0,0012 *
Nível de P (P)	0,0034 ns	0,0034 *	0,0107 ns	0,0009 ns	0,0000 ns
GxP	0,0830 ns	0,0007 ns	0,0065 ns	0,0160 *	0,0003 ns
Resíduo	0,0234	0,0005	0,0091	0,0025	0,0002
CV (%)	7,61	17,47	14,65	12,50	13,28

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 4A. Quadrado médio da conteúdo de macronutrientes na parte aérea de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2).

Fonte Variação	Quadrado médio				
	N-abs	P-abs	K-abs	Ca-abs	Mg-abs
	Híbridos				
Genótipo (G)	2,9528 ns	0,0262 *	17,0723 *	1,2107 *	0,1311 *
Nível de P (P)	97,1244 *	1,3305 *	263,6000 *	5,7526 *	1,3091 *
GxP	4,2501 ns	0,0186 ns	4,8290 ns	0,2252 ns	0,0323 *
Resíduo	1,7662	0,0072	2,9815	0,1099	0,0114
CV (%)	12,81	16,66	14,33	14,62	12,78
	Linhagens				
Genótipo (G)	40,2179 *	0,0841 *	10,4913 *	3,0661 *	0,1687 *
Nível de P (P)	7,9560 *	0,3394 *	29,6193 *	0,5635 *	0,1808 *
GxP	1,1503 ns	0,0266 *	0,9470 ns	0,0257 ns	0,0002 ns
Resíduo	0,9260	0,0021	1,2435	0,0338	0,0062
CV (%)	13,32	10,04	14,04	12,50	14,41

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 5A. Quadrado médio da conteúdo de macronutrientes na raiz de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2).

Fonte variação	Quadrado médio				
	N-abs	P-abs	K-abs	Ca-abs	Mg-abs
	Híbridos				
Genótipo (G)	0,5991 *	0,0004 ns	0,3768 *	0,0339 *	0,0028 *
Nível de P (P)	0,0152 ns	0,0036 *	0,5721 *	0,0003 ns	0,0000 ns
GxP	0,3240 ns	0,0007 ns	0,0934 ns	0,0062 ns	0,0012 ns
Resíduo	0,1851	0,0005	0,0468	0,0068	0,0007
CV (%)	14,23	18,96	22,94	17,36	20,33
	Linhagens				
Genótipo (G)	2,3272 *	0,0020 ns	0,3058 *	0,0162 ns	0,0036 *
Nível de P (P)	0,2496 ns	0,0083 *	0,0008 ns	0,0184 ns	0,0009 ns
GxP	0,4227 *	0,0000 ns	0,0518 ns	0,0034 ns	0,0014 ns
Resíduo	0,1149	0,0006	0,0231	0,0071	0,0006
CV (%)	15,80	19,53	22,08	20,83	21,66

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 6A. Quadrado médio dos índices de eficiência de absorção (EA), de incorporação (EI), de utilização (EU₁, EU₂ e EU₃) de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2).

Fonte variação	Quadrado médio				
	EA	EI	EU ₁	EU ₂	EU ₃
	Híbridos				
Genótipo (G)	1,4327 *	0,0180 *	0,0070 *	0,0133 *	0,0061 *
Nível de P (P)	65,1508 *	0,3830 *	0,0821 *	0,7680 *	0,0208 *
GxP	1,2216 *	0,0027 ns	0,0026 *	0,0076 ns	0,0060 *
Resíduo	0,0870	0,0014	0,0009	0,0033	0,0021
CV (%)	7,37	6,61	6,90	7,90	14,99
	Linhagens				
Genótipo (G)	14,7650 *	0,0022 ns	0,0009 ns	0,0296 *	0,0087 *
Nível de P (P)	24,7808 *	0,0854 *	0,0312 *	0,1386 *	0,0032 ns
GxP	4,6554 *	0,0062 *	0,0024 ns	0,0160 *	0,0025 ns
Resíduo	0,4755	0,0012	0,0009	0,0023	0,0009
CV (%)	11,97	8,54	10,02	9,32	21,36

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

EU₁ = massa seca da parte aérea por unidade de P total absorvido;

EU₂ = massa seca total por unidade de P total absorvido;

EU₃ = massa seca total ao quadrado por unidade de P total absorvido

TABELA 7A. Quadrado médio do volume total (VT), área total (AT), Comprimento total (CT) e diâmetro médio de raiz (DM) de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2).

Fonte variação	Quadrado médio			
	VT	AT	CT	DM
Híbridos				
Genótipo (G)	0,1385 ns	160,2077 *	11,0332 *	0,0197 *
Nível de P (P)	0,1020 ns	46,1032 ns	4,0340 *	0,0033 *
GxP	0,0968 ns	19,6564 ns	0,5394 ns	0,0004 ns
Resíduo	0,1708	15,5464	0,5636	0,0007
CV (%)	15,85	9,19	9,92	4,71
Linhagens				
Genótipo (G)	2,3368 *	658,5024 *	31,9727 *	0,0718 *
Nível de P (P)	0,0312 ns	30,3160 ns	0,1048 ns	0,0060 *
GxP	0,2187 *	40,8201 ns	0,4648 ns	0,0027 ns
Resíduo	0,0520	22,7152	0,5986	0,0010
CV (%)	14,29	19,04	18,59	5,11

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 8A. Quadrado médio do número de raiz nodal e seminal (NRNS), comprimento de raiz seminal (CRS), número de raiz lateral (NRL) e comprimento de raiz lateral (CRL) de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2).

Fonte variação	Quadrado médio			
	NRNS	CRS	NRL	CRL
	Híbridos			
Genótipo (G)	1,6166 ns	61,1120 *	284,9353 *	0,5495 ns
Nível de P (P)	0,5333 ns	196,6080 *	51,7453 ns	0,0053 ns
GxP	2,7833 *	18,5563 ns	262,0936 *	0,1328 ns
Resíduo	0,7333	7,4513	43,8713	0,2580
CV (%)	8,74	8,86	16,27	34,95
	Linhagens			
Genótipo (G)	1,7222 ns	332,3288 *	2232,36 *	1,5200 *
Nível de P (P)	0,8888 ns	12,3338 ns	148,49 ns	0,4672 *
GxP	0,7222 ns	5,5022 ns	87,20 ns	0,6955 *
Resíduo	1,000	8,0183	63,88	0,0488
CV (%)	10,11	11,01	25,84	19,23

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 9A. Quadrado médio do número de total de interseções de raiz (INT-T), número de interseções na camada de 0-10 (INT 0-10), número de interseções na camada de 10-20 (INT 10-20) e número de interseções na camada de 20-40 (INT 20-40) de genótipos de milho no experimento sobre morfologia do sistema radicular de milho (Capítulo 2).

Fonte variação	Quadrado médio			
	INT-T	INT 0-10	INT 10-20	INT 20-40
	Híbridos			
Genótipo (G)	124511,21 *	11193,03 *	27014,96 *	10303,91 *
Nível de P (P)	75902,70 *	6992,13 ns	4368,13 ns	15824,03 *
GxP	4453,78 ns	445,13 ns	1475,80 ns	994,61 ns
Resíduo	11098,63	3021,43	2210,93	709,20
CV (%)	18,67	20,50	21,54	34,22
	Linhagens			
Genótipo (G)	177697,38 *	26486,05 *	42336,22 *	2866,50 *
Nível de P (P)	64,22 ns	800,00 ns	401,38 ns	0,05 ns
GxP	7537,72 ns	1162,16 ns	2051,55 ns	88,38 ns
Resíduo	5650,88	1275,66	1408,66	173,38
CV (%)	24,50	2094	33,20	56,84

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 10A. Quadrado médio da produção de matéria seca da raiz (MSR), da parte aérea (MSPA), total (MST), relação raiz/parte aérea (R/PA) e P total no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3).

Fonte variação	Quadrado médio				
	MSR	MSPA	MST	R/PA	P total
Genótipo (G)	0,0077 *	0,0113 *	0,0377 *	0,0073 ns	0,0419 *
Nível de P (P)	0,0012 ns	0,0695 *	0,0889 *	0,3012 *	1,0837 *
GxP	0,0015 ns	0,0008 ns	0,0039 ns	0,0636 ns	0,0102 ns
Resíduo	0,0013	0,0022	0,0051	0,2434	0,0124
CV (%)	19,96	17,62	15,97	15,75	18,08

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 11A. Quadrado médio da área total (AT), Comprimento total (CT) e diâmetro médio de raiz (DM) no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3).

Fonte variação	Quadrado médio		
	AT	CT	DM
Genótipo (G)	801,45 *	13,4495 *	0,0034 ns
Nível de P (P)	9,09 ns	0,0720 ns	0,0038 ns
GxP	284,28 ns	2,0447 ns	0,0165 ns
Resíduo	118,36	1,1980	0,0169
CV (%)	14,84	11,56	9,71

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 12A. Quadrado médio da riqueza de substrato (S), diversidade metabólica (H) e equivalência de substrato (E) no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3).

Fonte variação	Quadrado médio		
	S	H	H
Genótipo (G)	10,4500 ns	0,0198 ns	0,0034 ns
Nível de P (P)	2,1333 ns	0,0411 ns	0,0031 ns
GxP	15,5500 ns	0,0276 ns	0,0001 ns
Resíduo	9,0666	0,0393	0,0021
CV (%)	11,21	7,15	5,44

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 13A. Quadrado médio dos ácidos cítrico, málico, succínico, cis-aconítico e trans-aconítico no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3).

Fonte variação	Quadrado médio				
	Cítrico	Málico	Succínico	Cis-aconit.	Trans-acon.
Genótipo (G)	1,4862 ns	3,3742 ns	29,4194 ns	811,64 ns	20,0955 ns
Nível de P (P)	0,0119 ns	4,8211 ns	5,8828 ns	3950,95 ns	8,1902 ns
GxP	1,5585 ns	1,1995 ns	5,3349 ns	906,20 ns	10,1627 ns
Resíduo	1,1258	12,6470	7,8817	1131,06	17,6304
CV (%)	45,45	62,26	36,55	92,05	178,87

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 14A. Quadrado médio da concentração de macronutrientes na parte aérea e raiz de genótipos de milho no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3).

Fonte Variação	Quadrado médio				
	N	P	K	Ca	Mg
	Parte aérea				
Genótipo (G)	0,7422 *	0,0006 *	0,3455 *	0,3003 *	0,0205 *
Nível de P (P)	1,7173 *	0,0252 *	2,6940 *	0,0563 *	0,0346 *
GxP	0,0742 ns	0,0001 ns	0,1267 ns	0,0050 ns	0,0014 ns
Resíduo	0,0484	0,0001	0,0849	0,0124	0,0019
CV (%)	6,60	8,69	5,70	11,28	8,93
	Raiz				
Genótipo (G)	0,2240 ns	0,0004 *	0,1952 ns	0,0110 ns	0,0056 ns
Nível de P (P)	3,3298 *	0,0140 *	0,5333 ns	0,1584 *	0,0038 ns
GxP	0,6839 ns	0,0003 *	0,4194 ns	0,0009 ns	0,0010 ns
Resíduo	0,5281	0,0001	0,3457	0,0071	0,0028
CV (%)	24,79	8,05	18,18	10,64	14,16

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 15A. Quadrado médio do conteúdo de macronutrientes na parte aérea e raiz de genótipos de milho no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3).

Fonte variação	Quadrado médio				
	N	P	K	Ca	Mg
	Parte aérea				
Genótipo (G)	4,7640 ns	0,0115 ns	42,6767 *	0,3933 ns	0,0321 ns
Nível de P (P)	150,5004 *	0,6307 *	319,154 *	10,4312 *	0,7176 *
GxP	1,7094 ns	0,0037 ns	4,8571 ns	0,1608 ns	0,0207 ns
Resíduo	3,6603	0,0074	7,2181	0,3385	0,0610
CV (%)	20,21	22,27	19,39	22,24	19,25
	Raiz				
Genótipo (G)	7,7274 ns	0,0123 *	8,9991 *	0,5891*	0,1191 *
Nível de P (P)	2,1783 ns	0,0612 *	0,0353 ns	0,9684 *	0,0691 ns
GxP	4,1672 ns	0,0029 ns	3,7840 ns	0,1193 ns	0,0336 ns
Resíduo	4,4639	0,0020	2,6830	0,1205	0,0380
CV (%)	37,17	19,69	27,66	23,83	28,38

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 16A. Quadrado médio do comprimento médio (CMP), densidade (DP), comprimento total (CTP) de pêlos radiculares e pH de rizosfera de genótipos de milho no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3).

Fonte variação	Quadrado médio			
	CMP	DP	CTP	PH-rizosfera
Genótipo (G)	0,0554 *	68,7301 *	88,6464 *	0,0414 ns
Nível de P (P)	0,0000 ns	45,0006 ns	26,7948 ns	0,1188 *
Tipo raiz (R)	0,1289 *	667,6438 *	891,9495 *	0,4524 *
GxP	0,0136 ns	62,8147 *	50,5832 ns	0,0284 ns
GxR	0,0218 ns	36,6332 *	88,4303 *	0,0244 ns
PxR	0,0075 ns	5,7249 ns	5,1321 ns	0,0014 ns
GxPxR	0,0054 ns	25,8703 ns	33,2801 ns	0,0064 ns
Resíduo	0,0147	16,8866	34,4606	0,0245
CV (%)	16,72	13,56	26,17	2,88

* e ns significativo a 5% e não significativo pelo teste F, respectivamente.

TABELA 17A. Quadrado médio dos contrastes do pH rizosférico e não rizosférico no experimento sobre avaliação de rizosfera de genótipos de milho (Capítulo 3).

Contraste	Descrição	Quadrado médio
Contraste 01	SR x SNR (geral)	0,5338 *
Contraste 02	SR x SNR (baixo P)	0,2189 *
Contraste 03	SR x SNR (alto P)	0,3196 *
Contraste 04	SR x SNR (baixo P / raiz lateral)	0,3336 *
Contraste 05	SR x SNR (baixo P / raiz nodal)	0,1013 *
Contraste 06	SR x SNR (alto P / raiz lateral)	0,4708 *
Contraste 07	SR x SNR (alto P / raiz nodal)	0,1570 *
Resíduo		0,0224

* significativo a 5% pelo teste F, respectivamente.

SR = solo rizosférico; SNR = solo não rizosférico.