

AÇÚCARES SOLÚVEIS EM QUATRO HÍBRIDOS DE MILHO SOB OMISSÃO E SOB RESSUPRIMENTO DE FÓSFORO¹

VERA MARIA CARVALHO ALVES²; ROBERTO FERREIRA DE NOVAIS³;
MARCOS FLÁVIO GODOY DE OLIVEIRA⁴ e PAULO ROBERTO MOSQUIM⁵

Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 36570-000, BRASIL.

RESUMO - Foram utilizados quatro híbridos de milho (*Zea mays* L.), sendo: Br 201, um híbrido duplo comercial, um híbrido duplo experimental e um híbrido simples precoce. Doze dias após o transplante, plântulas de quatro híbridos de milho foram submetidas à omissão de fósforo na solução nutritiva, em casa de vegetação, por dez dias. Num segundo experimento, plântulas com dez dias de idade foram transferidas para solução nutritiva sem fósforo por outros dez dias, findos os quais este elemento foi readicionado. As raízes foram drenos preferenciais para açúcares solúveis quando o fósforo foi omitido. Durante o ressuprimento, as folhas foram os drenos preferenciais. Até o quarto dia de omissão de fósforo, houve decréscimo nas concentrações de açúcares solúveis totais e açúcares não redutores nas folhas, o que coincidiu com a redução da taxa de crescimento relativo entre o segundo e o quarto dias, sugerindo que, neste período, houve redução da taxa fotossintética. Entre o quarto e o sexto dia de omissão de fósforo, houve aumento nos teores de açúcares solúveis totais e de açúcares não redutores e na taxa de crescimento relativo. Houve redução nos teores de açúcares solúveis totais, açúcares redutores e açúcares não redutores nas folhas nos períodos iniciais de ressuprimento, seguidos de aumento a partir do sexto-oitavo dia. A redução, provavelmente, deveu-se à recuperação do metabolismo respiratório com a adição de fósforo. O aumento posterior sugere que, nessa fase, houve recuperação da fotossíntese. Esses resultados sugerem que, após o término de estresse prolongado de fósforo, o metabolismo respiratório se recupera antes do fotossintético. O BR 201 apresentou menor redução na taxa de crescimento radicular e maiores teores de açúcares solúveis neste órgão, em relação aos outros híbridos, no final de dez dias de omissão de fósforo.

Termos adicionais para indexação: estresse de fósforo, partição de fotoassimilados, eficiência nutricional

¹Recebido em 20/01/95 e aceito em 02/05/1995. Parte da tese de doutorado apresentada pelo primeiro autor à Universidade Federal de Viçosa.

²Pesquisadora da EMBRAPA/Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo, CP 151, Sete Lagoas, MG, 35701-970.

³Prof. Titular, Departamento de Solos, U.F.V., Viçosa, MG, 36570-000.

⁴Estudante do curso de Mestrado do Departamento de Fitotecnia, U.F.V., Viçosa, MG, 36570-000.

⁵Prof. Adj., Departamento de Fisiologia Vegetal, U.F.V., Viçosa, MG, 36570-000.

SOLUBLE SUGARS IN FOUR MAIZE HYBRIDS UNDER PHOSPHORUS DEPRIVATION AND PHOSPHORUS FEEDING

ABSTRACT- Four maize hybrids (*Zea mays* L.) were used: Br 201, a double cross commercial hybrid, an experimental double cross hybrid and a single cross commercial hybrid. Twelve days after transplanting, the seedlings were submitted to P omission in a nutrient solution, in greenhouse, for ten days. In a second trial, ten days old seedlings were cultivated for ten additional days in the same nutrient solution, but, without phosphorus. After this period phosphorus was added to the solution. The roots were the strongest sink during the phosphorus starvation. Leaves were the preferential sink after the end of the phosphorus starvation. From the 0 to the 4th day of starvation, the leaf total soluble sugar and non reducing sugar decreased as well as relative growth between the second and fourth days, probably due to photosynthetic rate reduction. Between the fourth and sixth days of starvation the total soluble sugars and nonreducing sugars and relative growth rates increased. After the end of the starvation period there was an initial reduction in the total soluble sugars, reducing sugars and nonreducing sugars of the leaves following an increase after sixth days. This reduction could be explained by the respiration metabolism recuperation with the phosphorus feeding. The increase was associated with photosynthesis recuperation. The results suggest that after the phosphorus starvation, maize plants had a faster initial respiration metabolism recuperation following the photosynthesis recuperation when phosphorus was supplied in the nutrient solution. The BR 201 hybrid showed lowest root growth rate reduction and highest amount of total root sugar.

Additional index terms: phosphorus stress, assimilate partitioning, nutritional efficiency.

INTRODUÇÃO

Nos últimos anos, tem-se intensificado a busca de genótipos eficientes em absorver e, ou, em utilizar fósforo como alternativa de manejo, procurando-se integrar a planta ao solo. A elucidação dos

mecanismos de adaptação facilitaria o processo de criação de novos genótipos, além de contribuir para o desenvolvimento de técnicas de "screening", que reduziriam o tempo e o trabalho para a avaliação de fontes genéticas de tolerância a estresse causado pela deficiência de fósforo.

Na literatura, não há concordância quanto aos efeitos da nutrição fosfatada na acumulação de carboidratos não estruturais em folhas intactas.

Em soja, baixos níveis de fósforo aumentaram a concentração de amido em folhas novas e maduras e em raízes fibrosas, enquanto que a concentração de sacarose foi reduzida nas folhas e aumentada nas raízes. O aumento da relação amido/sacarose nas folhas com baixo status de fósforo correlacionou-se, principalmente, com mudanças na atividade total de enzimas envolvidas no metabolismo do amido e sacarose (Fredeen et al., 1989).

Em *Nicotiana tabacum*, cultivares KY14 e Speight G28 e *N. rustica*, cultivar Pumila, os níveis de sacarose na folha não foram afetados por mudanças na fertilização com fósforo. Entretanto, os níveis de amido foram diferentemente afetados, dependendo da cultivar. Nas cultivares Speight G28 e Pumila, baixas doses de fósforo reduziram os teores de amido e, na KY14, aumentaram (Crafts-Brandner et al., 1990). Sicher & Kremer (1988), trabalhando com cevada, constataram que as concentrações de amido e de sacarose foram similares entre os tratamentos com fósforo, mas que baixas doses desse elemento inibiram a exportação de carboidratos das folhas primárias.

De acordo com van Veen (1981), os carboidratos alocados para as raízes são críticos em processos tais como crescimento de raízes, transporte e absorção de nutrientes e manutenção da taxa metabólica basal, sendo que os mecanismos de absorção de nutrientes consomem aproximadamente 60% da energia liberada na respiração radicular. Em experimentos realizados por Burauel et al. (1990) com soja, verificou-se que os níveis de sacarose no sistema radicular da cultivar Century (eficiente em absorver fósforo) permaneceram altos mesmo durante o estresse de fósforo. Eles concluíram que a parte aérea dessa cultivar supriu o sistema radicular com maior quantidade de energia na forma de carboidratos.

Rao & Terry (1989), trabalhando com beterraba açucareira, verificaram que baixo suprimento de fósforo aumentou a atividade total de fosfatases ácidas, fosfatases alcalinas, ATPase e pirofosforilase e as quantidades de sacarose, glicose e amido. Com base nesses resultados, eles sugeriram que as plantas se adaptam a meios deficientes em fósforo,

por aumentarem a atividade total de diversas fosfatases e a concentração de compostos de carbono não fosfatados às expensas dos açúcares fosfatados. Esse ajuste fisiológico aumentaria a quantidade de fósforo inorgânico disponível para a fotossíntese e outras funções fisiológicas essenciais. O armazenamento de carbono em formas não fosfatadas, tais como amido, sacarose e glicose, proveriam reservas de carbono para o crescimento, se e quando o fósforo se tornar disponível. Segundo Bouma (1983), uma das principais características de plantas deficientes em fósforo é o aumento na quantidade de fosfatases, algumas das quais podendo estar localizadas no apoplasto e vacúolo.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito de períodos de omissão e de ressuprimento de fósforo sobre a partição de fotoassimilados, em quatro híbridos de milho.

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção do Material Vegetal

Foram utilizados quatro híbridos de milho, sendo: Br 201, que apresenta boa adaptação a solos ácidos, pobres em fósforo, destacando-se em anos de precipitação pluviométrica irregular - H1; um híbrido duplo comercial-H2; um híbrido duplo experimental, proveniente do CNPMS, exigente em nitrogênio - H3 e um híbrido simples precoce comercial - H4. As sementes foram germinadas em rolos de papel-toalha, colocados em vasos contendo água desionizada, sob aeração, em casa de vegetação, na Universidade Federal de Viçosa. Após a emergência, os endospermas das sementes foram retirados e as plântulas selecionadas quanto à uniformidade e transplantadas para recipientes de plástico contendo 13,5 L de solução nutritiva de Steinberg, pH 5,5, modificada por Foy et al. (1967). O fósforo foi adicionado na forma de NaH_2PO_4 , na dose 0,1 mM. Cada híbrido foi colocado em recipiente individual contendo 24 plantas. A solução foi trocada a cada dois dias e a aeração mantida constante.

Açúcares solúveis sob omissão de fósforo

Doze dias após o transplante, duas plantas foram transferidas para cada vaso de 5 L contendo a mesma solução, sem fósforo. Nesse mesmo dia (tempo zero) e aos 2, 4, 6 e 10 dias, as plantas foram colhidas para a determinação da matéria seca, taxa de crescimento relativo, açúcares solúveis totais, açúcares redutores e açúcares não-redutores. As colheitas foram realizadas entre 10:45 e 11:45 horas. Um tratamento-controle (solução nutritiva completa) foi mantido durante todo o período experimental.

A taxa de crescimento relativo foi calculada pela equação (Briggs et al., 1920): $TCR = \frac{\ln P_2 - \ln P_1}{t_2 - t_1}$

onde, P_2 e P_1 são a matéria seca no tempo 2 (t_2) e no tempo 1 (t_1). O material colhido foi seco em estufa de ventilação forçada a 70°C até massa constante, para a determinação da matéria seca.

Para a determinação dos açúcares solúveis, amostras de aproximadamente 500 mg de matéria fresca, retiradas de folhas totalmente expandidas, parte mediana do colmo e raízes jovens, foram fragmentadas e imersas em etanol 80% fervente sendo, a seguir, armazenadas em freezer. Posteriormente, as amostras foram maceradas em almofariz de porcelana e centrifugadas a 2000 g por 10 min, sendo o sobrenadante transferido para balão volumétrico de 25 ml. O resíduo foi ressuspensão em etanol 80% fervente e centrifugado mais três vezes. Completou-se o volume para 25 ml com etanol 80%, e 10 ml do extrato etanólico foi despigmentada com clorofômio e água em funil de separação e seco em evaporador rotativo a 45°C. Este resíduo foi, então, suspenso em 5 ml de água destilada. Foram retiradas alíquotas para determinação de açúcares solúveis totais por reação com antrona (Hodge & Hofreiter, 1962) e de açúcares redutores pela metodologia descrita por Nelson (1944) e Somogy (1952). Os teores de açúcares não-redutores foram obtidos por diferença entre açúcares solúveis totais e redutores.

O experimento de quatro híbridos e cinco períodos de omissão de fósforo foi um fatorial em blocos casualizados com três repetições. Foram efetuadas análises de variância e de regressão. Selecionaram-se os modelos em que os coeficientes apresentaram nível de significância menor ou igual a 10% de probabilidade e R^2 mais elevado.

Açúcares solúveis sob ressuprimento de fósforo

As plantas foram obtidas conforme a metodologia descrita anteriormente, sendo o fósforo adicionado na dose de 0,1 mM. Plantas de cada híbrido foram colocadas em recipientes de 13,5 litros com 24 plantas cada um.

Dez dias após o transplântio, duas plantas foram acomodadas em vasos de 5 L contendo a mesma solução, sem fósforo. Decorridos dez dias da omissão, o fósforo foi readicionado à solução na dose de 0,1 mM. No mesmo dia (tempo zero) e aos 2, 4, 6 e 10 dias após, as duas plantas de cada vaso foram colhidas para a determinação de matéria seca e açúcares solúveis nas folhas, colmo e raízes conforme metodologias descritas no experimento anterior.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Açúcares solúveis sob omissão de fósforo

Os teores iniciais de açúcares solúveis totais, açúcares redutores e açúcares não redutores nas folhas e nos colmos foram semelhantes nos quatro híbridos estudados. Os valores médios nas folhas e no colmo foram de 16,0 e 20,3 g.kg⁻¹ de matéria fresca para açúcares solúveis totais, de 4,7 e 7,0 g.kg⁻¹ para açúcares redutores e de 11,4 e 13,4 g.kg⁻¹ para açúcares não redutores, respectivamente. Nas raízes, o híbrido 3 apresentou

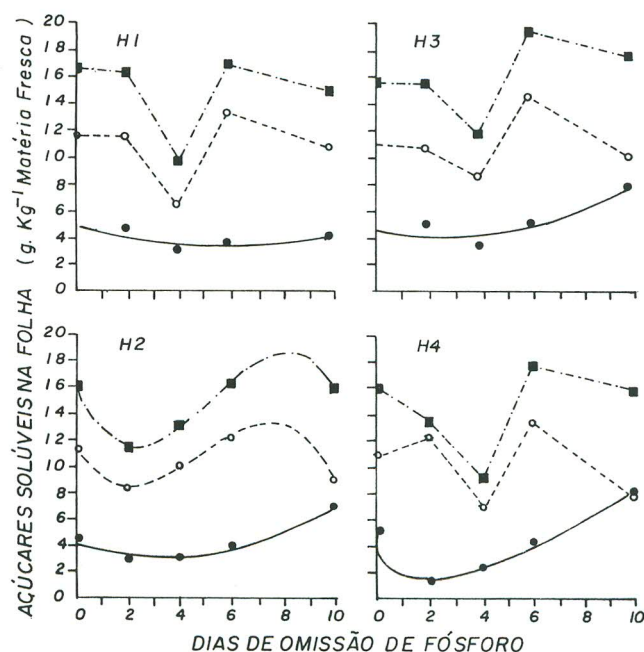


FIGURA 1- Teores de açúcares solúveis totais [■, - - -

H1 (BR 201) $Y = 14,82$,

H2 $y = 15,9 - 4,07X + 1,12X^2 - 0,071X^3$ $R^2=0,996$,

H3 $y = 15,83$,

H4 $y = 14,32$, açúcares não redutores (○, - - -

H1 $y = 10,78$,

H2 $y = 11,5 - 2,97X + 0,886X^2 - 0,0614X^3$ $R^2=0,990$,

H3 $y = 10,87$,

H4 $y = 10,18$) e açúcares redutores (●, -

H1 $y = 5,02 - 0,534X + 0,044X^2$ $R^2=0,700$,

H2 $y = 4,20 - 0,612X + 0,0882X^2$ $R^2=0,975$,

H3 $y = 4,62 - 0,446X + 0,0739X^2$ $R^2=0,859$,

H4 $y = 5,04 - 5,38\sqrt{X} + 2,00X$ $R^2=0,992$)

na matéria fresca da folha, nos híbridos de milho, como variáveis dos períodos de omissão de fósforo na solução nutritiva.

maiores teores de açúcares solúveis totais e de açúcares não redutores e o híbrido 4, maiores teores de açúcares redutores. O híbrido 1 apresentou menores teores de açúcares solúveis totais e de açúcares redutores (Figs. 1, 2, 3). O colmo foi o órgão da planta com maiores teores de açúcares solúveis, seguido pelas folhas e sistema radicular.

Em alguns híbridos não foi possível ajustar equações de regressão para todas as formas de

açúcares solúveis analisadas. Nesses casos, os resultados foram discutidos segundo suas tendências.

As concentrações de açúcares solúveis totais das folhas decresceram inicialmente com o aumento do período de omissão de fósforo até o segundo dia, no híbrido 2, e até o quarto dia, nos híbridos 1, 3 e 4. Entre o quarto e o sexto dias ocorreu aumento nos teores de açúcares solúveis totais, sendo que, a partir deste ponto, houve um novo decréscimo (Fig.

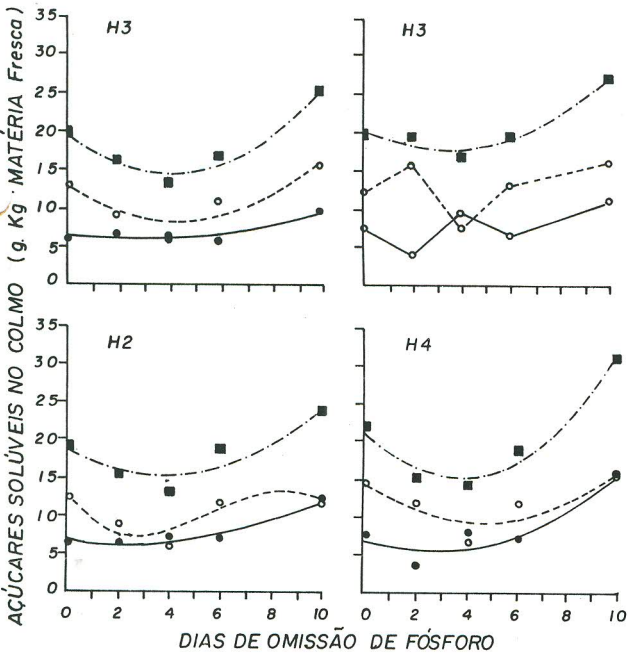


FIGURA 2- Teores de açúcares solúveis totais [■, - - -

H1 (BR 201) $y = 19,7 - 2,61 X + 0,315 X^2$ $R^2=0,965$,
H2 $y = 18,7 - 1,82 X + 0,237 X^2$ $R^2=0,830$,
H3 $y = 20,4 - 1,49 X + 0,212 X^2$ $R^2=0,948$,
H4 $y = 21,4 - 3,19 X + 0,42 X^2$ $R^2= 0,967$],

açúcares não redutores (○, - - -

H1 $y = 13,1 - 2,23 X - 0,25 X^2$ $R^2=0,841$,
H2 $y = 13,0 - 4,54 X + 1,08 X^2 + 0,0634 X^3$ $R^2=0,752$,
H3 $y = 12,96$,
H4 $y = 14,7 - 2,26 X + 0,239 X^2$ $R^2=0,708$)

e açúcares redutores (●, -

H1 $y = 6,55 - 0,385 X + 0,0646 X^2$ $R^2=0,782$,
H2 $y = 6,90 - 0,486 X + 0,099 X^2$ $R^2=0,969$,
H3 $y = 7,49$,
H4 $y = 7,02 - 1,03 X + 0,188 X^2$ $R^2=0,870$)

na matéria fresca do colmo, nos híbridos de milho, como variáveis dos períodos de omissão de fósforo na solução nutritiva.

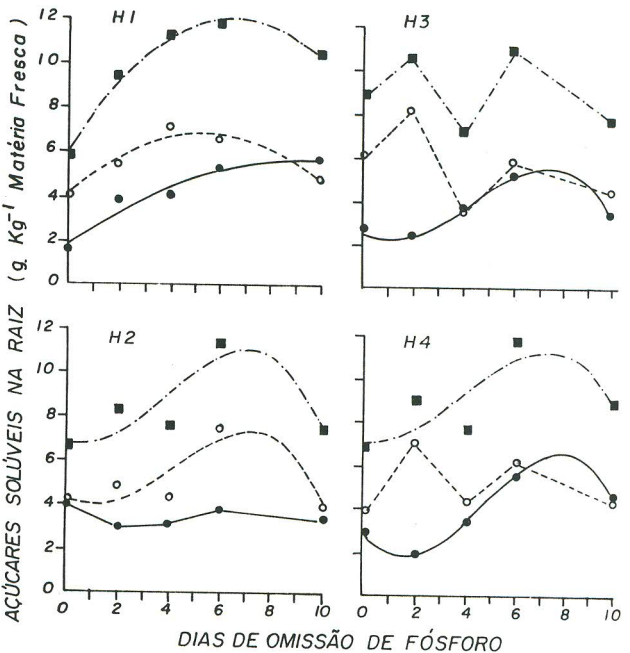


FIGURA 3- Teores de açúcares solúveis totais [■, - - -

H1 (BR 201) $y = 5,88 + 1,87 X - 0,143 X^2$ $R^2=0,992$,
H2 $y = 6,98 - 0,508 X + 0,383 X^2 - 0,0327 X^3$ $R^2=0,728$,
H3 $y = 8,92$,

H4 $y = 7,21 - 0,187 X + 0,276 X^2 - 0,0242 X^3$ $R^2=0,608$],

açúcares não redutores (○, - - -

H1 $y = 4,07 + 1,03 X - 0,0967 X^2$ $R^2=0,942$,
H2 $y = 4,43 - 0,826 X + 0,402 X^2 - 0,0323 X^3$ $R^2=0,747$,
H3 $y = 5,52$,

H4 $y = 5,14$) e açúcares redutores (●, -

H1 $y = 1,82 + 0,841 X - 0,0467 X^2$ $R^2=0,952$,
H2 $y = 3,17$,

H3 $y = 2,74 - 0,785 X + 0,362 X^2 - 0,0279 X^3$ $R^2=0,999$,
H4 $y = 2,95 - 1,45 X + 0,541 X^2 - 0,0381 X^3$ $R^2=0,999$)

na matéria fresca da raiz, nos híbridos de milho, como variáveis dos períodos de omissão de fósforo na solução nutritiva.

1). Comportamento semelhante foi observado para os teores de açúcares não redutores.

A redução nos teores de açúcares solúveis totais e de açúcares não redutores até o quarto dia de omissão de fósforo, coincide com redução na taxa de crescimento relativo das folhas dos quatro híbridos (Tabela 1).

TABELA 1- Taxa de crescimento relativo da produção de matéria seca das folhas, dos quatro híbridos estudados, durante os períodos de omissão de fósforo

Híbridos	Taxa de Crescimento Relativo (dia ⁻¹)			
	0-2d*	2-4d	4-6d	6-10d
H1 (BR 201)	0,285Aa	0,060Bd	0,220ABb	0,126Bc
H2	0,263Aa	0,059Bd	0,228ABb	0,161Ac
H3	0,304Aa	0,134Ac	0,187BCb	0,073Cd
H4	0,103Bc	0,055Bd	0,257 Aa	0,160Ab

*d = dias. Médias na mesma linha ou coluna, seguidas pelas mesmas letras minúsculas ou maiúsculas, respectivamente, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

Até o quarto dia de omissão de fósforo, também ocorreu redução de 60 a 75% na fração de fósforo inorgânico (Pi) (Alves, 1994). A associação desses resultados sugere que, nesse período, ocorreu diminuição na taxa fotossintética, em consequência do estresse de fósforo, levando a uma redução nos teores de açúcares solúveis totais e de açúcares não redutores, o que gerou o decréscimo da taxa de crescimento relativo.

Estudos recentes (Hart & Greer, 1988; Rao & Terry, 1989; Usuda & Shimogawara, 1991a,b) demonstraram que o Pi do citoplasma é importante regulador da taxa fotossintética. A concentração de Pi na folha afeta a fotossíntese, principalmente por meio de um mecanismo mediado por um translocador de fosfato, localizado na membrana interna do cloroplasto, o qual facilitaria a troca de Pi com triose fosfato e ácido fosfoglicérico. O translocador de fosfato permite o transporte de triose fosfato do estroma para o citosol, por um sistema antiporte em que a entrada de um Pi ocorre com a saída de uma triose fosfato (Heldt et al., 1977 e Függe, 1987 citados por Rao & Terry, 1989). Durante o período de luz, triose fosfato é o principal composto transportado. Assim, mudanças na concentração de Pi podem afetar o ciclo de Calvin, por modificarem o nível de intermediários fosforilados no interior do cloroplasto. Além disso, o Pi afeta a ativação de diversas enzimas do ciclo de Calvin (Usuda & Shimogawara, 1991b, 1992).

Em plantas intactas de milho, tratamentos com baixas doses de fósforo reduziram drasticamente a

taxa fotossintética em 94% em relação ao controle, 24 dias após o plantio (Usuda & Shimogawara, 1992).

A partir do quarto dia de omissão de fósforo, observou-se aumento nos teores de açúcares solúveis totais e açúcares não redutores nas folhas (Fig. 1).

O aumento nos teores de açúcares solúveis totais e de açúcares não redutores nas folhas (Fig. 1), entre o quarto e o sexto dias de omissão de fósforo coincidiu com aumento da taxa de crescimento relativo no mesmo período (Tabela 1), para os quatro híbridos estudados, sugerindo que ocorreu recuperação parcial da taxa de fotossíntese. Provavelmente, isso deveu-se à remobilização de fósforo das folhas velhas para as folhas em crescimento, podendo, também, ter ocorrido aumento na atividade de fosfatases e nas quantidades de compostos de carbono não-fosforilados, como observado em beterraba (Rao & Terry, 1989).

A partir do sexto dia de omissão de fósforo, houve redução nos teores de açúcares solúveis totais e de açúcares não redutores, a qual foi acompanhada pela diminuição da taxa de crescimento relativo (Fig. 1, Tabela 1). Nesse ponto, o estresse de fósforo deve ter-se acentuado, e os mecanismos anteriormente discutidos não foram capazes de liberar Pi em quantidades suficientes para a manutenção da fotossíntese.

O teor de açúcares redutores nas folhas sofreu pequena redução nos períodos iniciais de omissão de fósforo, nos híbridos 1, 2 e 3, e diminuição mais acentuada no híbrido 4. Com o aumento do período de omissão desse elemento, ocorreu acúmulo de açúcares redutores nos híbridos 2, 3 e 4 e uma pequena elevação no híbrido 1 (Fig. 1). Esse acúmulo, provavelmente, deveu-se à redução na taxa respiratória. Segundo Theodorou & Plaxton (1993), a dramática redução nos "pools" de Pi metabólico e adenilatos que acompanham períodos prolongados de deficiência de fósforo tem implicações importantes no metabolismo respiratório. Isso se deve à dependência da fosforilação oxidativa e de diversas enzimas da glicólise de Pi e, ou, de adenilatos.

O pequeno acúmulo de açúcares redutores nas folhas do híbrido 1, em relação aos demais, provavelmente indica que esse material apresentou menor redução do "pool" de Pi metabólico ou de adenilatos.

Houve aumento nos teores de açúcares solúveis totais e de açúcares não redutores no sistema radicular, com a omissão de fósforo, com posterior

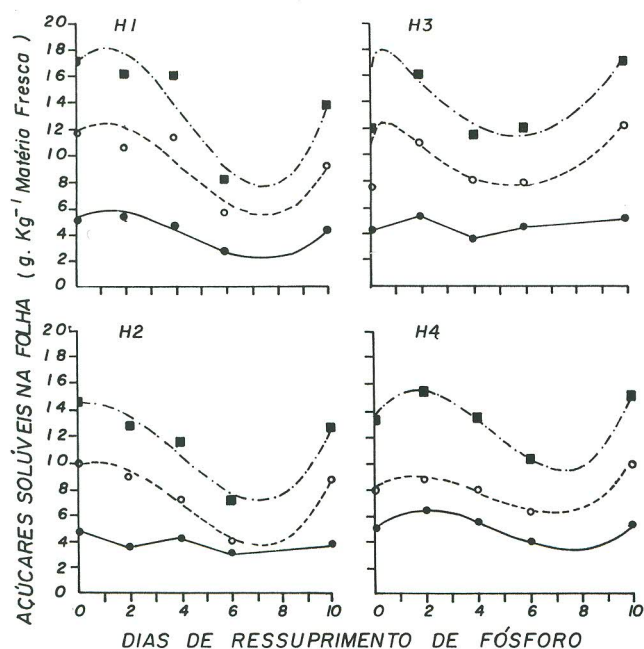


FIGURA 4- Teores de açúcares solúveis totais [■, --
H1 (BR 201) $y = 16,8 + 2,38X - 1,11X^2 + 0,0837X^3$ $R^2=0,851$,
H2 $y = 14,4 + 0,549X - 0,58X^2 + 0,0507X^3$ $R^2=0,931$,
H3 $y = 12,0 + 17,2\sqrt{X} - 14,7X + 3,08X^{0,2}$ $R^2=0,950$,
H4 $y = 13,4 + 2,63X - 0,941X^2 + 0,0693X^3$ $R^2=0,999$],
açúcares não redutores (○, - - -

H1 $y = 11,6 + 1,45X - 0,703X^2 + 0,0534X^3$ $R^2=0,765$,
H2 $y = 9,72 + 0,832X - 0,583X^2 + 0,049X^3$ $R^2=0,985$,
H3 $y = 7,63 + 13,6\sqrt{X} - 11,5X + 2,40X^{0,2}$ $R^2=0,994$,
H4 $y = 8,26 + 1,13X - 0,452X^2 + 0,0354X^3$ $R^2=0,994$)
e açúcares redutores (●, ---

H1 $y = 5,20 + 0,924X - 0,404X^2 + 0,0303X^3$ $R^2=0,978$,
H2 $y = 3,93$,
H3 $y = 4,4$,
H4 $y = 5,13 + 1,50X - 0,489X^2 + 0,0339X^3$ $R^2=0,998$)
na matéria fresca da folha, nos híbridos de milho,

como variáveis dos períodos de ressuprimento de fósforo na solução nutritiva.

decréscimo no final do período (Fig. 3). Os teores de açúcares redutores tiveram comportamento semelhante; entretanto, no híbrido 1 não houve queda no final do período e os híbridos 3 e 4 apresentaram ligeira redução no início. Verifica-se, portanto, que estresse moderado de fósforo causou maior translocação de fotoassimilados para as raízes, o que pode justificar a redução na relação parte aérea/raiz observada para os quatro híbridos

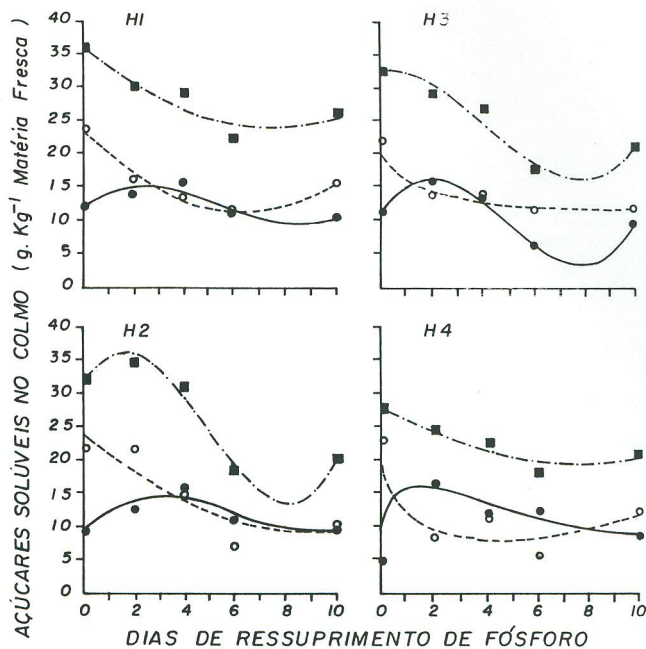


FIGURA 5- Teores de açúcares solúveis totais [■, --
H1 (BR 201) $y = 36,2 - 3,29X + 0,223X^2$ $R^2=0,890$,
H2 $y = 31,4 + 6,30X - 2,34X^2 + 0,160X^3$ $R^2=0,976$,
H3 $y = 32,4 + 0,652X - 0,961X^2 + 0,078X^3$ $R^2=0,945$,
H4 $y = 28,2 - 2,36X + 0,159X^2$ $R^2=0,910$],
açúcares não redutores (○, - - -

H1 $y = 23,5 - 3,89X + 0,309X^2$ $R^2=0,990$,
H2 $y = 24,1 - 3,32X + 0,185X^2$ $R^2=0,815$,
H3 $y = 21,9 - 7,23\sqrt{X} + 1,27X$ $R^2=0,972$,
H4 $y = 23,0 - 14,5\sqrt{X} + 3,45X$ $R^2=0,901$)
e açúcares redutores (●, --

H1 $y = 11,8 + 2,94X - 0,773X^2 + 0,0464X^3$ $R^2=0,787$,
H2 $y = 9,37 + 3,90X - 0,857X^2 + 0,0470X^3$ $R^2=0,783$,
H3 $y = 10,7 + 5,74X - 1,81X^2 + 0,122X^3$ $R^2=0,988$,
H4 $y = 4,68 + 20,9\sqrt{X} - 11,9X + 1,79X^{0,2}$ $R^2=0,925$)
na matéria fresca do colmo, nos híbridos de milho,

como variáveis dos períodos de ressuprimento de fósforo na solução nutritiva.

estudados, com a omissão de fósforo. Em trabalhos com soja, Fredeen et al. (1989) observaram que, em baixo suprimento de fósforo, ocorreu considerável transporte de fotoassimilados para as raízes.

Após os dez dias de omissão de fósforo, o híbrido 1 foi o que apresentou os maiores teores de açúcares solúveis totais, açúcares não redutores e açúcares redutores no sistema radicular (Fig. 3).

TABELA 2- Taxa média de crescimento relativo das folhas, dos colmos e das raízes das plantas dos quatro híbridos estudados no tratamento-controle, onde não houve omissão de fósforo, e após dez dias de omissão deste elemento

Híbridos	Taxa de Crescimento Relativo (dia ⁻¹)					
	Folha		Colmo		Raiz	
	Controle	Omissão	Controle	Omissão	Controle	Omissão
H1 (BR 201)	0,198Aa	0,138Ab	0,206Aa	0,178Ab	0,193Ba	0,185Aa
H2	0,195Aa	0,143Ab	0,205Aa	0,179Ab	0,198Ba	0,172Bb
H3	0,186Aa	0,140Ab	0,205Aa	0,174Ab	0,215Aa	0,186Ab
H4	0,156Ba	0,114Bb	0,165Ba	0,145Bb	0,169Ca	0,150Cb

De acordo com Burauel (1987), citado por Burauel et al. (1990), estresse moderado de fósforo em soja aumentou a importação de assimilados pelas raízes, quando comparada com as de plantas controle. Burauel et al. (1990), verificaram em soja, que a cultivar Century, eficiente em absorver fósforo, apresentou mais altos teores de sacarose nas raízes que a cultivar Woodworth, ineficiente em absorver fósforo. Segundo esses autores, a maior eficiência na absorção de fosfato da cultivar Century se deve ao uso de quantidades mais elevadas de carboidratos para a síntese de materiais estruturais ou como fonte de energia para a absorção.

Além dos maiores teores de carboidratos no sistema radicular, o híbrido 1 foi o que sofreu menor redução na taxa de crescimento do sistema radicular, ao final de dez dias de omissão de fósforo (Tabela 2) e a menor redução nas frações de fósforo total solúvel em ácido e de fósforo orgânico solúvel em ácido das raízes (Alves, 1994). A combinação dessas características talvez justifique a eficiência desse híbrido para crescer em solos com baixos níveis de fósforo.

No colmo, ocorreu redução inicial nos teores de açúcares solúveis totais, açúcares não redutores e açúcares redutores, com a omissão de fósforo e subsequente elevação com o aumento do período de omissão (Fig. 2). Nesse órgão, torna-se difícil o estudo do comportamento dos teores de açúcares, visto que o colmo é uma região de transporte ascendente e descendente.

Açúcares solúveis sob ressuprimento de fósforo

Os teores de açúcares solúveis no início do ressuprimento de fósforo foram mais elevados no colmo, seguidos pelas folhas e pelas raízes, nos quatro híbridos estudados (Figs. 4, 5 e 6).

O híbrido 1 apresentou os maiores teores de açúcares solúveis totais, açúcares redutores e não redutores, nas folhas (17,2; 11,9 e 5,3 g.kg⁻¹ matéria fresca, respectivamente) no início do ressuprimento de fósforo, e o híbrido 3, os menores (12,0; 7,6 e 4,4

g.kg⁻¹ matéria fresca, respectivamente) (Fig. 4). Até o segundo dia após o ressuprimento, houve ligeiro aumento nos teores de açúcares solúveis totais, açúcares não redutores e açúcares redutores, o qual foi maior no híbrido 3. A partir desse ponto, houve redução acentuada nos teores de açúcares, seguida de aumento a partir do sexto ou oitavo dia, em todos os híbridos. Essa redução nos teores de açúcares, provavelmente se deve ao fato de que a adição de fósforo à solução nutritiva forneceu Pi suficiente para a recuperação da oxidação de açúcares. Assim, os açúcares acumulados durante o período de estresse foram rapidamente consumidos após o ressuprimento de fósforo.

Em suspensão de células de *Catharanthus roseus*, verificou-se que o aumento dos níveis de compostos fosforilados e de enzimas induzidas por Pi, em virtude do suprimento de Pi no meio de cultura, contribuíram para o aumento do catabolismo de açúcares (Li & Ashihara, 1990).

O aumento nos teores de açúcares solúveis totais, açúcares não redutores e açúcares redutores nas folhas, observado a partir do sexto-oitavo dia de ressuprimento (Fig. 4), provavelmente deveu-se à recuperação da taxa fotossintética, visto que esse aumento coincide com a elevação na taxa de produção de matéria seca. Os resultados sugerem que quando o fósforo é ressuprido, ocorre recuperação do metabolismo respiratório antes que a taxa fotossintética retorne aos níveis normais.

Nas raízes também ocorreu redução nos teores de açúcares solúveis totais, açúcares não redutores e açúcares redutores nos períodos iniciais de ressuprimento de fósforo, seguido de aumento posterior entre o sexto e o oitavo dia (Fig. 6). Entretanto, esse aumento parece ter sido inferior ao observado nas folhas. Resultados semelhantes foram obtidos para o colmo (Fig. 5). Isso sugere que as folhas foram drenos mais fortes para açúcares solúveis, após o ressuprimento de fósforo, que colmos e raízes. A maior taxa de crescimento

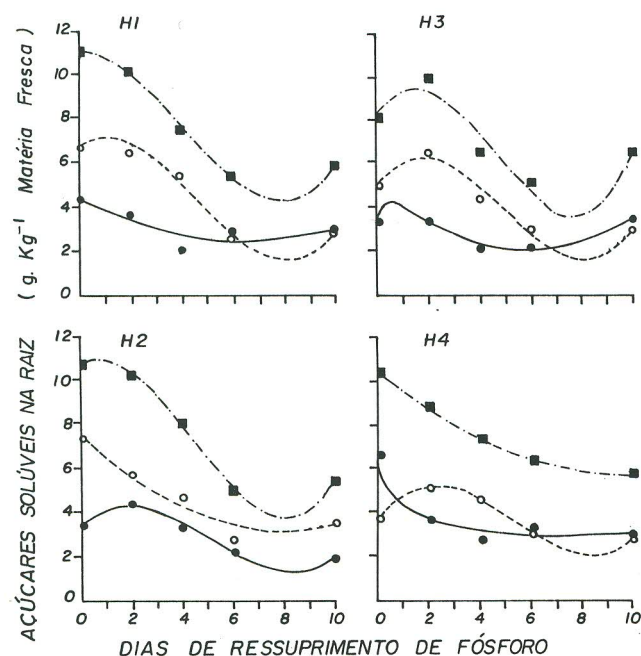


FIGURA 6- Teores de açúcares solúveis totais [■, - - -]

H1 (BR 201) $y = 11,1 - 0,0289X - 0,316X^2 + 0,0265X^3$ $R^2=0,996$,

H2 $y = 10,7 + 0,583X - 0,466X^2 + 0,0354X^3$ $R^2=0,998$,

H3 $y = 8,38 + 1,59X - 0,651X^2 + 0,0473X^3$ $R^2=0,911$,

H4 $y = 10,6 - 0,989X + 0,0512X^2$ $R^2=0,999$,

açúcares não redutores (○, - - -

H1 $y = 6,62 + 0,851X - 0,444X^2 + 0,0321X^3$ $R^2=0,977$,

H2 $y = 7,53 - 1,10X + 0,0686X^2$ $R^2=0,948$,

H3 $y = 5,09 + 1,44X - 0,514X^2 + 0,0349X^3$ $R^2=0,950$,

H4 $y = 3,80 + 1,43X - 0,415X^2 + 0,0263X^3$ $R^2=0,997$)

e açúcares redutores (●, ---

H1 $y = 4,34 - 0,598X + 0,0456X^2$ $R^2=0,711$,

H2 $y = 3,44 + 0,996X - 0,333X^2 + 0,0217X^3$ $R^2=0,986$,

H3 $y = 3,23 + 3,60\sqrt{X} - 3,61X + 0,791X^{0,2}$ $R^2=0,981$,

H4 $y = 6,67 - 2,87\sqrt{X} + 0,551X$ $R^2=0,971$)

na matéria fresca da raiz, nos híbridos de milho, como variáveis dos períodos de ressuprimento de fósforo na solução nutritiva.

relativo das folhas em relação às raízes com o ressuprimento reforça essa hipótese.

Pela análise dos resultados obtidos quanto aos teores de açúcares solúveis totais, açúcares não redutores e açúcares redutores, nas folhas, colmos e raízes, em função dos períodos de ressuprimento de

fósforo, não foi possível verificar diferenças entre os híbridos estudados.

REFERÊNCIAS

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. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 1994. 106 p. Tese de Doutorado.

BOUMA, D. Diagnosis of mineral deficiencies using plant test. In: Läuchli, A. & Bielecki, R.L. ed. *Inorganic plant nutrition*. Encyclopedia of Plant Physiology, vol. 15A, Berlin and New York, Springer-Verlag, 1983. p. 120-146.

BRIGGS, G. E.; KIDD, F. & WEST, C. A quantitative analysis of plant growth. *Annual Application Biological*, 7:202-223, 1920.

BURAUER, P.; WIENEKE, J.; FÜHR, F. Carbohydrate status in roots of two soybean cultivars: A possible parameter to explain different efficiencies concerning phosphate uptake. *Plant and Soil*, 123:169-174, 1990.

CRAFTS-BRANDNER, S.J.; SALVUCCI, M.E.; SIMS, J.L.; SUTTON, T.G. Phosphorus nutrition influence on plant growth and nonstructural carbohydrate accumulation in tobacco. *Crop Science*, 30:609-614, 1990.

FOY, C.D.; FLEMING, A.L.; BURNS, G.P.; ARMINGER, W.H. Characterization of differential aluminium tolerance among varieties of wheat and barley. *Soil Science Society of America Proceedings*, 31:513-521, 1967.

FREDEEN A.L., RAO, I.M.; TERRY, N. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*. *Plant Physiology*, 89:225-230, 1989.

HART, A. L. & GREER, D.H. Photosynthesis and carbon export in white clover plants grown at various levels of phosphorus supply. *Physiologia Plantarum*, 73:46-51, 1988.

HODGE, J.E. & HOFREITER, B.R. Determination of reducing sugars and carbohydrates. In: Wilster, R.L. & Wolfrom, M.L. ed. *Methods in carbohydrates chemistry*. New York, Academic Press, 1962. v.1. p.380-394.

LI, X. N. & ASHIHARA, H. Effects of inorganic phosphate on sugar catabolism by suspension - cultured *Catharanthus roseus*. *Phytochemistry*, 29:497-500, 1990.

NELSON, N.A. A photometric adaptation of the SOMOGY method for the determination of glucose. *Journal of Biological Chemistry*, 153:375-380, 1944.

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

- SICHER, R.C. & KREMER, D.F. Effects of phosphate deficiency on assimilate partitioning in barley seedlings. **Plant Science**, 57:9-17, 1988.
- SOMOGY, M. Note on sugar determination. **Journal of Biological Chemistry**, 95:19-23, 1952.
- THEODOROU, M.E. & PLAXTON, W.C. Metabolic adaptations of plant respiration to nutritional phosphate deprivation. **Plant Physiology**, 101:339-344, 1993.
- USUDA, H. & SHIMOGAWARA, K. Phosphate deficiency in maize. I. Leaf phosphate status, growth, photosynthesis and carbon partitioning. **Plant and Cell Physiology**, 32:497-504, 1991a.
- USUDA, H. & SHIMOGAWARA, K. Phosphate deficiency in maize II. Enzyme activities. **Plant and Cell Physiology**, 32:1313-1317, 1991b.
- USUDA, H. & SHIMOGAWARA, K. Phosphate deficiency in maize. III. Changes in enzyme activities during the course of phosphate deprivation. **Plant Physiology**, 99:1680-1685, 1992.
- VEEN, B. W. Relation between root respiration and root activity. **Plant and Soil**, 63:73-76, 1981.

Reviews, mini-reviews and theoretical articles about contemporary issues of plant physiology, from authors of any country, can be published at **RBFV**. Membership to the Brazilian Society of Plant Physiology (**SBFV**) is desirable but is not a requirement for **RBFV** publication.

Be sure that your library is a **RBFV** subscriber.

Some complete **RBFV** collections were saved to attend specific demands.