

Capítulo 15

Tolerância ao alumínio e eficiência na absorção de fósforo em sorgo

Karla Jorge da Silva
Sylvia Moraes de Sousa
Jurandir Vieira Magalhães
Crislene Vieira dos Santos
Cicero Beserra de Menezes

Tolerância ao Alumínio em Sorgo

A toxidez causada pelo alumínio (Al) é fator limitante para a produção de grãos e biomassa de sorgo, sendo este estresse comum nos solos do bioma Cerrado. Nessa região predominam os Latossolos, caracteristicamente ácidos, com baixa capacidade de troca catiônica (CTC), baixa disponibilidade de fósforo (P) e toxidez causada pelo Al, que reduz a absorção de água e de nutrientes, comprometendo o crescimento da planta (Ferreira et al., 2006).

O uso de metodologias modernas de manejo de solo tem proporcionado avanços no cultivo do sorgo nessas regiões. Além disso, estudos fisiológicos e genômicos têm permitido a identificação de genes e mecanismos de tolerância à toxidez causada pelo Al, e maior eficiência na utilização de fósforo (P) (Barros et al., 2020).

O dano radicular é a principal consequência da toxidez de Al, afetando o alongamento e a divisão celular, diminuindo a capacidade da planta de absorver água e nutrientes do subsolo, tornando-a, menos produtiva e mais suscetível à seca. A redução do crescimento radicular por Al é provocado pela atividade fitotóxica das suas formas iônicas em células do ápice radicular, a partir do comprometimento de estruturas citoesqueléticas, de processos de alongamento celular, da homeostase de cálcio e da formação de espécies reativas de oxigênio (Kochian et al., 1995).

Para impedir esse efeito fitotóxico do Al no solo, usa-se a incorporação profunda de corretivos e de fertilizantes, por exemplo, a aplicação de calcário para elevar o pH do solo e, assim, reduzir ou eliminar a toxidez causada pelo Al. Com o aumento do pH, o Al^{3+} precipita-se, formando $\text{Al}(\text{OH})_3$,

composto que não é tóxico às raízes das plantas, sendo esta a base química da neutralização do efeito fitotóxico do Al^{3+} pela prática da calagem (Echart; Cavalli-Molina, 2001). Porém, essa opção é dispendiosa e muitas vezes impraticável, pela dificuldade e pelo alto custo associado à neutralização do Al em camadas mais profundas do solo.

A alternativa mais promissora para mitigar os efeitos da toxidez causada pelo Al é a exploração da variabilidade genética das plantas. A adaptação do sorgo a condições adversas busca a seleção de genótipos tolerantes ao Al, para permitir seu cultivo em solos ácidos.

Melhoramento para a Tolerância ao Alumínio

A tolerância ao Al está presente em uma frequência de aproximadamente 5% em sorgo (Caniato et al., 2011). Portanto, em etapas de pré-melhoramento, visando à obtenção de genótipos tolerantes ao Al, é preciso a fenotipagem de um grande número de acessos (Prada, 2009; Magalhães et al., 2011).

Algumas linhagens são classificadas como altamente tolerantes ao Al, como as linhagens SC283 e SC566, que são fontes preferenciais de tolerância ao Al em sorgo, sendo a tolerância ao Al condicionada pelo loco *Alt_{SB}* (Caniato et al., 2007, 2011).

Estudos realizados na Embrapa Milho e Sorgo caracterizaram uma população multiparental de recombinação ao acaso de sorgo para seleção de progênies tolerantes ao Al e eficientes na utilização de P. Para esse fim, uma população de recombinação ao acaso de sorgo (BRP13R) foi constituída com o uso de macho-esterilidade genética, e genotipada com marcadores gene-específicos para os genes *SbMATE* e *SbPSTOL1*. Esses estudos mostraram como populações multiparentais são eficientes para clonagem de genes de efeito maior, como o gene *SbMATE*, que codifica um transportador de citrato-ativado por Al. Essas diferentes abordagens beneficiam o desenvolvimento de cultivares que acumulem alelos favoráveis em diferentes locos de tolerância a estresses abióticos, que são importantes para conferir adaptação ampla do sorgo a solos ácidos (Bernardino et al., 2020).

Fenotipagem de Sorgo para Tolerância ao Alumínio em Cultivo Hidropônico

A tolerância ao Al é avaliada pelo crescimento radicular em solução nutritiva contendo Al (Magnavaca et al., 1987; Magalhães et al., 2004; Magalhães; Guimarães, 2008). Quanto maior o crescimento radicular na presença de Al, maior é a tolerância. Da mesma forma, genótipos altamente sensíveis ao Al sofrem redução drástica do crescimento radicular (Figura 1).



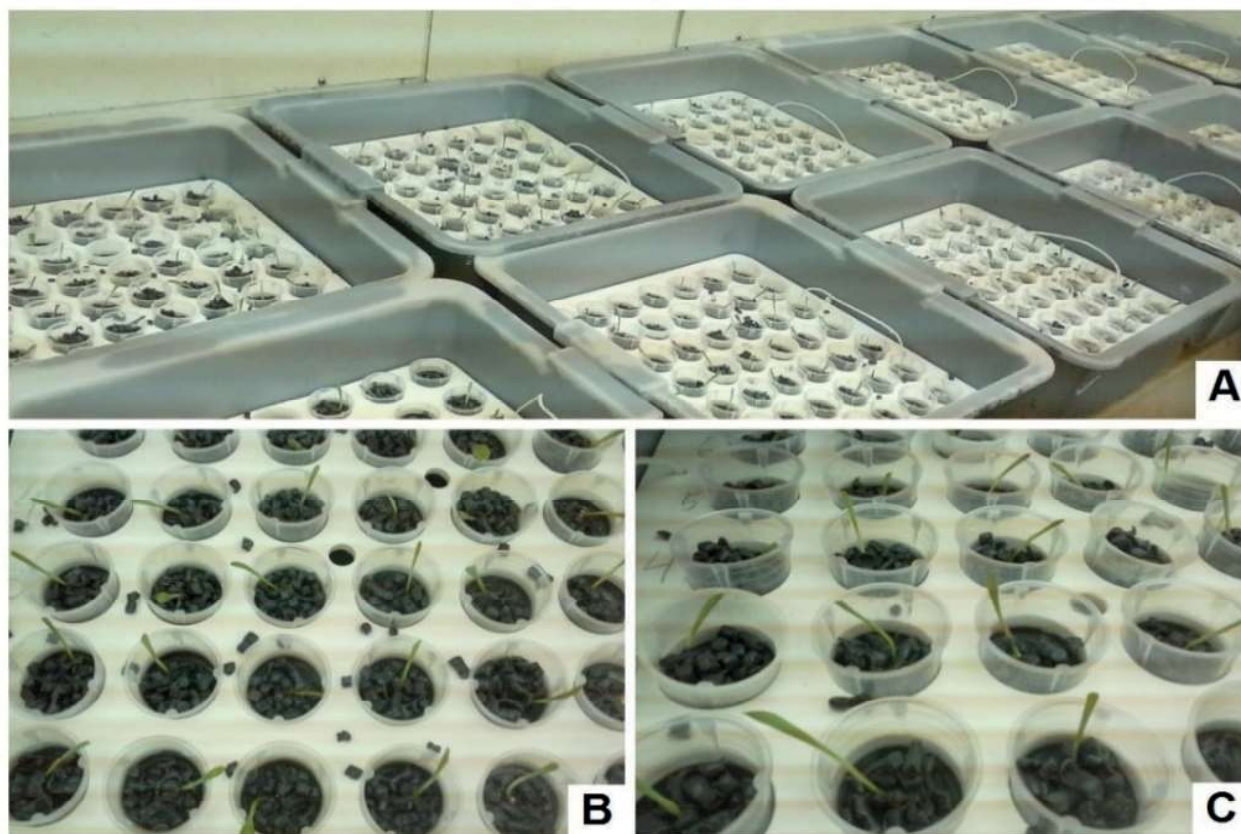
Foto: Elizete Carvalho.

Figura 1. Fenótipo radicular de plântulas submetidas à toxidez de Al em solução nutritiva. Esquerda (tolerantes) e direita (suscetíveis).

A solução nutritiva de acordo com Magnavaca et al. (1987) contém os seguintes macronutrientes: (mmol L⁻¹): Ca -3,53; K - 2,35; Mg - 0,85; N (NO₃) - 10,86; N(NH₄) - 1,3; P - 0,045; S - 0,59; e dos micronutrientes (μmol L⁻¹): B - 25; Mn - 9,1; Cu- 0,63; Mo - 0,83; Zn - 2,29; FeHEDTA – 77; e Cl-

600. O Al é adicionado como $\text{AlK}(\text{SO}_4)_2 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ e o pH ajustado para 4.0. A atividade de Al livre utilizada é de $27 \mu\text{M Al}^{3+}$. A metodologia completa pode ser encontrada em Caniato et al. (2007).

Inicialmente, as sementes de sorgo são esterilizadas com 0,525% NaOCl por 10 minutos sob agitação, seguindo-se lavagem final por 8 vezes com água ultrapura. As sementes são colocadas para germinar em papel Germitest umedecido em água destilada, permanecendo em câmara de crescimento BOD (temperatura diurna de 21°C , temperatura média noturna de 27°C). Após quatro dias, as plântulas são transferidas para bandejas plásticas de 8L contendo solução nutritiva controle (sem Al) (Figura 2). As plântulas permanecem por 24 horas em solução controle para aclimatação, com posterior transferência para solução contendo Al na atividade desejada (tratamento com Al) e nova solução sem Al (tratamento controle).

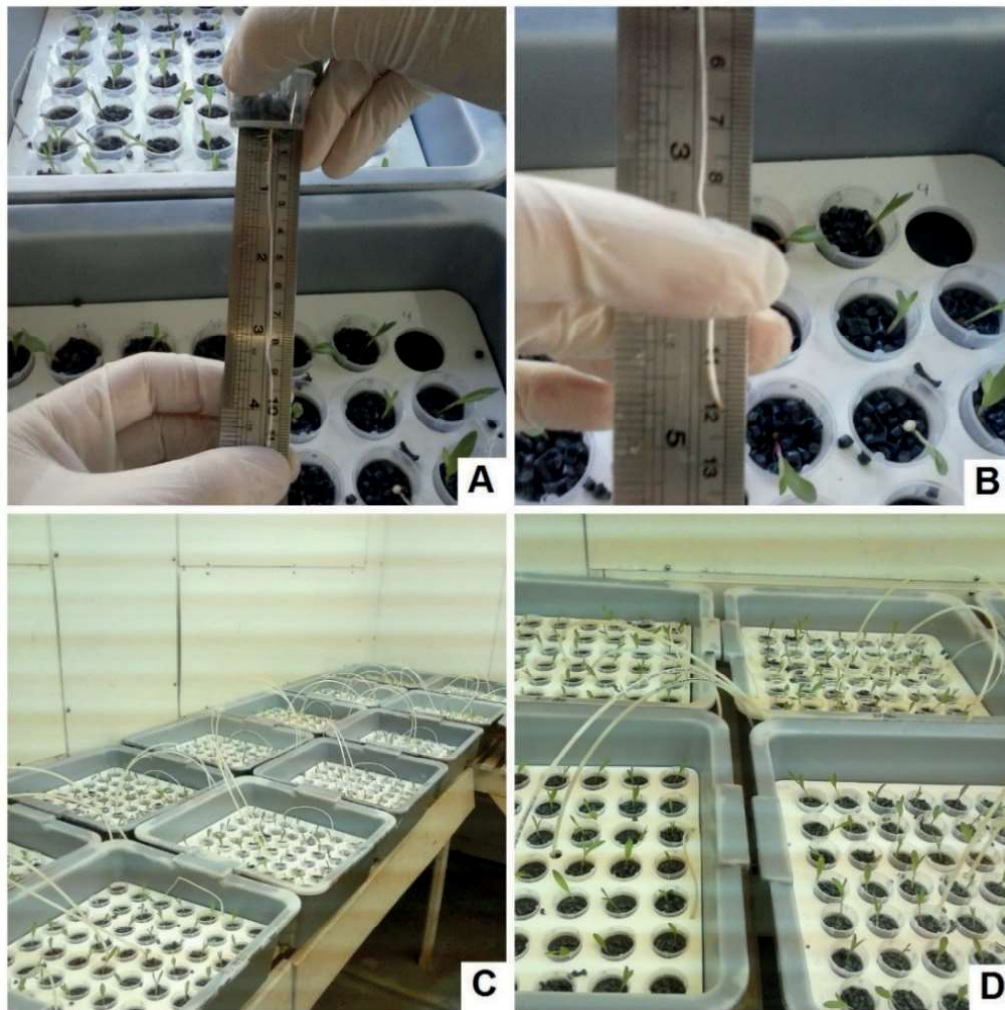


Fotos: Emanuel Gava

Figura 2. Transplântio de plântulas de sorgo para o meio de solução nutritiva (A) e ilustração do substrato (B e C).

O comprimento inicial da raiz seminal é medido antes do início dos tratamentos, seguindo-se novas medições após três e cinco dias (Figura 3). Valores percentuais de inibição de crescimento radicular são estimados pela razão entre o crescimento radicular líquido (CRL, definido como comprimento final - comprimento inicial) sob tratamento de Al e o CRL na ausência de Al

para os períodos experimentais de três e cinco dias (Magalhães; Guimarães, 2008).



Fotos: Emanuel Gava

Figura 3. Medição do comprimento das raízes (A e B) e plântulas mantidas na câmara de crescimento (C e D).

Fenotipagem de Sorgo em Solos com Alta Saturação de Alumínio

A Embrapa possui um sítio de fenotipagem (Figura 4) com três níveis de saturação de Al (2,1%, 20,8% e 56%). Para obtenção deste sítio, nas faixas de baixa saturação de alumínio, foi aplicado calcário dolomítico contendo 33% de CaO e 10% de MgO e incorporado na camada de solo de 0-20 cm para alcançar baixa saturação de Al. Na faixa de 50% de saturação, não foi aplicado calcário. Para análise de solo da área, dois meses após a calagem, a área foi dividida em faixas retangulares de 10x10 m, na área controle, e 5x5 m na área com Al. Amostra de solo (0-20 cm) e subsolo (20-40 cm) foram coletadas para análises de fertilidade do solo (Menezes et al.,

2014; Carvalho Júnior et al., 2015). Os valores percentuais de saturação de Al foram calculados como a proporção de Al^{3+} trocável dividido pela soma de cátions básicos mais Al^{3+} .

Menezes et al. (2014) avaliaram 165 híbridos de sorgo neste sítio de fenotipagem, e observaram que a produtividade de grãos reduziu 14,5% e 29,5% nas faixas de 20,8% e 56% de saturação de alumínio, respectivamente, quando comparados com a faixa de baixa saturação.

Carvalho Júnior et al. (2015), avaliando linhagens, mostraram que, sob estresse de Al, ocorreu redução de aproximadamente 50% do rendimento de grãos para BR 007 (linhagem sensível ao Al) em relação à condição controle (2% de saturação de Al), enquanto a linhagem SC283 (tolerante ao Al) foi capaz de manter a produção sob estresse de Al.

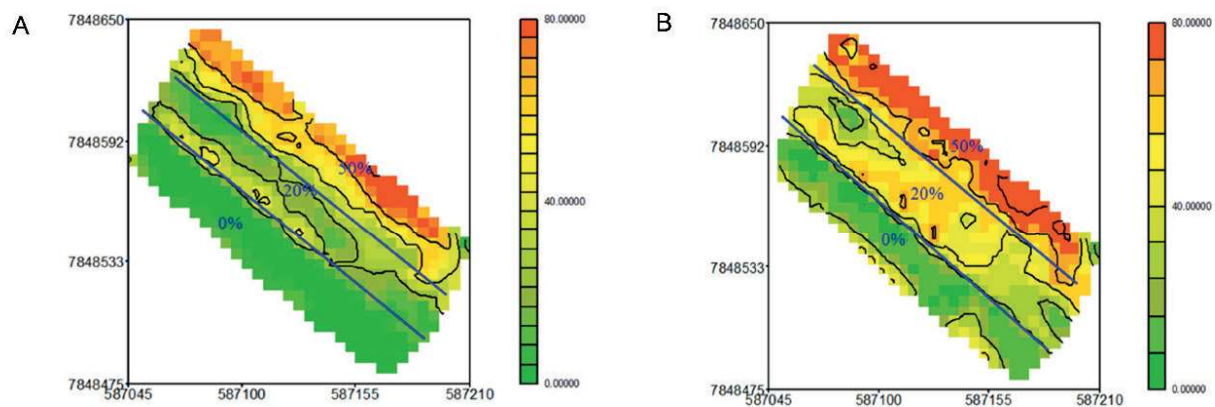


Figura 4. Fenotipagem de campo. Imagens de satélite para saturação de Al (%) camadas do solo (0-20 cm) (A) e (20-40 cm) (B). Eixos x e y correspondem às coordenadas espaciais em Mercador Transversal Universal (UTM). Adaptado de Menezes et al. (2014).

Genes que Conferem Tolerância ao Alumínio em Sorgo

Os primeiros genes clonados, relacionados à tolerância ao Al, codificam transportadores de ácidos orgânicos de duas importantes famílias multigênicas: transportadores de citrato - MATE (*Multidrug and Toxic Compound Extrusion*) e transportadores de malato - ALMT (*Aluminum-Activated Malate Transporter*) (Sasaki et al., 2004; Magalhães et al., 2007).

O primeiro gene relacionado à tolerância ao Al em sorgo é o gene *SbMATE* (Magalhães et al., 2007). A tolerância ao Al em sorgo foi pesquisada em uma população $F_{2:3}$ oriunda do cruzamento das linhagens de sorgo SC283 (tolerante) e BR 007 (sensível). Os resultados encontrados

foram consistentes com a presença de um gene de tolerância ao Al de efeito maior, que responde por aproximadamente 80% da variação fenotípica para a característica (Magalhães et al., 2004; Magalhães; Guimarães, 2008). O gene *SbMATE* foi isolado a partir de clonagem posicional no loco *Alt_{SB}* no cromossomo 3 de sorgo, que é responsável pela maior parte do fenótipo de tolerância ao Al (Magalhães et al., 2004, 2007).

O gene *SbMATE* possui uma expressão superior no ápice radicular de genótipos tolerantes, sendo ela induzida na presença de Al tóxico. Assim, o gene confere tolerância ao Al em sorgo por meio da liberação de citrato para a rizosfera das plantas tolerantes. O citrato forma um complexo estável com os íons Al, que não é tóxico para as raízes das plantas.

A partir de um estudo que considerou um painel com 47 acessos de sorgo de diferentes origens geográficas, a tolerância ao Al foi encontrada em linhagens como SC283, SC566, CMS225 e SC175 (Caniato et al., 2007). Estudos como este indicam que há variação alélica no loco *Alt_{SB}* relacionada à diversidade fenotípica para tolerância ao Al nestes diferentes acessos.

A adaptação do sorgo a solos tropicais depende da tolerância a múltiplos estresses abióticos. Portanto, o uso de populações multiparentais que são passíveis de detecção simultânea de alelos favoráveis de tolerância é necessário. A população BRP13R é comumente usada em esquemas de seleção recorrente em pré-melhoramento, em mapeamento de QTL e seleção genômica, com o objetivo de estreitar a lacuna entre a descoberta do gene e aplicações no desenvolvimento de cultivares (Bernardino et al., 2019, 2020).

Desde a identificação de fatores de transcrição para tolerância ao Al em *Arabidopsis* (STOP1) e em arroz (ART1) (Luchi et al., 2007; Yamaji et al., 2009), homólogos desses genes foram relatados em diferentes espécies, como *SbSTOP1* em sorgo sacarino (*Sorghum bicolor*). Recentemente, foram identificados dois fatores de transcrição, *SbWRKY1* e *SbZNF1*, que se ligam ao promotor do gene *SbMATE*, regulando o gene de tolerância ao Al (Melo et al., 2019). Estas pesquisas fornecem uma estratégia potencial para melhorar a tolerância da planta ao Al em solos ácidos por meio do melhor entendimento das interações *cis-trans*.

Eficiência na Absorção de Fósforo

A baixa disponibilidade de fósforo (P) no solo é um dos estresses abióticos que mais causam limitações na produção de diversas culturas, dentre elas o sorgo (López-Arredondo et al., 2014). O P é o segundo macronutriente

que mais limita a produção agrícola, depois do nitrogênio, influenciando a produção de sorgo em países tropicais, como o Brasil (Novais; Smyth, 1999).

A baixa concentração de P disponível às plantas é frequentemente observada em solos altamente intemperizados e ácidos. Este fato pode ser atribuído à adsorção de fosfato, a forma na qual o P é assimilado pelas plantas, por minerais como óxidos de ferro (Fe) e alumínio (Al) nos solos argilosos tropicais (López-Arredondo et al., 2014). Os níveis de P também são baixos nos solos muito arenosos por causa da baixa capacidade de adsorção do nutriente que, conseqüentemente, fica suscetível à lixiviação. A fração inorgânica de fosfato mais abundante nos solos tropicais é o fosfato de ferro (Fe-P), seguido pelo fosfato de alumínio (Al-P) e fosfato de cálcio (Ca-P), que são formas pouco disponíveis para as plantas (Rheinheimer et al., 2008). Cerca de 80% do P total em áreas agrícolas de plantio direto estabelecido ou rotação estão na forma orgânica, entretanto, esta forma de P também não é diretamente acessível às plantas.

Deve-se destacar que, assim como existem mecanismos que auxiliam na aquisição do P, também há mecanismos relacionados à eficiência de utilização interna, tais como transporte (passagem do P pela endoderme, liberação no xilema e controle da distribuição por toda a planta); remobilização (translocação de P de regiões em senescência para partes embrionárias de crescimento vegetativo e reprodutivo); distribuição (condução do nutriente para compartimentos, como os vacúolos); metabolismo (manutenção do metabolismo mesmo em condições não ideais do nutriente) e alocação (manutenção do P, em baixas concentrações, em estruturas que funcionam como suporte físico, como colmos ou caules) (Parentoni et al., 2011). Após absorvido, o P é transformado e armazenado em diferentes formas, sendo que nas plantas os principais compostos são os açúcares fosforilados, o fosfato inorgânico, os fosfolipídios, os ácidos (Suh; Yee, 2011).

Sob estresse de P, as plantas acumulam açúcares e amido nas folhas (Ciereszko et al., 2001). O aumento de sacarose no floema sob estresse de fósforo não funciona somente como realocação de carbono para a raiz, o que aumenta o seu tamanho em relação à parte aérea, como também pode iniciar uma cascata de sinalização que altera a expressão de genes que envolvem a otimização da bioquímica da raiz para adquirir P do solo por meio do aumento da expressão e atividade de transportadores de fosfato inorgânico, secreção de fosfatase ácida e ácidos orgânicos para a liberação de P do solo.

Genótipos ineficientes crescidos sob baixo P apresentam redução

da taxa de desenvolvimento da parte aérea, retardamento do início do florescimento, diminuição do número de flores e senescência prematura das folhas, o que leva à redução da produtividade (Marschner, 1995). Os sintomas visuais são observados pela coloração arroxeada das folhas mais velhas, em razão do acúmulo do pigmento antocianina, que evoluem nos estágios tardios para a cor roxo-amarronzada e necrose (Pinto et al., 2006) (Figura 5).



Figura 5. Sintomas de deficiência de P em sorgo.

Fonte: Antônio M. Coelho et al. (2012)

O entendimento de como as plantas respondem à falta de P deverá facilitar a seleção, para aumentar a produção de grãos e reduzir o uso de fertilizantes não renováveis (Jain et al., 2007). Para o avanço da cultura do sorgo, principalmente em solos com deficiência ao P, são necessárias técnicas corretas de manejo de solo e de práticas de melhoramento de plantas.

Modificações na configuração espacial do sistema radicular são particularmente importantes para a eficiência na aquisição de P em plantas, em razão da baixa mobilidade do P no solo (Zhu et al., 2005). Como estratégia para aumentar a aquisição de P, as plantas eficientes tendem a ter maior relação de massa seca da raiz e da parte aérea, e maior comprimento de raiz, além de raízes mais finas, obtendo assim uma maior área superficial do sistema radicular (Marschner, 1995; Zhu et al., 2005).

Como resposta adaptativa, a arquitetura do sistema radicular alterada

aumenta a aquisição de P com um custo metabólico mínimo (Lynch; Brown, 2008). Estudos de genética quantitativa requerem protocolos de fenotipagem rápidos, precisos e robustos. A arquitetura radicular é difícil de ser avaliada diretamente no solo (Trachsel et al., 2011). Já foram relatados diversos procedimentos para se medir raiz em alta escala, porém eles se limitam a condições artificiais, e as plantas podem ser cultivadas apenas por um período limitado de tempo.

Rolos de papel de germinação foram utilizados para investigar a base genética da raiz lateral (Zhu et al., 2005), raiz seminal (Zhu; Lynch, 2004) e pelos radiculares (Zhu et al., 2005) em resposta à disponibilidade de P. Além disso, a Embrapa Milho e Sorgo vem trabalhando com uma metodologia em pasta para avaliar o sistema radicular em baixo P (Sousa et al., 2012).

Em fases posteriores de crescimento, potes podem ser usados para mimetizar condições mais naturais. Por exemplo, Liao et al. (2001) investigaram a resposta gravitrópica de ângulos de raiz em resposta à disponibilidade de P em potes. Embora os experimentos em pote sejam mais representativos do que os ensaios em solução nutritiva, o crescimento das plantas pode ser limitado pelo volume do solo e pela disponibilidade de nutrientes. As raízes já foram medidas após as plantas atingirem a maturidade fisiológica em campo (Kato et al., 2006), em caixas com solo (Araki et al., 2000) e em colunas com solo (Zhu et al., 2010).

O cultivo de plantas em colunas ou caixas, contendo solo ou substrato artificial, pode ajudar a reduzir esforços de amostragem em relação aos estudos em campo e permitir o crescimento sob condições controladas. No entanto, a escavação das raízes e a determinação de medidas de raiz nesses sistemas ainda necessitam de mão de obra intensiva, o que não permite que seja realizada em alta escala. Por outro lado, os sistemas artificiais falharam ao tentar mimetizar a complexa interação que existe entre a planta, e parâmetros abióticos e bióticos intrínsecos do solo e condições ambientais vigentes (Walter et al., 2009). No campo, as raízes e parte aérea são expostas a diferentes condições ambientais, especialmente em relação à temperatura, que é um importante regulador do desenvolvimento do sistema radicular (Hund, 2010). Trachsel et al. (2011) desenvolveram uma metodologia denominada ‘Shovelomics’, que permite a medida de algumas características radiculares no campo. Posteriormente, Bucksch et al. (2014) descreveram uma metodologia de análise de imagem em larga escala de raízes extraídas utilizando o ‘Shovelomics’, implementada e disponibilizada posteriormente

na forma do sistema DIRT (*Digital Imaging of Root Traits*) (Das et al., 2015). A Embrapa adaptou o sistema para análise de raízes de forma mais eficiente em campo, melhorando a segmentação e identificação de itens de forma mais robusta (Santos et al., 2019) do que a proposta originalmente no DIRT.

O uso da fenotipagem não destrutiva possibilita a identificação de características morfológicas envolvidas no desempenho das plantas, a análise de características complexas e a caracterização da base genética e eco-fisiológicas responsáveis pela adaptação das plantas ao seu ambiente. Contudo esse tipo de fenotipagem de raízes em plantas adultas, como raio-x e ressonância magnética (Van Dusschotend et al., 2016), ainda tem um custo muito alto. Em geral, informações sobre a arquitetura radicular no campo e informações sobre o controle genético da arquitetura de raiz permanecem escassos.

Fenotipagem de Sorgo para Eficiência no Uso de Fósforo em solução Nutritiva

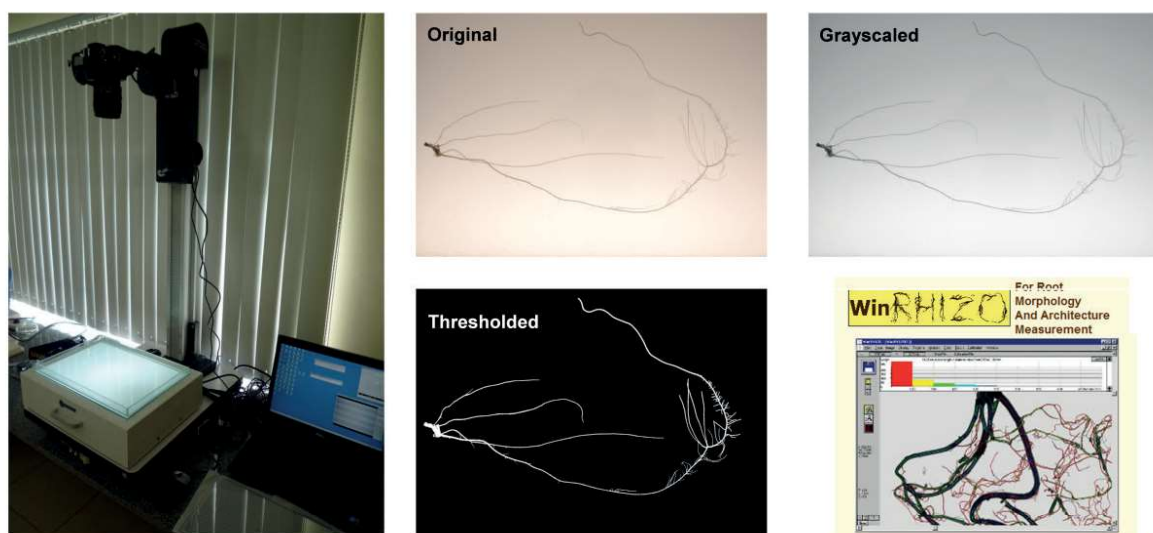
O protocolo de avaliação da morfologia radicular no sistema de pastas com solução nutritiva está detalhado em Sousa et al. (2012) e tem apresentado resultado positivo nos estudos de eficiência no uso de P em sorgo (Hufnagel et al., 2014; Bernardino et al., 2019, 2020). A Figura 6 ilustra a fase inicial dos experimentos instalados em câmara de crescimento. As sementes de sorgo são desinfetadas com hipoclorito de sódio 0,5% por 5 minutos, lavadas com água deionizada e germinadas em papel de germinação em câmara de crescimento. Após quatro dias, as plântulas uniformes para cada uma das repetições biológicas são colocadas em pastas de papel em contato com solução nutritiva com a concentração adequada para a avaliação do estresse ocasionado pela deficiência de P (2,5 uM).



Fotos: Sylvia Morais de Sousa.

Figura 6. Fenotipagem das raízes em câmara de crescimento.

Após 13 dias, o sistema radicular é fotografado, e as imagens obtidas são processadas e analisadas com o auxílio do software WinRhizo para quantificação de características de morfologia radicular, como o comprimento total (cm), diâmetro médio (mm), volume total de raízes (cm^3) e o volume de raízes superfinais com o diâmetro entre 0 e 1 mm (cm^3) (Figura 7; de Sousa et al., 2012).



Fotos: Sylvia Morais de Sousa.

Figura 7. Processamento da imagem das raízes de sorgo.

Fenotipagem de Sorgo em Solos com Baixo Fósforo

Para fenotipagem em campo em ambientes contrastantes é necessário realizar uma amostragem do solo em toda a área experimental (Figura 8a) para identificar as faixas com baixa disponibilidade P (2,5 a 5 ppm de P em relação ao nível crítico). A Figura 8B mostra as diferenças de desenvolvimento das plantas de sorgo nas faixas com e sem estresse de P. As plantas com deficiência de P apresentam redução no comprimento das folhas, na área foliar e no número de folhas. No experimento em campo podem ser avaliadas diversas características, como o florescimento, a altura de plantas, a produtividade de grãos, o teor de P e a massa seca nos grãos e na palhada (Bernardino et al., 2019, 2020).

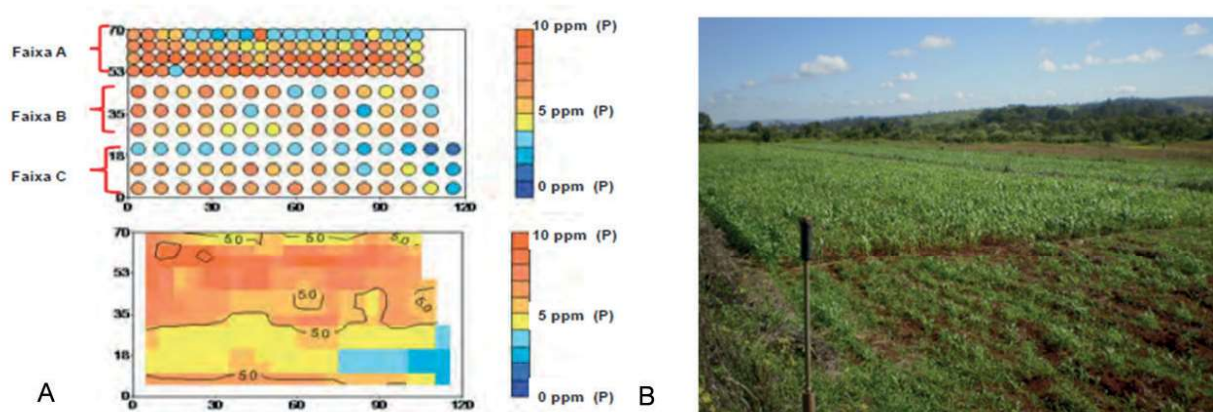


Figura 8. Fenotipagem para a eficiência no uso de fósforo em linhagens de sorgo em campo. Resultado da análise de P no solo na camada 0-20 cm (A). Área experimental com e sem estresse de P (B).

Fonte: Adaptado de Silva (2012).

Alterações na arquitetura do sistema radicular, como raízes laterais ageotrópicas mais longas e mais finas na camada superior do solo (onde os níveis de P são mais elevados), são essenciais para que as plantas absorvam P no solo de maneira mais eficaz (Lynch, 2011). Porém, ainda são poucos os genes validados quanto ao efeito no sistema radicular e adaptação das culturas em solos com baixo P. Um gene da quinase citoplasmática semelhante a um receptor denominado *PHOSPHORUS STARVATION TOLERANCE 1* (*PSTOL1*) descrito por Gamuyao et al. (2012), é o primeiro gene candidato de eficiência de P (tolerância ao baixo teor de P no solo) identificado.

Este gene codifica uma quinase semelhante ao receptor e é responsável por um locus de característica quantitativa importante para a

absorção de P da raiz do arroz (Wissuwa et al., 2005). As linhagens de arroz com superexpressão de PSTOL1 mostraram maior comprimento total da raiz e área de superfície da raiz (Gamuyao et al., 2012), e maior absorção de P e rendimento de grãos em condições de baixo P em comparação com o controle. O PSTOL1 é expresso nas células primordiais e parenquimáticas da raiz da coroa localizadas fora do cilindro vascular periférico, onde as raízes da coroa são formadas no arroz (Gamuyao et al., 2012).

No sorgo, vários homólogos do *OsPSTOL1* foram apontados por meio de mapeamento associativo com uso de genes candidatos associados à eficiência de P no campo (rendimento de grãos e absorção de P em solo com baixo P) e/ou no laboratório (mudanças na topologia e crescimento da raiz, e absorção de P) (Hufnagel et al., 2014). Neste estudo, esses genes *SbPSTOL1* de sorgo parecem modificar a morfologia e a arquitetura do sistema radicular, levando a aumento no rendimento de grãos em estudos de campo em solo brasileiro de baixo P, e também exibiram maior acúmulo de biomassa e teor de P em variedades locais de sorgo da África Ocidental usando solos nativos. Esses dados sugerem um efeito estável dos alelos-alvo em ambientes e origens genéticas de sorgo (Hufnagel et al., 2014; Bernardino et al., 2019).

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e à Embrapa Milho e Sorgo pelo suporte na realização da pesquisa.

Referências

- ARAKI, H.; HIRAYAMA, M.; HIRASAWA, H.; IJIMA, M. Which roots penetrate the deepest in rice and maize root systems? **Plant Production Science**, v. 3, n. 3, p. 281-288, 2000.
- BARROS, V. A.; CHANDNANI, R.; SOUSA, S. M. de; MACIEL, L. S.; TOKIZAWA, M.; GUIMARÃES, C. T.; MAGALHÃES, J. V.; KOCHIAN, L. V. Root adaptation via common genetic factors conditioning tolerance to multiple stresses for crops cultivated on acidic tropical soils. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, 565339, 2020.

BERNARDINO, K. C.; PASTINA, M. M.; MENEZES, C. B.; SOUSA, S. M.; MACIEL, L. S.; CARVALHO JÚNIOR, G.; GUIMARÃES, C. T.; BARROS, B. A.; SILVA, L. C.; CARNEIRO, P. C. S.; SCHAFFERT, R. E.; KOCHIAN, L. V.; MAGALHAES, J. V. The genetic architecture of phosphorus efficiency in sorghum involves pleiotropic QTL for root morphology and grain yield under low phosphorus availability in the soil. **BMC plant biology**, v. 19, n. 87, p. 1-15, 2019.

BERNARDINO, K. C.; MENEZES, C. B. de; SOUSA, S. M. de; GUIMARÃES, C. T.; CARNEIRO, P. C. S.; SCHAFFERT, R. E.; KOCHIAN, L. V.; HUFNAGEL, B.; PASTINA, M. M.; MAGALHÃES, J. V. de. Association mapping and genomic selection for sorghum adaptation to tropical soils of Brazil in a sorghum multiparental random mating population. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 134, p. 295-312, 2020.

BUCKSCH, A.; BURRIDGE, J.; YORK, L. M.; DAS, A.; NORD, E.; WEITZ, J. S. LYNCH, J. P. Image-based high-through put field phenotyping of crop roots. **Plant Physiology**, v. 166, n. 2, p. 470-486, 2014.

CANIATO, F. F.; GUIMARÃES, C. T.; SCHAFFERT, R. E.; et al. Genetic diversity for aluminum tolerance in sorghum. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 114, n. 5, p. 863-876, 2007.

CANIATO, F. F.; GUIMARÃES, C. T.; HAMBLIN, M.; BILLOT, C.; RAMI, J.-F.; HUFNAGEL, B.; KOCHIAN, L. V.; LIU, J.; GARCIA, A. A. F.; HASH, C. T.; RAMU, P.; MITCHELL, S.; KRESIVICH, S.; OLIVEIRA, A. C. de; AVELLAR, G. de; BORÉM, A.; GLASZMANN, J.-C.; SCHAFFERT, R. E.; MAGALHÃES, J. V. The relationship between population structure and aluminum tolerance in cultivated sorghum. **PlosOne**, v. 6, n. 6, e20830, 2011.

CARVALHO JÚNIOR, G.; SCHAFFERT, R. E.; MALOSETTI, M.; VIANA, J. H. M.; MENEZES, C. B.; SILVA, L. A.; GUIMARÃES, C. T.; COELHO, A. M.; KOCHIAN, L. V.; EEUWIJK, F. A. van; MAGALHÃES, J. V. Back to acid soil fields: the citrate transporter SbMATE is a major asset for sustainable grain yield for sorghum cultivated on acid soils. **G3 Genes, Genomes, Genetics**, v. 6, n. 2, p. 475-484, 2015.

CIERESZKO, I.; JOHANSSON, H.; HURRY, V.; KLECZKOWSKI, L. A. Phosphate status affects the gene expression, protein content and enzymatic activity of UDP-glucose pyrophosphorylase in wild-type and pho mutants of Arabidopsis. **Planta**, v. 212, n. 4, p. 598-605, 2001.

COELHO, A. M.; WAQUIL, J. M.; KARAM, D.; CASELA, C. R.; RIBAS, P. M. **Seja o doutor do seu sorgo**. Piracicaba: POTAFOS, 2002. 24 p. il. (Arquivo do Agrônomo, 14). Encarte do Informações Agronômicas, n. 100, dez. 2002.

DAS, A.; SCHNEIDER, H.; BURRIDGE, J.; ASCANIO, A. K.; WOJCIECHOWSKI, T.; TOPP, C. N.; LYNCH, J. P.; WEITZ, J. S.; BUCKSCH, A. Digital imaging of root traits (DIRT): a high-throughput computing and collaboration platform for field-based root phenomics. **Plant Methods**, v. 11, article 51, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13007-015-0093-3>.

ECHART, C. L.; CAVALLI-MOLINA, S. Aluminum phytotoxicity: effects, tolerance mechanisms and its genetic control. **Ciência Rural**, v. 31, n. 3, p. 531-541, 2001.

FERREIRA, R. P.; MOREIRA, A.; RASSINI, J. B. **Toxidez de alumínio em culturas anuais**. São Carlos: Embrapa Pecuária Sudeste, 2006. 35 p. (Embrapa Pecuária Sudeste. Documentos, 63).

GAMUYAO, R.; CHIN, J. H.; PARIASCA-TANAKA, J.; PESARESI, P.; CATAUSAN, S.; DALID, C.; LOEDIN, I. S.; TECSON-MENDOZA, E. M.; WISSUWA, M.; HEUER, S. The protein kinase Pstol1 from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. **Nature**, v. 488, p. 535-539, 2012.

HUFNAGEL, B.; SOUSA, S. M. de; ASSIS, L.; GUIMARÃES, C. T.; LEISER, W.; AZEVEDO, G. C.; NEGRI, B.; LARSON, B. G.; SHAFF, J. E.; PASTINA, M. M.; BARROS, B. A.; WELTZIEN, E.; RATTUNDE, H. F. W.; VIANA, J. H.; CLARK, R. T.; FALCÃO, A.; GAZAFFI, R.; GARCIA, A. A. F.; SCHAFFERT, R. E.; KOCHIAN, L. V.; MAGALHÃES, J. V. Duplicate and conquer: multiple homologs of PHOSPHORUS-STARVATION TOLERANCE1 enhance phosphorus acquisition and sorghum performance on low-phosphorus soils. **Plant Physiology**, v. 166, p. 659-677, 2014.

JAIN, A.; VASCONCELOS, M. J.; RAGHOTHAMA, K. G. Molecular mechanisms of plant adaptations to phosphate deficiency. **Plant Breeding Reviews**, v. 29, p. 359-419, 2007.

KOCHIAN, L. V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 46, p. 237-260, 1995.

HUND, A. Genetic variation in the gravitropic response of maize roots to low temperatures. **Plant Root**, v. 4, p. 22-30, 2010.

KATO, Y.; ABE, J.; KAMOSHITA, A.; YAMAGISHI, J. Genotypic variation in root growthn glein rice (*Oryza sativa* L.) and its association with deep root development in up land fields with different water regimes. **Plant and Soil**, v. 287, n.1/2, p. 117-129, 2006.

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

LÓPEZ-ARREDONDO, D. L.; LEYVA-GONZÁLEZ, M. A.; GONZÁLEZ-MORALES, S. I.; LÓPEZ-BUCIO, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate nutrition: improving low-phosphate tolerance in crops. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, p. 95-123, 2014.

LUCHI, S.; KOYAMA, H.; LUCHI, A.; KOBAYASHI, Y.; KITABAYASHI, S.; KOBAYASHI, Y.; IKKA, T.; HIRAYAMA, T.; SHINOZAKI, K.; KOBAYASHI, M.; Zinc finger protein STOP1 is critical for proton tolerance in Arabidopsis and coregulates a key gene in aluminum tolerance. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 23, p. 9900-9905, 2007.

LYNCH, J. P. Root phenes for enhaced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. **Plant Physiology**, v. 156, n. 3, p. 1041-1049, 2011.

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

MAGALHÃES, J. V.; GARVIN, D. F.; WANG, Y. H.; SORRELLS, M. E.; KLEIN, P. E.; SCHAFFERT, R. E.; LI, L.; KOCHIAN, L. V. Comparative mapping of a major aluminum tolerance gene in sorghum and other species in the poaceae. **Genetics**, v. 167, n. 4, p. 1905-1914, 2004.

MAGALHÃES, J. V. de; LIU, J.; GUIMARÃES, C. T.; LANA, U. G. de P.; ALVES, V. M. C.; WANG, Y-H.; SCHAFFERT, R. E.; HOEKENGA, O. A.; PINEROS, M. A.; SHAFF, J. E.; KLEIN, P. E.; CARNEIRO, N. P.; COELHO, C. M.; TRICK, H. N.; KOCHIAN, L. V. A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family confers aluminum tolerance in sorghum. **Nature Genetics**, v. 39, n. 9, p. 1156-1161, 2007.

MAGALHÃES, J. V.; CANIATO, F. F.; GUIMARÃES, C. T.; OLIVEIRA, A. C. de; SCHAFFERT, R. E. **Pré-melhoramento para a tolerância ao alumínio em sorgo**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2011. 5 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Circular Técnica, 162).

MAGALHÃES, J. V.; GUIMARÃES, C. T. **Tolerância ao alumínio em sorgo**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2008. 6 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Circular Técnica, 106).

MAGNAVACA, R.; GARDNER, O.; CLARK, R. B. Inheritance of aluminum tolerance in maize. In: GABELMAN, H. W.; LOUGHMAN, B. C. (ed.). **Genetic aspects of plant mineral nutrition**. Dordrecht: Springer, 1987. p. 201-212.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition in plants**. 2nd ed. San Diego: Academic Press, 1995. 889 p.

MELO, J. O.; MARTINS, L. G.; BARROS, B. A.; PIMENTA, M. R.; LANA, U. G.; DUARTE, C. E.; PASTINA, M. M.; GUIMARÃES, C. T.; SCHAFFERT, R. E.; KOCHIAN, L. V.; FONTES, E. P. B.; MAGALHÃES, J. V. Repeat variants for the SbMATE transporter protect sorghum roots from aluminum toxicity by transcriptional interplay in cis and trans. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 116, n. 1, p. 313-318, 2019.

MENEZES, C. B. de; CARVALHO JÚNIOR, G. A. de; SILVA, L. A.; BERNARDINO, K. C.; SOUZA, V. F.; TARDIN, F. D.; SCHAFFERT, R. E. Combining ability of grain sorghum lines selected for aluminum tolerance. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 14, n. 1, p. 42-48, 2014.

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

PARENTONI, S. N.; MENDES, F. F.; GUIMARÃES, L. J. M. Melhoramento para eficiência no uso de fósforo. In: BORÉM, A.; FRITSCHÉ-NETO, R. (ed). **Melhoramento de plantas em condições de estresse abiótico**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2011. p. 101-126.

PINTO, K.; BERTOLDI, C.; DELATORRE, C. A. Arabdopsis thaliana conditional mutant deficient in phosphorus signaling. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PHOSPHORUS DYNAMICS IN THE SOIL-PLANT CONTINUUM, 3., 2006, Uberlândia. **Proceedings...** Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2006. p. 132-133.

PRADA, D. Molecular population genetics and agronomic alleles in seed banks: searching for a needle in a haystack? **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 9, p. 2541-2552, 2009.

RHEINHEIMER, D. S.; GATIBONI, L. C.; KAMINSKI, J. Fatores que afetam a disponibilidade do fósforo e o manejo da adubação fosfatada em solos sob sistema plantio direto. **Ciência Rural**, v. 38, n. 2, p. 576-586, 2008.

SANTOS, T. T.; SOUSA, S. M. de; CAMPOLINO, M. L.; LANA, U. G. de P.; COELHO, A. M. **Metodologia para processamento de imagens digitais do sistema radicular de milho e sorgo utilizando a plataforma Digital Imaging of Root Traits (DIRT)**. Campinas: Embrapa Informática Agropecuária, 2019. 21 p. (Embrapa Informática Agropecuária. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 47).

SASAKI, T.; YAMAMOTO, Y.; EZAKI, B.; KATSUHARA, M.; JU AHN, S.; RYAN, P. R.; DELHAIZE, E.; MATSUMOTO, H. A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. **Plant Journal**, v. 37, n. 5, p. 645-653, 2004.

SILVA, L. A. **Fenotipagem para a eficiência de fósforo em linhagens de sorgo**. 2012. 83 p. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Jaboticabal, 2012.

SOUSA, S. M. de; CLARK, R. T.; MENDES, F. F.; OLIVEIRA, A. C. de; VASCONCELOS, M. J. V. de; PARENTONI, S. N.; KOCHIAN, L. V.; GUIMARAES, C. T.; MAGALHAES, J. V. A role for root morphology and related candidate genes in P acquisition efficiency in maize. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 39, n. 11, p. 925-935, 2012.

SUH, S.; YEE, S. Phosphorus use-efficiency of agriculture and food system in the US. **Chemosphere**, v. 84, n. 6, p. 806-813, 2011.

TRACHSEL, S.; KAEPPPLER, S. M.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. **Plant and Soil**, v. 341, n. 1/2, p. 75-87, 2011.

VAN DUSSCHOTEN, D.; METZNER, R.; KOCHS, J.; POSTMA, J. A.; PFLUGFELDER, D.; BÜHLER, J.; SCHURR, U.; JAHNKE, S. Quantitative 3D analysis of plant roots growing in soil using magnetic resonance imaging. **Plant Physiology**, v. 170, n. 3, p. 1176-1188, 2016.

WALTER, A.; SILK, W. K.; SCHURR, U. Environmental effects on spatial and temporal patterns of leaf and root growth. **Annual Review of Plant Biology**, v. 60, p. 279-304, 2009.

WISSUWA, M.; GAMAT, G.; ISMAIL, A. M. Is root growth under phosphorus deficiency affected by source or sink limitations? **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 417, p. 1943-1950, 2005.

YAMAJI, N.; HUANG, C. F.; NAGAO, S.; YANO, M.; SATO, Y.; NAGAMURA, Y. A zinc finger transcription factor ART1 regulates multiple genes implicated in aluminum tolerance in rice. **Plant Cell**, v. 21, n. 10, p. 3339-3349, 2009.

ZHU, J. M.; KAEPPPLER, S.; LYNCH, J. Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize. **Functional Plant Biology**, v. 32, n. 8, p. 749-762, 2005.

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

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

Literatura Recomendada

BLACKWELL, M.; DARCH, T.; HASLAM, R. Phosphorus use efficiency and fertilizers: future opportunities for improvements. **Frontiers of Agricultural Science Engineering**, v.6, n. 4, p. 332-340, 2019.

MOONEY, S. J.; PRIDMORE, T. P.; HELLIWELL, J.; BENNETT, M. J. Developing X-ray Computed Tomography on-Invasively image 3-D root systems architecture in soil. **Plant and Soil**, v. 352, n. 1/2, p. 1-22, 2012.

RENGEL Z. Disturbance of cell Ca^{2+} homeostasis as a primary trigger of Al toxicity syndrome. **Plant, Cell & Environment**, v. 15, n. 8, p. 931-938, 1992.

TABASSUM, B.; KHAN, A.; TARIQ, M.; RAMZAN, M.; KHAN, M. S. I.; SHAHID, N.; AALIYA, K. Bottlenecks in commercialisation and future prospects of PGPR **Applied Soil Ecology**, v. 121, p. 102-117, 2017.