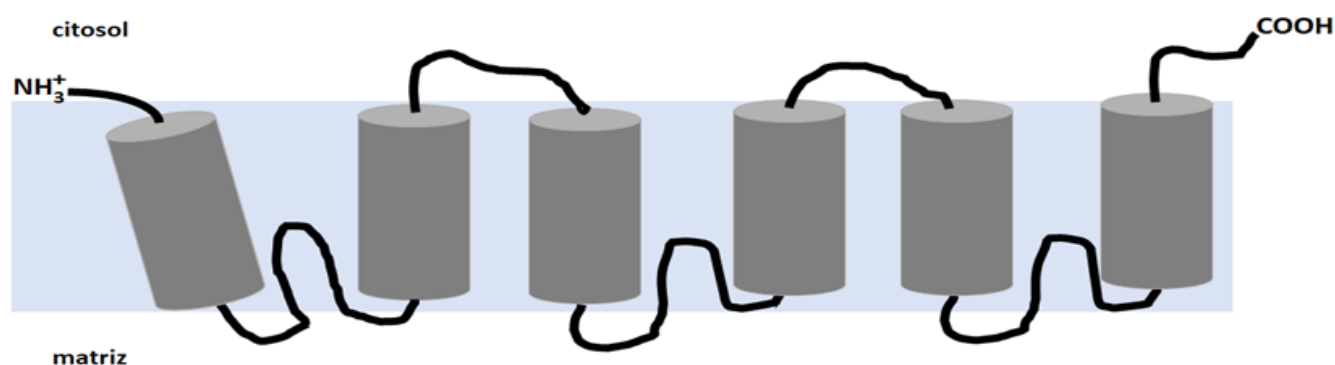


## Transportadores de fosfato e outros mecanismos adaptativos de plantas cultivadas em solos deficientes em fósforo



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

**DOCUMENTOS 266**

**Transportadores de fosfato e outros mecanismos adaptativos  
de plantas cultivadas em solos deficientes em fósforo**

Maria José Vilaça de Vasconcelos  
José Edson Fontes Figueiredo  
Kashandra G. Raghothama  
Isabel Regina Prazeres de Souza

**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](http://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)**

Embrapa Milho e Sorgo

---

Transportadores de fósforo e outros mecanismos adaptativos de plantas cultivadas em solos  
deficientes em fósforo / Maria José Vilaça de Vasconcelos ... [et al.]. – Sete Lagoas :  
Embrapa Milho e Sorgo, 2021.  
33 p. : il. -- (Documentos / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1518-4277; 266).

1. Melhoramento vegetal. 2. Planta. 3. Solo. 4. Fósforo. 5. Eficiência no uso. I. Figueiredo,  
José Edson Fontes. II. Raghothama, Kashandra G. III. Souza, Isabel Regina Prazeres de. IV.  
Série.

## **Autores**

### **Maria José Vilaça de Vasconcelos**

Farmacêutica - Bioquímica, P.hD em Biologia Molecular de Plantas, pesquisadora da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG.

### **José Edson Fontes Figueiredo**

Biólogo Molecular/Bioquímico, doutor em Bioquímica e Imunologia, pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG.

### **Kashandra G. Raghothama**

Engenheiro-agrônomo, P.hD, Professor da Purdue University-USA

### **Isabel Regina Prazeres de Souza**

Engenheira-agrônoma, P.hD em “Plant Science”, pesquisadora da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG.

## Apresentação

O fósforo (P) é um elemento essencial para a existência das várias formas de vida na terra. O aumento da produção agrícola é um desafio constante para responder à demanda crescente da população mundial por alimento. Contudo, a maioria dos solos apresenta quantidades limitadas de P disponível, portanto, inadequados ou dispendiosos para a agricultura de alta performance.

Práticas convencionais de manejo e uso de adubo fosfatado encarece a produção e afeta o meio ambiente, quando aplicado em excesso, sendo incompatível com a implantação de modelos baseados em sustentabilidade.

O documento aborda diferentes aspectos da adaptação de plantas e suas interações com organismos do solo nos desafios impostos pela quantidade limitada de P disponível e traz alguns resultados importantes das pesquisas realizadas nas últimas décadas pela equipe multidisciplinar da Embrapa Milho e Sorgo na busca de soluções, principalmente para a escassez de P disponível para as plantas cultivadas nos solos do Cerrado brasileiro.

*Frederico Ozanan Machado Durães*  
Chefe-geral

## Sumário

Introdução.....	07
Aquisição e transporte de fosfato em plantas .....	08
Figura 1. Modelo do transporte secundário de P através da membrana plasmática .....	09
Figura 2. Transporte de P dentro de uma célula vegetal. Transporte simplificado de fosfato através dos compartimentos da membrana plasmática, mitocôndria e cloroplasto.....	09
Figura 3. Estrutura de transportadores de P na membrana citoplasmática (A) e mitocondrial (B) de plantas.....	11
Variações genéticas para eficiência no uso de P entre plantas .....	12
Conclusões.....	15
Referências .....	15
Literatura Recomendada .....	33

## Introdução

Atualmente, mais de 1,5 bilhão de hectares de terras são usadas para a produção agrícola em todo o globo. Entretanto, cerca de 805 milhões de pessoas no mundo não têm comida suficiente para levar uma vida saudável e ativa (McGuire, 2015). De acordo com ONU (2012), a população mundial em 2024 será superior a 8 bilhões de pessoas e, em 2050, superior a 9,5 bilhões, o que irá consequentemente demandar maior oferta de alimentos (Saath; Fachinello, 2018). Dessa forma, o crescimento populacional, o aumento do consumo e a expansão das cidades nas próximas décadas acendem o debate sobre os desafios dos governos mundiais para atenderem às novas necessidades humanas.

Na agricultura, estima-se que aproximadamente 5,7 bilhões de hectares de terras apresentam quantidades limitadas de nutrientes como o fósforo (P), portanto, inadequados para sustentar o incremento na produção agrícola (Dhillon et al., 2017; Pavinato et al., 2020). O P é um elemento vital para todos os seres vivos e está envolvido em praticamente todos os processos metabólicos, incluindo biossíntese de macromoléculas, fotossíntese e respiração celular (Marschner, 1995; Plaxton; Carswell, 1999; Raghothama, 1999; Stigter; Plaxton, 2015; Motomura et al., 2018). Contudo, a deficiência de P nos solos é uma característica universal, por causa da fixação do ortofosfato em formas minerais ou orgânicas (Mengel et al., 2001; Santos et al., 2008). As formas e o grau de labilidade do P variam com as características físicas e propriedades do solo, sendo que as formas fixas desse nutriente são relativamente estáveis, portanto, indisponíveis para as plantas (Santos et al., 2008; Samuel; Ebenezer, 2014; Pavinato et al., 2020). O P é disponibilizado para a rizosfera, principalmente na forma de fosfato inorgânico (Pi) (Raghothama, 1999; Shen et al., 2011; Tiecheret et al., 2012; Xomphoutheb et al., 2020). Contudo, em razão das interações do P com outros constituintes do solo, como Al, Fe e Ca, ocorre redução da sua taxa de difusão, o que o torna pouco disponível na rizosfera e reduz o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Comerford, 1998; Matar et al., 1992; Hinsinger, 2001; McNear 2013; Wu et al., 2013; Baveye, 2015). Nos solos ácidos das regiões tropicais e subtropicais, a baixa disponibilidade de P constitui uma das maiores preocupações para a agricultura sustentável e de elevada produtividade (Barber, 1980; Natale et al., 2012; Tandzi; Mutengwa, 2020).

A produção sustentável de alimentos com foco na adaptação de plantas aos diferentes ambientes é prioridade para os países em desenvolvimento e com populações crescentes (Turner, 2009; White; Brown, 2010; FAO, 2014). Por outro lado, em solos tropicais e subtropicais, a deficiência de P e a toxicidade do alumínio são as principais preocupações para o alto rendimento das culturas. Por causa dos níveis tóxicos de alumínio, os solos ácidos são caracterizados por altos níveis de fosfato fixado (P), o que limita a absorção de P e outros nutrientes e restringe o crescimento das raízes e o desenvolvimento das plantas (Echart; Cavalli-Molina, 2001; Rahman et al., 2018).

Na América Latina, de modo geral, as safras são cultivadas em vastas extensões de solos com severa deficiência de P (Yan et al., 1996; Fageria; Nascente, 2014; Mendonça et al., 2015; Rossato et al., 2017; Alewell et al., 2020). No Brasil, os solos do Cerrado são altamente ácidos, com níveis tóxicos de alumínio (Al) e baixos níveis de P (Pavinato et al., 2021). Assim, a baixa disponibilidade de P é um fator limitante para a implantação de culturas de alto rendimento (Schaffert et al., 2001; Chen et al., 2020; Sano, 2019). Na agricultura convencional, a deficiência de P é suprida pela aplicação de fertilizantes fosfatados. No entanto, esta prática além de cara é insustentável em longo prazo por causa da diminuição das reservas não renováveis de fosfato de rocha (Kisko et al., 2018). Além disso, evidências crescentes têm mostrado que os fertilizantes sozinhos não podem sustentar a produtividade agrícola por longo período (Tilman et al., 2002; Liverpool-Tasie et al., 2017;

Mtangadura et al., 2017). Dentre as estratégias do melhoramento para minimizar esse problema, estão a exploração da diversidade de germoplasma das plantas com melhor eficiência no uso de P em condições de baixo de P e os mecanismos morfofisiológicos e moleculares envolvidos na regulação dessa característica.

## Aquisição e transporte de fosfato em plantas

Dentre as restrições mais significativas para a sustentabilidade da agricultura em todo o planeta está a deficiência de nutrientes nos solos, que restringe o crescimento das plantas (Shrivastava; Kumar, 2015; FAO, 2017; Tandzi; Mutengwa, 2020). Além disso, a acidez e a salinidade resultantes da associação da formação geológica predominante na paisagem e outros fatores, tais como a má distribuição das chuvas, a drenagem deficiente e a exploração agrícola inadequada, prejudicam a produção agrícola (Pedrotti et al., 2015). Os níveis tóxicos de alumínio em solos ácidos geralmente restringem o crescimento das raízes, o desenvolvimento das plantas e limitam a absorção de P e outros nutrientes. Além disso, os solos ácidos também são caracterizados por altos níveis de fosfato fixado (P), e a disponibilidade de fosfato é um fator de limitação no crescimento das plantas em muitos ecossistemas naturais (Barber, 1980).

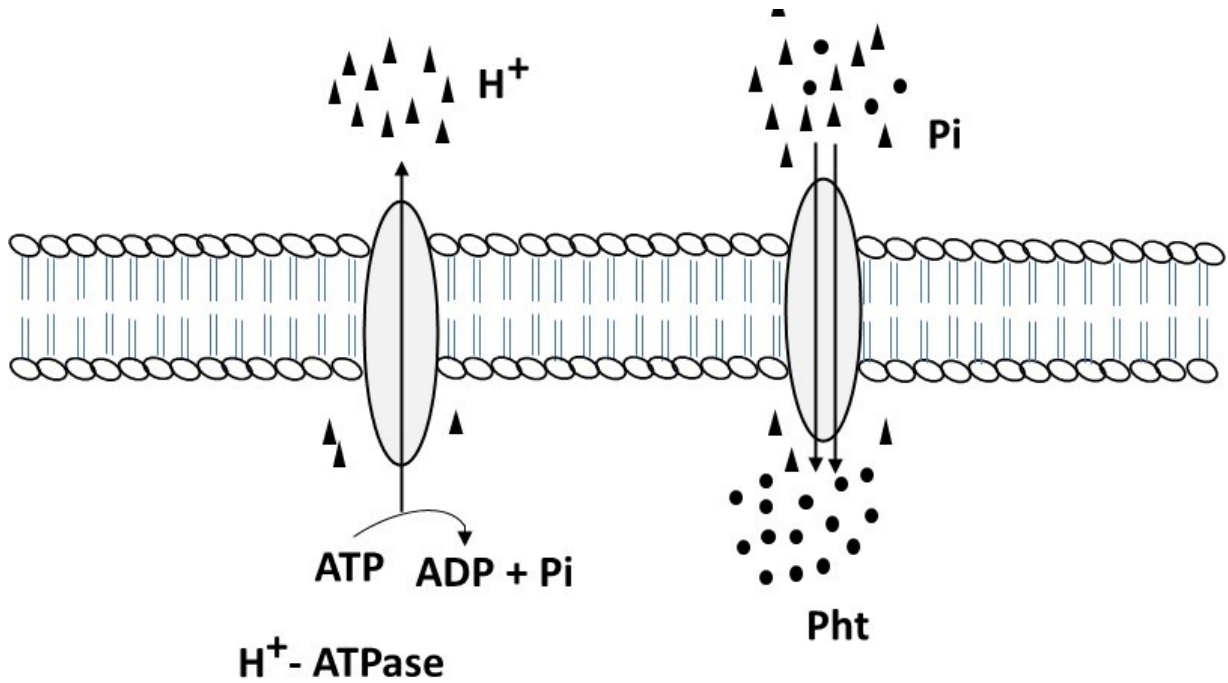
O P é um macronutriente essencial para todos os organismos vivos, sendo constituinte de várias moléculas biologicamente relevantes e um metabólito de amplo espectro de processos biológicos (Marschner, 1995; Motomura et al., 2018). Na rizosfera, o P é disponibilizado principalmente na forma de fosfato inorgânico ( $P = PO_3^{4-}$ ) (Raghothama, 1999; Shen et al., 2011). Na agricultura, a baixa disponibilidade de P é limitante para o desenvolvimento das plantas pela taxa lenta de difusão e sua interação com vários constituintes do solo (Syers et al., 2008; Shen et al., 2011; Wu et al., 2013; Baveye, 2015; FAO 2017).

As células vegetais adquirem o P por meio de um gradiente de concentração através da membrana plasmática, onde as concentrações de P no citoplasma são normalmente 1.000 vezes maiores do que no apoplasto. Em condições experimentais, foram observadas as atividades de mecanismos de alta e baixa afinidade de absorção de P pelas células das plantas (Mimura, 1999; Raghothama, 1999). Evidências experimentais indicaram que, em situações que correspondem às concentrações de P nos solos (1–10  $\mu\text{M}$ ), os transportadores de alta afinidade são os responsáveis pela absorção do P. Por outro lado, um processo de transporte ativo secundário (cotransporte), usando o gradiente eletroquímico conduzido por prótons gerados pelo transporte ativo ( $H^+$ -ATPase) na membrana plasmática, foi proposto como o mecanismo responsável pela absorção de P pelas plantas (Raghothama, 1999; Mimura, 1999; Schachtman et al., 1998). Informações adicionais do envolvimento de cotransporte na captação de P foram obtidas com o uso de inibidores que dissiparam o gradiente de prótons através das membranas e suprimiram a absorção de P pelas células (Leggiewie et al., 1997; Daram et al., 1998). A constante de Michalis-Menten ( $K_m$ ), que é a concentração de substrato que permite que a reação prossiga em metade de sua taxa máxima, varia de 1,8 a 9,9  $\mu\text{M}$  para os transportadores de P de alta afinidade (Mimura, 1999). Esses transportadores são induzidos quando ocorre deficiência de P, enquanto os transportadores de fosfato de baixa afinidade são expressos constitutivamente.

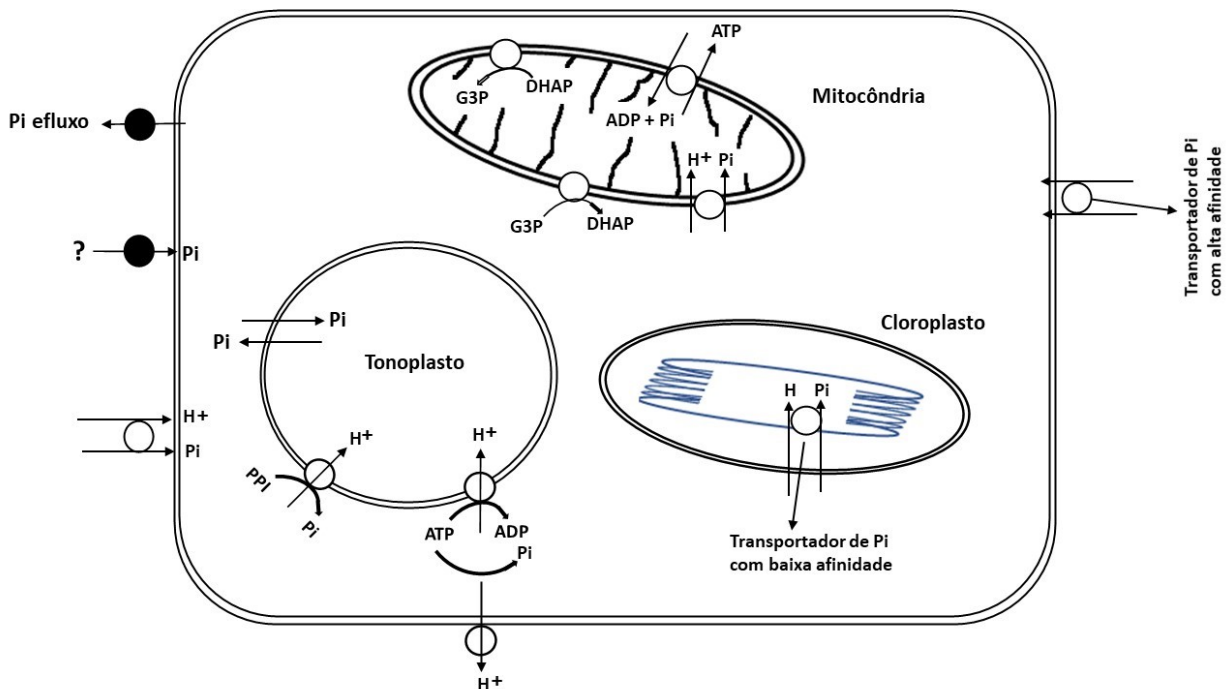
As plantas adquirem P por um processo de cotransporte mediado por energia que é conduzido por um gradiente de prótons ( $H^+$ -ATPase) gerado pela membrana plasmática (Figuras 1 e 2) (Ullrich-Eberius et al., 1981). A caracterização cinética do sistema de captação de P pelas células vegetais em culturas *in vitro* indicou a atividade de transporte de alta afinidade operando em baixa concentração de P (faixa micromolar) e uma atividade de baixa afinidade operando em concentração



mais alta de P (Epstein, 1976; Ullrich-Eberius et al., 1981, 1984; Sakano, 1990). Esses resultados sugerem que os transportadores de alta afinidade devem estar envolvidos na absorção de P pelas plantas quando as concentrações de P no solo são baixas (Raghothama et al., 1998; Nussaume et al., 2011).



**Figura 1.** Modelo do transporte secundário de Pi através da membrana plasmática. A atividade da  $H^+$ -ATPase gera o gradiente  $H^+$  (triângulos) através da bicamada lipídica às custas do ATP. O cotransporte  $H^+/Pi$  (círculos) é mediado pela proteína transportadora Pi (Pht). As setas marcam a orientação do transporte. (Adaptado de Poirier; Bucher, 2002).



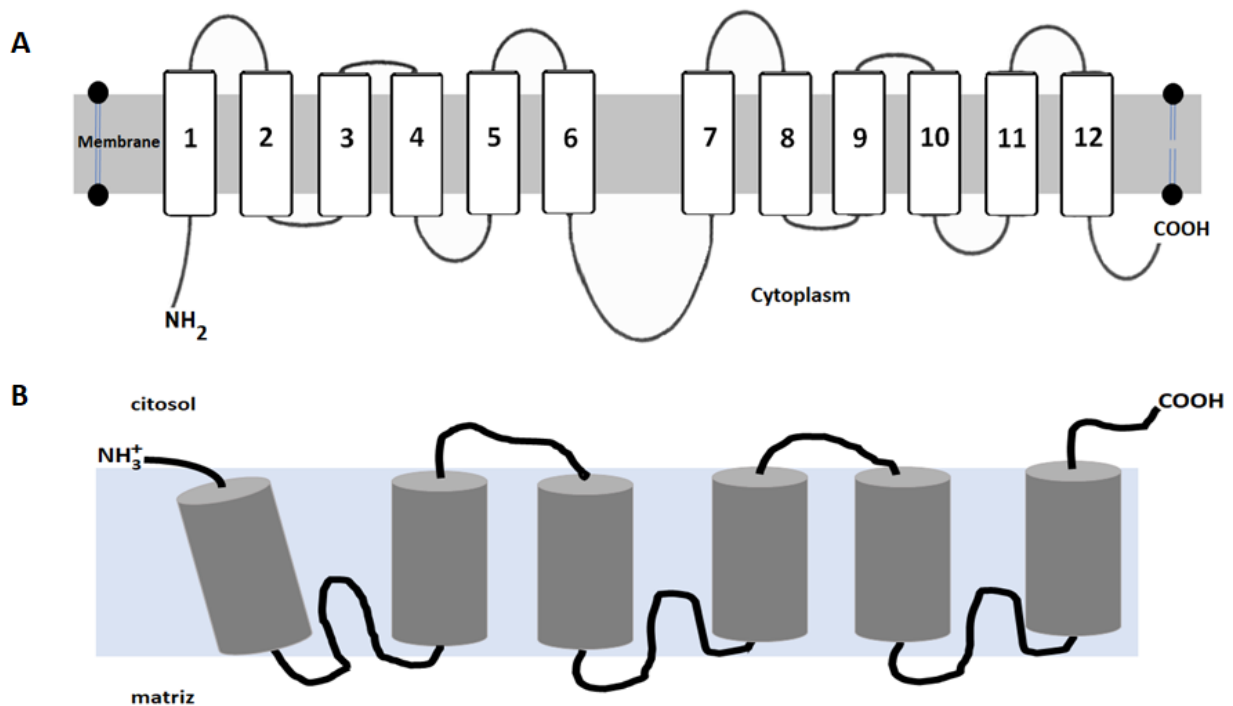
**Figura 2.** Transporte de Pi dentro de uma célula vegetal. Transporte simplificado de fosfato através dos compartimentos da membrana plasmática, mitocôndria e cloroplasto. G3P-glicerol-3-fosfato, DHAP-dihidroxiacetona fosfato, MFS-super-família de facilitador principal (baseado em Srivastava et al., 2018 e Jia et al., 2021).

A capacidade das plantas de responderem apropriadamente à disponibilidade de nutrientes impacta significativamente sua adaptação ao meio ambiente. As plantas desenvolveram mecanismos sofisticados para sobreviver em condições limitadas por P (Raghothama, 1999; Srivastava et al., 2018). Neste contexto, os transportadores de fosfato de alta afinidade desempenham um papel essencial. Muitos transportadores de várias espécies de plantas foram clonados e caracterizados. O primeiro transportador de fosfato de alta afinidade, PHO84, capaz de realizar o cotransporte próton/fosfato, foi isolado de levedura (Bun-Ya et al., 1991). Da mesma forma, genes que codificam transportadores de fosfato de alta afinidade envolvidos no transporte de P acoplado a prótons foram isolados de muitas espécies de plantas, como *Arabidopsis thaliana* (Muchhal et al., 1996; Smith et al., 1997; Mitsukawa et al., 1997a, 1997b; Okumura et al., 1998; Daram et al., 1999), *Solanum tuberosum* (Leggewie et al., 1997; Rausch et al., 2001), *Catharanthus roseus* (Kai et al., 1997), *Lycopersicon esculentum* (Daram et al., 1998; Liu et al., 1997), *Medicago truncatula* (Burleigh; Harrison, 1998; Liu et al., 1998), *Hordeum vulgare* (Smith et al., 1999), *Nicotiana tabacum* (Mitsukawa et al., 1997b; Baek et al., 2001), *Lupinus albus* L. (Liu et al., 2001), *Triticum aestivum* (Davies et al., 2002), *Sorghum bicolor* (Vasconcelos et al., 2018, 2020) e *Oryza sativa* (Paszkowski et al., 2002).

Os transportadores de P foram classificados em cinco famílias: PHT1, PHT2, PHT3, PHT4 e PHT5 (Wang et al., 2017a). Em *Brassica napus*, a família de genes *Pht1* é composta por 49 membros de transportadores de fosfato de alta afinidade, cuja maioria codifica proteínas localizadas na membrana celular e funcionam translocando P do meio externo para o citoplasma (Raghothama, 2000a, 2000b; Li et al., 2019, 2020). A função desses transportadores de P foi confirmada pela complementação dos mutantes de levedura deficientes para absorção de P (Muchhal et al., 1996; Leggewie et al., 1997; Kai et al., 1997; Liu et al., 1998; Daram et al., 1998, 1999; Nussaume et al., 2011; Qin et al., 2012; Sun et al., 2012; Chang et al., 2019; Ruili et al., 2020). As sequências de aminoácidos indicaram que os transportadores de fosfato de alta afinidade são altamente conservados nas plantas (Raghothama, 1999; Gu et al., 2016). A família *Pht1* de transportadores de fosfato tem estruturas semelhantes em 12 regiões, abrangendo a membrana, separados em dois grupos de seis separados por uma grande região hidrofílica carregada (Figura 3A), e são induzidos em resposta à deficiência de P (Karthikeyan et al., 2002; Mudge et al., 2002; Vasconcelos et al., 2021). Vários estudos forneceram fortes evidências sobre a regulação da transcrição desses genes pelo estresse de P (Muchhal et al., 1996; Raghothama 2000a; Baldwin et al., 2001; Karthikeyan et al., 2002; Gu et al., 2016; Baek et al., 2017; Wang et al., 2017a; Li et al., 2019; Yadava et al., 2021; Vasconcelos et al., 2021).

Em estudo recente, Liu et al. (2019) observaram que os genes *BnaPHT1* de *Brassica napus*, além de responderem ao estresse de deficiência de fósforo, também são regulados por outros tipos de estresses nutricionais, tais como nitrogênio, potássio, enxofre e ferro. Além disso, fitormônios como auxinas e citocininas, estresses salinos e hídricos, também regulam a abundância de transcritos *BnaPHT1*. Análises de coexpressão gênica baseada em RNA-seq indicaram que *BnaPHT1s* devem cooperar entre si e com outros genes que regulam a homeostase de nutrientes em *B. napus*. As análises de promotores de *BnaPHT1s* revelaram a presença dos elementos GT-1 que regulam negativamente ou positivamente a expressão gênica em plantas (Zhou, 1999), DRE (indução ABA-independente de vários genes responsivos aos estresses osmóticos e de temperaturas baixas, além de outros genes induzidos por estresse (Singh; Laxmi, 2015)) e P1BS (direcionam a expressão de genes transportadores de P e a homeostase em plantas (Sobkowiak et al., 2012)). Esses resultados indicaram que *BnaPHT1s* devem estar envolvidos no “crosstalk” mediado por fitormônios, que é responsável pela detecção dos níveis de P, N, K, S e Fe no meio extracelular, bem como na resposta aos estresses salinos e hídricos (Liu et al., 2019). Esse conjunto de resultados apresentados por

Liu et al. (2019) forneceu, pela primeira vez, forte evidência sobre a existência de uma regulação transcricional múltipla envolvendo os genes *BnaPHT1* de *B. napus*.



**Figura 3.** Estrutura de transportadores de P, na membrana citoplasmática (A) e mitocondrial (B) de plantas. As linhas indicam loops e bobinas. Os cilindros representam a hélice  $\alpha$  de doze domínios que abrangem a membrana (JEFF, Adaptado de Raghothama, 1999), (B) Carreador de fosfato na membrana da mitocôndria com seis domínios transmembrana (baseado em Krämer, 1996 e Takabatake et al., 1999).

Foram identificados em *Arabidopsis* nove membros de transportadores de fosfato de alta afinidade (Mudge et al., 2002); em arroz, treze membros (Paszkowski et al., 2002); e oito em cevada (Smith et al., 1999). Todos eles pertencem à família Pht1 e são predominantemente expressos nas raízes, embora alguns também apresentem expressão nos tecidos caulinares (Daram et al., 1998; Karthikeyan et al., 2002). A transcrição desses genes pode ser regulada e reprimida em meios reabastecidos com P (Raghothama, 2000a; Vasconcelos et al., 2021). A análise detalhada dos vários transportadores de fosfato usando construções de gene repórter revelou que eles são expressos em diferentes tecidos das plantas, indicando o seu envolvimento, tanto na absorção de P do solo como na translocação de P dentro da planta (Mudge et al., 2002; Karthikeyan et al., 2002; Nussaume et al., 2011; Młodzińska; Zboińska, 2016). A caracterização dos promotores *AtPT1* e *AtPT2* de genes transportadores de P em *Arabidopsis*, demonstrou que as plantas compartilham mecanismos regulatórios comuns na ativação de genes envolvidos na resposta de deficiência de P em *Arabidopsis* e tabaco (Karthikeyan et al., 2002).

Pht2 é outra família de transportadores de fosfato de baixa afinidade que ficam localizados na membrana dos cloroplastos e funcionam aumentando o transporte de P e protegendo o aparato fotossintético (Daram et al., 1999; Versaw; Harrison, 2002; Flügge et al., 2011; Srivastava et al., 2018; Feng et al., 2021). Em *Arabidopsis*, esta família de transportadores de fosfato é expressa constitutivamente e preferencialmente nas folhas (Raghothama, 2000b; Sun et al., 2012). Portanto, os transportadores de baixa afinidade podem estar envolvidos na remobilização de Pi na parte aérea das plantas. Em outro estudo, quatro clones de cDNA que codificam transportadores de fosfato

mitocondrial (MPT) foram isolados e caracterizados em soja, milho, arroz e *Arabidopsis* (Takabatake et al., 1999). Os perfis das sequências de aminoácidos deduzidas desses cDNA indicaram a existência de seis domínios transmembrana que são altamente conservados na família de outros transportadores mitocondriais (Figura 3B). Os transportadores de fosfato mitocondrial têm uma estrutura tripartida típica com três segmentos repetidos, com cada segmento consistindo em duas hélices  $\alpha$  transmembrana (Kuan; Saier, 1993). Esses transportadores pertencem a uma superfamília, que inclui os transportadores de piruvato e citrato (Kuan; Saier, 1993; Palmieri et al., 1996; Marobbio et al., 2006; Palmieri; Pierri, 2010). Mitsukawa et al. (1997b) mostraram que a superexpressão do gene transportador de fosfato de alta afinidade de *Arabidopsis* em células de tabaco gerou um aumento da captação de fosfato.

Um grupo de genótipos de sorgo, eficiente e ineficiente no uso de fósforo, foi utilizado para clonar dois genes caracterizados como transportadores de fosfato de alta afinidade, pertencentes à família Pht1 (Vasconcelos et al., 2021). Nesse estudo foram analisadas as funções potenciais dos transportadores de fosfato de alta afinidade para aumentar a eficiência do uso de P em genótipos contrastantes de sorgo naturalmente adaptados a solos deficientes em fósforo. A estratégia empregada foi primeiro isolar os transportadores de P de alta afinidade usando uma biblioteca de cDNA de sorgo e em seguida caracterizar a função dos transportadores em plantas cultivadas em solução nutritiva, nas condições de suficiência e insuficiência de P. Os cDNAs Pht1-1 (*SbPT1*) e Pht1-2 (*SbPT2*) mostraram alta homologia (83% a 87%) com as proteínas transportadoras de fosfato OsPT8 (Paszkowski et al., 2002), HvPT4 (Rae et al., 2003) e ZmPTs (Nagy et al., 2006; Vasconcelos et al., 2018) de arroz, cevada e milho, respectivamente. Esses resultados foram consistentes com outros estudos que encontraram elevada semelhança nas sequências de DNA entre as famílias de transportadores de P de várias espécies de plantas como arroz, *Arabidopsis*, milho e cevada (Raghothama, 1999; Paszkowski et al., 2002; Nagy et al., 2006; Rae et al., 2003; Nussaume et al., 2011; Lee et al., 2019). Esses transportadores desempenham um papel fundamental na absorção de P do solo e/ou mobilização para diferentes partes das plantas, tanto vegetativa como reprodutiva (Nussaume et al., 2011; Vasconcelos et al., 2020, 2021).

## Variações genéticas para eficiência no uso de P entre plantas

A eficiência do uso de P é um caráter complexo, controlada por muitos genes induzidos ou suprimidos, que formam uma rede regulatória que interage com todo o conteúdo celular e o ambiente externo, provavelmente influenciado por interações epistáticas (Magalhães et al., 2017; Vasconcelos et al., 2021). Em várias culturas, foi relatada a existência de variações intraespecíficas e interespecíficas para a capacidade de plantas crescerem em condições limitantes de P (Lynch; Beebe, 1995; Hammond et al., 2004; Leiser et al., 2014, 2015; Schneider et al., 2019; Xie et al., 2020). Algumas dessas variações envolvem alterações na arquitetura das raízes e o aumento do comprimento e da densidade dos pelos radiculares que formam a zona pilífera, melhorando a exploração do solo pelas raízes (Marschner, 1995; Bates; Lynch, 1996; 2001; Gahoonia et al., 1998; Costa et al., 2011; Magalhães et al., 2017; Bernardino et al., 2019; Liu, 2021; Yang et al., 2021a). No feijoeiro, a formação de aerênquima cortical nas raízes de genótipos-elite também foi relacionada com a adaptação das plantas aos solos com deficiência de P (Mingshou et al., 2003). Em milho, Díaz (2016) demonstrou que deficiência de fósforo induziu a formação de aerênquima e alterações na anatomia radicular em um genótipo que era tolerante à seca. O balanço entre auxinas e citocininas é crucial para induzir a formação de raízes adventícias (Gonin et al., 2019). Entre os fitormônios, a auxina desempenha um papel importante para a regulação do processo de formação das raízes adventícias. A formação de raízes adventícias é um caráter quantitativo regulado por fatores externos

e endógenos (Pop et al., 2011). Em milho, as diferenças inter e intraespecíficas na capacidade de utilizar o fósforo (P) do solo são explicadas, em parte, por variações na morfologia e fisiologia das raízes (Machado; Furlani, 2004). Magalhães et al. (2017) apresentaram ampla revisão sobre as bases genéticas, moleculares e fisiológicas responsáveis pelas alterações na morfologia e arquitetura das raízes para aquisição de P, visando identificar possíveis alvos e estabelecer estratégias para acelerar a geração de cultivares adaptadas aos baixos níveis de fósforo no solo o melhoramento de plantas. Em 2020, Barros et al. (2020), realizaram vasta revisão de literatura para identificar elementos comuns, envolvidos na resposta de plantas a três tipos de estresse: hídrico, alumínio tóxico, e baixa disponibilidade de P quando cultivadas em solos ácidos. Os autores relataram a existência de elementos comuns na resposta aos níveis elevados de acidez do solo pela presença de alumínio e deficiência de P. Foram identificados vários genes e proteínas que podem estar envolvidas na resposta de plantas aos três tipos de estresse analisados. Entre esses achados estão genes das vias de sinalização e regulação, tais como várias famílias de fatores de transcrição apontados como os melhores candidatos para determinar a resposta de plantas aos três tipos de estresses considerados naquele estudo (Barros et al., 2020).

Existem evidências científicas de que muitas das mudanças bioquímicas, fisiológicas e morfológicas que ocorrem em plantas como resposta à deficiência de P estão associadas à expressão gênica alterada (Plaxton; Carswell, 1999; Raghothama, 1999; Vance et al., 2003; Hammond et al., 2004; Jiang et al., 2017; Klem et al., 2019; Vasconcelos et al., 2020; Meng et al., 2021). Essas mudanças na expressão gênica são iniciadas em resposta direta e específica à deficiência de P, e alguns genes induzidos estão diretamente envolvidos com o aumento da disponibilidade e absorção de P pelas raízes. Os transportadores de fosfato, enzimas fosfatases e enzimas envolvidas na síntese de ácidos orgânicos e formação de canais aniônicos são exemplos de proteínas codificadas por genes cuja expressão é induzida por deficiência de fósforo.

Vários esforços têm sido feitos para elucidar os mecanismos moleculares responsáveis pelas diferenças genotípicas na absorção de P (Hasan et al., 2016; Li et al., 2016; Zhang et al., 2009, 2010, 2013, 2016; Wang et al., 2017b; Vasconcelos et al., 2018). Estudos recentes identificaram locus de característica quantitativa (*Quantitative Trait Loci* – QTLs) com efeitos maiores ou principais e menores associados à deficiência de P em arroz (Anis et al., 2018; Jewel et al., 2019), trigo (Yang et al., 2018; Wasson et al., 2021), soja (Yang et al., 2021b), milho (Azevedo et al., 2015; Li et al., 2019) e sorgo (Bernardino et al., 2019). Em arroz, um QTL principal relação parte aérea e raiz foi mapeado no cromossomo 12, e vários QTLs menores foram identificados nos cromossomos 1, 6 e 9 em plantas cultivadas sob condições de deficiência de P (Ni et al., 1998). Recentemente, esses dados foram confirmados por Anis et al. (2018), que encontraram também outros QTLs associados à baixa tolerância ao P nos cromossomos 2, 3, 4, 5 e 10. Em outro estudo, o mapeamento de QTLs em uma população de arroz desenvolvida a partir do cruzamento entre a variedade local Kasalath (alta absorção de P) e a cultivar moderna Nipponbare (baixa absorção de P) mostrou que cerca de 80% das variações entre genótipos eficientes e ineficientes no uso de fósforo envolveu um único QTL, chamado de *Pup1* (*Phosphorus uptake 1*) (Wissuwa; Ae, 2001; Wissuwa et al., 2002; Anis et al., 2018; Jewel et al., 2019). Posteriormente, foi o gene que controla este QTL, que codifica a proteína cinase, denominada *PSTOL1* (*Phosphorus Starvation Tolerance 1*) (Gamuyao et al., 2012). A introgressão de *Pup1* em variedades de arroz aumentou significativamente a absorção de P pelas plantas e o rendimento de grãos em solos com baixa disponibilidade de P (Wissuwa; Ae, 2001). Em sorgo, Bernardino et al. (2019) identificaram QTLs nos cromossomos 3 e 7 homólogos do gene *OsPSTOL1* de arroz para uma serina/treonina cinase que tem efeito na morfologia radicular e na



produtividade de grãos pelo aumento da absorção de P do sorgo sob baixa disponibilidade desse elemento.

Outros estudos utilizando técnicas de genômica estão acelerando a identificação dos determinantes moleculares da rede responsável pela homeostase de P em plantas (Misson et al., 2005; Huang et al., 2013; Secco et al., 2013; Bielecka et al., 2015; Heuer et al., 2017). A técnica denominada “RNA sequencing” (RNAseq), associada com o emprego de métodos computacionais, possibilita a quantificação precisa de mRNAs e de RNAs não codantes, como os microRNAs (Vivek; Kumar, 2021). Essa técnica revela novos transcritos, ainda não anotados, e isoformas de “splicing” gênico (Trapnell et al., 2010, 2012; Vivek; Kumar, 2021). Um exemplo do uso dessa abordagem pode ser encontrado nos estudos de Du et al. (2016), em que os autores avaliaram a tolerância ao baixo P de 560 acessos de milho em condições de campo, e desse grupo selecionaram e realizaram estudo de expressão gênica de duas linhagens: CCM454, tolerante a baixos níveis de P, e 31778, sensível a baixos níveis de P. Os genes responsivos à deficiência de P comuns a CCM454 e 31778 estão envolvidos em vários processos metabólicos, incluindo a atividade da fosfatase ácida (APase). A determinação das atividades de APase secretoras de raiz mostra que a indução de APase pelo estresse de P ocorre muito mais cedo em CCM454 do que em 31778. Análise de ontologia genética de genes diferencialmente expressos (DEGs) e atividades CAT/POD entre CCM454 e 31778 sob P-suficiente e P-deficiente, demonstraram que CCM454 tem uma maior capacidade de eliminar espécies reativas de oxigênio (ROS) do que 31778. Além disso, os autores também identificaram 16 miRNAs em raízes e 12 miRNAs em parte aérea, incluindo o miRNA399s, e todos eles foram identificados como DEGs entre CCM454 e 31778. Os resultados de Du et al. (2016) indicaram que a tolerância ao baixo P de CCM454 deve-se principalmente à rápida resposta ao estresse de P e eliminação eficiente de ROS.

Outro aspecto importante da intrincada rede regulatória de P em plantas está associado aos genes microRNAs (miRNAs) e seus transcritos. Essas moléculas constituem uma classe de reguladores da expressão gênica por meio de degradação pós-transcricional de mRNA ou repressão da tradução. Grande quantidade de evidências acumuladas nas últimas décadas mostraram a relação entre miRNAs e a resposta dos organismos durante os variados tipos de situações de estresse. Nas plantas, os miRNAs são essenciais nas respostas adaptativas aos diferentes tipos de estresses, bióticos e abióticos (Abdurakhmonov et al., 2008; Gu et al., 2016). Os microRNAs (miRNAs) funcionam como reguladores-chave de genes sinalizadores de estresse nutricional (Chiou, 2007; Nguyen et al., 2015; Hasan et al., 2016; Kumar et al., 2017) e os microRNAs miR399 e miR827 regulam a homeostase de P (Fujii et al., 2005; Chiou et al., 2006; Hsieh et al., 2009; Pant et al., 2009; Lin et al., 2010; Jeong et al., 2011; Kant et al., 2011; Kuo; Chiou, 2011; Wang et al., 2012; Tian et al., 2018; Li et al., 2019; Ding et al., 2020). Secco et al. (2013), analisando o padrão de expressão de genes miRNA de em raízes e folhas de arroz cultivado em condições de ausência e suficiência de P, identificaram 20 famílias de miRNA que ainda não tinham sido associadas com o estresse de fósforo. Esses autores também determinaram que o microRNA miR399, marca para degradação o seu mRNA alvo, que codifica a enzima Ubiquitina (*E2PHO2*), responsável pela regulação negativa de genes envolvidos na resposta de plantas à carência de P.

A associação de fungos micorrízicos com as raízes é interação simbiótica importante para aumentar a aquisição de P pelas plantas (Harrison, 1999; Bressan et al., 2001; Smith et al., 2011; Wang et al., 2017b; Vergara et al., 2019; Liu et al., 2020; Srivastava et al., 2021). Ao associarem-se com as plantas, os fungos micorrízicos funcionam como um sistema radicular estendido e altamente eficiente em que as hifas absorvem, concentram e transportam P do solo que estariam fora do alcance das raízes (Finlay, 2008; Begum et al., 2019; Vergara et al., 2019). Portanto, a captação de fósforo

por fungos micorrízicos associados às raízes tem implicações importantes para o entendimento e melhoramento de plantas para aquisição de fósforo (Smith et al., 2011). Plantas não micorrízicas respondem à deficiência de P produzindo ramificações chamadas de raízes proteoides ou raízes em “cluster” (Marschner, 1995; Keerthisinghe et al., 1998; Gallardo et al., 2020; Lambers et al., 2006, 2021). As raízes proteoides produzem e secretam ácidos orgânicos e fosfatases no solo, com alta eficiência, e absorvem P mais rapidamente do que raízes não proteoides (Gilbert et al., 1997; Keerthisinghe et al., 1998; Miller et al., 2001; Zhao et al., 2021). Em muitas dicotiledôneas, a secreção de ácidos orgânicos e agentes quelantes aumenta a disponibilidade de P para as raízes (Raghothama, 1999, 2000b; Dotaniya; Meena, 2015; Müller et al., 2015; Wu et al., 2018; Takao et al., 2021).

Outro aspecto bastante explorado para melhorar o desempenho de plantas, quanto à eficiência no uso de P, tem sido o emprego de inoculantes contendo microrganismos (bactérias e fungos) solubilizadores de fosfato (Venkateswarlu et al., 1984; Richardson, 2001; Oliveira et al., 2009; Oliveira-Paiva et al., 2020; David; Oburger, 2011; Abreu et al., 2017; Wu et al., 2018; Liang et al., 2020). Estudos têm demonstrado a expressão de transportadores de P específicos nas células de raízes das membranas periarbusculares infectadas com micorriza (Rausch et al., 2001; Paszkowski et al., 2002; Reid; Hayes, 2003). De fato, o influxo de P em raízes colonizadas por micorrizas aumenta proporcionalmente ao número de raízes colonizadas, podendo atingir valores entre três e cinco vezes (Smith et al., 2011; Abdel-Salam et al., 2018). Outros dois grupos de microrganismos são os fungos e as bactérias solubilizadoras de P (PSB) e/ou mineralizadoras (PMB) de fosfato, que possibilitam a absorção de formas orgânicas e inorgânicas de P mantendo os níveis de nutrientes nos solos, portanto promovendo o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Tao et al., 2008; Jiang et al., 2018; Cataldi et al., 2020).

## Conclusões

O transporte de fósforo, do solo para as plantas, é um caráter complexo que engloba as condições físicas dos solos, as relações simbióticas com microrganismos solubilizadores de fosfato, a identificação e função de sinalizadores, reguladores, transportadores de P e adaptações morfológicas e bioquímicas. Em várias culturas, foi relatada a existência de variações intraespecíficas e interespecíficas responderem às condições limitantes de P. Portanto, o sucesso dos programas de melhoramento, visando a eficiência no uso de P pelas plantas, exige o entendimento profundo do funcionamento dos mecanismos envolvidos na intrincada rede de disponibilização e do uso de fósforo pelas plantas.

## Referências

- ABDEL-SALAM, E.; ALATAR, A.; EL-SHEIKH, M. A. Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi alleviates harmful effects of drought stress on damask rose. **Saudi Journal of Biological Sciences**, v. 25, n. 8, p. 1772-1780, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.10.015>.
- ABDURAKHMONOV, I. Y.; DEVOR, E. J.; BURIEV, Z. T.; HUANG, L.; MAKAMOV, A.; SHERMATOV, S. E.; BOZOROV, T.; KUSHANOV, F. N.; MAVLONOV, G. T.; ABDUKARIMOV, A. Small RNA regulation of ovule development in the cotton plant, *G. hirsutum* L. **BMC Plant Biology**, v. 8, article 93, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2229-8-93>.

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.; PANAGOS, P.; BORRELLI, P. Global phosphorus shortage will be aggravated by soil erosion. *Nature Communications*, v. 11, article 4546, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18326-7>.

ANIS, G. B.; WANG, H.; LI, Z.; WU, W.; SUN, L.; RIAZ, A.; CAO, L.; CHENG, S. Genomic regions analysis of seedling root traits and their regulation in responses to phosphorus deficiency tolerance in CSSL population of elite super hybrid rice. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. 5, e1460, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms19051460>.

AZEVEDO, G. C.; CHEAVEGATTI-GIANOTTO, A.; NEGRI, B. F.; HUFNAGEL, B.; COSTA E SILVA, L.; MAGALHÃES, J. V.; GARCIA, A. A. F.; LANA, U. G. P.; SOUSA, S. M.; GUIMARÃES, C. T. Multiple interval QTL mapping and searching for *PSTOL1* homologs associated with root morphology, biomass accumulation and phosphorus content in maize seedlings under low-P. **BMC Plant Biology**, v. 15, article 172, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0561-y>.

BAEK, S. H.; CHUNG, I.; YUN, S. J. Molecular cloning and characterization of a tobacco leaf cDNA encoding a phosphate transporter. **Molecules and Cells**, v. 11, n. 1, p. 1-6, 2011.

BAEK, D.; CHUN, H. J.; YUN, D. J.; KIM, M. C. Cross-talk between phosphate starvation and other environmental stress signaling pathways in plants. **Molecules and Cells**, v. 40, n. 10, p. 697-705, 2017. DOI: <https://doi.org/10.14348/molcells.2017.0192>.

BALDWIN, J. C.; KARTHIKEYAN, A. S.; RAGHOTHAMA, K. G. *LePS2*, a phosphorus starvation induced novel acid phosphatase from tomato. **Plant Physiology**, v. 125, n. 2, p. 728-737, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.125.2.728>.

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**. Madison: American Society of Agronomy, 1980. DOI: <https://doi.org/10.2134/1980.roleofphosphorus.c22>.

BARROS, V. A.; CHANDNANI, R.; SOUSA, S. M. de; MACIEL, L. S.; TOKIZAWA, M.; GUIMARÃES, C. T.; MAGALHÃES, J. V.; KOCHIAN, L. V. Root adaptation via common genetic factors conditioning tolerance to multiple stresses for crops cultivated on acidic tropical soils. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, article 565339, 2020. DOI: <http://doi.org/10.3389/fpls.2020.565339>.

BATES, T. R.; LYNCH, J. P. Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorous availability. **Plant, Cell & Environment**, v. 19, n. 5, p. 529-538, 1996. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb00386.x>.

BAVEYE, P. C. Grand challenges in the research on soil processes. **Frontiers in Environmental Science**, v. 3, article 10, 2015. DOI: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2015.00010>.

BEGUM, N.; QIN, C.; AHANGER, M. A.; RAZA, S.; KHAN, M. I.; ASHRAF, M.; AHMED, N.; ZHANG, L. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, article 1068, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01068>.



BERNARDINO, K. C.; PASTINA, M. M.; MENEZES, C. B.; SOUSA, S. M.; MACIEL, L. S.; CARVALHO, J. G.; GUIMARÃES, C. T.; BARROS, B. A.; SILVA, L. C.; CARNEIRO, P. C. S.; SCHAFFERT, R. E.; KOCHIAN, L. V.; MAGALHÃES, J. V. The genetic architecture of phosphorus efficiency in sorghum involves pleiotropic QTL for root morphology and grain yield under low phosphorus availability in the soil. **BMC Plant Biology**, v. 19, article 87, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1689-y>.

BIELECKA, M.; WATANABE, M.; MORCUENDE, R.; SCHEIBLE, W. R.; HAWKESFORD, M. J.; HESSE, H.; HOEFGEN, R. Transcriptome and metabolome analysis of plant sulfate starvation and resupply provides novel information on transcriptional regulation of metabolism associated with sulfur, nitrogen and phosphorus nutritional responses in *Arabidopsis*. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, article 805, 2015. DOI: <http://doi.org/doi:10.3389/fpls.2014.00805>.

BRESSAN, W.; SIQUEIRA, J. O.; VASCONCELLOS, C. A.; PURCINO, A. A. C. Mycorrhizal fungi and phosphorus on growth, yield and nutrition of intercropped grain sorghum and soybean. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 36, n. 2, p. 315-323, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2001000200015>.

BUN-YA, M.; NISHIMURA, M.; HARASHIMA, S.; OSHIMA, Y. The *PHO84* gene of *Saccharomyces cerevisiae* encodes an inorganic phosphate transporter. **Molecular and Cell Biology**, v. 11, n. 6, p. 3229-3238, 1991.

BURLEIGH, S. H.; HARRISON, M. J. Characterization of the *Mt4* from *Medicago truncatula*. **Gene**, v. 216, n. 1, p. 47-53, 1998. DOI: [https://doi.org/10.1016/s0378-1119\(98\)00326-6](https://doi.org/10.1016/s0378-1119(98)00326-6).

CATALDI, M. P.; HEUER, S.; MAUCLINE, T. H.; WILKINSON, M. D.; MASTERS-CLARK, E.; BENEDETTO, N. A.; CORBO, M. R.; FLAGELLA, Z. Effect of plant growth promoting bacteria on the growth of wheat seedlings subjected to phosphate starvation. **Agronomy**, v. 10, n. 7, article, 978, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10070978>.

CHANG, M. X.; GU, M.; XIA, Y. W.; DAI, X. L.; DAI, C. R.; ZHANG, J.; WANG, S. C.; QU, H. Y.; YAMAJI, N.; MA, J. F.; XUA, G. H. OsPHT1;3 mediates uptake, translocation, and remobilization of phosphate under extremely low phosphate regimes. **Plant Physiology**, v. 179, n. 2, p. 656-670, 2019. DOI: <http://doi.org/10.1104/pp.18.01097>.

CHEN, J.; GROENIGEN, K. J. van; HUNGATE, B. A.; TERRER, C.; GROENIGEN J.-W. van; MAESTRE, F. T.; YING, S. C.; LUO, Y.; JØRGENSEN, U.; SINSABAUGH, R. L.; OLESEN, J. E.; ELSGAARD, L. Long-term nitrogen loading alleviates phosphorus limitation in terrestrial ecosystems. **Global Change Biology**, v. 26, n. 9, p. 5077-5086, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.15218>.

CHIOU, T. J. The role of microRNAs in sensing nutrient stress. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, n. 3, p. 323-332, 2007.

CHIOU, T. J.; AUNG, K.; LIN, S. I.; WU, C. C.; CHIANG, S. F.; SU, C. L. Regulation of phosphate homeostasis by microRNA in *Arabidopsis*. **Plant Cell**, v. 18, n. 2, p. 412-421, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.105.038943>.

COMERFORD, N. B. Soil phosphorus bioavailability. In: LYNCH, J. P.; DEIKMAN, J.; (ed.). **Phosphorus in plant biology: regulatory roles in molecular, cellular, organismic, and ecosystem processes**. Rockville: American Society of Plant Physiology, 1998. p. 136-147.

COSTA, C. T.; STRIEDER, M. L.; ABEL, S.; DELATORRE, C. A. Phosphorus and nitrogen interaction: loss of QC identity in response to P or N limitation is anticipated in *pdr23* mutant.

**Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 23, n. 3, p. 219-229, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1677-04202011000300006>.

DARAM, P.; BRUNNER, S.; RAUSCH, C.; STEINER, C.; AMRHEIN, N.; BUCHER, M. *Pht2;1* encodes a low-affinity phosphate transporter from Arabidopsis. **Plant Cell**, v. 11, n. 11, p. 2153-2166, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.11.11.2153>.

DARAM, P.; BRUNNER, S.; AMRHEIN, N.; BUCHER, M. Functional analysis and cell-specific expression of a phosphate transporter from tomato. **Planta**, v. 206, n. 2, p. 225-233, 1998. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004250050394>.

DAVID, L. J.; OBURGER, E. Solubilization of phosphorus by soil microorganisms. In: BÜNEMANN, E.; OBERSON, A.; FROSSARD, E. (ed.). **Phosphorus in action, soil biology**. Berlin: Springer-Verlag, 2011. p. 169-198. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-3-642-15271-9\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-642-15271-9_7).

DAVIES, T. G. E.; YING, J.; XU, Q.; LI, Z. S.; LI, J.; GORDON-WEEKS, R. Expression analysis of putative high-affinity phosphate transporters in Chinese winter wheats. **Plant, Cell & Environmental**, v. 25, n. 10, p. 1325-1339, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00913.x>.

DHILLON, J.; TORRES, G.; DRIVER, E.; FIGUEIREDO, B.; RAUN, W. R. World phosphorus use efficiency in cereal crop. **Agronomy Journal**, v. 109, n. 4, article 1670, 2017. DOI: <https://doi.org/doi:10.2134/agronj2016.08.0483>.

DÍAZ, A. S. **Formação de aerênquima e fisiologia de dois genótipos de milho sob diferentes concentrações de fósforo e disponibilidade hídrica**. 2016. 62 p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Lavras, 2016.

DING, N.; HUERTAS, R.; TORRES-JEREZ, I.; LIU, W.; WATSON, B.; WOLF-RÜDIGER, S.; UDVARDI, M. Transcriptional, metabolic, physiological and developmental responses of switchgrass to phosphorus limitation. **Plant, Cell & Environment**, v. 44, n. 1, p. 186-202, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.13872>.

DOTANIYA, M. L.; MEENA, V. Rhizosphere effect on nutrient availability in soil and its uptake by plants: a review. **Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences**, v. 85, n. 1, p. 1-12, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40011-013-0297-0>.

DU, Q.; WANG, K.; XU, C.; ZOU, C.; XIE, C.; XU, Y.; LI, W. X. Strand-specific RNA-Seq transcriptome analysis of genotypes with and without low-phosphorus tolerance provides novel insights into phosphorus-use efficiency in maize. **BMC Plant Biology**, v. 16, article 222, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0903-4>.

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>.

EPSTEIN, E. Kinetics of ion transport and the carrier concept. In: LUTTGE, U.; PITTMAN, M. G. (ed.). **Encyclopedia of plant physiology**. Berlin: Springer, 1976. v. 2B, p. 70-94.

FAGERIA, N. K.; NASCENTE, A. S. Management of soil acidity of South American soils for sustainable crop production. **Advances in Agronomy**, v. 128, p. 221-275, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802139-2.00006-8>.

FAO. **The state of food insecurity in the world**. Rome, 2014. Disponível em: <http://www.fao.org/publications/sofi/en/>. Acesso em: 13 ago. 2021.

FAO. **The future of food and agriculture: trends and challenges**. Rome, 2017.

FENG, H.; LI, X.; SUN, D.; CHEN, Y.; XU, G.; CAO, Y.; MA, L. Q. Expressing phosphate transporter PvPht2;1 enhances P transport to the chloroplasts and increases arsenic tolerance in *Arabidopsis thaliana*. **Environmental Science & Technology**, v. 55, n. 4, p. 2276-2284, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1021/acs.est.0c03316>.

FINLAY, R. D. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, n. 5, p. 1115-1126, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ern059>.

FLÜGGE, U. I.; HAUSLER, R. E.; LUDEWIG, F.; GIERTH, M. The role of transporters in supplying energy to plant plastids. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, p. 2381-2392, 2011.

FUJII, H.; CHIOU, T. J.; LIN, S. I.; AUNG, K.; ZHU, J. K. A miRNA involved in phosphate-starvation response in *Arabidopsis*. **Current Biology**, v. 15, n. 22, p. 2038-2043, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.10.016>.

GAHOONIA, T. S.; NIELSEN, N. E. Direct evidence on participation of root hairs in phosphorus (<sup>32</sup>P) uptake from soil. **Plant and Soil**, v. 198, p. 147-152, 1998. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1004346412006>.

GALLARDO, C.; HUFNAGEL, B.; SORIANO, A.; DIVOL, F.; MARQUÈS, L.; DOUMAS, P.; PÉRET, P. Developmental atlas of white lupin cluster roots. **bioRxiv**, p. 1-28, 2020. Preprint. DOI: <https://doi.org/10.1101/2020.03.26.009910>.

GAMUYAO, R.; CHIN, J. H.; PARIASCA-TANAKA, J.; PESARESI, P.; CATAUSAN, S.; DALID, C.; SLAMET-LOEDIN, I.; TECSON-MENDOZA, E. M.; WISSUWA, M.; HEUER, S. The protein kinase Pstol1 from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. **Nature**, v. 488, p. 535-539, 2012. DOI: <http://doi.org/10.1038/nature11346>.

GILBERT, G. A.; ALLAN, D. L.; VANCE, C. P. Phosphorus deficiency in White lupin alters root development and metabolism. In: FLORES, H. E.; LYNCH, J. P.; EISSENSTAT, D. (ed.). **Radical biology: advances and perspectives on the function of plant roots**. Rockville: American Society of Plant Physiology, 1997. p. 92-103.

GONIN, M.; BERGOUGNOUX, V.; NGUYEN, T. D.; GANTET, P.; CHAMPION, A. What makes adventitious roots? **Plants**, v. 8, n. 7, article 240, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants8070240>.

GU, M.; CHEN, A.; SUN, S.; XU, G. Complex regulation of plant phosphate transporters and the gap between molecular mechanisms and practical application: what is missing? **Molecular Plant**, v. 9, n. 3, p. 396-416, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.12.012>.

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>.

HARRISON, M. J. Molecular and cellular aspects of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 50, p. 361-389, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.361>.

HASAN, M. M.; HASAN, M. M.; SILVA, J. A. T.; LI, X. Regulation of phosphorus uptake and utilization: transitioning from current knowledge to practical strategies. **Cell & Molecular Biology Letters**, v. 21, article 7, 2016. DOI: <http://doi.org/10.1186/s11658-016-0008-y>.

HEUER, S.; GAXIOLA, R.; SCHILLING, R.; HERRERA-ESTRELA, L.; LÓPEZ-ARREDONDO, D.; WISSUWA, M.; DELHAIZE, E.; ROUACHED, H. Improving phosphorus use efficiency: a complex trait with emerging opportunities. **Plant Journal**, v. 90, n. 5, p. 868-885, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/tpj.13423>.

HINSINGER, P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. **Plant and Soil**, v. 237, n. 2, p. 173-195, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1013351617532>.

HSIEH, L. C.; LIN, S. I.; SHIH, A. C.; CHEN, J. W.; LIN, W. Y.; TSENG, C. Y.; LI, W. H.; CHIOU, T. J. Uncovering small RNA-mediated responses to phosphate deficiency in *Arabidopsis* by deep sequencing. **Plant Physiology**, v. 151, n. 4, p. 2120-2132, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.109.147280>.

HUANG, T. K.; HAN, C. L.; LIN, S. I.; CHEN, Y. J.; TSAI, Y. C.; CHEN, Y. R.; CHEN, J. W.; LIN, W. Y.; CHEN, P. M.; LIU, T. Y.; CHEN, Y. S.; SUN, C. M.; CHIOU, T. J. Identification of downstream components of ubiquitin-conjugating enzyme PHOSPHATE2 by quantitative membrane proteomics in *Arabidopsis* roots. **Plant Cell**, v. 25, n. 10, p. 4044-4060, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.113.115998>.

JEWEL, Z. A.; ALI, J.; MAHENDER, A.; HERNANDEZ, J.; PANG, Y.; LI, Z. Identification of quantitative trait loci associated with nutrient use efficiency traits, using SNP markers in an early backcross population of rice (*Oryza sativa* L.). **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, n. 4, e900, 2019. DOI: <http://doi.org/10.3390/ijms20040900>.

JIA, X.; WANG, L.; ZHENG, H.; YI, K. Insights of intracellular/intercellular phosphate transport and signaling in unicellular green algae and multicellular land plants. *New Phytologist*, v. 232, n. 4, p. 1566-1571, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.17716>.

JIANG, H.; ZHANG, J.; HAN, Z.; YANG, J.; GE, C.; WU, Q. Revealing new insights into different phosphorus-starving responses between two maize (*Zea mays*) inbred lines by transcriptomic and proteomic studies. **Scientific Reports**, v. 7, article 44294, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep44294>.

JIANG, H.; QI, P.; WANG, T.; CHEN, M.; CHEN, N.; PAN, L.; CHI, X. Isolation and characterization of halotolerant phosphate-solubilizing microorganisms from saline soils. **3 Biotech**, v. 8, n. 11, article 461, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13205-018-1485-7>.

KAI, M.; MASUDA, Y.; KIKUCI, Y. M. O.; TADANO, T. Isolation and characterization of a cDNA from *Catharanthus roseus* which is highly homologous with phosphate transporter. **Soil Science Plant Nutrition**, v. 43, n. 1, p. 227-235, 1997. DOI: <https://doi.org/10.1080/00380768.1997.10414730>.

KANT, S.; PENG, M.; ROTHSTEIN, S. J. Genetic regulation by NLA and microRNA827 for maintaining nitrate-dependent phosphate homeostasis in *Arabidopsis*. **PLoS Genetics**, v. 7, e1002021, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002021>.

KARTHIKEYAN, A. S.; VARADARAJAN, D. K.; MUKATIRA, U. T.; D'URZO, M. P.; DAMSZ, B.; RAGHOTHAMA, K. G. Regulated expression of *Arabidopsis* phosphate transporters. **Plant Physiology**, v. 130, n. 1, p. 221-233, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.020007>.

KEERTHISINGHE, G.; HOCKING, P. J.; RYAN, P. R.; DELHAIZE, E. Effect of phosphorus supply on the formation and function of proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.). **Plant Cell Environment**, v. 21, p. 467-478, 1998.

KISKO, M.; BOUAIN, N.; SAFI, A.; MEDICI, A.; AKKERS, R. C.; SECCO, D.; FOURET, G.; KROUK, G.; AARTS, M. G. M.; BUSCH, W.; ROUACHED, H. LPCAT1 controls phosphate homeostasis in a zinc-dependent manner. **eLife**, v. 7, e32077, 2018. DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.32077>.

KLEM, K.; GARGALLO-GARRIGA, A.; RATTANAPICHAJ, W.; ORAVEC, M.; HOLUB, P.; VESELÁ, B.; SARDANS, J.; PEÑUELAS, J.; URBAN, O. Distinct morphological, physiological, and biochemical responses to light quality in barley leaves and roots. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, article 1026, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01026>.

KRÄMER, R. Structural and functional aspects of the phosphate carrier from mitochondria. **Kidney International**, v. 49, p. 947-952, 1996.

KUAN, J.; SAIER JR., M. H. The mitochondrial carrier family of transporters protein: structural, functional, and evolutionary relationships. **Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology**, v. 28, n. 3, p. 209-233, 1993. DOI: <https://doi.org/10.3109/10409239309086795>.

KUMAR, S.; VERMA, S.; TRIVEDI, P. K. Involvement of small RNAs in phosphorus and sulfur sensing, signaling and stress: current update. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, article 285, 2017. DOI: <http://doi.org/10.3389/fpls.2017.00285>.

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

JEONG, D. H.; PARK, S.; ZHAI, J.; GURAZADA, S. G.; DE PAOLI, E.; MEYERS, B. C.; GREEN, P. J. Massive analysis of rice small RNAs: mechanistic implications of regulated microRNAs and variants for differential target RNA cleavage. **Plant Cell**, v. 23, p. 4185-4207, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.111.089045>.

LAMBERS, H.; CAIO, G.; PEREIRA, P.; BELLINGHAM, L.; BENTLEY, P.; BOONMAN, A.; CERNUSAK, L.; FOULDS, W.; GLEASON, S.; GRAY, E.; HAYES, P.; KOOYMAN, R.; MALHI, Y.; RICHARDSON, S.; SHANE, M.; STAUDINGER, C.; STOCK, W.; SWARTS, N.; RICHARDSON, S. Leaf manganese concentrations as a tool to assess belowground plant functioning in phosphorus-impooverished environments. **Plant and Soil**, v. 461, p. 43-61, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04690-2>.

LAMBERS, H.; SHANE, M. W.; CRAMER, M. D.; PEARSE, S. J.; VENEKLAAS, E. J. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. **Annals Botany**, v. 98, n. 4, p. 693-713, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcl114>.

LEE, H. Y.; CHEN, Z.; ZHANG, C.; YOON, G. M. Editing of the OsACS locus alters phosphate deficiency-induced adaptive responses in rice seedlings. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 6, p. 1927-1940, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erz074>.

LEISER, W. L.; RATTUNDE, H.; FREDERICK, W.; PIEPHO, H. P.; WELTZIEN, E.; DIALLO, A.; TOURE, A.; HAUSSMANN, B. I. G. Phosphorous efficiency and tolerance traits for selection of



sorghum for performance in phosphorous-limited environments. **Crop Science**, v. 55, n. 3, p. 1152-1162, 2015.

LEISER, W. L.; RATTUNDE, H. F. W.; WELTZIEN, E.; CISSE, N.; ABDOU, M.; DIALLO, A.; TOURÈ, A. O.; MAGALHÃES, J. V.; HAUSSMANN, B. I. G. Two in one sweep: aluminum tolerance and grain yield in P-limited soils are associated to the same genomic region in West African Sorghum. **BMC Plant Biology**, v. 14, article 206, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0206-6>.

LEGGEWIE, G.; WILLMITZER, L.; RIESMEIER, J. W. Two cDNAs from potato are able to complement a phosphate uptake deficient yeast mutant: identification of phosphate transporters from higher plants. **Plant Cell**, v. 9, n. 3, p. 381-392, 1997. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.9.3.381>.

LI, D.; WANG, M.; KUAN, X.; LIU, W. Genetic study and molecular breeding for high phosphorus use efficiency in maize. **Frontiers of Agricultural Science and Engineering**, v. 6, n. 4, p. 366-379, 2019. DOI: <http://doi.org/10.15302/J-FASE-2019278>.

LI, H.; YANG, Y.; ZHANG, H.; CHU, S.; ZHANG, X.; YIN, D.; YU, D.; ZHANG, D. A genetic relationship between phosphorus efficiency and photosynthetic traits in soybean as revealed by QTL analysis using a high-density genetic map. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, article 924, 2016. DOI: <http://doi.org/10.3389/fpls.2016.00924>.

LI, H. M.; SCHNELL, D.; THEG, S. M. Protein import motors in chloroplasts: on the role of chaperones. **Plant Cell**, v. 32, n. 3, p. 536-542, 2020. DOI: <http://doi.org/10.1105/tpc.19.00300>.

LI, Y.; WANG, X.; ZHANG, H.; WANG, S.; YE, X.; SHI, L.; XU, F.; DING, G. Molecular identification of the phosphate transporter family 1 (PHT1) genes and their expression profiles in response to phosphorus deprivation and other abiotic stresses in *Brassica napus*. **PLoS ONE**, v. 14, n. 7, article e0220374, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220374>.

LIANG, J. L.; LIU, J.; JIA, P.; YANG, T. T.; ZENG, Q. W.; ZHANG, S. C.; LIAO, B.; SHU, W. S.; LI, J. T. Novel phosphate-solubilizing bacteria enhance soil phosphorus cycling following ecological restoration of land degraded by mining. **ISME Journal**, v. 14, p. 1600-1613, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41396-020-0632-4>.

LIN, S. I.; SANTI, C.; JOBET, E.; LACUT, E.; KHOLTI, N.; KARLOWSKI, W. M.; VERDEIL, J. L.; BREITLER, J. C.; PÉRIN, C.; KO, S. S.; GUIDERDONI, S.; CHIOU, T. J.; ECHEVERRIA, M. Complex regulation of two target genes encoding SPX-MFS proteins by rice miR827 in response to phosphate starvation. **Plant & Cell Physiology**, v. 51, n. 12, p. 2119-2131, 2010.

LIU, C.; MUCHHAL, U. S.; UTHAPPA, M.; KONONOWICZ, A. K.; RAGHOTHAMA, K. G. Tomato phosphate transporter genes are differentially regulated in plant tissue by phosphorus. **Plant Physiology**, v. 116, n. 1, p. 91-99, 1998a. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.116.1.91>.

LIU, A.; KU, Y. S.; CONTADOR, C. A.; LAM, H. M. The impacts of domestication and agricultural practices on legume nutrient acquisition through symbiosis with rhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi. **Frontiers Genetics**, v. 11, article 583954, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.583954>.

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. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1005729309569>.

LIU, D. Root developmental responses to phosphorus nutrition. **Journal of Integration Plant Biology**, v. 63, n. 6, p. 1065-1090, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/jipb.13090>.

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 Interactions**, v. 11, n. 1, p. 14-22, 1998. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI.1998.11.1.14>.

LIU, J.; UHDE-STONE, C.; LI, A.; VANCE, C.; ALLAN, D. A phosphate transporter with enhanced expression in proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.). **Plant and Soil**, v. 237, p. 257-266, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1013396825577>.

LIVERPOOL-TASIE, L. S. O.; OMONONA, B. T.; SANOU, A.; OGUNLEYE, W. O. Is increasing inorganic fertilizer use for maize production in SSA a profitable proposition? Evidence from Nigeria. **Food Policy**, v. 67, p. 41-51, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodpol.2016.09.011>.

LYNCH, J. P.; BEEBE, S. E. Adaptation of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to low phosphorus availability. **Horticulture Science**, v. 30, n. 6, p. 1165-1171, 1995. DOI: <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.30.6.1165>.

MACHADO, C. T. T.; FURLANI, A. M. C. Kinetics of phosphorus uptake and root morphology of local and improved varieties of maize. **Scientia Agrícola**, v. 61, n. 1, p. 69-76, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-90162004000100012>.

MAGALHÃES, J. V.; SOUSA, S. M. de; GUIMARÃES, C. T.; KOCHIAN, L. The role of root morphology and architecture in phosphorus acquisition: physiological, genetic, and molecular basis. In: HOSSAIN, M. A.; KAMIYA, T.; BURRITT, D.; PHAN TRAN, L.-S.; FUJIWARA, T. (org.). **Plant macro-nutrient use efficiency**. London: Academic Press, 2017. v. 1, p. 123-140.

MAROBIO, C. M. T.; NOIA, M. A.; PALMIERI, F. Identification of a mitochondrial transporter for pyrimidine nucleotides in *Saccharomyces cerevisiae*: bacterial expression, reconstitution and functional characterization. **Biochemical Journal**, v. 393, n. 2, p. 441-446, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1042/BJ20051284>.

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

MATAR, A.; TORRENT, J.; RYAN, J. Soil and fertilizer phosphorus and crop responses in the dry-land Mediterranean zone. **Advances in Soil Sciences**, v. 18, p. 81-146, 1992. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2844-8\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2844-8_3).

MENDONÇA, M. de L. S.; COMERMA, J.; ALEGRE, J.; PLA SENTIS, I.; CRUZ GAISTARDO, C.; VARGAS, R.; TASSINARI, D.; DIAS JUNIOR, M. de S.; SANTAYANA VELA, S.; CORSO, M. L.; PIETRAGALLA, V.; URQUIZA RODRIGUEZ, M. N.; ALEMAN GARCIA, C.; URQUIAGA CABALLERO, S. S.; TABOADA, M.; MUNIZ, O.; HENRIQUEZ, C.; ESPINOSA, D. Regional assessment of soil changes in Latin America and the Caribbean. In: MONTANARELLA, L.; BADRAOUI, M.; CHUDE, V.; COSTA, I. dos S. B.; MAMO, T.; YEMEFACK, M.; AULANG, M. S.; YAGI, K.; HONG, S. Y.; VIJARNORN, P.; ZHANG, G. L.; ARROUAYS, D.; BLACK, H.; KRASILNIKOV, P.; SOBOCA, J.; ALEGRE, J.; HENRIQUEZ, C. R.; MENDONÇA-SANTOS, M. de L.; TABOADA, M.; VICTORIA, D. E.; ALSHANKITI, A.; PANAH, S. K. A.; EL MUSTAFA EL SHEIKH, E. A.; HEMPEL, J.; PENNOCK, D.; CAMPS ARBESTAIN, M.; MCKENZIE, N. (ed.). **Status of the world's soil resources: main report**. Rome: FAO, 2015. cap. 12, p. 364-398.

McGUIRE, S. The State of Food Insecurity in the World 2015: meeting the 2015 International Hunger Targets: taking stock of uneven progress, Rome. **Advances in Nutrition**, v. 6, n. 5, p. 623-624, 2015. DOI: <https://doi.org/10.3945/an.115.009936>.

McNEAR, D. H. The rhizosphere - roots, soil, and everything in between. **Nature Education Knowledge**, v. 4, n. 3, article 1, 2013. Disponível em: <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/the-rhizosphere-roots-soil-and-67500617/>. Acesso em: 13 set. 2021.

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>.

MENGEL, K.; KIRKBY, E. A.; KOSEGARTEN, H.; APPEL, T. Phosphorus. In: MENGEL, K.; KIRKBY, E. A.; KOSEGARTEN, H.; APPEL, T. (ed.). **Principles of plant nutrition**. Dordrecht: Springer, 2001. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-94-010-1009-2\\_9](https://doi.org/10.1007/978-94-010-1009-2_9).

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**, v. 127, n. 2, p. 594-606, 2001.

MINGSHOU, F.; ZHU, J.; BROWN, C.; LYNCH, J. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. *Functional Plant Biology*, v. 30, n. 5, p. 493-506, 2003. DOI: <http://doi.org/10.1071/FP03046>.

MTANGADURA, T. J.; MTAMBANENGWE, F.; NEZOMBA, H.; RURINDA, J.; MAPFUMO, P. Why organic resources and current fertilizer formulations in Southern Africa cannot sustain maize productivity: evidence from a long-term experiment in Zimbabwe. **PLoS ONE**, v. 12, n. 8, e0182840, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182840>.

MISSION, J.; RAGHOTHAMA, K. G.; JAIN, A.; JOUHET, J.; BLOCK, M. A.; BLIGNY, R.; ORTET, P.; CREFF, A.; SOMERVILLE, S.; ROLLAND, N.; DOUMAS, P.; NACRY, P.; HERRERA-ESTRELLA, L.; NUSSAUME, L.; THIBAUD, M. C. A genome-wide transcriptional analysis using *Arabidopsis thaliana* Affymetrix gene chips determined plant responses to phosphate deprivation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, n. 33, p. 11934-11939, 2005. DOI: <http://doi.org/10.1073/pnas.0505266102>.

MITSUKAWA, N.; OKUMURA, S.; SHIBATA, D. High-affinity phosphate transporter genes of *Arabidopsis thaliana*. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 43, p. 971-974, 1997a. DOI: <https://doi.org/10.1080/00380768.1997.11863701>.

MITSUKAWA, N.; OKUMURA, S.; SHIRANO, Y.; SATO, S.; KATO, T.; HARASHIMA, S.; SHIBATA, D. Overexpression of an *Arabidopsis thaliana* high-affinity phosphate transporter gene in tobacco cultured cells enhances cell growth under phosphate-limited conditions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 94, n. 13, p. 7098-7102, 1997b. DOI: <https://dx.doi.org/10.1073/pnas.94.13.7098>.

MIMURA, T. Regulation of phosphate transport and homeostasis in plant cells. **International Review of Cytology**, v. 191, p. 149-200, 1999. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)60159-X](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)60159-X).

MŁODZIŃSKA, E.; ZBOIŃSKA, M. Phosphate uptake and allocation: a closer look at *Arabidopsis thaliana* L. and *Oryza sativa* L. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, article 1198, 2016. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01198>.



MOTOMURA, M. C. N.; FONTOURA, L. C.; KANASHIRO, M. Understanding walkable areas: applicability and analysis of a walkability index in a Brazilian city. **Ambiente Construído**, v. 18, n. 4, p. 413-425, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1590/s1678-86212018000400313>.

MUCHHAL, U. S.; PARDO, J. M.; RAGHOTHAMA, K. G. Phosphate transporters from the higher plant *Arabidopsis thaliana*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 93, n. 19, p. 10519-10523, 1996. DOI: <https://dx.doi.org/10.1073%2Fpnas.93.19.10519>.

MUDGE, S. R.; RAE, A. L.; DIATLOFF, E.; SMITH, F. W. Expression analysis suggests novel roles for members of the Pht1 family of phosphate transporters in *Arabidopsis*. **Plant Journal**, v. 31, n. 3, p. 341-353, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1046/J.1365-313X.2002.01356.X>.

MÜLLER, J.; GÖDDE, V.; NIEHAUS, K.; ZÖRB, C. Metabolic adaptations of white lupin roots and shoots under phosphorus deficiency. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, article 1014, 2015. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01014>.

NAGY, R.; VASCONCELOS, M. J. V.; ZHAO, S.; MCELVER, J.; BRUCE, W.; AMRHEIN, N.; RAGHOTHAMA, K. G.; BUCHER, M. Differential regulation of five Pht1 phosphate transporters from maize (*Zea mays* L.). **Plant Biology**, v. 8, n. 2, p. 186-197, 2006. DOI: <http://doi.org/10.1055/s-2005-873052>.

NATALE, W.; ROZANE, D. E.; PARENT, L. E.; PARENT, S. E. Soil acidity and liming in tropical fruit orchards. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 34, n. 4, p. 1294-1306, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-29452012000400041>.

NGUYEN, G. N.; ROTHSTEIN, S. J.; SPANGENBERG, G.; KANT, S. Role of microRNAs involved in plant response to nitrogen and phosphorous limiting conditions. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, article 629, 2015. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00629>.

NI, J.; WU, P.; SENADHIRA, D.; HUANG, N. Mapping QTLs for phosphorus deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 97, p. 1361-1369, 1998. DOI: <https://doi.org/10.1007/s001220051030>.

NUSSAUME, L.; KANNO, S.; JAVOT, H.; MARIN, E.; POCHON, N.; AYADI, A.; NAKANISHI, T. M.; THIBAUD, M. C. Phosphate import in plants: focus on the PHT1 transporters. **Frontiers in Plant Science**, v. 2, article 83, 2011. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00083>.

OKUMURA, S.; MITSUKAWA, N.; SHIRANO, Y.; SHIBATA, D. Phosphate transporter gene family of *Arabidopsis thaliana*. **DNA Research**, v. 5, n. 5, p. 261-269, 1998. DOI: <https://doi.org/10.1093/dnares/5.5.261>.

OLIVEIRA-PAIVA, C. A.; COTA, L. V.; MARRIEL, I. E.; GOMES, E. A.; SOUSA, S. M. de; LANA, U. G. de P.; SANTOS, F. C. dos; PINTO JUNIOR, A. S.; ALVES, V. M. C. **Viabilidade técnica e econômica do Biomaphos® (Bacillus subtilis CNPMS B2084 e Bacillus megaterium CNPMS B119) nas culturas de milho e soja**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2020. 20 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 210).

OLIVEIRA, C. A.; ALVES, V. M. C.; MARRIEL, I. E.; GOMES, E. A.; SCOTTI, M. R.; CARNEIRO, N. P.; GUIMARÃES, C. T.; SCHAFFERT, R. E.; SÁ, N. M. H. Phosphate solubilizing microorganisms isolated from rhizosphere of maize cultivated in an oxisol of the Brazilian Cerrado Biome. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 41, n. 9, p. 1782-1787, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.01.012>.

ONU. **The United Nations**: population division, population estimates and projections section. Nova York, 2012.

PALMIERI, F.; PIERRI, C. L. Structure and function of mitochondrial carriers: role of the transmembrane helix P and G residues in the gating and transport mechanism. **FEBS Letters**, v. 584, n. 9, p. 1931-1939, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2009.10.063>.

PALMIERI, F.; BISACCIA, F.; CAPOBIANO, L.; DOLCE, V.; FIERMONT, G.; LACOBAZZI, V.; INDIVERI, C.; PALMIERI, L. Mitochondrial metabolite transporters. **Biochimica and Biophysica Acta**, v. 1275, n. 1/2, p. 127-132, 1996. DOI: [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(96\)00062-x](https://doi.org/10.1016/0005-2728(96)00062-x).

PANT, B. D.; MUSIALAK-LANGE, M.; NUC, P.; MAY, P.; BUHTZ, A.; KEHR, J.; WALTHER, D.; SCHEIBLE, W. R. Identification of nutrient-responsive *Arabidopsis* and rapeseed microRNAs by comprehensive real-time polymerase chain reaction profiling and small RNA sequencing. **Plant Physiology**, v. 150, n. 3, p. 1541-1555, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.109.139139>.

PASZKOWSKI, U.; KROKEN, S.; ROUX, C.; BRIGGS, S. P. Rice phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 99, n. 20, p. 13324-13329, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.202474599>.

PAVINATO, O. S.; ROCHA, G. C.; CHERUBIN, M. R.; HARRIS, I.; JONES, D. L.; WITHERS, P. J. A. Map of total phosphorus content in native soils of Brazil. **Scientia Agricola**, v. 78, n. 6, e20200077, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1590/1678-992x-2020-0077>.

PAVINATO, P. S.; CHERUBIN, M. R.; SOLTANGHEISI, A.; ROCHA, G. C.; CHADWICK, D. R.; JONES, D. L. Revealing soil legacy phosphorus to promote sustainable agriculture in Brazil. **Scientific Reports**, v. 10, article 15615, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72302-1>.

PEDROTTI, A.; CHAGAS, R. M.; RAMOS, V. C.; PRATA, A. P. N.; LUCAS, A. A. T.; SANTOS, P. B. Causes and consequences of the process of soil salinization. **Revista Eletrônica em Gestão, Educação e Tecnologia Ambiental**, v. 19, n. 2, p. 1308-1324, 2015. DOI: <https://doi.org/10.5902/22361-17-01654-4>.

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

POIRIER, Y.; BUCHER, M. **Phosphate transport and homeostasis in Arabidopsis**. Rockville: American Society of Plant Biologists, 2002. DOI: <https://dx.doi.org/10.1199%2Ftab.0024>.

POP, T. I.; PAMFIL, D.; BELLINE, C. Auxin control in the formation of adventitious roots. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 39, n. 1, p. 307-316, 2011. DOI: <https://doi.org/10.15835/nbha3916101>.

QIN, L.; GUO, Y.; CHEN, L.; LIANG, R.; GU, M.; XU, G.; ZHAO, J.; WALK, T.; LIAO, H. Functional characterization of 14 Pht1 family genes in yeast and their expressions in response to nutrient starvation in soybean. **PLoS One**, v. 7, n. 10, e47726, 2012. DOI: <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0047726>.

RAGHOTHAMA, K. G. Phosphate transport and signaling. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 3, n. 3, p. 182-187, 2000a. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)80063-1](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)80063-1).

RAGHOTHAMA, K. G. Phosphorus acquisition: plants in the driver's seat! **Trends in Plant Science**, v. 5, n. 10, p. 411-413, 2000b. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01746-5](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01746-5).

RAGHOTHAMA, K. G. Phosphate acquisition. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 50, p. 665-693, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.665>.

RAGHOTHAMA, K. G.; MUCHHAL, U. S.; KIM, D. H.; BUCHER, M. Molecular regulation of plant phosphate transporters. In: LYNCH, J. P.; DEIKMAN, J. **Phosphorus in plant biology, regulatory roles in molecular, cellular, organismic, and ecological process**. Rockville: American Society of Plant Biologists, 1998. p. 271-280.

RAE, A. L.; CYBINSKI, D. H.; JARMEY, J. M.; SMITH, F. W. Characterization of two phosphate transporters from barley; evidence for diverse function and kinetic properties among members of the Pht1 family. **Plant Molecular Biology**, v. 53, p. 27-36, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1023/B%3APLAN.0000009259.75314.15>.

RAHMAN, A.; LEE, S. H.; JI, H. C.; KABIR, A. H.; JONES, C. S.; LEE, K. W. Importance of mineral nutrition for mitigating aluminum toxicity in plants on acidic soils: current status and opportunities. **International Journal Molecular Sciences**, v. 19, n. 10, article 3073, 2018. DOI: <http://doi.org/10.3390/ijms19103073>.

RAUSCH, C.; DARAM, P.; BRUNNER, S.; JANSA, J.; LALOI, M.; LEGGEWIE, G.; AMRHEIN, N.; BUCHER, M. A phosphate transporter expressed in arbuscule-containing cells in potato. **Nature**, v. 414, p. 462-465, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1038/35106601>.

REID, R.; HAYES, J. Mechanisms and control of nutrient uptake in plants. **International Review of Cytology**, v. 229, p. 73-114, 2003. DOI: [https://doi.org/10.1016/s0074-7696\(03\)29003-3](https://doi.org/10.1016/s0074-7696(03)29003-3).

RICHARDSON, A. E. Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 28, n. 9, p. 897-890, 2001. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/PP01093>.

ROSSATO, L.; ALVALÁ, R. C. de S.; MARENGO, J. A.; ZERI, M.; CUNHA, A. P. M. de A.; PIRES, L. B. M.; BARBOSA, H. A. Impact of soil moisture on crop yields over brazilian semiarid. **Frontiers in Environmental Science**, v. 5, article 73, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.3389/fenvs.2017.00073>.

RUILI, L.; JIAOLING, W.; LEI, X.; MEIHAO, S.; KEKE, Y.; HONGYU, Z. Functional analysis of phosphate transporter OsPHT4 family members in rice. **Rice Science**, v. 27, n. 6, p. 493-503, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2020.09.006>.

SAATH, K. C. O.; FACHINELLO, A. L. Crescimento da demanda mundial de alimentos e restrições do fator terra no Brasil. **Revista de Economia e Sociologia Rural**, v. 56, n. 2, p. 195-212, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1590/1234-56781806-94790560201>.

SAKANO, K. Proton/phosphate stoichiometry in uptake of inorganic phosphate by cultured cells of *Catharanthus roseus* (L.) G. Don. **Plant Physiology**, v. 93, n. 2, p. 479-483, 1990. DOI: <http://doi.org/10.1104/pp.93.2.479>.

SAMUEL, A. L.; EBENEZER, A. O. Mineralization rates of soil forms of nitrogen, phosphorus, and potassium as affected by organomineral fertilizer in sandy loam. **Advances in Agriculture**, v. 2014, article 149209, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1155/2014/149209>.

SANO, E. E. Bioma Cerrado: agricultura no Cerrado brasileiro: histórico e desafios da agricultura ambientalmente sustentável. In: VILELA, E. F.; CALLEGARO, G. M.; FERNANDES, G. W. (org.). **Biomass e agricultura**: oportunidades e desafios. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciência: FAPEMIG, 2019.

SANTOS, D. R.; GATIBONI, L. C.; KAMINSKI, J. Factors affecting the phosphorus availability and the fertilization management in no-tillage system. **Ciência Rural**, v. 38, n. 2, p. 576-586, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-84782008000200049>.

SECCO, D.; JABNOUNE, M.; WALKER, H.; SHOU, H.; WU, P.; POIRIER, I.; WHELAN, J. Spatio-temporal transcript profiling of rice roots and shoots in response to phosphate starvation and recovery. **Plant Cell**, v. 25, n. 11, p. 4285-4304, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.113.117325>.

SHEN, J.; YUAN, L.; ZHANG, J.; LI, H.; BAI, Z.; CHEN, X.; ZHANG, W.; ZHANG, F. Phosphorus dynamics: from soil to plant. **Plant Physiology**, v. 156, n. 3, p. 997-1005, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.111.175232>.

SCHACHTMAN, D. P.; REID, R. J.; AYLING, S. M. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. **Plant Physiology**, v. 116, n. 2, p. 447-453, 1998. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.116.2.447>.

SCHAFFERT, R. E.; ALVES, V. M. C.; PITTA, G. V. E.; BAHIA, A. F. C.; SANTOS, F. G. Genetic variability in sorghum for P efficiency and responsiveness. In: HORST, W. J.; SCHENK, M. K.; BURKERT, A.; CLAASSEN, N.; FLESSA, H.; FROMMER, W. B.; GOLDBACH, H.; OLFS, H.-W.; ROMHELD, V.; SATTELMACHER, B.; SCHMIDHALTER, U.; SCHUBERT, S.; WIREN, N. V.; WITTENMAYER, L. (ed.). **Plant nutrition**: food security and sustainability of agro-ecosystems through basic and applied research. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001. p. 72-73. DOI: [https://doi.org/10.1007/0-306-47624-X\\_34](https://doi.org/10.1007/0-306-47624-X_34).

SCHNEIDER, K. D.; MARTENS, J. R. T.; ZVOMUYA, F.; REID, D. K.; FRASER, T. D.; LYNCH, D. H.; O'HALLORAN, I. P.; WILSON, H. F. Options for improved phosphorus cycling and use in agriculture at the field and regional scales. **Journal of Environmental Quality**, v. 48, n. 5, p. 1247-1264, 2019. DOI: <https://doi.org/10.2134/jeq2019.02.0070>.

SHRIVASTAVA, P.; KUMAR, R. Soil salinity: a serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. **Saudi Journal of Biological Sciences**, v. 22, n. 2, p. 123-131, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2014.12.001>.

SINGH, D.; LAXMI, A. Transcriptional regulation of drought response: a tortuous network of transcriptional factors. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, article 895, 2015. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00895>.

SMITH, F. W.; CYBINSKI, D. H.; RAE, A. L. Regulation of expression of genes encoding phosphate transporters in barley roots. In: GISSEL-NIELSEN, G.; JENSEN, A. (ed.). **Plant nutrition**: molecular biology and genetics. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. p. 145-150.

SMITH, F. W.; EALING, P. M.; DONG, B.; DELHAIZE, E. The cloning of two *Arabidopsis* genes belonging to a phosphate transporter family. **Plant Journal**, v. 11, n. 1, p. 83-92, 1997. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1997.11010083.x>.

SMITH, S. E.; JAKOBSEN, I.; GRØNLUND, M.; SMITH, F. A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phospho-

rus acquisition. **Plant Physiology**, v. 156, n. 3, p 1050-1057, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.111.174581>.

SOBKOWIAK, L.; BIELEWICZ, D.; MALECKA, E. M.; JAKOBSEN, I.; ALBRECHTSEN, M.; SZWEYKOWSKA-KULINSKA, Z.; PACAK, A. The role of the p1bs element containing promoter-driven genes in pi transport and homeostasis in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 3, article 58, 2012. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00058>.

SRIVASTAVA, R.; SIROHI, P.; CHAUHAN, H.; KUMAR, R. The enhanced phosphorus use efficiency in phosphate-deficient and mycorrhiza-inoculated barley seedlings involves activation of different sets of PHT1 transporters in roots. **Planta**, v. 254, article 38, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03687-0>.

SRIVASTAVA, S.; UPADHYAY, M. K.; SRIVASTAVA, A. K.; ABDELRAHMAN, M.; SUPRASANNA, P.; TRAN, L. S. P. Cellular and subcellular phosphate transport machinery in plants. **International Journal Molecular Science**, v. 19, n. 7, article, 1914, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms19071914>.

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: <https://doi.org/10.3390/plants4040773>.

SUN, S.; GU, M.; CAO, Y.; HUANG, X.; ZHANG, X.; AI, P.; ZHAO, J.; FAN, X.; XU, G. A constitutive expressed phosphate transporter, OsPht1;1, modulates phosphate uptake and translocation in phosphate-replete rice. **Plant Physiology**, v. 159, n. 4, p. 1571-1581, 2012. DOI: <http://doi.org/10.1104/pp.112.196345>.

SYERS, J. K.; JOHNSTON, A. E.; CURTIN, D. **Efficiency of soil and fertilizer phosphorus use: reconciling changing concepts of soil phosphorus behaviour with agronomic information**. Rome: FAO, 2008.

TAKABATAKE, R.; HATA, S.; TANIGUCHI, M.; KOUCHI, H.; SUGIYAMA, A. T.; IZUI, K. Isolation and characterization of cDNA encoding mitochondrial phosphate transporters in soybean, maize, rice and *Arabidopsis*. **Plant Molecular Biology**, v. 40, n. 3, p. 479-486, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1006285009435>.

TAKAO, A.; WASAKI, J.; FUJIMOTO, H.; MARUYAMA, H.; SHINANO, T.; WATANABE, T. Possible solubilization of various mineral elements in the rhizosphere of *Lupinus albus* L. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 67, n. 3, p. 1-9, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1080/00380768.2021.1980355>.

TANDZI, N. L.; MUTENGWA, S. C. Factors affecting yield of crops. **IntechOpen**, 2020. DOI: <https://doi.org/10.5772/intechopen.90672>.

TAO, G. C.; TIAN, S. J.; CAI, M. Y.; XIE, G. H. Phosphate-solubilizing and -mineralizing abilities of bacteria isolated from soils. **Pedosphere**, v. 18, p. 515-523, 2008.

TIAN, L.; LIU, H.; REN, L.; KU, L.; WU, L.; LI, M.; WANG, S.; ZHOU, J.; SONG, X.; ZHANG, J.; DOU, D.; LIU, H.; TANG, G.; CHEN, Y. MicroRNA 399 as a potential integrator of photo-response, phosphate homeostasis, and sucrose signaling under long day condition. **BMC Plant Biology**, v. 18, article 290, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1460-9>.

TIECHER, T.; SANTOS, D. R.; KAMINSKI, J.; CALEGARI, A. Forms of inorganic phosphorus in soil under different long term soil tillage systems and winter crops. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 36, n. 1, p. 271-282, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-06832012000100028>.



TILMAN, D.; CASSMAN, K. G.; MATSON, P. A.; NAYLOR, R.; POLASKY, S. Agricultural sustainability and intensive production practices. **Nature**, v. 418, p. 671-677, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature01014>.

TRAPNELL, C.; ROBERTS, A.; GOFF, L.; PERTEA, G.; KIM, D.; KELLEY, D. R.; PIMENTEL, H.; SALZBERG, S. L.; RINN, J. L.; PACHTER, L. Differential gene and transcript expression analysis of RNA-seq experiments with TopHat and Cufflinks. **Nature Protocols**, v. 7, p. 562-578, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1038/nprot.2012.016>.

TRAPNELL, C.; WILLIAMS, B. A.; PERTEA, G.; MORTAZAVI, A.; KWAN, G.; VAN BAREN, M. J.; SALZBERG, S. L.; WOLD, B. J.; PACHTER, L. Transcript assembly and quantification by RNA-Seq reveals unannotated transcripts and isoform switching during cell differentiation. **Nature Biotechnology**, v. 28, p. 511-515, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1038/nbt.1621>.

TURNER, A. Population priorities: the challenge of continued rapid population growth. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 27, n. 364, p. 2977-2984, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0183>.

ULLRICH-EBERIUS, C. I.; NOVACKY, A.; VAN BEL, A. J. E. Phosphate uptake in *Lemna gibba* G1: energetics and kinetics. **Planta**, v. 161, n. 1, p. 46-52, 1984. DOI: <http://doi.org/10.1007/BF00951459>.

ULLRICH-EBERIUS, C. I.; NOVACKY, A.; FISCHER, E.; LUTTGE, U. Relationship between energy-dependent phosphate uptake and the electrical membrane potential in *Lemna gibba* G1: energetics and kinetics. **Plant Physiology**, v. 67, n. 4, p. 797-801, 1981. DOI: <http://doi.org/10.1104/pp.67.4.797>.

VANCE, C. P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D. L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, v. 157, n. 3, p. 423-447, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00695.x>.

VASCONCELOS, M. J. V.; SCHAFFERT, R. E.; OLIVEIRA, M. F.; JAIN, A.; FIGUEIREDO, J. E. F.; RAGHOTHAMA, K. G. Isolation of high-affinity phosphate transporters *SbPT1* and *SbPT2* in *Sorghum bicolor* and their characterization in contrasting genotypes. **Genetics and Molecular Research**, v. 20, n. 2, gmr18717, 2021. DOI: <http://dx.doi.org/10.4238/gmr18717>.

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. **Genetics and 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. **Genetics and Molecular Research**, v. 17, n. 4, gmr18036, 2018. DOI: <http://dx.doi.org/10.4238/gmr18036>.

VENKATESWARLU, B.; RAO, A. V.; RAINA, P. Evaluation of phosphorus solubilisation by microorganisms isolated from aridisols. **Journal of the Indian Society of Soil Science**, v. 32, n. 2, p. 273-277, 1984.

VERGARA, C.; ARAÚJO, K. E. C.; SOUZA, S. R.; SCHULTZ, N.; JÚNIOR, O. J. S.; SPERANDIO, M. V. L.; ZILLI, J. E. Plant-mycorrhizal fungi interaction and response to inoculation with different gro-

wth-promoting fungi. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 54, article e25140, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1678-3921.pab2019.v54.25140>.

VERSAW, W. K.; HARRISON, M. A chloroplast phosphate transporter, *PHT2;1*, influences allocation of phosphate within the plant and phosphate-starvation responses. **Plant Cell**, v. 14, n. 8, p. 1751-1766, 2002. DOI: <https://dx.doi.org/10.1105%2Ftpc.002220>.

VIVEK, A. T.; KUMAR, S. Computational methods for annotation of plant regulatory non-coding RNAs using RNA-seq. **Briefings in Bioinformatics**, v. 22, n. 4, article bbaa322, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1093/bib/bbaa322>.

WANG, C.; HUANG, W.; YING, Y.; LI, S.; SECCO, D.; TYERMAN, S.; WHELAN, J.; SHOU, H. Functional characterization of the rice SPX-MFS family reveals a key role of OsSPX-MFS1 in controlling phosphate homeostasis in leaves. **New Phytologist**, v. 196, p. 139-148, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04227.x>.

WANG, D.; LV, S.; JIANG, P.; LI, Y. Roles, regulation, and agricultural application of plant phosphate transporters. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, article 817, 2017a. DOI: <http://doi.org/10.3389/fpls.2017.00817>.

WANG, W.; SHI, J.; XIE, Q.; JIANG, Y.; YU, N.; WANG, E. Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Molecular Plant**, v. 10, n. 9, p. 1147-1158, 2017b. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>.

WASSON, A. P.; ZWART, A. B.; VERBYLA, A. P.; PERMALLOO, G.; WELIGAMA, C.; RYAN, P. R.; DELHAIZE, E. Genetics of phosphorus use efficiency in a MAGIC wheat population grown in the field. **BioRxiv**, v. 27, article 1205, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1101/2020.08.27.271205>.

WHITE, P. J.; BROWN, P. H. Plant nutrition for sustainable development and global health. **Annals of Botany**, v. 105, n. 7, p. 1073-1080, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcq085>.

WISSUWA, M.; WEGNER, J.; AE, N.; YANO, M. Substitution mapping of Pup1: a major QTL increasing phosphorus uptake of rice from a phosphorus-deficient soil. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 105, p. 890-897, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1051-9>.

WISSUWA, M.; AE, N. Genotypic variation for tolerance to phosphorus deficiency in rice and the potential for its exploitation in rice improvement. **Plant Breeding**, v. 120, n. 1, p. 43-48, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2001.00561.x>.

WU, J.; YANG, Z.; LI, X.; SUN, Q.; JIN, C.; STRASSER, P.; YANG, R. Phosphorus-doped porous carbons as efficient electrocatalysts for oxygen reduction. **Journal of Materials Chemistry A**, v. 1, p. 9889-9896, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1039/c3ta11849e>.

WU, L.; KOBAYASHI, Y.; WASAKI, J.; KOYAMA, H. Organic acid excretion from roots: a plant mechanism for enhancing phosphorus acquisition, enhancing aluminum tolerance, and recruiting beneficial rhizobacteria. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 64, n. 6, p. 697-704, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1080/00380768.2018.1537093>.

XOMPHOUTHEB, T.; JIAO, S.; GUO, X.; MABAGALA, F. S.; SUI, B.; WANG, H.; ZHAO, L.; ZHAO, X. The effect of tillage systems on phosphorus distribution and forms in rhizosphere and non-rhizosphere soil under maize (*Zea mays* L.) in Northeast China. **Scientific Reports**, v. 10, article 6574, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63567-7>.

XIE, Y.; RATHINASABAPATHI, B.; SCHAFFER, B.; MYLAVARAPU, R.; LIU, G. Phosphorus uptake and growth of wild-type barley and its root-hairless mutant cultured in buffered-and non-buffered-P solutions. **Agronomy**, v. 10, n. 10, article 1556, 2020. DOI: <http://doi.org/10.3390/agronomy10101556>.

YADAVA, P.; DAYAMAN, V.; AGARWAL, A.; KUMAR, K.; SINGH, I.; VERMA, R.; KAUL, T. Fine-tuning the transcriptional regulatory model of adaptation response to phosphate stress in maize (*Zea mays* L.). **bioRxiv**, article 427100, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1101/2021.01.18.427100>.

YAN, X.; LYNCH, J. P.; BEEBE, S. E. Utilization of phosphorus substrates by contrasting common bean genotypes. **Crop Science**, v. 36, n. 4, p. 936-941, 1996. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600040020x>.

YANG, M.; WANG, C.; HASSAN, M. A.; LI, F.; XIA, X.; SHI, S.; XIAO, Y.; HE, Z. QTL mapping of root traits in wheat under different phosphorus levels using hydroponic culture. **BMC Genomics**, v. 22, article 174, 2021a. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07425-4>.

YANG, Z.; GAO, Z.; ZHOU, H.; HE, Y.; LIU, Y.; LAI, Y.; ZHENG, J.; LI, X. X.; LIAO, H. GmPTF1 modifies root architecture responses to phosphate starvation primarily through regulating *GmEXPB2* expression in soybean. *Plant Journal*, v. 107, n. 2, p. 525-543, 2021b. DOI: <https://doi.org/10.1111/tbj.15307>.

YANG, X.; LIU, X.; WU, F.; JIANG, X.; LIN, Y.; WANG, Z.; ZHANG, Z.; MA, J.; CHEN, G.; WEI, Y.; ZHENG, Y. Quantitative trait loci analysis of root traits under phosphorus deficiency at the seedling stage in wheat. **Genome**, v. 61, n. 3, article gen-2017-0159, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1139/gen-2017-0159>.

ZHANG, D.; LI, H.; WANG, J.; ZHANG, H.; HU, Z.; CHU, S.; LV, H.; YU, D. High-density genetic mapping identifies new major loci for tolerance to low-phosphorus stress in soybean. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, article 372, 2016. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00372>.

ZHANG, D.; CHENG, H.; HU, Z.; WANG, H.; KAN, G.; LIU, C.; YU, D. Fine mapping of a major flowering time QTL on soybean chromosome 6 combining linkage and association analysis. **Euphytica**, v. 191, p. 23-33, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0840-8>.

ZHANG, D.; LIU, C.; CHENG, H.; KAN, G.; CUI, S.; MENG, Q.; GAI, J.; YU, D. Quantitative trait loci associated with soybean tolerance to low phosphorus stress based on flower and pod abscission. **Plant Breeding**, v. 129, n. 3, p. 243-249, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2009.01682.x>.

ZHANG, D.; CHENG, H.; GENG, L.; KAN, G.; CUI, S.; MENG, Q. G. J.; YU, D. Detection of quantitative trait loci for phosphorus deficiency tolerance at soybean seedling stage. **Euphytica**, v. 167, p. 313-322, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-009-9880-0>.

ZHAO, X.; LYU, Y.; JIN, K.; LAMBERS, H.; SHEN, J. Leaf phosphorus concentration regulates the development of cluster roots and exudation of carboxylates in *Macadamia integrifolia*. *Frontiers in Plant Science*, v. 11, article 610591, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.610591>.

ZHOU, D. X. Regulatory mechanism of plant gene transcription by GT-elements and GT-factors. **Trends in Plant Science**, v. 4, n. 6, p. 210-214, 1999. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(99\)01418-1](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(99)01418-1).

YAN, X.; LYNCH, J. P.; BEEBE, S. E. Utilization of phosphorus substrates by contrasting common bean genotypes. **Crop Science**, v. 36, n. 4, p. 936-941, 1996. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600040020x>.



## Literatura Recomendada

BATTINI, F.; GRØNLUND, M.; AGNOLUCCI, M.; GIOVANNETTI, M.; JAKOBSEN, I. Facilitation of phosphorus uptake in maize plants by mycorrhizosphere bacteria. **Scientific Reports**, v. 7, article 4686, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04959-0>.

GEORGE, E.; MARSCHNER, H.; JAKOBSEN, I. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in uptake of phosphorus and nitrogen from soil. **Critical Reviews in Biotechnology**, v. 15, n. 3/4, p. 257-270, 2008. DOI: <https://doi.org/10.3109/07388559509147412>.

**Embrapa**

---

**Milho e Sorgo**

DOCUMENTOS 266

CGPE 017294



MINISTÉRIO DA  
AGRICULTURA, PECUÁRIA  
E ABASTECIMENTO

