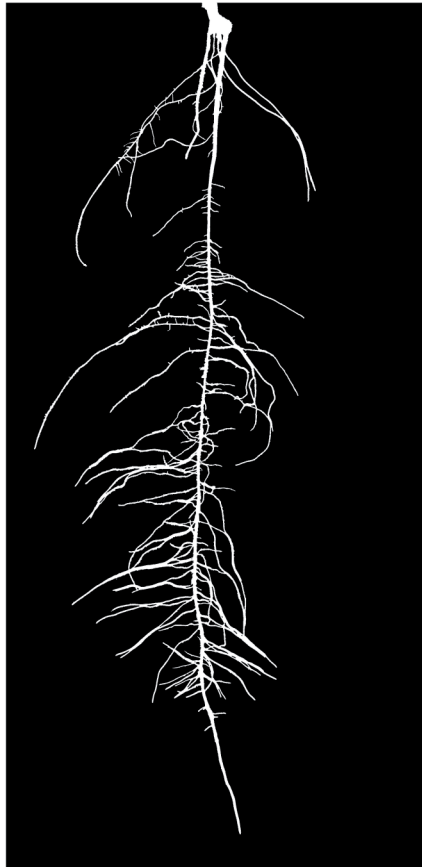


## **Análise do Sistema Radicular para Seleção de Genótipos de Milho mais Eficientes na Aquisição de Fósforo**

Foto: Sylvia Morais de Sousa



ISSN 1679-0154

Dezembro, 2010

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

# ***Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 24***

## **Análise do Sistema Radicular para Seleção de Genótipos de Milho mais Eficientes na Aquisição de Fósforo**

Sylvia Morais de Sousa  
Sidney Netto Parentoni  
Cláudia Teixeira Guimarães  
Jurandir Vieira de Magalhães  
Maria José Vilaça de Vasconcelos

Embrapa Milho e Sorgo  
Sete Lagoas, MG  
2010

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](http://www.cnpms.embrapa.br)

E-mail: [sac@cnpms.embrapa.br](mailto: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**

---

Análise do sistema radicular para seleção de genótipos de milho mais eficientes na aquisição de fósforo / Sylvia Morais de Sousa ... [et al.]. -- Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2010.

20 p. : il. -- (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1217-1981; 24).

1. Milho. 2. Zea mays. 3. Genética vegetal. 4. Raiz. I. Sousa, Sylvia Morais de. II. Série.

CDD 633.15 (21. ed.)

---

© Embrapa 2010

# Sumário

<b>Resumo</b> .....	5
<b>Abstract</b> .....	6
<b>Introdução</b> .....	7
<b>Material e Métodos</b> .....	8
<b>Resultados e Discussão</b> .....	9
<b>Conclusões</b> .....	13
<b>Referências</b> .....	15



# Análise do Sistema Radicular para Seleção de Genótipos de Milho mais Eficientes na Aquisição de Fósforo

---

*Sylvia Morais de Sousa<sup>1</sup>*

*Sidney Netto Parenton<sup>2</sup>*

*Cláudia Teixeira Guimarães<sup>3</sup>*

*Jurandir Vieira de Magalhães<sup>4</sup>*

*Maria José Vilaça de Vasconcelos<sup>5</sup>*

## Resumo

O fósforo (P) é um dos macronutrientes mais limitante às culturas no mundo e apresenta uma baixa disponibilidade para as plantas. Para aumentar a capacidade de absorção de P, as plantas sofrem ajustes bioquímicos, fisiológicos e morfológicos. Este estudo utilizou materiais genéticos de milho contrastantes e previamente avaliados quanto à eficiência de utilização e absorção de P em campo para realizar uma caracterização detalhada de parâmetros morfológicos de raiz em solução nutritiva sob condições controladas. Foi realizada a padronização das condições de cultivo em solução nutritiva, assim como dos parâmetros a serem avaliados. Deste modo, foi possível determinar que há diferença significativa entre os genótipos contrastantes utilizando-se 2,5  $\mu\text{M}$  de P a partir de 12 dias de tratamento e foram definidas as principais características fenotípicas para distinguir os genótipos. As informações geradas são fundamentais para acelerar o processo de seleção de genótipos mais eficientes no uso e na aquisição de P.

---

<sup>1</sup>Bióloga, Ph.D. em Biologia Molecular, Pesquisadora da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, smsousa@cnpms.embrapa.br

<sup>2</sup>Engenheiro Agrônomo, Ph.D. em Melhoramento de Plantas, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, sidney@cnpms.embrapa.br

<sup>3</sup>Engenheira Agrônoma, Ph.D. em Biologia Molecular, Pesquisadora da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, claudia@cnpms.embrapa.br

<sup>4</sup>Engenheiro Agrônomo, Ph.D. em Biologia Molecular, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, jurandir@cnpms.embrapa.br

<sup>5</sup>Farmacêutica Bioquímica, Ph.D. em Biologia Molecular, Pesquisadora da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, mjose@cnpms.embrapa.br

# Análise do Sistema Radicular para Seleção de Genótipos de Milho mais Eficientes na Aquisição de Fósforo

---

## Abstract

Phosphorus is one of the most limiting nutrients for crops in the world and the least efficiently used by plants. To increase the absorption capacity of P, plants need to adapt the biochemistry, physiology and morphology of their root system. Previously, we evaluated maize genotypes for their P uptake and use efficiency by verifying grain yield under contrasting levels of phosphorus in single lines and crosses. In this study, two contrasting genotypes, which were previously evaluated under field conditions for their P acquisition efficiency, were used to perform a detailed morphological parameters characterization of the root system of plants grown in nutrient solution. We have standardized the growth conditions in nutrient solution, as well as the parameters to be assessed. We showed with this study that low P (2.5  $\mu\text{M}$ ) at 12 days after treatment are the most feasible condition to distinguish maize contrasting genotypes for P use efficiency. Root volume, P content in the ratio root: shoot and number of roots with 1-2 mm in diameter are some root characteristics that are associated with P use efficiency and uptake and can be used for early screening of more efficient plants. This information is essential to accelerate the selection of more efficient cultivars.

**Termos para indexação:** *Zea mays*, fenotipagem, raiz, solução nutritiva

## Introdução

O fósforo (P) é um dos macronutrientes mais importantes para o crescimento e o 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, do órgão em questão e da espécie analisada (SCHACHTMAN et al., 1998). O fósforo 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 dependem de um suprimento adequado de P (RAGHOTHAMA, 1999; HAMMOND et al., 2004; RAGHOTHAMA; KARTHIKEYAN, 2005).

As plantas desenvolveram inúmeras adaptações morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares para se adequarem a condições limitantes de P (VANCE et al., 2003; HAMMOND et al., 2004; HAMMOND; WHITE, 2008; RAGHOTHAMA; KARTHIKEYAN, 2005; JAIN et al., 2007; LYNCH, 2007). É provável que as plantas possam detectar tanto o status de P total na planta, aumentando a eficiência do uso desse nutriente internamente, quanto variações locais de P, permitindo a proliferação de raízes para regiões ricas em P (FORDE; LORENZO, 2001; AMTMANN et al., 2006). Mudanças na morfologia e na arquitetura da raiz, acúmulo de antocianinas, secreção de fosfomonoesterases e ácidos orgânicos na rizosfera, melhoram a eficiência da absorção de P (RAGHOTHAMA, 1999). O resultado final dessas mudanças adaptativas é a maior disponibilização desse nutriente na rizosfera, favorecendo a absorção dele e a manutenção do metabolismo da planta. Para explorar ao máximo o P do solo, as plantas aumentam a razão raiz:parte aérea e a área de superfície das raízes (MARSCHNER 1995; HOCHHOLDINGER; ZIMMERMANN, 2008).



A arquitetura radicular leva em conta dois conceitos importantes: o formato do sistema radicular e a sua estrutura. A forma define a localização das raízes no espaço e o modo como o sistema radicular ocupa o solo. A sua quantificação normalmente é feita medindo-se variáveis como profundidade da raiz, expansão da raiz lateral e densidade de comprimento. Já a estrutura de raiz descreve a variedade dos seus componentes (raízes e seus segmentos) e as suas relações (por exemplo, topologia: conexão entre as raízes, gradientes) (HODGE et al., 2009). Neste trabalho, foi analisada a forma das raízes. Nos cereais, o sistema radicular primário domina na fase inicial do desenvolvimento, enquanto nos estágios tardios o sistema adventício é predominante, sendo ambos os sistemas modulados por condições ambientais. Deste modo é necessário estabelecer conexões entre os estádios precoce e tardio de desenvolvimento da planta na tentativa de determinar condições ideais para a submissão de um determinado estresse que as plantas sejam adequadamente avaliadas, de forma mais rápida e eficiente.

O presente trabalho buscou analisar o melhor tempo de duração do tratamento e a melhor dose de P para diferenciar os genótipos de milho contrastantes, para determinar uma metodologia de triagem de plantas precoces para eficiência de absorção e utilização de fósforo.

## **Material e Métodos**

### **Materiais genéticos**

Os genótipos de milho utilizados foram as linhagens L3 e L22, eficiente e ineficiente, respectivamente, provenientes do programa de melhoramento da Embrapa Milho e Sorgo, previamente avaliados em condições de campo quanto à eficiência de utilização de fósforo por Parentoni (2008).

## Caracterização morfológica do sistema radicular

As sementes dos genótipos de milho foram desinfetadas com hipoclorito de sódio (0,5% por 5 minutos) e germinadas em papel de germinação. Após a germinação por quatro dias, plântulas uniformes foram selecionadas e foi retirado o endosperma, visando a padronização das plantas quanto às reservas nutricionais. O experimento foi conduzido em pastas contendo papel de germinação e foi utilizada solução nutritiva de Hoagland's modificada com pH ajustado para 5,65 e trocada a cada três dias, segundo Liu et al. (1998). Os genótipos de milho foram avaliados em solução com as concentrações de fósforo de 0; 2,5; 150 e 250  $\mu\text{M}$  em câmara de crescimento com temperatura de 25 °C e fotoperíodo de 12 horas. As plântulas de milho foram analisadas 3, 6, 9, 12 e 15 dias após a transferência para as pastas.

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, sendo cada tratamento representado por três plantas. Foram feitos três experimentos em épocas diferentes, totalizando nove repetições para o estabelecimento da concentração de P e do tempo de coleta. Foram feitas análise de variância ( $p < 0,05$ ) e comparações de médias pelo teste t de Student (LSD) ( $p < 0,05$ ) para a produção de matéria seca e características de morfologia radicular.

As raízes foram avaliadas em diferentes aspectos utilizando-se o escâner Epson XL 10000 equipado com unidade de luz adicional (TPU) e os dados foram analisados com o software Winrhizo v. 4.0 (Regent Systems, Quebec, Canadá). A análise forneceu 34 medidas dos diferentes aspectos da arquitetura da raiz, sendo elas comprimento (cm), área projetada ( $\text{cm}^2$ ), superfície total ( $\text{cm}^2$ ), média de diâmetro (mm), comprimento total por metro cúbico de solo, ( $\text{cm}/\text{m}^3$ ), volume total ( $\text{cm}^3$ ), número de pontas, número de intersecções, número de ramificações. Além de comprimento de raiz, área de superfície, área projetada, volume e número de pontas (P) dividido nos seguintes diâmetros (X)  $X \leq 1,0$ ,  $1,0 < X \leq 2,0$ ,  $2,0 < X \leq 3,0$ ,  $3,0 < X \leq 4,0$ ,

$4,0 < X > 4,5$ . Outro dado obtido foi a avaliação da proporção raiz:parte aérea, onde as partes foram secas separadamente a 65°C até peso constante.

## Quantificação de fósforo

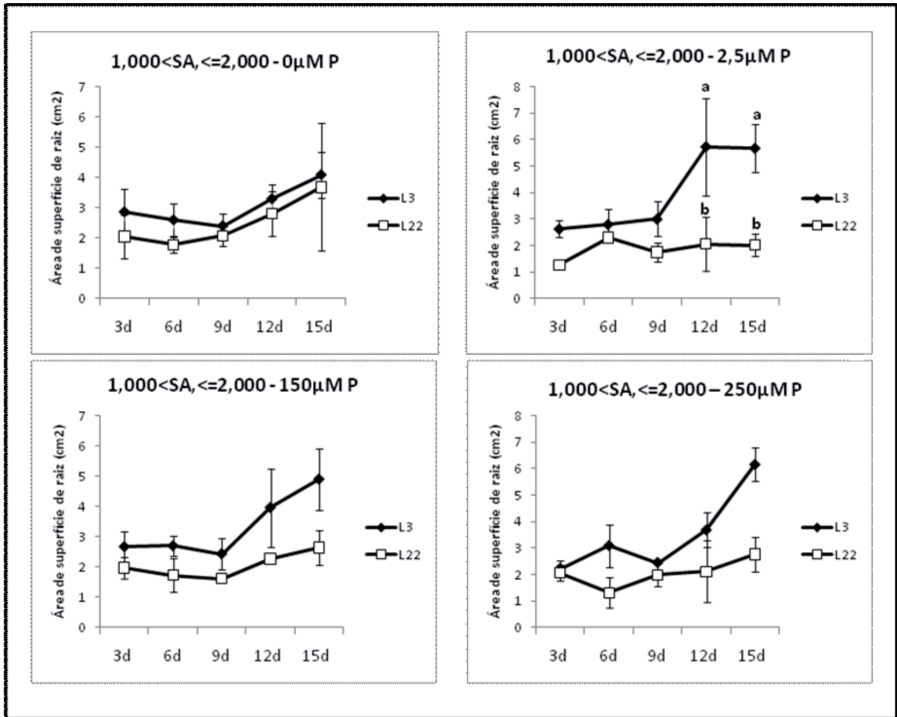
A quantificação de fósforo da parte aérea e das raízes foi feita utilizando-se o método espectrofotométrico de análise com azul de molibdênio (MALAVOLTA et al., 1989; SILVA, 1999) no Laboratório de Análise Foliar da Embrapa Milho e Sorgo

## Resultados e Discussão

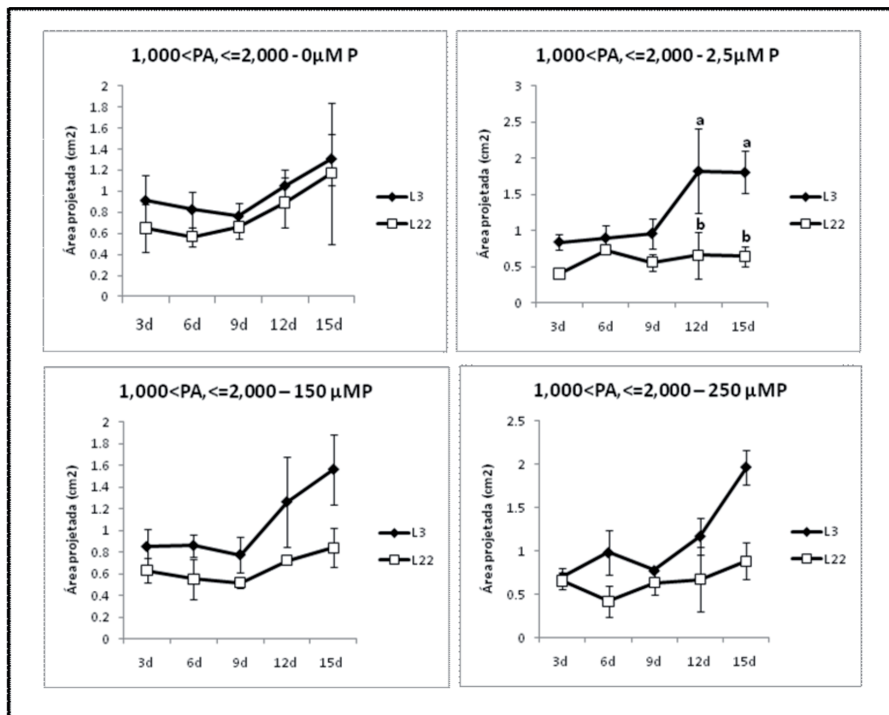
Baseando-se nas informações obtidas pelas análises estatísticas observou-se uma diferença significativa entre os genótipos contrastantes, sendo que o genótipo eficiente (L3) apresentou um maior conteúdo de P na folha, maior peso seco e volume de raiz, maior número de pontas, maior comprimento, área de superfície, área projetada e volume de raízes com diâmetro entre 1 e 2 mm e número de pontas de raízes com diâmetro entre 0 e 3 mm. Estas diferenças também foram observadas por Brasil et al. (2007) e por Cantão et al. (2008). Foi observado um maior conteúdo de P na parte aérea do genótipo L3 quando as plantas foram crescidas em 250  $\mu\text{M}$  de P. Com exceção de comprimento, área de superfície, área projetada e volume de raízes com diâmetro entre 2 e 3 mm e número de pontas de raízes com diâmetro maior que 3 mm, todas as características tiveram diferenças significativas entre os tempos de submissão ao estresse, o que mostrou um aumento de raízes mais finas e o desenvolvimento de raízes laterais, coronais e adventícias ao longo do crescimento das plântulas.

Em relação à interação genótipo\*tempo, foi significativo o diâmetro médio, o comprimento, a área de superfície, a área projetada e o volume de raízes com diâmetro entre 1 e 2 mm, e para a interação genótipo\*dose foi significativo a área de superfície, a área projetada

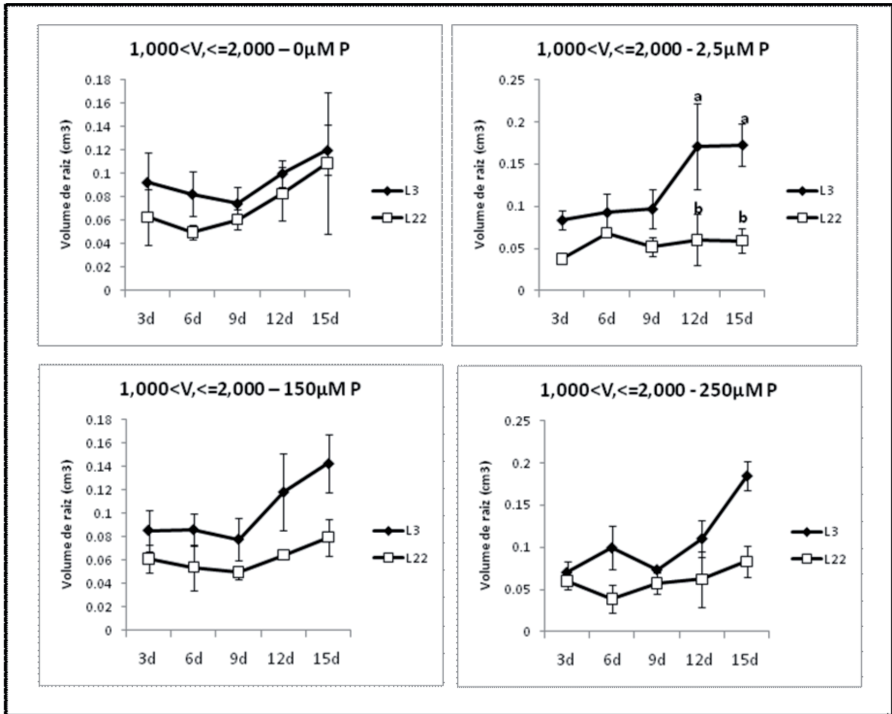
e o volume de raízes com diâmetro entre 1 e 2 mm (Figuras 1 a 3). Foi verificado que para a interação genótipo\*tempo, a diferença entre os genótipos foi observada em 12 e 15 dias de tratamento (Figuras 1 a 3). A partir desse resultado, foi feita uma análise genótipo\*dose em 12 dias de tratamento, que mostrou uma diferença significativa entre os genótipos na dose 2,5  $\mu\text{M}$  de P para as características área de superfície, área projetada e volume de raízes com diâmetro entre 1 e 2 mm (Figuras 1 a 3). Analisando-se estas características 12 dias após o início do tratamento, foi observada uma diferença significativa entre L3 e L22 com a dose 2,5 mM (baixo P), porém não foi observada diferença nas altas doses de P (150 e 250 mM) nem na dose de 0  $\mu\text{M}$ . A Figura 4 ilustra estas condições entre os dois genótipos contrastantes L3 e L22 12 dias após o início do tratamento, onde podemos notar um maior volume de raiz do genótipo L3. É interessante notar que não houve diferença significativa na quantidade de raízes finas neste tempo entre os dois genótipos. Em alto P não houve diferenciação dos genótipos, mas sim em baixo P. Resultado semelhante foi observado por Parentoni (2008), quando os mesmos genótipos foram comparados quanto ao critério de eficiência de aquisição e utilização de P para produção de grãos. O fato de não ter sido observada diferença nos parâmetros radiculares com 0 mM pode ser devido a não ter havido estímulo de P ou ao fato do estresse ter sido muito alto na ausência de P, indicando que uma dose baixa pode ser melhor para diferenciar os genótipos quanto à eficiência do que uma dose nula.



**Figura 1.** Área de superfície de raiz – SA (Surface Area) (cm<sup>2</sup>) de plântulas de milho com diâmetro entre 1,000 e 2,000 mm. As medidas foram obtidas por meio do software Winrhizo v. 4.0 (Regent Systems, Quebec, Canada). As plântulas de milho foram coletadas com 12 dias após transplante para solução de Hoagland's com 4 doses de P (0, 2,5, 150 e 250 µM). Foram analisados 2 genótipos contrastantes L3 (eficiente) e L22 (ineficiente). As barras de erro correspondem a SEM de 9 repetições com 3 plantas cada.



**Figura 2.** Área projetada de raiz - PA (Project Area) (cm<sup>2</sup>) de plântulas de milho com diâmetro entre 1,000 e 2,000 mm. As medidas foram obtidas por meio do software Winrhizo v. 4.0 (Regent Systems, Quebec, Canada). As plântulas de milho foram coletadas com 3, 6, 9, 12 e 15 dias após transplante para solução de Hoagland's com 4 doses de P (0, 2,5, 150 e 250 µM). Foram analisados 2 genótipos contrastantes L3 (eficiente) e L22 (ineficiente). As barras de erro correspondem a SEM de 9 repetições com 3 plantas cada.



**Figura 3.** Volume de raiz – V (Volume) (cm<sup>3</sup>) de plântulas de milho com diâmetro entre 1,000 e 2,000 mm. As medidas foram obtidas por meio do software Winrhizo v. 4.0 (Regent Systems, Quebec, Canada). As plântulas de milho foram coletadas com 12 dias após transplante para solução de Hoagland's com 4 doses de P (0, 2,5, 150 e 250 μM). Foram analisados 2 genótipos contrastantes L3 (eficiente) e L22 (ineficiente). As barras de erro correspondem a SEM de 9 repetições com 3 plantas cada.



**Figura 4.** Plântulas de milho de genótipos contrastantes (L3 – eficiente e L22 – ineficiente) com 12 dias após o tratamento com baixo e alto P (2,5 e 250  $\mu$ M).

Um elaborado sistema de raízes é necessário para a absorção eficiente de água e nutrientes na planta em desenvolvimento. O sistema radicular do milho é composto por diferentes raízes formadas durante o desenvolvimento da planta, sendo que as raízes seminais são relevantes apenas durante os estágios iniciais do desenvolvimento da plântula de milho (HOCHHOLDINGER et al., 2004). Nos estágios posteriores, um extenso sistema de raízes pós-embriônicas saídas da parte aérea forma a maior parte das raízes da planta adulta. Este tipo de raiz parece ser o diferencial entre os genótipos contrastantes a P, visto que foi encontrado um maior número de raízes com diâmetro entre 1-2 mm, que parece ser relativo a este tipo de raiz.



## Conclusões

A melhor condição de cultivo hidropônico para diferenciar genótipos contrastantes de milho quanto à eficiência em absorção e utilização de P é utilizando a dosagem de 2,5  $\mu$ M de P após 12 dias de tratamento.

As principais características fenotípicas para distinguir os genótipos são: volume radicular, conteúdo de P na parte aérea, proporção raiz:parte aérea e quantidade de raízes com diâmetro ente 1 e 2 mm.

A metodologia de avaliação e seleção em solução nutritiva de genótipos de milho eficientes quanto ao uso de fósforo pode ser empregada como ferramenta adicional na seleção de genótipos superiores quanto ao uso de P nos programas de melhoramento de milho da Embrapa.

## Agradecimentos

Os autores agradecem a Gislene Rodrigues Braga Cristeli pela ajuda na montagem dos experimentos em câmara de crescimento e a Cristiane de Carvalho Guimarães e Paulo Eduardo de Aquino Ribeiro pelas análises de fósforo. Agradecem também a Fapemig, Embrapa e Fundação McKnight pelo apoio financeiro.

## Referências

ALVES, V. M. C. Mechanisms of plant adaptations to low phosphorus conditions. In: WORKSHOP ADVANCES IN IMPROVING ACID SOIL ADAPTATION OF TROPICAL CROPS AND FORAGES, AND MANAGEMENT OF ACID SOILS, 2005, Brasília. **Abstracts**. Cali: CIAT, 2005. Disponível em: <[http://webapp.ciat.cgiar.org/forrajes/pdf/acid\\_soils\\_brazil\\_workshop\\_abstracts\\_05.pdf](http://webapp.ciat.cgiar.org/forrajes/pdf/acid_soils_brazil_workshop_abstracts_05.pdf)>. Acesso em: 14 jun. 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 Yor, v. 43, p. 209-256, 2006.

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.

CANTÃO, F. R. O.; DURAES, F. O. M.; OLIVEIRA, A. C.; SOARES, A. M.; MAGALHAES, P. C. Morphological attributes of root system of maize genotypes contrasting in drought tolerance due to phosphorus stress. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 7, n. 2, p. 113-127, 2008.

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

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.

HOCHHOLDINGER, F.; WOLL, K.; SAUER, M.; DEMBINSKY, D. Genetic dissection of root formation in maize (*Zea mays*) reveals root-type specific development programmes. **Annals of Botany**, London, v. 93, p. 359-368, 2004.

HOCHHOLDINGER, F.; ZIMMERMANN, R. Conserved and diverse mechanisms in root development. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 11, p. 70-74, 2008.

HODGE, A.; BERTA, G.; DOUSSAN, C.; MERCHAN, F.; CRESPI, M. Plant root growth, architecture and function. **Plant and Soil**, The Hague, v. 321, p. 153-187, 2009.

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, 2007.

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

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

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional das plantas**. Piracicaba: Potafos, 1989. 201 p.

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

PARENTONI, S. N. **Estimativas de efeitos gênicos de diversos caracteres relacionados à eficiência e resposta ao fósforo em milho tropical**. 2008. Tese (Doutorado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, 2008.

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.

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.

SILVA, F. C. da (Org.). **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. Brasília, DF: Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia; Rio de Janeiro: Embrapa Solos; Campinas: Embrapa Informática Agropecuária, 1999. 370 p.

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.

**Embrapa**

---

*Milho e Sorgo*

**Ministério da  
Agricultura, Pecuária  
e Abastecimento**

