

EFICIÊNCIA NUTRICIONAL EM MILHO: A EXPERIÊNCIA DA EMBRAPA MILHO E SORGO

Alves, V.M.C.; Parentoni, S.N.; Marriel, I.E.; Vasconcellos, C.A.; Pitta, G.V.E.,
Purcino, A.A.C.

INTRODUÇÃO

Nos próximos anos a tendência da agricultura a nível mundial é a de se ter aumentos de produção baseados em ganhos de produtividade em vez de incorporação de novas áreas. Este processo deverá ser baseado no aumento da eficiência de utilização dos fatores de produção, em vez de aumentos progressivos de utilização de insumos. A obtenção de plantas mais eficientes e adaptadas ao ambiente é uma das prioridades para se atingir uma agricultura sustentável. Além disso, para que um sistema agrícola seja sustentável, há necessidade de que a relação custo/benefício seja satisfatória ao longo do tempo, com a minimização dos riscos decorrentes da irregularidade climática, aumento da estabilidade de produção, maior eficiência no uso de insumos por tonelada produzida e conservação do solo e da água.

O cerrado brasileiro é um ecossistema que ocupa 250 milhões de hectares, dos quais 175 milhões estão no Brasil Central. Desta área, 127 milhões de hectares são considerados agricultáveis, sendo que 12 milhões de hectares encontram-se atualmente em produção, respondendo por 25% da produção brasileira de milho, soja, arroz, feijão e café.

Ecologicamente, os dois fatores determinantes da presença dos cerrados são os solos ácidos, de baixa fertilidade e o clima estacional. Assim, plantas cultivadas nesses solos estão sujeitas a estresses múltiplos, principalmente a toxidez de alumínio e a deficiência de fósforo, nitrogênio e água. A alta capacidade de sorção de fósforo, aliada aos baixos teores de nutrientes no solo, à elevada acidez e ao caráter errático da precipitação pluviométrica nessas áreas, constituem-se num dos pontos críticos sob o aspecto de investimento inicial e manejo da adubação, para a introdução desses solos no processo produtivo.

Duas tem sido as alternativas de manejo empregadas nas regiões dos cerrados brasileiros: (1) elevar a baixa fertilidade natural dos solos pelo uso de corretivos e fertilizantes, (2) empregar genótipos mais tolerantes às suas condições de pobreza nutricional. Frequentemente tem-se trabalhado nas duas direções, ajustando-se dentro de certos limites, o solo à planta e esta ao solo.

Colocar em disponibilidade genótipos produtivos e com características de tolerância a estresses múltiplos tem sido um desafio para pesquisadores do mundo todo. Isso reduz os custos de produção devido aos menores investimentos para a construção da fertilidade do solo e, principalmente, devido ao aumento da estabilidade de produção, requisito básico para uma agricultura moderna.

A Embrapa Milho e Sorgo vem trabalhando no desenvolvimento de cultivares de milho adaptados a solos ácidos desde 1975. Um dos pontos fortes desse trabalho tem sido o reconhecimento de que plantas cultivadas nesses solos estão sujeitas a vários estresses simultâneos e que os mecanismos de tolerância a esses estresses apresentam componentes que, pelo menos em parte, se sobrepõem. Muito já se avançou na caracterização de genótipos e na elucidação dos mecanismos de adaptação à toxidez de alumínio e à eficiência de uso de fósforo e de nitrogênio. Entretanto, como a adaptação a esses ambientes envolve a adaptação a estresses

múltiplos, é de grande importância estudos sobre a interação e sobreposição desses mecanismos, tanto do ponto de vista fisiológico quanto do bioquímico e molecular. A elucidação desses mecanismos facilita o processo de desenvolvimento de novos materiais, além de contribuir para a criação de técnicas de seleção que podem reduzir o tempo e o trabalho para avaliação de fontes genéticas de tolerância a estresse mineral.

EFICIÊNCIA NA ABSORÇÃO E/OU UTILIZAÇÃO DE FÓSFORO

Existem numerosas evidências de variações entre e dentro espécies quanto ao uso e acumulação de fósforo e outros nutrientes e do controle genético destas características. Essas diferenças genotípicas ajudam a explicar a adaptação de espécies e cultivares às diversas condições de estresse ambiental e formam a base genética para programas de melhoramento.

Diversos mecanismos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos já foram apontados para explicar diferenças genotípicas quanto à eficiência para fósforo. Esses mecanismos podem ser divididos em quatro grupos:

1. Absorção de fósforo pelas plantas
 - Modificação das características morfológicas do sistema radicular
 - Aumento da eficiência dos mecanismos fisiológicos de absorção
 - Modificações químicas na interface solo-raiz
 - Mudanças bioquímicas sob deficiência
 - Associação com micorrizas
2. Translocação do fósforo para a parte aérea
3. Modelo de distribuição de fósforo
 - Intensidade de retranslocação e reutilização em condições de estresse
 - Armazenamento e liberação de fósforo do vacuolo
4. Utilização do fósforo no metabolismo e crescimento

A primeira etapa para o estabelecimento de um programa sobre eficiência nutricional é o desenvolvimento de metodologias de seleção.

O Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo, vem desenvolvendo trabalhos com eficiência para fósforo desde 1979, quando Bahia Filho et al. (1979) verificaram que houve resposta diferencial de híbridos de milho com relação à adubação fosfatada. Estes resultados confirmaram a possibilidade de se selecionar cultivares de milho com tolerância à alumínio e eficiência a fósforo. Os autores sugeriram que tais resultados poderiam estar relacionados a alta densidade e ao menor diâmetro de pelos radiculares, os quais eram típicos das linhagens que geraram os híbridos estudados.

Em um dos primeiros experimentos conduzidos em solução nutritiva por Alves et al., 1988, doze híbridos de milho foram avaliados em solução nutritiva de Steinberg, em quatro doses de fósforo (0,3; 0,9; 2,7 e 5,4 mg.L⁻¹). Verificou-se que houve diferença significativa entre os híbridos quanto à eficiência na utilização de fósforo.

Entretanto, essas diferenças aconteceram mais em função do conteúdo de fósforo na semente do que em virtude de diferenças genotípicas quanto a eficiência em

absorver ou utilizar fósforo. Foi também observado que a retirada do endosperma remanescente, após a germinação, não eliminou o problema. Concluiu-se que experimentos para seleção de genótipos eficientes para fósforo devem ser conduzidos em condições de campo.

Na Embrapa Milho e Sorgo os experimentos para seleção de genótipos para eficiência a fósforo têm sido realizados em Latossolo Vermelho Escuro distrófico, em dois níveis de fósforo, atualmente 2 e 15 mg de P kg⁻¹ de solo, o que tem levado a uma redução média na produtividade de grãos de 30%, a qual tem se mostrado adequada para discriminar genótipos contrastantes. Desde 1994 foram avaliados 642 genótipos de milho e 3 dialelos de 8, 9 e 13 linhagens, compreendendo, respectivamente, 28, 36 e 78 híbridos simples (Parentoni et al., 1999). Alguns pontos verificados nesses estudos foram: a) os efeitos de Capacidade Geral de Combinação (CGC) e Capacidade Específica de Combinação (CEC) foram significativos nos três dialelos; entretanto, os efeitos aditivos para peso de espigas sob estresses de fósforo são superiores aos efeitos não aditivos; b) para as variáveis P no grão, P total e para a variável kg de grãos produzidos/ kg de P absorvido os efeitos não aditivos foram mais importantes no controle destas características; c) a interação CGC x ambiente (com e sem restrição de fósforo) foi significativa nos três dialelos, enquanto a interação CEC x ambiente (com e sem restrição de fósforo) foi não significativa nos três dialelos. Mudanças na capacidade combinatória de uma linhagem entre o ambiente sem estresse de fósforo para o ambiente com estresse de fósforo têm sido utilizadas para identificar linhagens contrastantes quanto à sua capacidade de produzir híbridos com maior ou menor grau de adaptação ao estresse de fósforo. Linhagens como a L3, L161-1, L11, L36 e L723 produzem híbridos mais adaptados ao estresse de P.

A absorção de fósforo pelas raízes é o resultado da interação entre características morfológicas e fisiológicas das raízes, da rizosfera imediatamente adjacente ao sistema radicular e de fatores de solo que determinam o fluxo de nutrientes para interface solo-raiz.

Caradus (1980), trabalhando com 10 espécies de gramíneas e 11 de leguminosas, verificou que o grupo das gramíneas pareceu ser mais tolerante a baixos níveis de fósforo que o das leguminosas. As gramíneas apresentaram maior comprimento de sistema radicular, raízes mais finas e pelos radiculares mais longos, além de dividir o fósforo entre raiz e parte aérea na mesma proporção relativa, independente do nível de fósforo no solo. Segundo o autor, a maior eficiência das gramíneas poderia ser explicada por diferenças na morfologia do sistema radicular, na absorção de fósforo por unidade de raiz e na concentração de fósforo no sistema radicular.

Estudos de caracterização do sistema radicular foram realizados em oito genótipos de milho contrastantes quanto à eficiência para fósforo milho (quatro eficientes para fósforo – HS 64x20, HS 20x22, HS 64x724, HS 22x16 e quatro ineficientes para fósforo – BRS 3060, HS 723x36, BR 201, HS 20x723), por Alves et. al., 1999. As plântulas crescidas em solução nutritiva de Steinberg, pH 5,5, por sete dias foram submetidas a omissão de fósforo por 3, 6 e nove dias. O comprimento total de raízes foi determinado utilizando-se o software SIARCS. Concluiu-se que o melhor período para a avaliação de genótipos em relação ao peso e comprimento de raízes foi aos seis dias de omissão de fósforo do meio de cultivo. A omissão de fósforo por seis dias aumentou o peso de matéria seca e o comprimento radicular em três genótipos previamente classificados em ensaios de campo, como eficientes para fósforo. O híbrido triplo BRS 3060 aumentou o comprimento radicular em 112%, o híbrido

duplo BR 201 em 61% e o híbrido simples 20 x 723, em 55%. Por outro lado, os genótipos ineficientes não apresentaram mudanças significativas no comprimento radicular, sugerindo que o comprimento radicular é um dos possíveis mecanismos para eficiência a fósforo. Esses resultados indicam que uma das características de adaptação a estresse de fósforo deve ser uma maior plasticidade fenotípica ou seja, rápida capacidade de alterar seu comprimento radicular quando passam de uma situação de boa disponibilidade de P para outra de baixa disponibilidade. Em outro experimento esses mesmos genótipos foram avaliados quanto à cinética de absorção de fósforo (Alves et al., 1999). Verificou-se que a omissão de fósforo na solução nutritiva aumentou significativamente a Velocidade Máxima de Absorção de fósforo (V_{max}) nos seis genótipos após três dias de omissão e em cinco genótipos após seis dias. Entretanto, não houve correlação entre eficiência para fósforo e aumento da V_{max} , visto que genótipos ineficientes para P também aumentaram a V_{max} . O K_m (Constante de Michaelis) não foi afetado pela omissão de fósforo na solução nutritiva, em ambos os períodos estudados.

Contrariamente a esses resultados, diferenças quanto aos parâmetros cinéticos de absorção (K_m , V_{max} e C_{min}) foram detectados entre espécies e genótipos de uma mesma espécie (Marschner, 1986). Schenk & Barber (1979) observaram que híbridos de milho apresentavam diferença quanto a absorção de fósforo, sendo esta atribuída a diferenças no K_m e C_{min} entre os materiais.

Quando o acesso da raiz ao nutriente é um fator limitante, as características morfológicas podem ser consideradas críticas e a eficiência do mecanismo fisiológico de absorção pode ser de importância secundária. Entretanto, quando a chegada de íons a superfície radicular não é limitante, os fatores fisiológicos podem ser decisivos.

Em vários experimentos conduzidos com híbrido duplo, BR 201, eficiente para fósforo, nós concluímos que este genótipo apresentou menor redução na taxa de crescimento de raízes quando o fósforo foi omitido da solução nutritiva por um período de 10 dias, em relação a híbridos ineficientes. A menor redução na taxa de crescimento de raízes foi explicada pelo aumento nos teores de açúcares solúveis nas raízes, o qual foi maior no BR 201 quando comparado com híbridos menos eficientes a fósforo. Maiores taxas de crescimento de raízes e maior volume de sistema radicular aumentam o volume de solo explorado, e facilitam a absorção de fósforo. Isso é especialmente verdade quando o suprimento de fósforo é descontínuo em função da redução de umidade devido a veranicos, comuns no cerrado durante o ciclo de desenvolvimento do milho. Além disso, o BR 201 apresentou maior estabilidade dos teores de fósforo total solúvel em ácido e de fósforo orgânico solúvel em ácido no sistema radicular, com o aumento do período de omissão de fósforo, quando comparado com os demais híbridos.

A excreção, pelas raízes, de CO_2 , ácidos orgânicos ou estimulantes da atividade microbiológica tem sido sugerida como um dos possíveis mecanismos para eficiência a fósforo. A quantidade de matéria orgânica liberada via sistema radicular é estimada entre 1% e 20% do total da matéria seca produzida pelas plantas (Russel, 1977, citado por Bar-Yosef, 1991).

A atividade de fosfatases aumenta quando os tecidos das plantas tornam-se deficientes em fósforo. Estudos tem demonstrado que a atividade de fosfatase de raízes intactas tem um papel significativo em tornar formas de fósforo não disponíveis em formas mais disponíveis para o uso das plantas. Quatro híbridos de milho (AG 510, HS 22x18 - ineficientes para fósforo, BR 201 e HS 36x16 -

eficientes para fósforo), foram avaliados em solução nutritiva para se estudar o efeito da omissão de fósforo na atividade de fosfatases ácidas em folhas e raízes intactas após 2, 4 e 6 dias de omissão de fósforo. Houve aumento na atividade de fosfatases em folhas nos híbridos SD 22x12 e HS 36x16 após o segundo dia de omissão de fósforo. No quarto dia de omissão a atividade de fosfatases ácidas em folhas e raízes intactas aumentou em todos os genótipos estudados. Entretanto, nenhuma diferença entre genótipos eficientes e ineficientes foi observada em relação a atividade de fosfatases ácidas em folhas e raízes intactas. Esses resultados foram preliminares e mais informações são necessárias para se chegar a uma conclusão definitiva.

A solubilização de fosfato por ácidos orgânicos no solo é devida aos seguintes mecanismos: a) competição com o ortofosfato pelos sítios comuns de absorção; b) modificação das características da superfície dos minerais do solo; c) complexação de cátions com os quais o ortofosfato co-precipita ou formação de ligações covalentes na superfície de absorção (Bar-Yosef, 1991).

Gardner et al. (1982) propuseram que em espécies de *Lupinus albus* eficientes para fósforo, o citrato excretado pelas raízes liberava fósforo ligado a ferro. Esses resultados foram confirmados por Hoffland et al. (1989), Li et al. (1997) e Johnson et al. (1996 a,b), sendo que os últimos verificaram que plântulas de *Lupinus albus* submetidas à omissão de P exsudavam cerca de 40, 20 e 5 vezes mais citrato, malato e succinato que as plantas controle. Plântulas de alface submetidas à estresse de P exsudaram 182% mais citrato que as controle, sugerindo que o aumento na exsudação desse ácido pode ser o mecanismo pelo qual as plantas submetidas à estresse de P aumentam a disponibilidade desse íon na rizosfera (Lipton et al., 1997). A remoção de Ca e P através da absorção pelas raízes e o suprimento de prótons pela exsudação de ácidos orgânicos foram consideradas as principais razões para a dissolução de fosfatos de rocha na rizosfera de *Lotus pedunculatus* (Hoffland, 1992; Bolan et al., 1997). Resultados obtidos por Otani et al. (1996, 1997) confirmam a capacidade de *Cajanus cajan*, arroz e *Arachis hypogaeae* de absorver mais P de formas como $FePO_4$ e $AlPO_4$ do que culturas como milho, soja, algodão, sorgo e couve-flor. Segundo eles, a capacidade superior do *Cajanus cajan* está relacionada com a maior exsudação de ácido malônico, oxálico e piscídico. Por outro lado, Hedley et al. (1982), citados por Graham (1984) observaram que em colza, mudanças no pH da rizosfera foram responsáveis pela eficiência a fósforo nestas espécies.

Entretanto, em experimentos preliminares conduzidos por Alves et al., 1999 (dados não publicados) não foi verificado indução de exsudação de ácidos orgânicos pela omissão de fósforo na solução nutritiva em genótipos de milho eficientes ou ineficientes para fósforo.

Os resultados obtidos pela equipe da Embrapa Milho e Sorgo tem indicado que a adaptação de genótipos de milho a baixos níveis de fósforo no solo estão intimamente relacionados com o melhor desenvolvimento do sistema radicular. A maior translocação de açúcares para o sistema radicular nos genótipos eficientes podem explicar este maior desenvolvimento. A ciclagem interna de fósforo também pode estar envolvida.

Ainda em relação à nutrição fosfatada, um importante efeito no metabolismo das plantas merece destaque: a deficiência de fósforo afetando a absorção e o metabolismo de nitrogênio.

A assimilação de N é alterada quando plantas, crescendo na presença de nitrato são privadas de P. Três efeitos distintos têm sido identificados. Primeiro, a absorção de

nitrato pelas raízes decresce. Segundo, a translocação de nitrato das raízes para a parte aérea diminui, aparentemente devido à restrição do transporte do simplasma da raiz para o xilema. Terceiro, a acumulação de aminoácidos aumenta, o que geralmente se observa em folhas, ocorrendo, também, em raízes (Rufy et al., 1993).

Alves et al. (1996) observaram redução substancial dos teores de N total em folhas de plantas de milho, cultivadas em solução nutritiva, quando submetidas a períodos crescentes de omissão de P na solução. Também em milho, Magalhães et al. (1998, 2000) verificaram que o sistema de absorção de nitrato é extremamente sensível à omissão de P em solução nutritiva. Período de omissão de dois dias provocou redução de 65% da absorção de nitrato em relação à testemunha. Quatro dias de omissão de P resultaram em absorção de nitrato quase nula. Entretanto, embora tenha ocorrido redução na absorção de amônio com o aumento do período de omissão de P na solução, este não foi tão acentuado quanto a redução observada na absorção de nitrato. Pereira et al. (1998) verificaram que apenas três horas de omissão de fósforo foram suficientes para reduzir a absorção de nitrato por plantas de milho em cerca de 20%. Em experimentos posteriores para se determinar o efeito da omissão de P na atividade de algumas das principais enzimas do ciclo de assimilação de N observou-se uma drástica redução na atividade da nitrato redutase 6 horas após a omissão de P da solução nutritiva. Nas atividades da GS e GOGAT esse efeito negativo da omissão de P foi detectado somente após 144 horas de tratamento. Como a nitrato redutase é uma enzima induzida pelo substrato e como o efeito da omissão de P nas atividades da GS e GOGAT só foi significativo após longo período de estresse, concluiu-se que o estresse de P não teve efeito direto nas atividades das enzimas de assimilação de N em milho (Alves et al., 1999). Entretanto, dentro dos conhecimentos atuais não está estabelecido conclusivamente a causa da alteração da absorção de nitrato devido ao estresse de P.

EFICIÊNCIA NA ABSORÇÃO E/OU UTILIZAÇÃO DE NITROGÊNIO

O nitrogênio é um dos principais nutrientes que limitam a produtividade agrícola nos trópicos. A obtenção de genótipos eficientes no uso de N permitirá a redução no uso de fertilizantes químicos, minimizando seus riscos potenciais para o ambiente, sem perda significativa da produtividade agrícola.

O termo eficiência no uso de nitrogênio tem sido utilizado em diferentes contextos, em diferentes pesquisas. A eficiência no uso de nitrogênio, expressa como a relação entre peso de grãos produzido e quantidade nitrogênio aplicado (Moll et al., 1982) é considerada ferramenta útil para medidas comparativas de eficiência para o crescimento e produtividade de plantas cultivadas sob condições de estresses nutricionais (Barker, 1989). A eficiência de absorção e a eficiência de utilização constituem os componentes básicos da eficiência no uso de nitrogênio e suas contribuições para a produção de grãos podem variar entre populações (Chevalier & Scharader, 1977).

Diferenças intraespecíficas em milho para tolerância às condições de baixa disponibilidade do nitrogênio e seus componentes associados têm sido relatadas em diferentes estudos (Kamprath et al., 1982; Barker, 1989; Weiland 1989, Marriel et al. 1997; Ortiz-Monastrio et al., 1997).

Segundo Duncan, 1994, os principais fatores morfológicos e fisiológicos associados à eficiência de uso de nitrogênio são a proliferação de raízes, a maior taxa de absorção de N por unidade ou massa de raiz e a maior taxa de translocação e de

utilização de N.

A Embrapa Milho e Sorgo vem realizando trabalhos de caracterização e seleção de materiais para adaptação a N desde 1980, utilizando-se de duas estratégias: a) avaliando a variabilidade genética em germoplasma não melhorado, identificando aqueles com maior potencial para cultivo em solos com baixa disponibilidade de N e realizando seleção recorrente nesses materiais em ambiente com estresse de N; b) utilizando genótipos selecionados dentro do programa de solos ácidos para estudar a eficiência dos mesmos na utilização de N. Estes trabalhos têm sido realizados em Latossolo Vermelho Escuro distrófico, com baixa disponibilidade de N, utilizando-se, na maioria dos estudos, duas doses de N: 10 kg ha⁻¹ e 120 kg ha⁻¹. Como resultado destes trabalhos encontrou-se alta variabilidade genética para eficiência no uso de N entre as populações avaliadas, com valores para produção variando entre 2 e 4 ton ha⁻¹ de grãos. As populações selecionadas têm sido utilizadas como fontes de linhagens endogâmicas com potencial para produção de variedades sintéticas ou de híbridos eficientes (Parentoni et al., 1999). Pesquisas sobre morfologia do sistema radicular (Marriel et al., no prelo) e sobre enzimas envolvidas no metabolismo de N (Purcino et al., 1999), têm sido conduzidas com o objetivo de se identificar mecanismos de eficiência e parâmetros morfológicos e fisiológicos associados a essa eficiência.

LITERATURA CITADA

- ALVES, V.M.C., BAHIA FILHO, A.F.C., VASCONCELLOS, C.A., PITTA, G.V.E., FRANÇA, G.E.; PRATES, H.T.; PARENTONI, S.N. Mechanisms of phosphorus efficiency in maize – Embrapa Maize and Sorghum experience. Workshop on improving phosphorus acquisition efficiency in marginal soils, Sete Lagoas, 17 a 22 de outubro de 1999, Sete Lagoas, MG, Brasil. p. VI-1 a VI-3.
- 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*, 43(248):435-443, 1996.
- ALVES, V.M.C.; VASCONCELLOS, C.A. PITTA, G.V.E. & MAGNAVACA, R. Seleção de Genótipos de Milho para Eficiência a Fósforo. *Pesq. Agropec. Bras.*, Brasília, 23(10): 1083-1090, 1988.
- BAHIA FILHO, A.F.C., FRANÇA, G.E.; PITTA, G.V.E.; MAGNAVACA, R.; MENDES, J.F.; BAHIA, F.G.F.T.; PEREIRA, P. Avaliação de linhagens e populações de milho em condições de elevada acidez. *Anais da XI Reunião Brasileira de Milho e Sorgo*, Piracicaba, 26-30 junho 1979. Pp 51-58. ESALQ, Piracicaba, SP, Brasil.
- BARKER, A.V. Genotypes responses of vegetable crops to nitrogen nutrition. *Hort Science*, 24: 548-591, 1989.
- BAR-YOSEF, B. Root excretions and their environmental effects: Influence on availability of phosphorus. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, v. (eds). *Plant Roots: The hidden half*. New York, Marcel Dekker, Inc., 1991. P. 529-557.
- BOLAN, N.S.; ELLIOTT, J.; GREGG, P.E.H.; WEIL, S. Enhanced dissolution of phosphate rocks in the rhizosphere. *Biol. Fertil. Soils*, 24:169-174, 1997.
- CARADUS, J.R. Distinguishing between grass and legume species for efficiency of phosphorus use. *N.Z.J. Agric. Res.*, 23:75-81, 1980.
- CHEVALIER, P., SCHRADER, L.E. Genotypic differences in nitrate absorption and partitioning of N among plant parts. *Crop Sci.*, 17: 987-901, 1977.
- DUNCAN, R.R. Genetic Manipulation. In: *Plant-Environment Interactions*, Wilkinson, R.E.

- (ed.). Marcel Dekker, Inc., New York, 1994. P. 1-38.
- GARDNER, W.K.D.; PARBERRY, D.G.; BARBER, D.A. The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus*. *Plant Soil*, 68:19-32, 1982.
- GRAHAM, R.D. Breeding for nutritional characteristics in cereals. In: TINKER, P.B.; LAUCHLI, A. (EDS). *Advances in Plant Nutrition*, vol. 1. New York, Praeger Publishers, 1984. p. 57-102.
- HOFFLAND, E. Quantitative evaluation of the role of organic acid exudation in the mobilization in rock phosphate by rape. *Plant Soil*, 140:279-289, 1992.
- HOFFLAND, E., FINDENEGG, G.R.; NELEMANS, J.A. Solubilization of rock phosphate by rape. II. Local root exudation of organic acids as a response to P-starvation. *Plant Soil*, 113:161-165, 1989.
- JOHNSON, J.F.; ALLAN, D.L.; VANCE, C.P.; WEIBLEN, G. Root carbon dioxide fixation by phosphorus – deficient *Lupinus albus*. Contribution to organic acid exudation by proteoid roots. *Plant Physiol.*, 112:19-30, 1996 a.
- JOHNSON, J.F., VANCE, C.P.; ALLAN, D.L. Phosphorus deficiency in *Lupinus albus* altered lateral root development and enhanced expression of phosphoenolpyruvate carboxylase. *Plant Physiol.*, 112:31-41, 1996 b.
- KAMPRATH, E.J.; MOL, R.H.; RODRIGUEZ, N. Effects of nitrogen fertilization and recurrent selection on performance of hybrid population of corn. *Agron. J.* 74:955-958, 1982.
- LI, M., SHINANO, T.; TADANO, T. Distribution of exudates of lupin roots in the rhizosphere under phosphorus deficient conditions. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 43:237-245, 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 Physiol.*, 85:315-317, 1997.
- MAGALHÃES, J.V.; ALVES, V. M. C.; NOVAIS, R. F., MOSQUIM, P.R.; MAGALHÃES, J. R. BAHIA FILHO, A. F. C.; HUBER, D.M. Nitrate uptake by corn under increasing periods of phosphorus starvation. *Journal of plant nutrition*, 21(8):1753-1763, 1998.
- MAGALHÃES, J.V.; ALVES, V. M. C.; NOVAIS, R. F., MOSQUIM, P.R.; MAGALHÃES, J. R. BAHIA FILHO, A. F. C.; HUBER, D.M. Influence of Phosphorus Stress on Ammonium Uptake by Maize. *Journal of Plant Nutrition*, 23 (2): 263-273, 2000.
- MARSCHNER, H. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London, 1986. 67p.
- MARRIEL, I.E.; GAMA, E.E.G.; SANTOS, M.X.; PACHECO, C.A.P.; OLIVEIRA, A.C.; FRANÇA, G.E.; VASCONCELLOS, C.A. Avaliação e seleção de genótipos de milho sob estresse de N no solo. Sete Lagoas: Sete Lagoas: EMBRAPA-CNPMS, 1997. 5p. (EMBRAPA.CNPMS. Pesquisa em andamento).
- MOLL, R. H., KAMPRATH, E.J.; JACKSON, W.A. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. *Agron. J.*, 74: 562-564. 1982.
- OTANI, T.; AE, N.; TANAKA, H. Phosphorus (P) uptake mechanisms of crop grown in soil with low P status. II. Significance of organic acids in root exudates of pigeonpea. *Soil Sci. Plant. Nutr.*, 42:553-560, 1996.
- OTANI, T.; AE. The exudation of organic acids by pigeonpea roots for solubilizing iron-and aluminum-bound phosphorus. In: Ando et al.(eds), *Plant nutrition for sustainable food production and environment*. 1997, p. 325-326.
- PARENTONI, S.N.; GAMA, E.E.G.; SANTOS, M.X.; LOPES, M.A.; ALVES, V.M.C.; BAHIA FILHO, A.F.C.; VASCONCELOS, C.A.; MAGNAVACA, R.; PACHECO, C.A.P.; MEIRELLES, W.E.; GUIMARÃES, P.E.O.; SILVA, A.E.; NASPOLINI FILHO, W.; MORO, J.R.; VIANA, R.T.; PITTA, G.V.E.; FRANÇA, G.E.; PURCINO, A.A.C.;

- SOUZA, I.R.P.; MARRIEL, I.E.; MACHADO, A.T.; CORREA, L.A.; OLIVEIRA, A.C.; PAIVA, E.. 1999. " Adaptação de milho a solos ácidos: tolerância a toxidez de alumínio e eficiência no uso de nutrientes. O Programa da EMBRAPA-Milho e Sorgo." IN: Memórias XVIII Reunion de Maiceros da America Latina. Sete Lagoas, MG 23 a 27/08/1999. 17p.
- PEREIRA, S.L.; ALVES, V.M.C.; OLIVEIRA, C.A.; FRANÇA, C.C.M. & MAGALHÃES, J.V. Cinética de absorção de nitrato e de amônio em plantas de milho submetidas a períodos crescentes de omissão de fósforo do meio de cultivo. XXII Congresso Brasileiro de Milho e Sorgo, Resumos, Recife, 1998. P147.
- PURCINO, A.A.C., ALVES, V.M.C., PARENTONI, S.N., BELELE, C.L. Biochemistry and Molecular Biology of N metabolism: the quest for increase N use efficiency. IN: Inter-relação fertilidade, biologia do solo e nutrição de plantas. José Osvaldo Siqueira, et al. (eds), Sociedade Brasileira do Solo, Ufla, 818 p., 1999. (pag 243-266)
- RUFTY Jr., T.W.; ISRAEL, D.W.; VOLK, R.J.; QIU, J. & TONGMIN, S.A. Phosphate regulation of nitrate assimilation in soybean. *Journal of Experimental Botany*, 44:879-891, 1993.
- SCHENK, M.K. & BARBER, S.A. Root characteristics of corn genotypes as related to P uptake. *Agron. J.*, 71:921-926, 1979.
- WEILAND, R. T. Evaluation of maize inbreds for vegetative nitrate uptake and assimilation. *Aust. J. Plant Physiol.*, 16: 161-168, 1989.