

Importância da Morfologia Radicular na Eficiência da Aquisição de Fósforo



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

Documentos 105

Importância da Morfologia Radicular na Eficiência da Aquisição de Fósforo

Sylvia Morais de Sousa
Eliane Aparecida Gomes
Francisco Adriano de Souza
Maria José Vilaça de Vasconcelos

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

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

Home page: www.cnpms.embrapa.br

E-mail: sac@cnpms.embrapa.br

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Antônio Carlos de Oliveira

Secretário-Executivo: Elena Charlotte Landau

Membros: Flávio Dessaune Tardin, Eliane Aparecida Gomes, Paulo Afonso Viana, João Herbert Moreira Viana, Guilherme Ferreira Viana e Rosângela Lacerda de Castro

Supervisão editorial: Adriana Noce

Revisão de texto: Antonio Claudio da Silva Barros

Normalização bibliográfica: Rosângela Lacerda de Castro

Tratamento de ilustrações: Tânia Mara Assunção Barbosa

Editoração eletrônica: Tânia Mara Assunção Barbosa

Foto(s) da capa: Sylvia Morais de Sousa

1ª edição

1ª impressão (2010): on line

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)
Embrapa Milho e Sorgo**

Importância da morfologia radicular na eficiência da aquisição de fósforo / Sylvia Morais de Sousa ... [et al.]. -- Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2010.

33 p. : il. -- (Documentos / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1518-4277; 105).

1. Nutrição vegetal. 2. Fósforo. 3. Raiz. 4. Fertilidade do solo. I. Sousa, Sylvia Morais de. II. Série.

CDD 631.8 (21. ed.)

© Embrapa 2010

Autores

Sylvia Morais de Sousa

Bióloga, Ph.D., Pesquisadora em Biologia Molecular da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, smsousa@cnpms.embrapa.br

Eliane Aparecida Gomes

Bióloga, Ph.D., Pesquisadora em Microbiologia da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, eliane@cnpms.embrapa.br

Francisco Adriano de Souza

Engenheiro Agrônomo, Ph.D., Pesquisador em Microbiologia da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, francisco.adriano@cnpms.embrapa.br

Maria José Vilaça de Vasconcelos

Farmacêutica Bioquímica, Ph.D., Pesquisadora em Biologia Molecular da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, mjose@cnpms.embrapa.br

Sumário

Introdução	7
Importância do Fósforo para as Plantas	8
Aumento da Superfície Radicular	10
Aumento na Razão Raiz: Parte Aérea	13
Estímulo do Crescimento dos Pelos Radiculares	14
Aumento da Exsudação de Ácidos Orgânicos e Outras Enzimas	16
Formação de Aerênquima	17
Referências	28

Importância da Morfologia Radicular na Eficiência da Aquisição de Fósforo

Sylvia Morais de Sousa

Eliane Aparecida Gomes

Francisco Adriano de Souza

Maria José Vilaça de Vasconcelos

Introdução

A morfologia do sistema radicular é extremamente importante, pois determina a exploração do solo e, portanto a aquisição de nutrientes. Características da morfologia que estão sob controle genético incluem o gravitropismo da raiz basal, a formação de raízes adventícias e a ramificação das raízes laterais. As características da morfologia que melhoram a exploração do solo são importantes para a aquisição de fósforo (P) em solos inférteis. A variação genética no comprimento e na densidade de pêlos radiculares é importante para a aquisição de nutrientes. A variação genética na formação de aerênquima no córtex da raiz e no desenvolvimento secundário é importante para a redução dos custos metabólicos de crescimento das raízes e para a exploração do solo. A variação genética na modificação da rizosfera através do efluxo de prótons, ácidos orgânicos e enzimas são importantes para a mobilização de nutrientes, como fósforo e para evitar a toxicidade ao alumínio. Com alguma rara exceção, quase todas as características responsáveis por modificar a rizosfera estão sob um controle genético complexo. A variação genética dessas características é associada a ganhos de produtividade em solos de baixa fertilidade. Em culturas onde o melhoramento é direcionado para o uso em solos de baixa fertilidade, a seleção para as características específicas de raiz através

de avaliação fenotípica direta ou de marcadores moleculares, é provavelmente mais eficaz do que a seleção de campo convencional. Genótipos com maior rendimento em solos inférteis poderão melhorar substancialmente a produtividade e a sustentabilidade dos agroecossistemas de baixo consumo, e seu uso em agroecossistemas de alto consumo poderão reduzir os impactos ambientais da adubação intensiva. Embora o desenvolvimento de culturas com uma menor exigência a fertilizantes tenha sido bem sucedido em alguns casos, o esforço científico global dedicado a esta causa ainda é pequeno, principalmente considerando a magnitude dos benefícios humanitários, ambientais e econômicos que podem ser alcançados. O crescimento populacional, a degradação do solo e o custo crescente dos fertilizantes químicos farão com que uma segunda Revolução Verde seja uma prioridade para a biologia de plantas no século 21.

Importância do Fósforo para as Plantas

O fósforo (P) é um dos nutrientes minerais mais importantes para o crescimento e desenvolvimento das plantas, sendo o segundo mineral que mais limita a produção de grãos, depois do nitrogênio (ALVES, 2005). Ele compreende cerca de 0,2 % do peso seco da planta, o que pode variar de acordo com o estágio de desenvolvimento, órgão e espécie analisada (SCHACHTMAN et al., 1998). O fósforo também desempenha um papel-chave como componente de moléculas, como ácidos nucleicos, ATP, fosfolipídeos, dentre outros. Diversos processos celulares que dependem de energia, como fotossíntese, estoque de energia e metabolismo de carboidrato, não funcionam sem P (USUDA; SHIMOGAWARA, 1992; RAGHOTHAMA, 1999; HAMMOND et al., 2004; RAGHOTHAMA; KARTHIKEYAN, 2005). As plantas absorvem P, dissolvido em solução no solo, principalmente em forma de íons ortofosfato (HPO_4^{-2} e H_2PO_4^-), sendo que o fosfato em solos ácidos está disponível principalmente na forma de H_2PO_4^- enquanto em solos alcalinos está na forma de HPO_4^{-2} . Comparado com outros macronutrientes, a concentração de P (2-10 μM) na solução de solo é subótima para a produção de grãos, fazendo do fósforo um dos

macronutrientes mais indisponíveis no solo (VANCE et al., 2003). Além disso, é um dos nutrientes com difusão mais lenta (10^{-12} a 10^{-15} m²s⁻¹), criando uma zona de deficiência na rizosfera. O problema ainda é agravado pelo fato de o P poder se fixar ao Ca em solos calcáreos e a Fe e Al em solos ácidos, reduzindo a solubilidade e a disponibilidade para a planta (MARSCHNER, 1995). Estas formas fixadas de P são bastante estáveis nos solos, necessitando ser umedecidas ou biologicamente alteradas para aumentar a disponibilidade de fósforo inorgânico (Pi). Uma considerável fração do P (20-80%) está na forma orgânica, em forma de fitina, fosfolipídios e ácidos nucleicos (JUNK et al., 1993). As porcentagens mais altas de fosfato orgânico estão nas turfas e solos de florestas não cultivadas.

A deficiência de fósforo nas plantas se inicia com uma miríade de respostas transcricionais, bioquímicas e fisiológicas que aumentam a habilidade da planta de adquirir P do solo e aumentam a eficiência com a qual a planta utiliza P internamente (LYNCH, 2007; HAMMOND; WHITE, 2008). É provável que as plantas possam detectar tanto o status da quantidade de P total, aumentando a eficiência do uso de P internamente, quanto variações locais de P, permitindo a proliferação de raízes para regiões do solo ricas em P (FORDE; LORENZO, 2001; WILLIAMSON et al., 2001; AMTMANN et al., 2006).

A deficiência de fósforo tem consequência direta e imediata na fotossíntese, glicólise e respiração (PLAXTON; CARSWELL, 1999). O P intracelular é seletivamente distribuído entre o citoplasma e o vacúolo, sendo que o excesso de P é estocado no vacúolo e usado para manter a homeostase no citoplasma (FOYER; SPENCER, 1986; LEE et al., 1990; MIMURA et al., 1990). O entendimento de como as plantas percebem e respondem a falta de P deverá facilitar a seleção, o melhoramento por métodos clássicos e transgênicos, para aumentar a produção de grãos e reduzir o uso de fertilizantes não renováveis (VANCE et al., 2003; HAMMOND et al., 2004; JAIN et al., 2007b). Isso deverá diminuir os custos, a dependência de fertilizantes minerais, além da poluição por P na superfície e lençóis freáticos (HAMMOND et al., 2004).

Os principais mecanismos que influenciam a eficiência de aquisição de P no solo são: diferentes aspectos da morfologia radicular, modificações de características químicas na rizosfera, alterações de características fisiológicas de cinética de absorção, alterações em processos bioquímicos e genéticos e interações com microrganismos do solo (LYNCH, 2007; RAMAEKERS et al., 2010). A seguir serão descritos alguns dos mecanismos utilizados pelas plantas para aumentar a aquisição de fósforo (sumarizados na Figura 1).

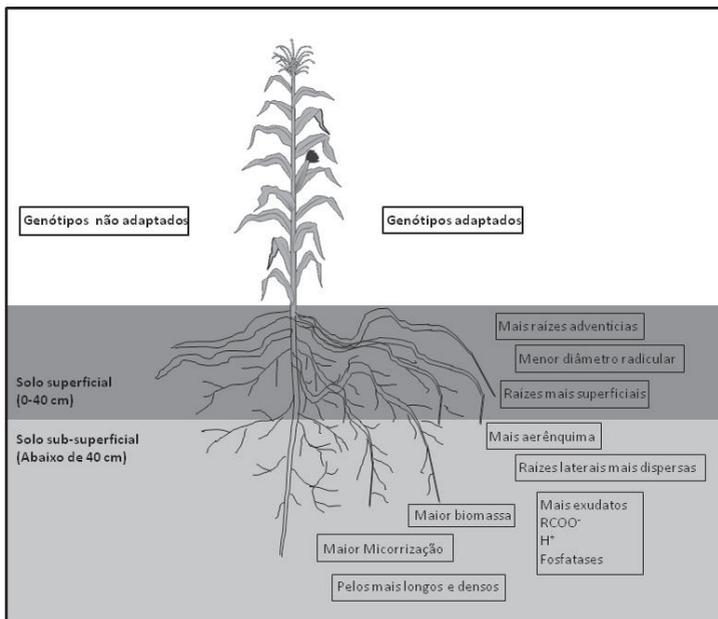


Figura 1. Adaptações da planta à baixa disponibilidade de fósforo.

Aumento da Superfície Radicular

Uma vez que as plantas podem detectar tanto o status de P no tecido quanto as variações locais da disponibilidade de P, as moléculas sinalizadoras que respondem a P podem ter respostas muito diferentes para as respostas locais e sistêmicas. López-Bucio et al. (2003) sugeriram que P é percebido localmente e age como um sinal para

o controle de pelo radicular e formação de raiz lateral. Estudos com o fosfito, uma forma não metabólica de P, mostraram que o P age diretamente como um sinal e regula alguns dos aspectos relativos à resposta à falta de P, como atividade meristemática da raiz, acúmulo de antocianina e desenvolvimento do pelos radiculares (McDONALD et al., 2001; TICCONI et al., 2001, 2004; VARADARAJAN et al., 2002; BOZZO et al., 2004). Algumas dessas respostas, como o crescimento dos pelos radiculares, são reguladas independentemente dos sinais vindos da parte aérea (BATES; LYNCH, 2001; MA et al., 2001). No entanto, estudos com a raiz dividida ao meio em compartimentos com diferentes disponibilidades de P sugeriram que o nutriente não age como um sinal de controle sistêmico para controlar as respostas da raiz (BURLEIGH; HARRISON, 1999). O delicado balanço entre as concentrações de auxina, etileno, e citoquinina, e seus transportes da parte aérea para a raiz ou mudanças na sensibilidade dos tecidos-alvo podem estar envolvidos no controle sistêmico à resposta à falta de P (DINNENY; BENFEY, 2008). Além disso, carboidratos, especialmente sacarose, estão implicados na sinalização de controle de P (WHITE et al., 2005; AMTMANN et al., 2006; HERMANS et al., 2006; KARTHIKEYAN et al., 2007; MÜLLER et al., 2007).

Na maioria dos solos, a camada superior é a que tem maior biodisponibilidade de P. Em consequência disso, os sistemas de raiz que aumentam a área de superfície são capazes de adquirir mais P. Em feijão, as características de arquitetura radicular que estão associadas com o aumento da superfície radicular são: raízes mais superficiais, aumento das raízes adventícias e uma maior dispersão da ramificação lateral das raízes basais (LYNCH; BROWN, 2006; LYNCH, 2007). Genótipos eficientes a P em feijão produzem raízes mais superficiais em resposta à baixa disponibilidade de P em relação aos genótipos de feijão ineficientes a P e a aquisição de P tem uma correlação significativa com superficialidade das raízes basais (LIAO et al., 2001). Resultados semelhantes foram observados em raízes seminais de genótipos de milho (análogas às raízes basais das dicotiledôneas - ZHU et al., 2005). Raízes adventícias são comuns em muitas plantas. Este tipo de raiz

advém da hipocótilo e cresce horizontalmente, logo abaixo da superfície do solo. Tal como acontece com superficialidade das raízes basais, a indução do enraizamento adventício por P pode variar amplamente entre os genótipos de feijão (MILLER et al., 2003) e, além disso, esta característica é hereditária (OCHOA et al., 2006).

A baixa disponibilidade de P no solo também altera a distribuição do crescimento entre os vários tipos de raízes (DREW, 1975; HODGE, 2004, 2009). Na planta modelo *Arabidopsis thaliana* e em outras brassicas, um sistema radicular bastante ramificado com a raiz primária reduzida e com o número e o comprimento de raízes laterais aumentado foi observado quando as plantas foram cultivadas sob baixa disponibilidade de P (LÓPEZ-BUCIO et al., 2003; PÉREZ-TORRES et al., 2008; AKHTAR et al., 2008). No entanto, em outras plantas, a alongação do eixo da raiz principal é mantida sob baixo P (MOLLIER; PELLERIN, 1999). Isto pode ser interpretado como um comportamento exploratório, permitindo que essas raízes cresçam ao máximo até que elas encontrem manchas localizadas de maior disponibilidade de P. A resposta de enraizamento lateral sob estresse de P, entretanto, apresenta uma variação genética dentro das espécies. Em milho, alguns genótipos aumentam o número e o comprimento de raízes laterais, enquanto outros apresentam uma redução. Os genótipos com maior aumento ou desenvolvimento sustentado das raízes laterais tem uma capacidade superior de adquirir P e manter o crescimento (ZHU; LYNCH, 2004).

Também foi observado um aumento na iniciação e na alongação de raízes laterais (KARTHIKEYAN et al., 2007). As raízes de algumas espécies formam conglomerados especializados em resposta a deficiência de P. Essas estruturas são conglomerados compactos de raízes ramificadas ou de pelos radiculares, com a função de aumentar a área de superfície e permitir que os exsudados, como ácidos carboxílicos e outras enzimas, liberem P de fontes orgânicas (MOLLIER; PELLERIN, 1999).

Aumento na Razão Raiz: Parte Aérea

Uma resposta comumente observada na deficiência a P é o aumento da razão do peso seco raiz:parte aérea, devido ao aumento do estímulo do crescimento radicular em detrimento do crescimento da parte aérea (MOLLIER; PELLERIN, 1999; HERMANS et al., 2006). Em um estudo em feijão, Nielsen et al. (2001) mostraram que genótipos eficientes a P mantiveram uma maior razão raiz:parte aérea durante o crescimento sob condições de baixo P, quando comparados com genótipos ineficientes. O mesmo foi observado em estudo com genótipos contrastantes de milho (BRASIL et al., 2007).

Em feijão, principalmente, está sendo estudada a exploração do solo a um custo metabólico mínimo (LYNCH; BROWN, 2006; LYNCH, 2007). Uma estratégia para reduzir a carga metabólica é alocar mais biomassa para raízes de classes metabolicamente mais eficientes na aquisição de P, tais como raízes adventícias e pelos radiculares. A produção e manutenção desses tipos de raiz requer menos biomassa do que as raízes basais. Além disso, elas ampliam enormemente a área de superfície de absorção em relação ao volume de raízes tornando-as mais eficientes na aquisição de P. Miller et al. (2003) mostraram que sob baixa disponibilidade de P, uma maior proporção da biomassa das raízes de feijão é atribuída às raízes adventícias, especialmente nos genótipos eficientes a P.

Um importante sinalizador que influencia no aumento das raízes é a sacarose, que neste caso funciona não somente como fonte de carbono (CHIOU; BUSH, 1998; SMEEKENS, 2000; ROLLAND et al., 2002; KOCH, 2004). Os açúcares, incluindo a sacarose, podem agir como mensageiros secundários, com a habilidade de regular o crescimento da planta e a resposta a estresses bióticos e abióticos. As redes de sinalização de açúcares têm habilidade de regular diretamente a expressão de genes e interagir com outras redes de sinalização

(MÜLLER et al., 2006). Sob estresse de fósforo, as plantas acumulam açúcares e amido nas folhas (CIERESZKO et al., 2001; DE GROOT et al., 2003). O aumento de sacarose no floema sob estresse de fósforo não funciona somente como realocação de carbono para a raiz, o que aumenta o seu tamanho em relação à parte aérea, como também pode iniciar uma cascata de sinalização que altera a expressão de genes que envolvem a otimização da bioquímica da raiz para adquirir fósforo do solo por meio do aumento da expressão e da atividade de transportadores de fosfato inorgânico, secreção de fosfatase ácida e ácidos orgânicos para a liberação de P do solo, otimizando o uso interno de P (HERMANS et al., 2006; WISSUWA et al., 2005).

Estímulo do Crescimento dos Pelos Radiculares

Outra adaptação comum para baixo P é o estímulo para o crescimento de pelos radiculares (LYNCH, 2007). Ao aumentar o comprimento dos pelos radiculares e sua densidade, a exploração do solo com deficiência de P aumenta significativamente. Na planta modelo *Arabidopsis*, a densidade de pelo radicular foi 29% maior e os pelos cresceram três vezes mais em plantas crescidas em baixo P do que naquelas crescidas em alto P (BATES; LYNCH, 1996). Uma significativa variação genética para essas características foi encontrada entre os genótipos de diferentes espécies vegetais, incluindo trigo, cevada (GAHOONIA et al., 1997) e entre linhagens recombinantes de feijão (YAN et al., 2004). No feijão, foi mostrado que o comprimento e a densidade dos pelos radiculares das raízes basais correlacionam-se com a eficiência na aquisição de P no campo (YAN et al., 2004), sugerindo que os pelos de raízes basais, em particular, são importantes para a aquisição de P.

Vários estudos também indicam que os pelos radiculares podem ajudar na exsudação de compostos mobilizadores de P, como ácidos orgânicos, prótons e fosfatases. Estes compostos são capazes de liberar o P fixado, por meio de (i) complexação e quelação de cátions ligados a P, (ii) competição com os íons de fosfato por sítios de

absorção, (iii) desfosforilação de P orgânico e (iv) pela acidificação da rizosfera de modo que haja aumento na dissolução dos minerais levemente solúveis de P em solos alcalinos (RICHARDSON et al., 2009). Condições de baixo P provocaram um aumento de 81% na taxa de exsudação de ácidos orgânicos em alguns genótipos de arroz irrigado (HOFFLAND et al., 2006). Resultados semelhantes foram relatados em quatro cultivares de feijão, que apresentaram uma exsudação de ácidos orgânicos de duas a três vezes maiores após sete dias na ausência de P (SHEN et al., 2002).

A percepção de baixo P na rizosfera e o aumento da produção de etileno podem aumentar a iniciação e alongação dos pelos radiculares (ZHANG et al., 2003). Consequentemente, o aumento de pelos radiculares permite um maior volume de solo explorado. Nas plantas cultivadas, os pelos radiculares contribuem com até 77% da área total de raiz, maximizando o volume de solo a ser explorado, com um mínimo de biomassa possível (PARKER et al., 2000). Eles são um instrumento para aquisição de nutrientes, água, ancoragem e interação com microrganismos (GILROY; JONES, 2000). Os pelos radiculares são unicelulares e uma das poucas células nas plantas superiores que usam o crescimento no ápice para se expandir (KROFT et al., 1998). A parte da parede celular que dará origem aos pelos radiculares deposita polímeros de parede celular via exocitose polar. A exocitose é um evento fundamental de tráfico de membrana que media a incorporação de proteínas e lipídeos para a recém formada membrana plasmática e é responsável pelo crescimento celular e pela polaridade (HSU et al., 1999). No milho (*Zea mays*), três mutantes de pelos radiculares, *roothairless 1, 2, e 3 (rth1, rth2, rth3)*, foram identificados por afetar a alongação dos pelos radiculares, porém, exibem iniciação normal da formação do pelo radicular (WEN; SCHNABLE, 1994). Mutantes com defeitos na formação de pelos radiculares têm menor capacidade de adquirir P e crescem menos do que os selvagens (HOCHHOLDINGER; TUBEROSA, 2009).

Evidências sugerem a forte influência da disponibilidade de P e sacarose no desenvolvimento de pelos radiculares. Raízes de *Arabidopsis* com deficiência a P suplementadas com sacarose tiveram três vezes mais pelos radiculares, com um substancial aumento no comprimento (JAIN et al., 2007a). As raízes também têm sua morfologia alterada, alocando mais recursos na raiz, aumentando a razão raiz:parte aérea. Essas modificações não são universais e podem variar de acordo com a espécie (LYNCH, 2007).

Aumento da Exsudação de Ácidos Orgânicos e Outras Ênzimas

As raízes também têm a capacidade de modificar a rizosfera durante o estresse à falta de P, para liberar P imobilizado das formas orgânicas e inorgânicas (LYNCH, 2007). A liberação de ácidos orgânicos (citrato, malato e oxalato) para rizosfera serve para liberar o P ligado às partículas de solo (LIPTON et al., 1987; HOLFORD, 1997; RAGHOTHAMA, 1999; LÓPEZ-BUCIO et al., 2000a,b; SHANE; LAMBERS, 2005). Uma vez que na maioria dos solos 20-80% do P está sob a forma orgânica, as plantas desenvolveram a habilidade de secretar enzimas capazes de liberar Pi do P orgânico (GOLDSTEIN, 1992; BARIOLA et al., 1994; DUFF et al., 1994; DEL POZO et al., 1999; HARAN et al., 2000; BALDWIN et al., 2001; MILLER et al., 2001; LI et al., 2002). Para maximizar o efeito das adaptações, as plantas aumentaram a produção e a disponibilidade de transportadores de P para otimizar a absorção e a remobilização de P. Três subfamílias de transportadores de P já foram identificadas (DARAM et al., 1999; TAKABATAKE et al., 1999; MUDGE et al., 2002; RAUSCH; BUCHER, 2002), além da família do translocador de P plastidial (FLÜGGE et al., 2003).

As plantas também aumentam a sua habilidade de usar o P mais eficientemente nos tecidos quando a disponibilidade é baixa (LYNCH, 2007). Isso envolve o aumento da atividade de enzimas para substituir o P por outros metabólitos e compostos estruturais, como por exemplo,

proteínas envolvidas na substituição de fosfolipídios com sulfo e galacto-lipídeos (ESSIGMANN et al., 1998; HÄRTEL et al., 2000; KELLY; DÖRMANN, 2002; YU et al., 2002; HAMMOND et al., 2003; ANDERSSON et al., 2005; CRUZ-RAMÍREZ et al., 2006; LI et al., 2009).

Formação de Aerênquima

Outra estratégia para reduzir as necessidades de P de crescimento é a indução de aerênquima em raízes (FAN et al., 2003). As células corticais são substituídas por espaço aéreo e o P liberado a partir da quebra do tecido cortical pode ser utilizado na elongação da raiz. Uma significativa variação genotípica na formação de aerênquima em resposta ao baixo P foi observada em feijão e milho. Também no milho, a porosidade de raízes parece estar fortemente correlacionada com o crescimento radicular sob baixo P (LYNCH; BROWN, 2006).

O aerênquima é um tecido com grandes espaços intracelulares. Apesar de o aerênquima radicular ser conhecido como uma adaptação à hipoxia (JACKSON; ARMSTRONG, 1999) é menos conhecido o fato de que ele possa ser induzido pela baixa disponibilidade de fósforo. A formação de aerênquima em raízes sob estresse nutritivo pode reduzir a necessidade de carbono e nutrientes para a raiz, uma vez que há substituição de células corticais vivas por ar (FAN et al., 2003). A variação genotípica na formação do aerênquima em milho está associada com a redução da respiração em segmentos da raiz e no sistema completo da raiz (FAN et al., 2003), além do aumento do crescimento radicular em campos com baixos níveis de fósforo. A grande variação genotípica (200-300%) na formação de aerênquima em resposta a estresse a falta de P em milho e feijão levanta questões interessantes sobre a adaptação e compensações funcionais do aerênquima em diversos ambientes (LYNCH, 2007). As possíveis desvantagens que podem ocorrer em detrimento da formação do aerênquima são: redução do habitat para micorrizas, redução do transporte radial de água e nutrientes, redução da capacidade de armazenamento vacuolar e aumento da distribuição axial de fungos patogênicos (LYNCH, 2007; POSTMA; LYNCH, 2010).

Existe uma enorme variação genética entre as plantas para a adaptação à deficiência a P. O estudo e o uso dessas variações são imprescindíveis para o desenvolvimento de plantas mais eficientes e com taxas de crescimento e produção mais altas em solos com baixa disponibilidade de P. Ao mesmo tempo, plantas mais eficientes a P são menos dependentes de fertilizantes, fator fundamental para uma revolução verde sustentável, que irá garantir segurança alimentar para uma população em crescimento.

Referências

AKHTAR, M. S.; OKI, Y.; ADACHI, T. Genetic variability in phosphorus acquisition and utilisation efficiency from sparingly soluble P-sources by Brassica cultivars under P-stress environment. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 194, p. 380-392, 2008.

ALVES, V. M. C. Mechanisms of plant adaptations to low phosphorus conditions. In: WORKSHOP, 2005, Brasília, DF. **Advances in improving acid soil adaptation of tropical crops and forages, and management of acid soil**. Cali: CIAT, 2005. p. 3-4. Disponível em: <http://webapp.ciat.cgiar.org/forrajes/pdf/acid_soils_brazil_workshop_abstracts_05.pdf>. Acesso em: 20 maio 2010.

AMTMANN, A.; HAMMOND, J. P.; ARMENGAUD, P.; WHITE, P. J. Nutrient sensing and signaling in plants: potassium and phosphorus. **Advances in Botanical Research**, New York, v. 43, p. 209-256, 2006.

ANDERSSON, M. X.; LARSSON, K. E.; TJELLSTROM, H.; LILJENBERG, C.; SANDELIUS, A. S. The plasma membrane and the tonoplast as major targets for phospholipid-to-glycolipid replacement and stimulation of phospholipases in the plasma membrane. **Journal of Biological Chemistry**, Baltimore, v. 280, p. 27578-27586, 2005.

BALDWIN, J. C.; KARTHIKEYAN, A. S.; RAGHOTHAMA, K. G. LEPS2, a phosphorus starvation-induced novel acid phosphatase from tomato. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 125, p. 728-737, 2001.

BARIOLA, P. A.; HOWARD, C. J.; TAYLOR, C. B.; VERBURG, M. T.; JAGLAN, V. D.; GREEN, P. J. The Arabidopsis ribonuclease gene RNS1 is tightly controlled in response to phosphate limitation. **The Plant Journal**, v. 6, p. 673-685, 1994.

BATES, T. R.; LYNCH, J. P. Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. **Plant and Soil**, The Hague, v. 236, p. 243-250, 2001.

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

BOZZO, G. G.; SINGH, V. K.; PLAXTON, W. C. Phosphate or phosphite addition promotes the proteolytic turnover of phosphate-starvation inducible tomato purple acid phosphatase isozymes. **FEBS Letters**, Amsterdam, v. 573, p. 51-54, 2004.

BRASIL, E. C.; CARVALHO, V. M.; MARRIEL, I. E.; PITTA, G. V. E.; CARVALHO, J. G. Matéria seca e acúmulo de nutrientes em genótipos de milho contrastantes quanto a aquisição de fósforo. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 31, p. 704-712, 2007.

BURLEIGH, S. H.; HARRISON, M. J. The down-regulation of *Mt4*-like genes by phosphate fertilization occurs systemically and involves phosphate translocation to the shoots. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 119, p. 241-248, 1999.

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

CHIOU, T. J.; BUSH, D. R. Sucrose is a signal molecule in assimilate partitioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 95, p. 4784-4788, 1998.

CRUZ-RAMÍREZ, A.; OROPEZA-ABURTO, A.; RAZO-HERNÁNDEZ, F.; RAMÍREZ-CHÁVEZ, E.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phospholipase DZ2 plays an important role in extraplastidic galactolipid biosynthesis and phosphate recycling in *Arabidopsis* roots. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 103, p. 6765-6770, 2006.

DARAM, P.; BRUNNER, S.; RAUSCH, C.; STEINER, C.; AMRHEIN, N.; BUCHER, M. *Pht2;1* encodes a low affinity phosphate transporter from *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, Rockville, v. 11, p. 2153-2166, 1999.

DE GROOT, C. C.; MARCELIS, L. F. M.; VAN DEN BOOGAARD, R.; KAISER, W. M.; LAMBERS, H. Interaction of nitrogen and phosphorus nutrition in determining growth. **Plant and Soil**, The Hague, v. 248, p. 257-268, 2003.

DEL POZO, J. C.; ALLONA, I.; RUBIO, V.; LEYVA, A.; DE LA PENA, A.; ARAGONCILLO, C.; PAZ-ARES, J. A type 5 acid phosphatase gene from *Arabidopsis thaliana* is induced by phosphate starvation and by some other types of phosphate mobilizing/oxidative stress conditions. **The Plant Journal**, v. 19, p. 579-589, 1999.

DREW, M. C. Comparison of effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on growth of seminal root system, and shoot, in barley. **New Phytologist**, Oxford, v. 75, p. 479-490, 1975.

DINNENY, J. R.; BENFEY, P. N. Plant stem cell niches: standing the test of time. **Cell**, Cambridge, v. 132, p. 553-557, 2008.

DUFF, S. M. G.; SARATH, G.; PLAXTON, W. C. The role of acid phosphatases in plant phosphorus metabolism. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 90, p. 791-800, 1994.

ESSIGMANN, B.; GÜLER, S.; NARANG, R. A.; LINKE, D.; BENNING, C. Phosphate availability affects the thylakoid lipid composition and the expression of *SQD1*, a gene required for sulfolipid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 95, p. 1950-1955, 1998.

FAN, M. S.; ZHU, J. M.; RICHARDS, C.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, Victória, v. 30, p. 493-506, 2003.

FLÜGGE, U.-I.; HÄUSLER, R. E.; LUDEWIG, F.; FISCHER, K. Functional genomics of phosphate antiport systems of plastids. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 118, p. 475-482, 2003.

FORDE, B.; LORENZO, H. The nutritional control of root development. **Plant and Soil**, The Hague, v. 232, p. 51-68, 2001.

FOYER, C.; SPENCER, C. The relationship between phosphate status and photosynthesis in leaves: effects on intracellular orthophosphate distribution, photosynthesis and assimilate partitioning. **Planta**, Berlin, v. 167, p. 369-375, 1986.

GAHOONIA, T. S.; CARE, D.; NIELSEN, N. E. Root hairs and phosphorus acquisition of wheat and barley cultivars. **Plant and Soil**, The Hague, v. 191, p. 181-188, 1997.

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

GOLDSTEIN, A. H. Phosphat starvation inducible enzymes and proteins in higher plants. In: WRAY, J. L. (Ed.). **Inducible plant proteins: their biochemistry and molecular biology**. Cambridge: Cambridge University Press, 1992. p. 25-44. (Society for Experimental Biology. Seminar Series, 49).

HAMMOND, J. P.; BENNETT, M. J.; BOWEN, H. C.; BROADLEY, M. R.; EASTWOOD, D. C.; MAY, S. T.; RAHN, C.; SWARUP, R.; WOOLAWAY, K. E.; WHITE, P. J. Changes in gene expression in *Arabidopsis* shoots during phosphate starvation and the potential for developing smart plants. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 132, p. 578-596, 2003.

HAMMOND, J. P.; BROADLEY, M. R.; WHITE, P. J. Genetic responses to phosphorus deficiency. **Annals of Botany**, London, v. 94, p. 323-332, 2004.

HAMMOND, J. P.; WHITE, P. J. Sucrose transport in the phloem: integrating root responses to phosphorus starvation. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 59, p. 93-109, 2008.

HARAN, S.; LOGENDRA, S.; SESKAR, M.; BRATANOVA, M.; RASKIN, I. Characterization of *Arabidopsis* acid phosphatase promoter and regulation of acid phosphatase expression. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 124, p. 615-626, 2000.

HÄRTEL, H.; DÖRMANN, P.; BENNING, C. DGD1-independent biosynthesis of extraplastidic galactolipids after phosphate deprivation in *Arabidopsis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 97, p. 10649-10654, 2000.

HERMANS, C.; HAMMOND, J. P.; WHITE, P. J.; VERBRUGGEN, N. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 11, p. 1360-1385, 2006.

HOCHHOLDINGER, F.; TUBEROSA, R. Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 12, p. 1-6, 2009.

HODGE, A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. **New Phytologist**, Oxford, v. 162, p. 9-24, 2004.

HODGE, A. Root decisions. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 32, p. 628-640, 2009.

HOFFLAND, E.; WEI, C.; WISSUWA, M. Organic acid exudation by lowland rice (*Oryza sativa* L.) at zinc and phosphorus deficiency. **Plant and Soil**, The Hague, v. 283, p. 155-162, 2006.

HOLFORD, I. C. R. Soil phosphorus; its measurement, and its uptake by plants. **Australian Journal of Soil Research**, Victoria, v. 35, p. 227-239, 1997.

HSU, S. C.; HAZUKA, C. D.; FOLETTI, D. L.; SCHELLER, R. H. Targeting vesicles to specific sites on the plasma membrane: the role of the sec6/8 complex. **Trends in Cell Biology**, Oxford, v. 9, p. 150-153, 1999.

JACKSON, M. B.; ARMSTRONG, W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 1, p. 274-287, 1999.

JAIN, A.; POLING, M. D.; KARTHIKEYAN, A. S.; BLAKESLEE, J. J.; PEER, W. A.; TITAPIWATANAKUN, B.; MURPHY, A. S.; RAGHOTHAMA, K. G. Differential effects of sucrose and auxin on

localized phosphate deficiency-induced modulation of different traits of root system architecture in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 144, p. 232-247, 2007a.

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

JUNK, A.; SEELING, B.; GERKE, J. M. Mobilization of different phosphate fractions in the rhizosphere. **Plant and Soil**, The Hague, v. 155/156, p. 91-94, 1993.

KARTHIKEYAN, A. S.; VARADARAJAN, D. K.; JAIN, A.; HELD, M. A.; CARPITA, N. C.; RAGHOTHAMA, K. G. Phosphate starvation responses are mediated by sugar signaling in *Arabidopsis*. **Planta**, Berlin, v. 225, p. 907-918, 2007.

KELLY, A. A.; DÖRMANN, P. *DGD2*, an *Arabidopsis* gene encoding a UDP-galactose-dependent digalactosyldiacylglycerol synthase is expressed during growth under phosphate-limiting conditions. **Journal of Biological Chemistry**, Baltimore, v. 277, p. 1166-1173, 2002.

KOCH, K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 7, p. 235-246, 2004.

KROFT, D. L.; BISGROVE, S. R.; HABLE, W. E. Differing roles of cytoskeleton in intercalary growth and tip growth of plant cells. **Current Opinion in Cell Biology**, London, v. 10, p. 117-122, 1998.

LEE, R. B.; RATCLIFFE, R. G.; SOUTHON, T. E. ³¹P NMR measurements of the cytoplasmic and vacuolar Pi content of mature maize roots: relationships with phosphorus status and phosphate fluxes. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 41, p. 1063-1078, 1990.

LI, D.; ZHU, H.; LIU, K.; LIU, X.; LEGGEWIE, G.; UDVARDI, M.; WANG, D. Purple acid phosphatases of *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Biological Chemistry**, Baltimore, v. 277, p. 27772-27781, 2002.

LI, G.; YANG, S.; LI, M.; QIAO, Y.; WANG, J. Functional analysis of an *Aspergillus ficuum* phytase gene in *Saccharomyces cerevisiae* and its root-specific, secretory expression in transgenic soybean plants. **Biotechnology Letters**, Surrey, v. 31, p.1297-1303, 2009.

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

LIPTON, D. S.; BLANCHER, R. W.; BLEVINS, D. G. Citrate, malate and succinate concentrations in exudates from P-sufficient and P-starved Medicago sativa L. seedlings. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 85, p. 315-317, 1987.

LÓPEZ-BUCIO, J.; CRUZ-RAMÍREZ, A.; HERRERA-ESTRELLA, L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 6, p. 280-287, 2003.

LÓPEZ-BUCIO, J.; NIETO-JACOBO, M. F.; RAMÍREZ-RODRÍGUEZ, V.; HERRERA-ESTRELLA, L. Organic acid metabolism in plants: from adaptive physiology to transgenic varieties for cultivation in extreme soils. **Plant Science**, Limerick, v. 160, p. 1-13, 2000a.

LÓPEZ-BUCIO, J.; DE LA VEGA, O. M.; GUEVARA-GARCÍA, A.; HERRERA-ESTRELLA, L. Enhanced phosphorus uptake in transgenic tobacco plants that overproduce citrate. **Nature Biotechnology**, New York, v. 18, p. 450-453, 2000b.

LYNCH, J. P. Roots of the second green revolution. **Australian Journal of Botany**, Victoria, v. 55, p. 493-512, 2007.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Whole-plant adaptations to low phosphorus availability. In: HUANG, B. (Ed.). **Plant environment interactions**. Boca Raton: CRC Press, 2006. p. 209-242.

MA, Z.; BIELENBERG, D. G.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Regulation of root hair density by phosphorus availability in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 24, p. 459-467, 2001.

MCDONALD, A. E.; GRANT, B. R.; PLAXTON, W. C. Phosphite (phosphorous acid): Its relevance in the environment and agriculture and influence on plant phosphate starvation response. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 24, p. 1505-1519, 2001.

MARSCHNER, H. **Mineral nutritional of higher plants**. 2nd ed. Boston: Academic Press, 1995.

MILLER, S. S.; LIU, J.; ALLAN, D. L.; MENZHUBER, C. J.; FEDOROVA, M.; VANCE, C. P. Molecular control of acid phosphatase secretion into the rhizosphere of proteoid roots from phosphorus-stressed white lupin. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 127, p. 594-606, 2001.

MILLER, C. R.; OCHOA, I.; NIELSEN, K. L.; BECK, D.; LYNCH J. P. Genetic variation for adventitious rooting in response to low phosphorus availability, potential utility for phosphorus acquisition from stratified soils. **Functional Plant Biology**, Victória, v. 30, p. 973-985, 2003.

MIMURA, T.; DIETZ, K.-J.; KAISER, W.; SCHRAMM, M. J.; KAISER, G.; HEBER, U. Phosphate transport across biomembranes and cytosolic phosphate homeostasis in barley leaves. **Planta**, Berlin, v. 180, p. 139-146, 1990.

MOLLIER, A.; PELLERIN, S. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 50, p. 487-497, 1999.

MUDGE, S. R.; RAE, A. L.; DIATLOFF, E.; SMITH, F. W. Expression analysis suggests novel roles for members of Pht1 family of phosphate transporters in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, v. 31, p. 341-353, 2002.

MÜLLER, R.; MORANT, M.; JARMER, H.; NILSSON, L.; NIELSEN, T. H. Genome-wide analysis of the *Arabidopsis* leaf transcriptome reveals interaction of phosphate and sugar metabolism. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 143, p. 156-171, 2006.

MÜLLER, R.; MORANT, M.; JARMER, H.; NILSSON, T. H. Genome-wide analysis of the *Arabidopsis* leaf transcriptome reveals interaction of phosphate and sugar metabolism. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 143, p. 156-171, 2007.

NIELSEN, K. I.; ESHEL, A.; LYNCH, J. P. The effect of phosphorus availability on the carbon economy of contrasting common bean genotypes. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 52, p. 329-339, 2001.

OCHOA, I. E.; BLAIR, M. W.; LYNCH, J. P. QTL analysis for adventitious root formation in common bean under contrasting phosphorus availability. **Crop Science**, Madison, v. 46, p. 1609-1621, 2006.

PARKER, J. S.; CAVELL, A. C.; DOLAN, L.; ROBERT, K.; GRIERSON, C. S. Genetic interactions during root hair morphogenesis in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, Rockville, v. 12, p. 1961-1974, 2000.

PÉREZ-TORRES, C.; LÓPEZ-BUCIO, J.; CRUZ-RAMÍREZ, A.; IBARRA-LACLETTE, E.; DHARMASIRI, S.; ESTELLE, M.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate availability alters lateral root development in *Arabidopsis* by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the TIR1 auxin receptor. **The Plant Cell**, Rockville, v. 20, p. 3258-3272, 2008.

PLAXTON, W. C.; CARSWELL, M. C. Metabolic aspects of phosphate starvation in plants. In: LERNER, H. H. (Ed.). **Plant responses to environmental stresses: from phytohormones to genome reorganization**. New York: Marcel Dekker, 1999. p. 349-372.

POSTMA, J.; LYNCH, J. P. Theoretical evidence for the functional benefit of root cortical aerenchyma in soils with low phosphorus availability. **Annals of Botany**, London, p. 1-13, 2010.

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

RAGHOTHAMA, K. G.; KARTHIKEYAN, A. S. Phosphate acquisition. **Plant and Soil**, The Hague, v. 274, p. 37-49, 2005.

RAMAEKERS, L.; REMANS, R.; RAO, I. M.; BLAIR, M. W.; VANDERLEYDEN, J. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 117, p. 169-176, 2010.

RAUSCH, C.; BUCHER, M. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. **Planta**, Berlin, v. 216, p. 23-37, 2002.

RICHARDSON, A. E.; HOCKING, P. J.; SIMPSON, R. J.; GEORGE, T. S. Plant mechanisms to optimise access to soil phosphorus. **Crop and Pasture Science**, Victoria, v. 60, p. 124-143, 2009.

ROLLAND, F.; MOORE, B.; SHEEN, J. Sugar sensing and signaling in plants. **The Plant Cell**, Rockville, v. 14, p. S185-S205, 2002.

SCHACHTMAN, D. P.; REID, T. J.; AYLING, S. M. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 116, p. 447-453, 1998.

SHEN, H.; YAN, X.; ZHENG, S.; WANG, X. Exudation of organic acids in common bean as related to mobilization of aluminum- and iron-bound phosphates, **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 48, p. 1-9, 2002.

SHANE, M. W.; LAMBERS, H. Cluster roots: curiosity in context. **Plant and Soil**, The Hague, v. 274, p. 101-125, 2005.

SMEEKENS, S. Sugar-induced signal transduction in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 51, p. 49-81, 2000.

TAKABATAKE, R.; HATA, S.; TANIGUCHI, M.; KOUCHI, H.; SUGIYAMA, T.; IZUI, K. Isolation and characterization of cDNAs encoding mitochondrial phosphate transporters in soybean, maize, rice, and *Arabidopsis*. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 40, p. 479-486, 1999.

TICCONI, C. A.; DELATORRE, C. A.; ABEL, S. Attenuation of phosphate starvation responses by phosphite in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 127, p. 963-972, 2001.

TICCONI, C. A.; DELATORRE, C. A.; LAHNER, B.; SALT, D. E.; ABEL, S. *Arabidopsis pdr2* reveals a phosphate-sensitive checkpoint in root development. **The Plant Journal**, USUDA, H.; SHIMOGAWARA, K. Phosphate deficiency in maize. III. Changes in enzyme activities during the course of phosphate deprivation **Plant**

Physiology, Bethesda, v. 99, p. 1680-1685, 1992.

VANCE, C. P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D. L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, Oxford, v. 157, p. 423-447, 2003.

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**, Bethesda, v. 129, p. 1232-1240, 2002.

WEN, T. J.; SCHNABLE, P. S. Analyses of mutant of three genes that influence root hair development in *Zea mays* (Gramineae) suggest that root hairs are dispensable. **American Journal of Botany**, New York, v. 81, p. 833-842, 1994.

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

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

WHITE, P. J.; BROADLEY, M. R.; GREENWOOD, D. J.; HAMMOND, J. P. **Genetic modifications to improve phosphorus acquisition by roots**. New York: International Fertiliser Society, 2005. (Proceedings, 568).

YAN, X.; LIAO, H.; BEEBE, S. E.; BLAIR, M. W.; LYNCH, J. P. QTL mapping of root hairs and acid exudation traits and their relationship to phosphorus uptake in common bean. **Plant and Soil**, The Hague, v. 265, p. 17-29, 2004.

YU, B.; XU, C.; BENNING, C. *Arabidopsis* disrupted in *SQD2* encoding sulfolipid synthase is impaired in phosphate-limited growth. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 99, p. 5732-5737, 2002.

ZHANG, Y. J.; LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Ethylene and phosphorus availability have interacting yet distinct effects on root hair development. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 54, p. 2351-2361, 2003.

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

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

Embrapa

Milho e Sorgo

**Ministério da
Agricultura, Pecuária
e Abastecimento**

