

**Estudos Bioquímicos e Morfológicos
em Genótipos de Milho Contrastantes
para Eficiência no Uso de Fósforo**

p⁺ p⁻



*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Milho e Sorgo
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

**BOLETIM DE PESQUISA
E DESENVOLVIMENTO
228**

**Estudos Bioquímicos e Morfológicos
em Genótipos de Milho Contrastantes
para Eficiência no Uso de Fósforo**

Maria José Vilaça de Vasconcelos
José Edson Fontes Figueiredo
Maurílio Fernandes de Oliveira

*Embrapa Milho e Sorgo
Sete Lagoas, MG
2021*

Esta publicação está disponível no endereço:
<https://www.embrapa.br/milho-e-sorgo/publicacoes>

Embrapa Milho e Sorgo
Rod. MG 424 Km 45
Caixa Postal 151
CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG
Fone: (31) 3027-1100
Fax: (31) 3027-1188
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

Comitê Local de Publicações
da Unidade Responsável

Presidente
Maria Marta Pastina

Secretário-Executivo
Elena Charlotte Landau

Membros
Cláudia Teixeira Guimarães, Mônica Matoso Campanha, Roberto dos Santos Trindade e Maria Cristina Dias Paes.

Revisão de texto
Antonio Claudio da Silva Barros

Normalização bibliográfica
Rosângela Lacerda de Castro (CRB 6/2749)

Tratamento das ilustrações
Mônica Aparecida de Castro

Projeto gráfico da coleção
Carlos Eduardo Felice Barbeiro

Editoração eletrônica
Mônica Aparecida de Castro

Foto da capa
Maria José Vilaça de Vasconcelos

1ª edição
Publicação digital (2021)

Todos os direitos reservados.

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Nome da unidade catalogadora

Vasconcelos, Maria José Vilaça de.

Estudos bioquímicos e morfológicos em genótipos de milho contrastantes para eficiência no uso de fósforo / Maria José Vilaça de Vasconcelos, José Edson Fontes Figueiredo, Maurílio Fernandes de Oliveira. -- Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2021.

28 p. : il. -- (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1679-0154; 228).

1. *Zea mays*. 2. Fósforo. 3. Uso. 4. Eficiência. 5. Raiz. 6. Parte aérea. I. Figueiredo, José Edson Fontes. II. Oliveira, Maurílio Fernandes de. III. Título. IV. Série.

CDD (21. ed.) 633.15

Rosângela Lacerda de Castro (CRB 6/2749)

© Embrapa, 2021

Sumário

Resumo	05
Abstract	06
Introdução.....	07
Material e Métodos	10
Resultados e Discussão	12
Conclusões.....	17
Referências	18

Estudos Bioquímicos e Morfológicos em Genótipos de Milho Contrastantes para Eficiência no Uso de Fósforo

Maria José Vilaça de Vasconcelos¹

José Edson Fontes Figueiredo²

Maurílio Fernandes de Oliveira³

Resumo – O fósforo é um macronutriente essencial para o crescimento e desenvolvimento das plantas. A capacidade das plantas de adquirir fosfato (P) da rizosfera é um fator crítico nos solos ácidos do Cerrado brasileiro. A deficiência de P desencadeia respostas morfológicas, fisiológicas e bioquímicas que têm sido relacionadas com a capacidade de absorção de fósforo pelas raízes das plantas. A alongação das raízes, redução de peso, produção e acúmulo de antocianina e secreção de enzimas fosfatases são algumas das alterações que têm sido observadas em plantas com deficiência de fósforo. Nesse estudo, foram usadas duas linhagens de milho contrastantes para a eficiência no uso de fósforo: L-161-1 (P-eficiente) e L-5046 (P-ineficiente). Foram analisados Peso seco e Razão raiz/parte aérea, conteúdo de fósforo na planta (raiz e parte aérea) e antocianina e quantificação da atividade da enzima fosfatase ácida nas raízes e parte aéreas das plantas. Em todos os experimentos as plantas de milho foram crescidas em solução nutritiva ½ força modificada, em duas concentrações de fósforo (0 μ M e 250 μ M). Embora diferenças significativas tenham sido observadas entre os genótipos P-eficiente e P-ineficiente, ambos apresentaram comportamento semelhante para os parâmetros examinados. Portanto, esses critérios não podem ser usados em programas de melhoramento para discriminar germoplasmas de milho P-eficiente e P-ineficiente em relação ao fósforo.

Termos para indexação: razão raiz/parte aérea; antocianina; fosfatase ácida

1 Maria José Vilaça de Vasconcelos, Farmacêutica, Doutora em Nutrição de Plantas, pesquisadora da Embrapa Milho e Sorgo,

2 José Edson Fontes Figueiredo, Biólogo, Doutor em Bioquímica e Imunologia com ênfase em Biologia Molecular, pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo;

3 Maurílio Fernandes de Oliveira, Engenheiro Agrônomo, Doutor em Produção Vegetal, pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo.

Biochemical and Morphological Studies in Contrasting Maize Genotypes for Efficiency in Phosphorus Use

Abstract – Phosphorus (P) is an essential macronutrient for plant growth and development. The ability of plants to acquire phosphate (P) from the rhizosphere is critical in the acid soils of the Brazilian savanna (Cerrado). P deficiency triggers a series of morphological, physiological, and biochemical responses that increase the phosphorus absorption capacity by plant roots. Root elongation, weight reduction, anthocyanin accumulation, and phosphatase activation are typical plant responses to phosphorus deficiency. In this study, two maize lines contrasting for P-use efficiency were used: L-161-1 (P-efficient) and L-5046 (P-inefficient). The parameters analyzed were dry weight and root/shoot ratio, phosphorus content in the plant (root and shoot), anthocyanin content, and quantification of acid phosphatase enzyme activity in plant roots and aerial parts. In all experiments, the maize plants were grown in a modified nutrient solution $\frac{1}{2}$ strength in two phosphorus concentrations (0 μ M and 250 μ M). Although some significant differences were observed between P-efficient and P-inefficient, both genotypes showed similar behavior for the parameters analyzed. Thus, these criteria cannot be used in breeding programs to discriminate P-efficient and P-inefficient maize germplasm regarding phosphorus.

Index terms: root/shoot ratio; anthocyanin; acid phosphatase

Introdução

A acidez dos solos é uma das maiores limitações para a sustentabilidade da agricultura em todo o globo, pois indisponibiliza quantidades adequadas de nutrientes para o desenvolvimento das plantas (Balemi; Negisho, 2012). Portanto, esse tem sido o grande desafio para a produção de alimentos em várias partes do planeta. A disponibilidade de fosfato é outro fator importante que limita o crescimento das plantas em muitos ecossistemas naturais (Barber, 1980; Mendes, 2012; Guignard et al., 2017). No Cerrado brasileiro, os solos ácidos apresentam alta toxicidade do alumínio e deficiência de fósforo (Rampim et al., 2013; Rao et al., 2016). Os níveis tóxicos de alumínio em solos ácidos restringem o crescimento das raízes e o desenvolvimento das plantas, limitando a absorção e o uso de P e outros nutrientes pelas plantas (Echart; Cavalli-Molina, 2001; Rao et al., 2016). Os solos ácidos também são caracterizados por altos níveis de fixação de fosfato (P). Em todo o globo, a disponibilidade de fósforo é muito baixa, mesmo nas regiões com elevado input de P, o que dificulta a sustentabilidade da produção agrícola (Batjes, 1997; Balemi; Negisho, 2012; Alewell et al., 2020). A deficiência de P, em razão da fixação de ortofosfato (P) em formas minerais ou orgânicas, é relativamente estável no solo, e, portanto, essas formas estão indisponíveis para as plantas (Batista et al., 2018). Além disso, as plantas diferem em sua capacidade de utilizar muitas formas químicas de fosfato presentes no solo (Santos et al., 2008; Pes; Arenhardt, 2015). Para enfrentar esse desafio, as plantas desenvolveram várias adaptações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas em resposta à deficiência de P (Balemi; Negisho, 2012; Bindraban et al., 2020).

Entre as maiores alterações observadas estão o acúmulo de antocianinas, exsudação de ácidos orgânicos de baixo peso molecular, glicólise citosólica, transporte de elétrons mitocondrial e bombeamento de tonoplasto H⁺, ativação da fosfatase ácida, secreção de enzimas para solubilizar P inorgânico e compostos P orgânicos e redução do tamanho de plantas (Neumann et al., 1999; Wissuwa, 2003; Hammond et al., 2004; Há; Tran, 2014; Tang et al., 2020; Meng et al., 2021).

O aumento da razão raiz/parte aérea é uma característica adaptativa de plantas crescidas em solos com baixa disponibilidade de fósforo (Hernandez

et al., 2007). Essa razão varia amplamente entre as espécies de plantas, durante a ontogênese, e é intensamente modificada por fatores externos (Rao et al., 2016). A inibição do crescimento do caule, mas a continuação ou mesmo o aumento do crescimento da raiz sob deficiência de nutrientes, reflete claramente uma alteração na alocação do fotoassimilados pela planta (Marschner, 1995; Cruz et al., 2015; Zakaria et al., 2020). A adaptação da planta ao estresse de P pode preservar o conteúdo de P das folhas, reduzindo o crescimento do caule e aumentando o crescimento da raiz, facilitando a absorção de P_i (Fahad et al., 2017). Paul e Stitt (1993) correlacionaram um aumento acentuado na razão raiz/parte aérea de plantas de tabaco sob deficiência de P com a manutenção preferencial da atividade da enzima invertase da raiz, em relação às folhas, e sugeriram que a alta atividade da invertase gerou a translocação de carboidratos para as raízes, convertendo a sacarose em hexoses livres. Além disso, foi observado o acúmulo de hexose fosfato nas raízes durante o estresse de P. Este aumento da força do coletor foi proposto como um fator importante para o aumento do crescimento da raiz (Paul; Stitt, 1993; García-Caparrós et al., 2021).

Plantas de milho cultivadas em condições de ausência de fósforo apresentam acúmulo de antocianina nas raízes e passam a secretar várias enzimas, incluindo ribonucleases (RNases), nucleases, fosfodiesterases e fosfatases ácidas (APases) (Abel et al., 2000; Smith et al., 2015; Stigter; Plaxton, 2015). O acúmulo de antocianinas se destaca entre as maiores alterações durante condições de P^- (Jiang et al., 2007; Vasconcelos et al., 2018). Outra alteração frequentemente observada consiste da exsudação de ácidos orgânicos de baixo peso molecular e secreção de enzimas para solubilizar P inorgânico externo e compostos P orgânicos, glicólise citosólica, transporte de elétrons mitocondrial e bombeamento de tonoplasto H^+ (Dong et al., 2004; Hammond et al., 2004; Yu et al., 2016). O acúmulo de antocianinas, exsudação de ácidos orgânicos de baixo peso molecular e secreção de enzimas para solubilizar P inorgânico externo e compostos P orgânicos, glicólise citosólica, transporte de elétrons mitocondrial e bombeamento de tonoplasto H^+ são algumas das maiores alterações observadas nas plantas em condições de estresse de P (Hammond et al., 2004; Vasconcelos et al., 2018).

As plantas suprem suas necessidades de fósforo por meio da absorção de ânions de fosfato presentes no solo. Um dos principais componentes da adaptação das plantas à deficiência de fósforo é a mineralização de formas

orgânicas de fósforo do solo por processos mediados por enzimas fosfatases e por associação simbiótica com microrganismos (Bielecki; Ferguson, 1985; Abreu et al., 2017). Em resposta à deficiência de fósforo, as plantas produzem e secretam fosfatases como um mecanismo adaptativo para liberar fósforo de compostos orgânicos (Duff et al., 1989; Vasconcelos, 2020). Na natureza, o fósforo orgânico existe em formas que estão diretamente indisponíveis para as plantas. A atividade de oxidação de substratos orgânicos pela atividade microbiana do solo é uma importante fonte de fosfato inorgânico para elas. Bactérias endofíticas solubilizadoras de fosfato por meio da produção de ácidos orgânicos e fosfatases também representam uma estratégia alternativa para melhorar a aquisição de fósforo pelas plantas (Abreu et al., 2017). A fosfatase é uma enzima que libera fósforo de compostos orgânicos, disponibilizando recursos de P orgânico para utilização pela planta. A indução de fosfatases ácidas é um dos mecanismos críticos de resposta à indisponibilidade de P em plantas superiores (Duff et al., 1994; Bosse; Kock, 1998; Ciereszko et al., 2017). É observado com frequência que as plantas cultivadas em condições de deficiência de P secretam fosfatases ácidas na rizosfera para hidrolisar compostos orgânicos contendo P. Algumas espécies de plantas mostram aumento da atividade da fosfatase quando cultivadas em solos deficientes em P (Li et al., 1997; Sandaña; Pinochet, 2016; Hummel et al., 2021), enquanto outras espécies, como repolho, beterraba e alface mostram menor atividade (Li et al., 1997; Tadano et al., 1993; Wasaki et al., 2009; Gao et al., 2016). É provável que as fosfatases intracelulares estejam envolvidas na recaptura de P de compostos orgânicos de fósforo na matriz intracelular. Mudanças nas isoformas específicas de fosfatases sob deficiência de P são comumente observadas (Trull et al., 1997; Ciereszko et al., 2017; Mehra et al., 2017). As fosfatases do solo desempenham um papel importante nos processos de mineralização (desfosforilação) de substratos de P orgânico. Essas mudanças representem estratégias adaptativas para aumentar a liberação de fósforo que está fixo no solo, aumentando a taxa de absorção de P e a utilização adequada de P pelas plantas (Raghothama, 1999; Nannipieri et al., 2011; Margalef et al., 2017; Touhami et al., 2020). Pesquisas demonstraram diferenças genéticas na eficiência de aquisição de P em várias plantas cultivadas em solos marginais com baixa fertilidade (Parentoni, 1999; Yan et al., 1995a, 1995b). As plantas possuem a capacidade de alterar a disponibilidade e/ou absorção de P na rizosfera (Pavinato; Rosolem, 2008). Essas

adaptações incluem mudanças que geralmente são resultado da expressão coordenada de genes (Varadarajan et al., 2002; Hammond et al., 2004; Kuo; Chiou, 2011; Cardoso et al., 2019).

Material e Métodos

Crescimento das plantas

Sementes de dois genótipos de milho, L-161-1 (P-eficiente) e L-5046 (P-ineficiente), foram germinadas em papel de germinação, e após sete dias as plântulas foram transferidas para solução nutritiva de Hoagland ½ força modificada (Liu et al., 1998a, 1998b). Após uma semana, as plantas foram transferidas para solução nutritiva Hoagland ½ força modificada contendo duas diferentes concentrações de fósforo: P- (0 μM) e P+ (250 μM). Durante o curso dos tratamentos, as soluções nutritivas foram renovadas em dias alternados. Após 15 dias de tratamento, as plantas de milho crescidas em solução hidropônica na presença (250 μM de P) ou ausência (0 μM de P) foram colhidas. As raízes e a parte aérea foram coletadas separadamente, uma parte foi colocada em estufa a 50 °C até atingir peso constante e outra foi congelada em nitrogênio líquido para análises de antocianina e atividade de fosfatase ácida.

Razão raiz/parte aérea

A razão raiz/parte aérea foi determinada pela pesagem da matéria seca (peso em gramas) das raízes e parte aérea. A pesagem da parte aérea e da raiz foi feita em balança analítica após secagem em estufa de circulação de ar forçado a 65 °C durante 72 horas.

Quantificação do conteúdo de fósforo nas amostras

As amostras foram coletadas separadamente e colocadas em estufa para secagem a 50 °C até atingirem peso constante. Em seguida, as amostras foram moídas e digeridas com ácido nítrico concentrado a 95 °C durante a noite. O conteúdo de nutrientes foi determinado por plasma acoplado indutivamente empregando espectroscopia de massa ICP-MS (Lahner et al., 2003).

Quantificação da antocianina

A quantificação da antocianina total foi feita conforme descrito por Abdel-Aal e Hucl (1999). Amostras frescas de raízes dos dois tratamentos foram coletadas, congeladas e maceradas separadamente em nitrogênio líquido. Aproximadamente um grama de cada amostra foi misturado com 10 mL de etanol acidificado. Etanol acidificado foi preparado misturando 85 mL de etanol 100% e 15 mL de HCl 1,0 N. Em seguida, o pH do etanol acidificado foi ajustado para pH 1,0 com HCl 4N. As amostras em etanol acidificado foram misturadas e depois centrifugadas a 10.000 rpm durante 5 minutos em temperatura ambiente. O sobrenadante foi transferido para um balão volumétrico de 50 mL, e o volume foi completado com etanol acidificado. A absorbância dos pigmentos de antocianina contidos nas amostras foi medida a 535 nm contra um branco de reagente. O 3-glicosídeo de cianidina foi usado como padrão para quantificar os pigmentos de antocianina total. Uma série de concentrações entre 0 e 27 µg de cianidina 3-glicosídeo foi preparada em 3 mL de etanol acidificado. O teor total de antocianina foi expresso com base no peso fresco.

Atividade de fosfatase ácida – APA

O método colorimétrico foi usado para a quantificação da atividade da fosfatase, conforme descrito por Richardson et al. (2001). Quinhentos miligramas de pó das amostras de plantas foram misturados com tampão de extração de proteína (acetato de sódio ((C₂H₃NaO₂)) 50 mM pH 4,8). As amostras foram submetidas a vortex e centrifugadas a 12.000 rpm por 5 minutos a 4 °C para obtenção do extrato proteico. O sobrenadante foi transferido para um tubo novo e, em seguida, 10 µL da solução de proteína foram misturados com 190 µL de tampão de acetato de sódio (50 mM, pH 4,8) contendo 0,4 mg de (pNPP). As amostras foram incubadas a 37 °C por 30 minutos, e a reação foi encerrada pela adição de 600 µL de NaOH 0,1 N. A produção de pNP foi determinada espectrofotometricamente a 405 nm. Uma série de soluções padrão de pNP (0,1, 0,2, 0,4, 0,8 e 1,0 µg / ml de pNP) foi preparada para obter uma curva padrão. Uma unidade de atividade da fosfatase ácida é definida como um µmol nitrofenol liberado por minuto (Hubel; Beck, 1996). Para normalizar os resultados, a quantidade de proteína nas amostras foi de-

terminada pelo ensaio Bradford (Bio-Rad) usando BSA (Sigma) como padrão (Bradford, 1976).

Resultados e Discussão

O efeito do tratamento das plantas de milho ao estresse de fósforo por 15 dias considerando a razão raiz/peso seco de plantas para os dois genótipos, L161-1 (P-eficiente) e L5046 (P-ineficiente), é mostrado na Figura 1. Houve uma redução significativa do peso da matéria seca no genótipo P-ineficiente (em torno de 30%,) em resposta ao tratamento com ausência de fósforo, enquanto no genótipo P-eficiente a redução representou apenas 5% (Figura 1). Os dois genótipos (P-eficiente e P-ineficiente) apresentaram aumento na razão raiz/parte aérea durante o tratamento com deficiência de fósforo. Contudo, essa relação foi maior no genótipo L-161-1 (105%), contra 44% no genótipo L5046. Durante o estresse, o conteúdo total de fósforo (%) nas raízes e na parte aérea reduziu consideravelmente nos dois genótipos (aproximadamente 300% na raiz e na parte aérea do genótipo P-eficiente, e 150% e 220% nas raízes e na parte aérea no genótipo P-ineficiente, respectivamente) e representou menos de 0,2% do peso seco total dos tecidos tanto na raiz como na parte aérea (Figura 2). Plantas cultivadas em condições de baixa concentração de P alocam mais biomassa nas raízes do que nas partes aéreas, resultando em maior razão raiz/parte aérea (Kim; Li, 2016). Com o aumento da concentração de P, ocorreu um incremento no acúmulo de P em toda a planta, mas predominantemente na parte aérea, enquanto novo aumento na concentração de P gerou o aumento da concentração de P nas raízes e inflorescências. Contudo, conforme observado por Kim e Li (2016), no presente estudo o maior acúmulo de P nos tecidos da planta não acarretou aumento significativo na produção de biomassa (0,2%). Kim e Li (2016) também concluíram que a eficiência no uso de P pelas plantas foi maior em quantidades menores de P. As raízes P-deficientes tiveram maior eficiência na utilização de P e retiveram maior proporção de P do que as raízes não deficientes (Kim; Li, 2016). Em outro estudo, Karikari e Arkorful (2015) também encontraram que doses aumentadas de P não influenciaram a produção e distribuição de matéria seca no feijão-caupi (*Vigna unguiculata* L.). De acordo com Karikari e Arkorful (2015), o aumento da matéria seca no feijão-caupi decorrente do aumento de P deveu-se aos efeitos do fósforo no

crescimento vegetativo, tais como número de folhas, área foliar, número de ramificações e aumento da taxa de fotoassimilados. Contudo, vários autores relataram o aumento no desenvolvimento do caule, da área foliar e matéria seca em leguminosas após a aplicação de P (Rani, 1999; Tomar et al., 2004; Singh et al., 2011). Em soja, a produção de matéria seca e os componentes de rendimento aumentaram com o aumento da aplicação de P, especialmente nas condições de prévia deficiência de P (Kakiuchi; Kamiji, 2015). No grão-de-bico, Habibzadeh (2015) verificou que, embora as aplicações de fósforo tenham aumentado a matéria seca da parte aérea e alterado as características das raízes, os fungos micorrízicos desempenharam um papel importante no aumento do crescimento de plantas em condições muito baixas de fósforo. Li et al. (2009) usaram 271 linhagens introgridas de arroz para caracterizar a resposta de seedlings em condições de baixa disponibilidade de P e para identificar QTLs para raiz, biomassa e tamanho de plantas em condições de suficiência e deficiência de fósforo. Esses autores notaram que os caracteres tamanho de planta, peso total da planta, peso seco da parte aérea e número de raízes apresentaram redução nas condições de ausência de P no meio de cultivo, enquanto o tamanho das raízes e a relação raiz/parte aérea aumentaram nessas mesmas condições. Foram identificados 24 QTLs aditivos e 29 pares de QTLs epistáticos, indicando a existência de diferentes mecanismos para resposta a ambas as condições de fósforo (ausência e suficiência). Em conjunto, esses dados apontam que o aumento da matéria seca e o desenvolvimento das raízes, em condições de baixos níveis de P, estão relacionados com a existência de diferentes fatores, contribuindo para esse caráter nas plantas.

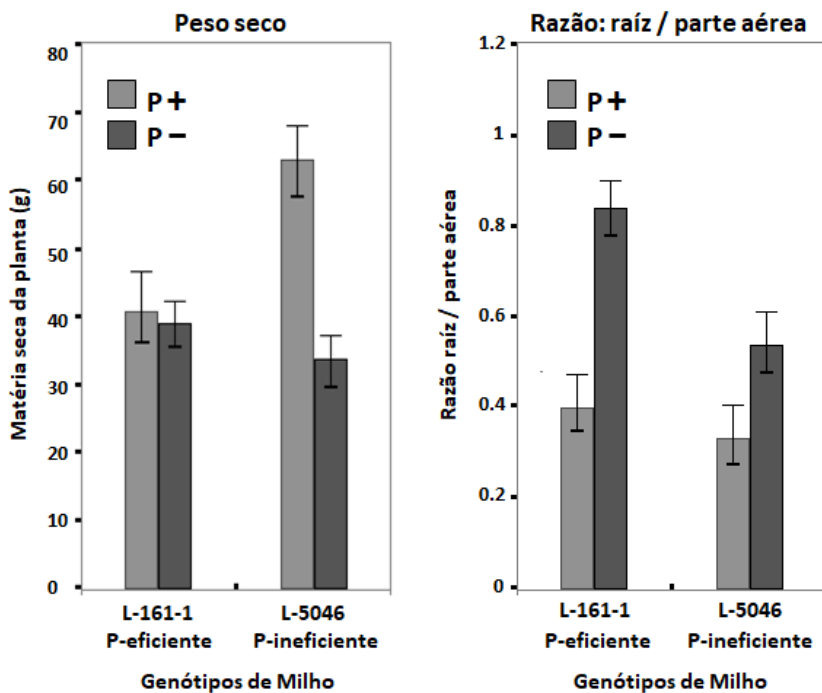


Figura 1. Peso seco e Razão Raiz/Parte aérea das plantas de milho crescidas em solução nutritiva ½ força modificada, em duas concentrações de fósforo ($0\mu\text{M}$ e $250\mu\text{M}$).

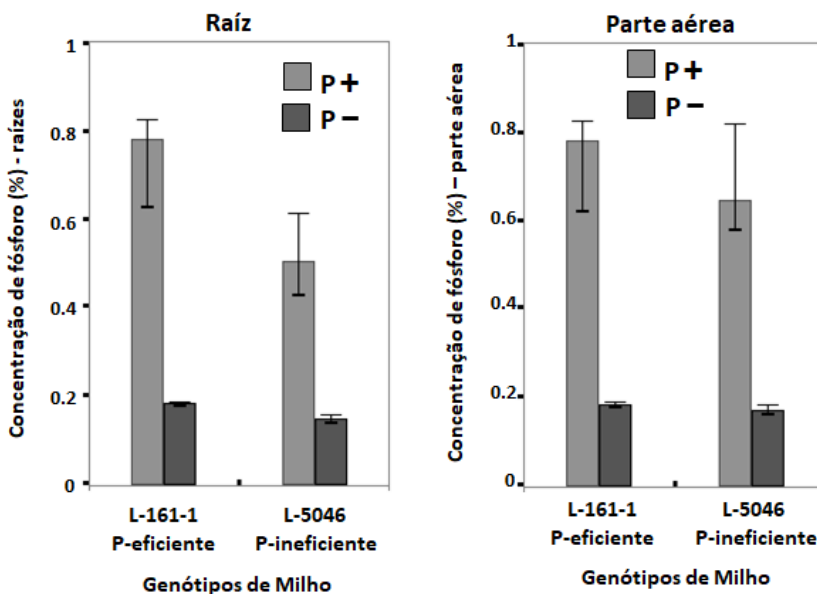


Figura 2. Conteúdo de fósforo na Raiz e Parte aérea das plantas de milho crescidas em solução nutritiva $\frac{1}{2}$ força modificada, em duas concentrações de fósforo ($0\mu\text{M}$ e $250\mu\text{M}$).

A análise do conteúdo de antocianina nos dois genótipos mostrou diferenças significativas no acúmulo desse pigmento, induzido pela deficiência de fósforo nas raízes dos dois genótipos de milho (Figura 3). O genótipo ineficiente apresentou um maior acúmulo de antocianinas (300%) durante as condições P- ($0\mu\text{M}$) (Figura 3). O efeito positivo do fósforo na produção de antocianinas tem sido amplamente estudado em diferentes espécies de plantas, tais como arabis, tomate, lentilha, videira, brócolis chinês, milho e sorgo (Ulrychová; Sosnová, 1970; Stewart et al., 2001; Sarker; Karmoker, 2011; Yin et al., 2012; Chen et al., 2013; Tominaga-Wada et al., 2018; Vasconcelos et al., 2018, 2020).

A atividade da enzima fosfatase é uma característica fisiológica diretamente relacionada com a eficiência das plantas em relação a aquisição e uso de fósforo (Machado; Furlani, 2004). Na Figura 4 são apresentados os resultados da atividade da fosfatase ácida (APA) em raízes e na parte aérea

dos dois genótipos de milho (P-eficiente e P-ineficiente) cultivados em solução nutritiva, sob as condições P + e P-. Embora a deficiência de P tenha resultado em aumento da atividade de APA nas raízes de ambos os genótipos, as raízes do genótipo ineficiente apresentaram maior aumento da atividade enzimática (aproximadamente 100% contra 10% no genótipo P-eficiente). Contudo, na parte aérea, a atividade de APA foi similar em ambos os genótipos cultivados nos dois níveis de P (0 μ M e 250 μ M) (Figura 4). Ciereszko et al. (2017) relataram que a atividade extracelular da enzima fosfatase ácida aumentou significativamente nas plantas de centeio e trigo cultivadas na ausência de P e que a atividade das enzimas secretadas também foi significativamente maior do que a atividade intracelular, registrada para a mesma enzima. Tran et al. (2010) propuseram que a enzima fosfatase ácida aumenta a disponibilidade de P no solo e nas plantas por meio de atividade de mobilização e reciclagem de P (Tran et al., 2010).

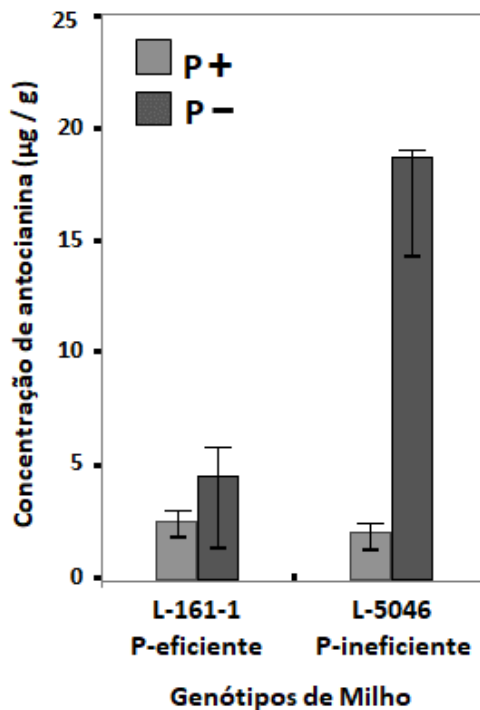


Figura 3. Conteúdo de antocianina na planta de milho crescida em solução nutritiva $\frac{1}{2}$ força modificada, em duas concentrações de fósforo (0 μ M e 250 μ M).

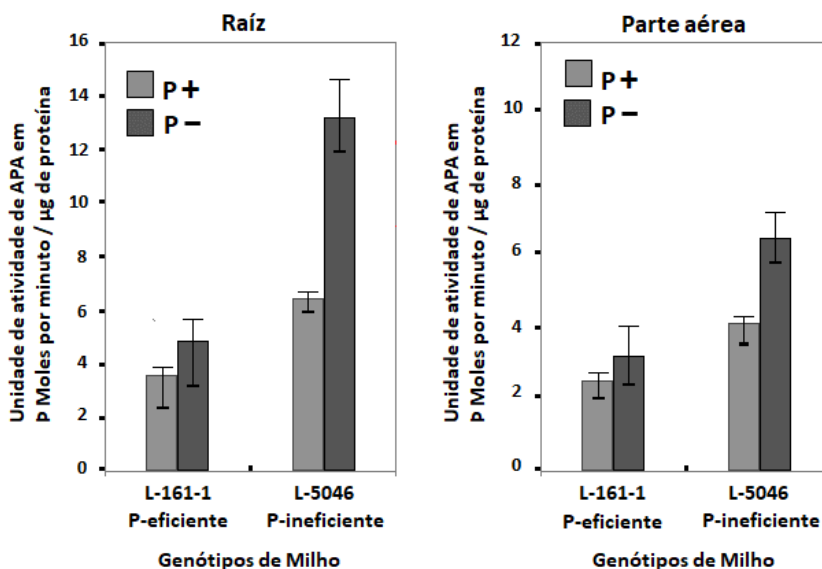


Figura 4. Quantificação da atividade da enzima fosfatase ácida na planta nas raízes e na parte aéreas das plantas de milho crescidas em solução nutritiva ½ força modificada, em duas concentrações de fósforo (0µM e 250µM).

Conclusões

Na presença de P, houve um aumento no peso seco das plantas, e este aumento foi significativo no genótipo P-ineficiente.

Na ausência de P (P⁻), a razão raiz/parte aérea foi significativamente maior em ambos os genótipos.

Nos dois genótipos, a concentração de fósforo nas raízes e na parte aérea foi significativamente maior na presença de fósforo.

Na ausência de P, a produção de antocianina sofreu um aumento em ambos os genótipos e foi altamente significativa no genótipo P-ineficiente.

Na ausência de P, apenas o genótipo P-ineficiente apresentou diferenças significativas para atividade de APA nas raízes. A atividade de APA na parte aérea, apesar de ligeiramente aumentada, não foi significativa.

As análises das características, razão raiz/parte aérea, acúmulo de antocianina e atividade da enzima APA mostraram que apesar de terem sido observadas algumas diferenças significativas entre os genótipos P-eficiente e P-ineficiente para as características analisadas, os genótipos P-eficiente e P-ineficiente apresentaram comportamento similar. Portanto esses critérios, por si só, não podem ser empregados no melhoramento para discriminar germoplasma de milho eficiente e ineficiente quanto ao uso de fósforo.

Referências

ABDEL-AAL, E. S. M.; HUCL, P. A rapid method for quantifying total anthocyanins in blue aleurone and purple pericarp wheats. **Cereal Chemistry**, v. 76, n. 3, p. 350-354, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1094/CCHEM.1999.76.3.350>.

ABEL, S.; NURNBERGER, T.; AHNERT, V.; KRAUSS, G. J.; GLUND, K. Induction of an extracellular cyclic nucleotide phosphodiesterase as an accessory ribonucleolytic activity during phosphate starvation of cultured tomato cells. **Plant Physiology**, v. 122, p. 543-552, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.122.2.543>.

ABREU, C. S.; FIGUEIREDO, J. E. F.; OLIVEIRA, C. A.; SANTOS, V. L.; GOMES, E. A.; RIBEIRO, V. P.; BARROS, B. A.; LANA, U. G. P.; MARRIEL, I. E. Maize endophytic bacteria as mineral phosphate solubilizers. **Genetics and Molecular Research**, v. 16, n. 1, gmr16019294, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.4238/gmr16019294>.

ALEWELL, C.; RINGEVAL, B.; BALLABIO, C.; ROBINSON, D. A.; PANAGOSM P.; BORRELLI, P. Global phosphorus shortage will be aggravated by soil erosion. **Nature Communication**, v. 11, 4546, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18326-7>.

BALEMI, T.; NEGISHO, K. Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: a review. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 12, n. 3, p. 547-556, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162012005000015>.

BARBER, S. A. Soil-plant interactions in the phosphorus nutrition of plants. In: KHASAWNEH, F. E.; SAMPLE, E. C.; KAMPRATH, E. J. (ed.). **The role**

of phosphorus in agriculture. New York: John Wiley & Sons, 1980. DOI: <https://doi.org/10.2134/1980.roleofphosphorus.c22>.

BATISTA, M. A.; INOUE, T. T.; ESPER-NETO, M.; MUNIZ, A. S. Princípios de fertilidade do solo, adubação e nutrição mineral. In: BRANDÃO FILHO, J. U. T.; FREITAS, P. S. L.; BERIAN, L. O. S.; GOTO, R. **Hortaliças-fruto.** Maringá: EDUEM, 2018. p. 113-162. DOI: <https://doi.org/10.7476/9786586383010.0006>.

BATJES, N. H. A world data set of derived properties by FAO-UNESCO soil unit for global modeling. **Soil Use Management**, v. 13, p. 9-16, 1997.

BIELESKI, R. L.; FERGUSON, I. B. Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. In: ENCICLOPEDIA of plant physiology. New York: Spring-Verlag, 1985. v. 15, p. 422-449.

BINDRABAN, P. S.; DIMKPA, C. O.; PANDEY, R. Exploring phosphorus fertilizers and fertilization strategies for improved human and environmental health. **Biology and Fertility of Soils**, v. 56, p. 299-317, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00374-019-01430-2>.

BOSSE, D.; KOCK, M. Influence of Pi starvation on phosphohydrolases during development of tomato seedling. **Plant Cell Environment**, v. 21, p. 325-332, 1998.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analysis and Biochemistry**, v. 72, p. 248-254, 1976.

CARDOSO, T. B.; PINTO, R. T.; PAIVA, L. V. Analysis of gene co-expression networks of phosphate starvation and aluminium toxicity responses in *Populus* spp. **PLoS ONE**, v. 14, n. 10, e0223217, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223217>.

CHEN, R.; SONG, S.; LI, X.; LIU, H.; HUANG, D. Phosphorus deficiency restricts plant growth but induces pigment formation in the flower stalk of Chinese kale. **Horticulture, Environment and Biotechnology**, v. 54, n. 3, p. 243-248, 2013. DOI: <http://doi.org/10.1007/s13580-013-0018-x>.

CIERESZKO, I.; BALWICKA, H.; ŻEBROWSKA, E. Acid phosphatases activity and growth of barley, oat, rye and wheat plants as affected by Pi deficiency

cy. **The Open Plant Science Journal**, v. 10, p. 110-122, 2017. DOI: <http://doi.org/10.2174/1874294701710010110>.

CRUZ, J. L.; SOUZA-FILHO, L. F. S.; PELACANI, C. R. Influência da adubação fosfatada sobre o crescimento do camapu (*Physalis angulata* L.). **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 17, n. 3, p. 360-366, 2015. DOI: https://doi.org/10.1590/1983-084X/13_060.

DONG, D.; PEN, X.; YAN, X. Organic acid exudation induced by phosphorus deficiency and/or aluminium toxicity in two contrasting soybean genotypes. **Plant Physiology**, v. 122, n. 2, p. 190-199, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2004.00373.x>.

DUFF, S. M. G.; MOORHEAD, G. B. G.; LEFEBVRE, D. D.; PLAXTON, W. C. Phosphate starvation inducible “bypasses” of adenylate and phosphate dependent glycolytic enzymes in *Brassica nigra* suspension cells. **Plant Physiology**, v. 90: 1275-1278, 1989.

DUFF, S. M. G.; SARATH, G.; PLAXTON, W. C. The role of acid phosphatase in plant phosphorus metabolism. **Physiology Planta**, v. 90, p. 791-800, 1994.

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. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-84782001000300030>.

FAHAD, S.; BAJWA, A. A.; NAZIR, U.; SHAKEEL, A.; ANJUM, A.; FAROOQ, A.; ZOHAIB, A.; ADIA, S.; NASIM, W.; ADKINS, S.; SAUD, S.; IHSAN, M. Z.; ALHARBY, H.; WU, C.; WANG, D.; HUANG, J. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, 1147, 2017. DOI: <http://doi.org/10.3389/fpls.2017.01147>.

GAO, X.; SHI, D.; LV, A.; WANG, S.; YUAN, S.; ZHOU, P.; ANB, Y. Increase phosphorus availability from the use of alfalfa (*Medicago sativa* L) green manure in rice (*Oryza sativa* L.) agroecosystem. **Science Report**, v. 6, 36981, 2016. DOI: <http://doi.org/10.1038/srep36981>.

GARCÍA-CAPARRÓS, P.; LAO, M. T.; PRECIADO-RANGEL, P.; SANCHES, E. Phosphorus and carbohydrate metabolism in green bean plants subjected to increasing phosphorus concentration in the nutrient solution. **Agronomy**, v. 11, n. 2, 245, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy11020245>.

GUIGNARD, M. S.; LEITCH, A. R.; ACQUISTI, C.; EIZAGUIRRE, C.; ELSEER, J. J.; HESSEN, D. O.; JEYASINGH, P. D.; NEIMAN, M.; RICHARDSON, A. E.; SOLTIS, P. S.; SOLTIS, D. E.; STEVENS, C. J.; TRIMMER, M.; WEIDER, L. J.; WOODWARD, G.; LEITCH, I. J. Impacts of nitrogen and phosphorus: from genomes to natural ecosystems and agriculture. **Frontiers Ecology and Evolution**, v. 5, 70, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00070>.

HA, S.; TRAN, L. S. Understanding plant responses to phosphorus starvation for improvement of plant tolerance to phosphorus deficiency by biotechnological approaches. **Critical Review of Biotechnology**, v. 34, n. 1, p. 16-30, 2014. DOI: <http://doi.org/10.3109/07388551.2013.783549>.

HABIBZADEH, Y. Effects of phosphorus levels on dry matter production and root traits of chickpea plants in presence or absence of Arbuscular mycorrhizal fungi. **Journal of Agricultural Science and Food Technology**, v. 1, n. 1, p. 1-6, 2015. Disponível em: <http://pearlresearchjournals.org/journals/jmsbr/index.html>. Acesso em: 13 jul.2021.

HAMMOND, J. P.; BROADLEY, M. R.; WHITE, P. J. Genetic responses to phosphorus deficiency. **Annals of Botany**, v. 94, n. 3, p. 323-332, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mch156>.

HERNANDEZ, G.; RAMÍREZ, M.; VALDÉS-LÓPEZ, O.; TESFAYE, M.; GRAHAM, M. A.; CZECHOWSKI, T.; SCHLERETH, A.; WANDREY, M.; ERBAN, A.; CHEUNG, F.; WU, H. C.; LARA, M.; TOWN, C. D.; KOPKA, J.; UDVARDI, M. K.; VANCE, C. P. Phosphorus stress in common bean: root transcript and metabolic responses. **Plant Physiology**, v. 144, n. 2, p. 752-767, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.107.096958>.

HUBEL, F.; BECK, E. Maize root phytase: purification, characterization, and localization of enzyme activity and its putative substrate. **Plant Physiology**, v. 112, p. 1429-1436, 1996.

HUMMEL, A. C.; BOITT, G.; SANTNER, J.; LEHTO, N. J.; CONDRON, L.; WENZEL, W. W. Co-occurring increased phosphatase activity and labile P depletion in the rhizosphere of *Lupinus angustifolius* assessed with a novel, combined 2D-imaging approach. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 153, 107963, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107963>.

JIANG, C.; GAO, X.; LIAO, L.; HARBERD, N. P.; FU, X. Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by

the gibberellin-della signaling pathway in Arabidopsis. **Plant Physiology**, v. 145, n. 4, p. 1460-1470, 2007. DOI: <http://doi.org/10.1104/pp.107.103788>.

KAKIUCHI, J.; KAMIJI, Y. Relationship between phosphorus accumulation and dry matter production in soybeans. **Plant Production Science**, v. 18, n. 3, p. 344-355, 2015.

KARIKARI, B.; ARKORFUL, E. Effect of phosphorus fertilizer on dry matter production and distribution in three cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) Varieties in Ghana. **Journal of Plant Sciences**, v. 10, p. 167-178, 2015. DOI: <https://scialert.net/abstract/?doi=jps.2015.167.178>.

KIM, H. J.; LI, X. Effects of phosphorus on shoot and root growth, partitioning, and phosphorus utilization efficiency in Lantana. **HortScience**, v. 51, n. 8, p. 1001-1009, 2016. DOI: <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.51.8.1001>.

KUO, H. F.; CHIOU, T. J. The role of micromas in phosphorus deficiency signaling. **Plant Physiology**, v. 156, n. 3, p. 1016-1024, 2011. DOI: <http://doi.org/10.1104/pp.111.175265>.

LAHNER, B.; GONG, J.; MAHMOUDIAN, M.; SMITH, E. L.; ABID, K. B.; ROGERS, E. E.; GUERINOT, M. L.; HARPER, J. F.; WARD, J. M.; MCINTYRE, L.; SCHROEDER, J. I.; SALT, D. E. Genomic scale profiling of nutrient and trace elements in *Arabidopsis thaliana*. **Nature Biotechnology**, v. 21, p. 1215-1221, 2003.

LI, J.; XIE, Y.; DAÍ, A.; LIU, L.; LI, Z. Root and shoot traits responses to phosphorus deficiency and QTL analysis at seedling stage using introgression lines of rice. **Journal of Genetic Genomics**, v. 36, n. 3, p. 173-183, 2009. DOI: [http://doi.org/10.1016/S1673-8527\(08\)60104-6](http://doi.org/10.1016/S1673-8527(08)60104-6).

LIU, C.; MUCHHAL, U. S.; RAGHOTHAMA, K. G. Differential expression of TPS11, a phosphate starvation-induced gene in tomato. **Plant Molecular Biology**, v. 33, p. 867-874, 1997.

LIU, H.; TRIEU, A.; T.; BLAYLOCK, L. A.; HARRISON, M. J. Cloning and characterization of two phosphate transporters from *Medicago truncatula* roots: Regulation in response to phosphate and to colonization by arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. **Molecular Plant Microbe International**, v. 11, p. 14-22, 1998a.

LIU, C.; MUCHHAL, U. S.; UTHAPPA, M.; KONONOWICZ, A. K.; KASCHANDRA, G. RAGHOTHAMA, K. G. Tomato phosphate transporter genes are differentially regulated in plant tissues by phosphorus. **Plant Physiology**, v. 116, n. 1, p. 91-99, 1998b.

MACHADO, C. T. T.; FURLANI, A. M. C. Root phosphatase activity, plant growth and phosphorus accumulation of maize genotypes. **Soils and Plant Nutrition**, v. 61, n. 2, p. 216-223, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-90162004000200015>.

MARGALEF, O.; SARDANS, J.; FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M.; MOLOWNY-HORAS, R.; JANSSENS, I. A.; CIAIS, P.; GOLL, D.; RICHTER, A.; OBERSTEINER, M.; ASENSIO, D.; PEÑUELAS, J. Global patterns of phosphatase activity in natural soils. **Scientific Reports**, v. 7, 1337, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01418-8>.

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

MEHRA, P.; PANDEY, B. K.; GIRI, J. Improvement in phosphate acquisition and utilization by a secretory purple acid phosphatase (OsPAP21b) in rice. **Plant Biotechnology Journal**, v. 15, n. 8, p. 1054-1067, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/pbi.12699>.

MENDES, F. F. **Controle genético da eficiência no uso de fósforo em milho tropical**. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2012. 134 p.

MENG, X.; CHEN, W. W.; WANG, Y. Y.; HUANG, Z. R.; YE, X.; CHEN, L. S.; YANG, L. T. Effects of phosphorus deficiency on the absorption of mineral nutrients, photosynthetic system performance and antioxidant metabolism in *Citrus grandis*. **PLoS ONE**, v. 16, n. 2, e0246944, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246944>.

NANNIPIERI, P.; GIAGNONI, L.; LANDI, L.; RENELLA, G. Role of phosphatase enzymes in soil. In: BÜNEMANN, E. K.; OBERSON, A.; FROSSARD, E. (ed.). **Phosphorus in action**. Berlin: Springer-Verlag, 2011. p. 215-243. (Soil Biology, 26). DOI: http://doi.org/10.1007/978-3-642-15271-9_9.

NEUMANN, G.; MASSONNEAU, A.; MARTINOIA, E.; RÖMHELD, V. Physiological adaptations to phosphorus deficiency during proteoid root development in white lupin. **Planta**, v. 208, p. 373-382, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004250050572>.

PARENTONI, S. N.; ALVES, V. M. C.; VASCONCELLOS, C. A.; GAMA, E. E. G. e; SANTOS, M. X. dos; PACHECO, C. A. P.; MEIRELLES, W. F.; SCHAFFERT, R. E.; BAHIA FILHO, A. F. C. Maize genetic resources with contrasting phosphorus efficiency. In: WORKSHOP ON IMPROVING PHOSPHORUS ACQUISITION EFFICIENCY IN MARGINAL SOILS, 1999, Sete Lagoas. **Proceedings...** Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2001. p. 127-149.

PAUL, M. J.; STITT, M. Effects of nitrogen and phosphorus deficiencies on levels of carbohydrates, respiratory enzymes and metabolites in seedlings of tobacco and their response to exogenous sucrose. **Plant, Cell and Environment**, v. 16, p. 1047-1057, 1993.

PAVINATO, P. S.; ROSOLEM, C. A. Effects of organic compounds produced by plants on soil nutrient availability. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 32, n. 3, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-06832008000300001>.

PES, L. Z.; ARENHARDT, M. H. **Fisiologia vegetal**. Santa Maria: Universidade Federal de Santa Maria, 2015. 81 p.

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

RAMPIM, L.; LANA M. C.; FRANDOLOSO, J. F. Available phosphorus and sulphur, exchangeable aluminum and remaining phosphorus in rhodic eutrudox submitted to gypsum cultivated with wheat and soybean. .v. 34, n. 4, p. 1623-1638, 2013. DOI: <http://doi.org/10.5433/1679-0359.2013v34n4p1623>.

RANI, B. P. Response of soybean to nitrogen and phosphorus application in the black soils of Krishna-Godavari zone of Andhra Pradesh. **Annual Agricultural Research**, v. 20, p. 367-368, 1999.

RAO, I. M.; MILES, J. W.; BEEBE, S. E.; HORST, W. J. Root adaptations to soils with low fertility and aluminium toxicity. **Annual Botanic**, v. 118, n. 4, p. 593-605, 2016. DOI: <http://doi.org/10.1093/aob/mcw073>.

RICHARDSON, A. E.; HADOBAS, P. A.; HAYES, J. E.; O'HARA, C. P.; SIMPSON, R. J. Utilization of phosphorus by pasture plants supplied with myo-inositol hexaphosphate is enhanced by the presence of soil micro-organisms. **Plant and Soil**, v. 229, n. 1, p. 47-56, 2001.

SANDAÑA, P.; PINOCHET, D. Phosphorus acquisition of wheat, pea and narrow-leafed lupin under different P supplies. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 16, n. 2, p. 537-549, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162016005000044>.

SANTOS, D. R.; GATIBONI, L. C.; KAMINSKI, J. Fatores que afetam a disponibilidade do fósforo e o manejo da adubação fosfatada em solos sob sistema plantio direto. **Ciência Rural**, v. 38, n. 2, p. 576-586, 2008. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-84782008000200049>.

SARKER, B. C.; KARMOKER, J. L. Effects of phosphorus deficiency on accumulation of biochemical compounds in lentil (*Lens culinaris*, Medik.). **Bangladesh Journal of Botany**, v. 40, n. 1, p. 23-27, 2011. DOI: <http://doi.org/10.3329/BJB.V40I1.7992>.

SINGH, A.; BAOULE, A. L.; AHMED, H. G.; DIKKO, A. U.; ALIYU, U.; SOKOTO, M. B.; ALHASSAN, J.; MUSA, M.; HALIRU, B. Influence of phosphorus on the performance of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) varieties in the Sudan savanna of Nigeria. **Agricultural Science**, v. 2, p. 313-317, 2011.

STEWART, A. J.; CHAPMAN, W.; JENKINS, G. I.; GRAHAM, I.; MARTIN, T.; CROZIER, A. The effect of nitrogen and phosphorus deficiency on flavonol accumulation in plant tissues. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 1189-1197, 2001.

STIGTER, K. A.; PLAXTON, W. C. Molecular mechanisms of phosphorus metabolism and transport during leaf senescence. **Plants**, v. 4, n. 4, p. 773-798, 2015. DOI: <http://doi.org/10.3390/plants4040773>.

SMITH, A. P.; FONTENOT, E. B.; ZAHRAEIFARD, S.; DITUSA, S. F. Molecular components that drive phosphorus-remobilisation during leaf senescence. In: PLAXTON, W. C.; LAMBERS, H. (ed.). **Annual plant reviews**. New York: John Wiley & Sons, 2015. v. 48, p. 159-186. DOI: <http://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0521>.

TADANO, T.; OZAWA, K.; SAKAI, H.; OSAKI, M.; MATSUI, H. Secretion of acid phosphatase by the roots of crop plants under phosphorus-deficient conditions and some properties of the enzyme secreted by lupin roots. **Plant Soil**, n. 155/156, p. 95-98, 1993.

TANG, H.; CHEN, X.; GAO, Y.; HONG, L.; CHEN, Y. Alteration in root morphological and physiological traits of two maize cultivars in response to phosphorus deficiency. **Rhizosphere**, v. 14. 100201, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100201>.

TOMAR, S. S.; SINGH, R.; SINGH, P. S. Response of phosphorus, sulphur and Rhizobium inoculation on growth, yield and quality of soybean. **Progress Agriculture**, v. 4, p. 72-73, 2004.

TOMINAGA-WADA, R.; MASAKANE, A.; WADA, T. Effect of phosphate deficiency-induced anthocyanin accumulation on the expression of *Solanum lycopersicum* GLABRA3 (SIGL3) in tomato. **Plant Signaling & Behavior**, v. 13, n. 6, e1477907, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1477907>.

TOUHAMI, D.; MCDOWELL, R. W.; CONDRON, L. M. role of organic anions and phosphatase enzymes in Phosphorus acquisition in the rhizospheres of legumes and grasses grown in a low phosphorus pasture soil. **Plants**, v. 9, 1185, 2020. DOI: <http://doi.org/10.3390/plants9091185>.

TRAN, H. T.; HURLEY, B. A.; PLAXTON, W. C. Feeding hungry plants: the role of purple acid phosphatases in phosphate nutrition. **Plant Science**, v. 179, p. 14-27, 2010. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.04.005>.

TRULL, M. C.; GUILTINAN, M. J.; LYNCH, J. P.; DEIKMAN, J. The response to wild-type and ABA mutant *Arabidopsis thaliana* plants to phosphorus starvation. **Plant Cell Environment**, v. 20, p. 85-92, 1997.

ULRYCHOVÁ, M.; SOSNOVÁ, V. Effect of phosphorus deficiency on anthocyanin content in tomato plants. **Biology Plant**, v. 12, p. 231-235, 1970. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02920805>.

VASCONCELOS, M. J. V.; FIGUEIREDO, J. E. F.; RAGHOTHAMA, K. G. Morphological, biochemical, and molecular characterization of sorghum (*Sorghum bicolor*) genotypes contrasting for phosphate-use efficiency. **Genetic Molecular Research**, v. 19, n. 3, gmr18469, 2020. DOI: <http://dx.doi.org/10.4238/gmr18469>.

VASCONCELOS, M. J. V.; FIGUEIREDO, J. E. F.; RAGHOTHAMA, K. G. Expression analysis of anthocyanin gene induced under phosphorus starvation in maize genotypes with contrasting phosphorus use efficiency. **Genetic Molecular Research**, v. 17, n. 4, gmr18036, 2018. DOI: <http://doi.org/10.4238/gmr18036>.

VARADARAJAN, D. K.; KARTHIKEYAN, A. S.; MATILDA, P. D.; RAGHOTHAMA, K. G. Phosphite, an analog of phosphate, suppresses the coordinated expression of genes under phosphate starvation. **Plant Physiology**, v. 129, n. 3, p. 1232-1240, 2002. DOI: <http://doi.org/10.1104/pp.010835>.

WASAKI, J.; MARUYAMA, H.; TANAKA, M.; YAMAMURA, T.; DATEKI, H.; SHINANO, T.; ITO, S.; OSAKI, M. Overexpression of the LASAP2 gene for secretory acid phosphatase of white lupin improves P uptake and growth of tobacco plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, v. 55, n. 1, p. 107-113, 2009. DOI: <http://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2008.00329.x>.

WISSUWA, M. How do plants achieve tolerance to phosphorus deficiency? Small causes with big effects. **Plant Physiology**, v. 133, n. 4, p. 1947-1958, 2003. DOI: <http://doi.org/10.1104/pp.103.029306>.

YAN, X.; LYNCH, J. P.; BEEBE, S. E. Phosphorus efficiency in common bean genotypes in contrasting soil types: I. Vegetative response. **Crop Science**, v. 35, p. 1086-1093, 1995a.

YAN, X.; LYNCH, J. P.; BEEBE, S. E. Phosphorus efficiency in common bean genotypes in contrasting soil types: I. Yield response. **Crop Science**, v. 35, p. 1094-1099, 1995b.

YIN, Y.; BORGES, G.; SAKUTAA, M.; CROZIER, A.; ASHIHARA, H. Effect of phosphate deficiency on the content and biosynthesis of anthocyanins and the expression of related genes in suspension-cultured grape (*Vitis* sp.) cells. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 55, p 77-84, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.03.009>.

YU, W.; KAN, Q.; ZHANG, J.; ZENG, B.; CHEN, Q. Role of the plasma membrane H(+)-ATPase in the regulation of organic acid exudation under aluminum toxicity and phosphorus deficiency. **Plant Signal Behaviour**, v. 11, n. 1, e1106660, 2016. DOI: <http://doi.org/10.1080/15592324.2015.1106660>.

ZAKARIA, N. I.; ISMAIL, M. R.; AWANG, Y.; WAHAB, P. E. M.; BERAHIM, Z. Effect of root restriction on the growth, photosynthesis rate, and source and sink relationship of chilli (*Capsicum annuum* L.) grown in soilless culture. **BioMed Research International**, v. 2020, ID2706937, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1155/2020/2706937>.

Embrapa

Milho e Sorgo



MINISTÉRIO DA
AGRICULTURA, PECUÁRIA
E ABASTECIMENTO



PÁTRIA AMADA
BRASIL
GOVERNO FEDERAL

