

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS RURAIS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

Márcio Renan Weber Schorr

**ATRIBUTOS DA ARQUITETURA RADICULAR COMO  
INDICADORES NA SELEÇÃO DE PLANTAS DE TRIGO  
SUBMETIDAS À DEFICIÊNCIA DE FÓSFORO E TOXIDEZ POR  
ALUMÍNIO**

PPGAGRO/UFSM, RS

SCHORR, Márcio Renan Weber

Doutor

2017

Santa Maria, RS, Brasil  
2017

**Márcio Renan Weber Schorr**

**ATRIBUTOS DA ARQUITETURA RADICULAR COMO  
INDICADORES NA SELEÇÃO DE PLANTAS DE TRIGO  
SUBMETIDAS À DEFICIÊNCIA DE FÓSFORO E TOXIDEZ POR  
ALUMÍNIO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Doutor em Agronomia**

Orientador: Prof. Dr. Fernando Teixeira Nicoloso

Santa Maria, RS, Brasil  
2017

Schorr, Márcio Renan Weber

Atributos da arquitetura radicular como indicadores na seleção de plantas de trigo submetidas à deficiência de fósforo e toxidez por alumínio / Márcio Renan Weber

Schorr.- 2017.  
109 f.; 30 cm

Orientador: Fernando Teixeira Nicoloso  
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Rurais, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, RS, 2017

1. Triticum aestivum L. 2. Diâmetro de raízes 3. Seleção fenotípica 4. Comprimento de raízes I. Nicoloso, Fernando Teixeira II. Título.

---

© 2017

Todos os direitos autorais reservados a Márcio Renan Weber Schorr. A reprodução de partes ou do todo deste trabalho só poderá ser feita mediante a citação da fonte.

Endereço: Av. Roraima, 1000, Prédio 16, sala 3132, Santa Maria, RS. CEP: 97105-900

E-mail: marcioschorr@hotmail.com

**Márcio Renan Weber Schorr**

**ATRIBUTOS DA ARQUITETURA RADICULAR COMO  
INDICADORES NA SELEÇÃO DE PLANTAS DE TRIGO  
SUBMETIDAS À DEFICIÊNCIA DE FÓSFORO E TOXIDEZ POR  
ALUMÍNIO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Doutor em Agronomia**

**Fernando Teixeira Nicoloso, Dr. (UFSM)**  
(Presidente/Orientador)

**Eduardo Giroto, Dr. (IFRS)**

**Fabiano Daniel De Bona, Dr. (EMBRAPA Trigo)**

**Gustavo Brunetto, Dr. (UFSM)**

**Luciane Almeri Tabaldi, Dr<sup>a</sup>. (UFSM)**

Santa Maria, RS

2017.

## DEDICATÓRIA

*Dedico este trabalho, primeiramente, à minha família, pelo apoio dado desde os primeiros passos da minha formação profissional. Dedico, também, a todos aqueles que fazem da agricultura brasileira um exemplo de sucesso em todo o mundo, sejam eles profissionais, que, assim como eu, doam seu tempo livre em favor da ciência, ou produtores, que, dia após dia, enfrentam diversos desafios e fazem tudo acontecer.*

.

## **AGRADECIMENTOS**

*Primeiramente, agradeço ao povo brasileiro que, indiretamente, financia toda e qualquer pesquisa com o seu próprio trabalho.*

*À minha família pelo apoio que sempre me deram em todos os momentos.*

*À Universidade Federal de Santa Maria por toda a formação pessoal e profissional que recebi e pelos recursos materiais, pessoais e científicos disponibilizados.*

*Ao Programa de Pós-graduação em Agronomia e, principalmente, a todos os docentes de seu quadro pela ótima formação recebida. Agradeço também aos departamentos de Fitotecnia e Biologia pelo uso de suas estruturas e recursos indispensáveis na condução dos trabalhos.*

*Agradeço ao Professor Fernando Teixeira Nicoloso pela oportunidade de realização do doutorado sob sua orientação, pela confiança no meu trabalho e pelo aprendizado recebido.*

*Agradeço a todos os colegas da Companhia Nacional de Abastecimento (CONAB) pelo apoio durante os dois anos que que estivemos juntos.*

*Agradeço a todos os colegas do Curso de Pós-graduação em Agronomia pelas horas de convivência e aprendizado.*

*O trabalho final, aqui apresentado na forma de tese, não seria possível sem a imensurável ajuda dos colegas do Grupo de Pesquisa em Fisiologia de Plantas de Interesse Agrobiológico (FisioPlant) que dedicaram parte do seu tempo para que esse trabalho fosse possível. De uma maneira ou de outra, no início ou no final, um pouco mais ou um pouco menos, cada um teve uma importante contribuição. Assim, agradeço a Darlene Sausen, Miriam Tavares, Anderson Marques, Letícia Frizzo, Júlia Farias, Raíssa Schwalbert, Bianca Del Frari, Jover Alves, Flavio Thewes, Camila Tarouco, Camila Costa, Hilda Hildebrand, Liana Rossato, Gabriel Schaich, Athos Dornelles, Aline Pereira e Katieli Bernardi.*

*Aos meus amigos pela ajuda nesse período, especialmente ao Henrique Fries e ao Paulo Vitor Campos.*

*Por fim, agradeço a todos que de alguma forma contribuíram na realização desse trabalho.*

## EPÍGRAFE

I know I was born and I know that I'll die...

The in between is mine.

I am mine.

(Eddie Wedder)

## RESUMO

### ATRIBUTOS DA ARQUITETURA RADICULAR COMO INDICADORES NA SELEÇÃO DE PLANTAS DE TRIGO SUBMETIDAS À DEFICIÊNCIA DE FÓSFORO E TOXIDEZ POR ALUMÍNIO

AUTOR: Márcio Renan Weber Schorr  
ORIENTADOR: Fernando Teixeira Nicoloso

A deficiência de fósforo (P) e a toxidez por alumínio ( $Al^{3+}$ ) são dois dos principais fatores limitantes na obtenção de altas produtividades das culturas agrícolas e, frequentemente, essas duas condições coexistem nos solos. A seleção de materiais mais adaptados através de atributos fenotípicos de fácil mensuração tem um grande potencial de aplicação no melhoramento genético de plantas. Assim, esse trabalho objetivou avaliar as respostas de caracteres da arquitetura do sistema radicular à deficiência de P e toxidez por  $Al^{3+}$ , isolados ou em interação, em solução nutritiva e o potencial de utilização deles na seleção de plantas de trigo. Foram realizados quatro experimentos, em casa de vegetação, com as seguintes combinações de tratamentos: [1] experimento bifatorial com quatro níveis de P (25, 50, 100 e 200  $\mu M$ ) na parcela principal e quatro cultivares (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) na subparcela; [2] experimento bifatorial com quatro níveis de  $Al^{3+}$  (0, 37,5, 75 e 150  $\mu M$ ) na parcela principal e quatro cultivares (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) na subparcela; [3] experimento bifatorial com quatro combinações de P vs.  $Al^{3+}$  (-P -Al; +P -Al; -P +Al e +P +Al) na parcela principal e quatro cultivares (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) na subparcela; e [4] experimento trifatorial com dois níveis de P (25 e 125  $\mu M$ ), dois de  $Al^{3+}$  (0 e 74  $\mu M$ ) e duas cultivares (IAC-5 e Onix) constituindo os fatores. O Experimento 4 foi conduzido em vasos com areia até a antese e os demais em vasos contendo substrato inerte (poliestireno expandido) durante 15 dias. Em todos os experimentos foi avaliado o crescimento da parte aérea (comprimento, massa seca e área foliar), massa seca de raízes e arquitetura do sistema radicular (comprimento, área superficial, volume e diâmetro), sendo que nos experimentos 2, 3 e 4 essas variáveis foram avaliadas separadamente para as raízes de ordem 0, 1 e 2. Houve uma ampla variabilidade entre as cultivares para as condições testadas, o que permite a utilização da avaliação de caracteres da arquitetura radicular na seleção de plantas mais adaptadas à deficiência de P e toxidez por  $Al^{3+}$  em trigo. A deficiência de P reduziu o crescimento tanto de raízes quanto parte aérea, sendo a cv. IAC-5 a que apresentou melhor resposta ao nutriente. A presença de  $Al^{3+}$  reduziu o crescimento de plantas, sendo a cv. IAC-5 a mais tolerante. A cultivar tolerante ao  $Al^{3+}$  (IAC-5) teve maior crescimento de raízes laterais de primeira e segunda ordem, enquanto que a sensível (Anahuac) teve engrossamento dessas raízes. O sistema experimental utilizado permitiu uma rápida avaliação das alterações na arquitetura do sistema radicular em resposta à deficiência de P e toxidez por  $Al^{3+}$ , sendo as respostas de experimentos de curto prazo semelhantes ao de longo prazo.

**Palavras-chave:** *Triticum aestivum* L., seleção fenotípica, comprimento de raízes, diâmetro de raízes.

## ABSTRACT

### ATTRIBUTES OF ROOT ARCHITECTURE AS INDICATORS IN PLANT SELECTION OF WHEAT SUBMITTED TO PHOSPHORUS DEFICIENCY AND ALUMINUM TOXICITY

AUTOR: Márcio Renan Weber Schorr  
ADVISOR: Fernando Teixeira Nicoloso

Phosphorus (P) deficiency and aluminum ( $\text{Al}^{3+}$ ) toxicity are two of the main constraints on achieving high crop yields and, often, those conditions coexist in soils. The selection of more adapted materials through easily assessed phenotype traits has a huge potential in the plant breeding. Thus, this work aimed to evaluate the response of traits of root system architecture to P deficiency and  $\text{Al}^{3+}$  toxicity, alone or in interaction, in nutritive solution and the potential of use of them in the plant selection of wheat. It were carried out four experiments, in a greenhouse, with the following treatments combination: [1] bifactorial experiment with four P levels ( 25, 50, 100 and 200  $\mu\text{M}$ ) in the main plot and four cultivars (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) in the subplot; [2] bifactorial experiment with four  $\text{Al}^{3+}$  levels ( 0, 37.5, 75 and 150  $\mu\text{M}$ ) in the main plot and four cultivars (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) in the subplot; [3] bifactorial experiment with four P vs.  $\text{Al}^{3+}$  combinations (-P -Al; +P -Al; -P +Al e +P +Al) in the main plot and four cultivars (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) in the subplot; and [4] trifactorial experiment with two P levels (25 and 125  $\mu\text{M}$ ), two  $\text{Al}^{3+}$  levels (0 and 74  $\mu\text{M}$ ) and two cultivars (IAC-5 and Onix). The experiment 4 was carried out in pots with sand until the anthesis while the others were carried out in pots with an inert substrate (expanded polystyrene) during 15 days. In all the experiments it was evaluated shoot (length, dry weight, foliar area), root dry weight and root system architecture (dry weight, length, superficial area, volume, diameter) growth, being in the assays 2, 3 and 4 the root variables were evaluated individually for root orders 0, 1 and 2. There was a wide variability among the cultivars for the tested conditions, which allows the use of root system architecture characterization in the selection of more adapted plants to P deficiency and  $\text{Al}^{3+}$  toxicity in wheat. P deficiency reduced both root and shoot growth, having the cv. IAC-5 showed the best response. The presence of  $\text{Al}^{3+}$  reduced the growth of plants, being cv. IAC-5 to more tolerant. This cultivar had higher growth of lateral roots of first and second order, while the sensitive one (Anahuac) had thickening of these types of root. The experimental system allowed a rapid evaluation of the alterations in the root system architecture in response to P deficiency and  $\text{Al}^{3+}$  toxicity, and the responses of short-term experiments are similar to those of the long-term.

**Keywords:** *Triticum aestivum* L., phenotypic selection, root length, root diameter.

## LISTA DE FIGURAS

### ARTIGO 1

- Figura 1 – Representação ilustrativa do sistema radicular de plantas de trigo com a classificação das raízes em ordens (0, 1 e 2) e o local considerado na avaliação do ângulo de ramificação ( $\Theta$ ). Santa Maria, 2017.....31
- Figura 2 – Massa seca de parte aérea [A], comprimento de parte aérea [B], área foliar [C] e relação raiz: parte aérea [D] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....33
- Figura 3 – Massa seca de raízes [A], número de raízes de ordem 0 [B], número de raízes de ordem 1 [C] e ângulo de ramificação de raízes [D] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....34
- Figura 4 – Comprimento total de raízes [A], comprimento médio de raízes de ordem 0 [B], comprimento médio de raízes de ordem 1 [C] número de pontas de raízes [D] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....35
- Figura 5 – Diâmetro médio total de raízes (DR-t) [A], diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0) [B], diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1) [C] e proporção de raízes finas ( $\emptyset < 0,2$  mm) do total de raízes [D] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....37
- Figura 6 – Área superficial total de raízes (AS-t) [A], área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0) [B], área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1) [C] e volume total de raízes (VR-t) [D] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....38
- Figura 7 – Análise de componentes principais das cultivares de trigo Anahuac (ANAH), IAC-5, Onix (ONIX) e Quartzo (QRTZ) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva em função das variáveis: área foliar (AF), ângulo médio de ramificação (AR), área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0), área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1), área superficial total de raízes (AS-t), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1), comprimento total de raízes (CR-t), diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0), diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1), diâmetro médio total de raízes (DR-t), massa seca de parte aérea (MSPA), massa seca de raízes (MSR), número de raízes de ordem 0 (N-0), número de raízes de ordem 1 (N-1), número de pontas de raízes (NPR), número de ramificações de raízes (NRR), proporção de raízes finas ( $\emptyset < 0,2$  mm) em relação ao total (RF), relação raiz: parte aérea (RRPA) e volume de raízes (VR). Santa Maria, 2017.....40

### ARTIGO 2

- Figura 1 – Representação ilustrativa do sistema radicular de plantas de trigo com a classificação das raízes em ordens (0, 1 e 2) e o local considerado na avaliação do ângulo de ramificação ( $\Theta$ ). Santa Maria, 2017.....53

- Figura 2 – Massa seca de parte aérea (MSPA) [A], área foliar (AF) [B], massa seca de raízes (MSR) [C] e relação raiz: parte aérea (RRPA) [D] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de  $Al^{3+}$  em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....55
- Figura 3 – Comprimento total de raízes (CR-t) [A], comprimento médio de raízes de ordem 0 (CR-0) [B], comprimento médio de raízes de ordem 1 (CR-1) [C], comprimento médio de raízes de ordem 2 (CR-2) [D], número de raízes de ordem 0 (N-0) [E] e número de raízes de ordem 1 (N-1) [F] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de  $Al^{3+}$  em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....57
- Figura 4 – Diâmetro médio total de raízes (DR-t) [A], diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0) [B], diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1) [C], diâmetro médio de raízes de ordem 2 (DR-2) [D], proporção de raízes finas ( $\varnothing < 0,2$  mm) em relação ao total (RF) [E] e número de ramificações de raízes (NRR) [F] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de  $Al^{3+}$  em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....58
- Figura 5 – Imagem ilustrativa das respostas das cultivares Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo submetidas a concentração de  $150 \mu M$  de  $Al^{3+}$  na solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....59
- Figura 6 – Análise de componentes principais das cultivares de trigo Anahuac (ANH), IAC-5, Onix (ONX) e Quartzo (QRT) submetidas a diferentes níveis de  $Al^{3+}$  em solução nutritiva em função das variáveis: área foliar (AF), ângulo médio de ramificação (AR), área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0), área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1), área superficial de raízes de ordem 2 (AS-2), área superficial total de raízes (AS-t), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1), comprimento de raízes de ordem 2 (CR-2), comprimento total de raízes (CR-t), diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0), diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1), diâmetro médio de raízes de ordem 2 (DR-2), diâmetro médio total de raízes (DR-t), massa seca de parte aérea (MSPA), massa seca de raízes (MSR), número de raízes de ordem 0 (N-0), número de raízes de ordem 1 (N-1), número de pontas de raízes (NPR), número de ramificações de raízes (NRR), proporção de raízes finas ( $\varnothing < 0,2$  mm) em relação ao total (RF), relação raiz: parte aérea (RRPA) e volume de raízes (VR). Santa Maria, 2017.....60

#### ARTIGO 4

- Figura 1 – Representação ilustrativa do sistema radicular de plantas de trigo com a classificação das raízes em ordens (0, 1 e 2) e o local considerado na avaliação do ângulo de ramificação ( $\Theta$ ). Santa Maria, 2017.....74
- Figura 2 – Comprimento de parte aérea (CPA), massa seca de parte aérea (MSPA), relação raiz: parte aérea (RRPA) e massa seca de raízes (MSR) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) sob diferentes combinações de P (-P:  $25 \mu M$ , +P:  $200 \mu M$ ) e  $Al^{3+}$  (-Al:  $0 \mu M$ , +Al:  $150 \mu M$ ) em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....75
- Figura 3 – Comprimento total de raízes (CR-t), comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1) e comprimento de raízes de ordem 2 (CR-

2) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) sob diferentes combinações de P (-P: 25  $\mu$ M, +P: 200  $\mu$ M) e  $Al^{3+}$  (-Al: 0  $\mu$ M, +Al: 150  $\mu$ M) em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....79

Figura 4 – Diâmetro total de raízes (DR-0), diâmetro de raízes de ordem 0 (DR-0), diâmetro de raízes de ordem 1 (DR-1) e diâmetro de raízes de ordem 2 (DR-2) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) sob diferentes combinações de P (-P: 25  $\mu$ M, +P: 200  $\mu$ M) e  $Al^{3+}$  (-Al: 0  $\mu$ M, +Al: 150  $\mu$ M) em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....80

Figura 5 – Número de raízes de ordem 0 (N-0), número de raízes de ordem 1 (N-1), ângulo de ramificação de raízes de ordem 1 (AR) e número de ramificações de raízes (NR) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) sob diferentes combinações de P (-P: 25  $\mu$ M, +P: 200  $\mu$ M) e  $Al^{3+}$  (-Al: 0  $\mu$ M, +Al: 150  $\mu$ M) em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....81

Figura 6 – Coloração com hematoxilina de pontas de raízes de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) sob diferentes combinações de P (-P: 25  $\mu$ M, +P: 200  $\mu$ M) e  $Al^{3+}$  (-Al: 0  $\mu$ M, +Al: 150  $\mu$ M) em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....81

Figura 7 – Análise de componentes principais (ACP) das cultivares de trigo Onix, Anahuac, Quartzo e IAC-5 em condições de baixa disponibilidade de P (-P) e alta disponibilidade de P (+P) em um nível de baixo  $Al^{3+}$  (A) e alto  $Al^{3+}$  (B) em solução em função das variáveis: número de raízes de ordem 1 (N-1); comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0); comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1); comprimento de raízes de ordem 2 (CR-2); área superficial total de raízes (AS-t); área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0); área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1); área superficial de raízes de ordem 2 (AS-2); diâmetro médio total de raízes (DR-t); diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0); diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1); diâmetro médio de raízes de ordem 2 (DR-2); ângulo médio de ramificação (AR); massa seca de parte aérea (MSPA); massa seca de raízes (MSR); relação raiz: parte aérea (RRPA); número de pontas (Pt); número de ramificações (NRF); volume total de raízes (VR-t); comprimento de parte aérea (CPA). Santa Maria, 2017.....83

## LISTA DE TABELAS

### ARTIGO 1

**Tabela 1** – Coeficientes de correlação linear entre as variáveis área foliar (AF), ângulo médio de ramificação (AR), área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0), área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1), área superficial total de raízes (AS-t), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1), comprimento total de raízes (CR-t), diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0), diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1), diâmetro médio total de raízes (DR-t), massa seca de parte aérea (MSPA), massa seca de raízes (MSR), número de raízes de ordem 0 (N-0), número de raízes de ordem 1 (N-1), número de pontas de raízes (NPR), número de ramificações de raízes (NRR), proporção de raízes finas ( $\varnothing < 0,2$  mm) em relação ao total (RF), relação raiz: parte aérea (RRPA) e volume de raízes (VR) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) cultivadas sob quatro concentrações de P (25, 50, 100 e 200  $\mu\text{M}$ ). Santa Maria, 2017.....41

### ARTIGO 2

**Tabela 1** – Coeficientes de correlação linear entre as variáveis área foliar (AF), ângulo médio de ramificação (AR), área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0), área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1), área superficial de raízes de ordem 2 (AS-2), área superficial total de raízes (AS-t), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1), comprimento de raízes de ordem 2 (CR-2), comprimento total de raízes (CR-t), diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0), diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1), diâmetro médio de raízes de ordem 2 (DR-2), diâmetro médio total de raízes (DR-t), massa seca de parte aérea (MSPA), massa seca de raízes (MSR), número de raízes de ordem 0 (N-0), número de raízes de ordem 1 (N-1), número de pontas de raízes (NPR), número de ramificações de raízes (NRR), proporção de raízes finas ( $\varnothing < 0,2$  mm) em relação ao total (RF), relação raiz: parte aérea (RRPA) e volume de raízes (VR) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) cultivadas sob quatro concentrações de  $\text{Al}^{3+}$  (0, 37,5, 75 e 150  $\mu\text{M}$ ). Santa Maria, 2017.....61

### ARTIGO 3

**Tabela 1** – Atividade desejada, concentração adicionada e proporção do total adicionado disponível nas quatro combinações de fósforo e alumínio, calculado com auxílio do programa VisualMinteq. Santa Maria, 2017.....72

**Tabela 2** – Efeito do aumento na concentração de P de 25 para 200  $\mu\text{M}$ , na presença ou ausência de  $\text{Al}^{3+}$ , na variação proporcional das variáveis radiculares e da parte aérea de cultivares de trigo. Santa Maria, 2017.....77

### ARTIGO 4

**Tabela 1** – Massa seca de folhas (MSF), massa seca da parte aérea (MSPA), comprimento da parte aérea (CPM), área foliar (AF) e número de plantas (NP) de trigo cvs. IAC-5 e Onix em resposta a níveis de fósforo (P) (25 e 125  $\mu\text{M}$ ) e alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ ) (0 e 75  $\mu\text{M}$ ) na solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....102

**Tabela 2** – Massa seca de raízes (MSR), relação raiz: parte aérea (RRPA), comprimento de raízes (CR), área superficial de raízes (AS), volume de raízes (VR) e diâmetro médio de raízes (DR) de plantas de trigo cvs. IAC-5 e Onix em resposta a níveis de fósforo (P) (25 e 125  $\mu\text{M}$ ) e alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ ) (0 e 75  $\mu\text{M}$ ) na solução nutritiva. Santa Maria, 2017.....103

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

$\mu\text{M}$	Micromolar	DNA	Ácido desoxirribonucleico
ACP	Análise de componentes principais	DPI	Dots per inch (pontos por polegada)
AD	Água destilada	DR	Diâmetro de raízes
ADP	Adenosina di fosfato	DR-0	Diâmetro de raízes de ordem 0
AF	Área foliar	DR-1	Diâmetro de raízes de ordem 1
$\text{Al}^{3+}$	Alumínio	DR-2	Diâmetro de raízes de ordem 2
$\text{AlCl}_3$	Cloreto de alumínio	DR-t	Diâmetro total de raízes
AR	Ângulo de ramificação	Fe-EDTA	Ferro quelado
AS	Área superficial de raízes	$\text{H}_2\text{BO}_3$	Ácido bórico
AS-0	Área superficial de raízes de ordem 0	K	Potássio
AS-1	Área superficial de raízes de ordem 1	KCl	Cloreto de potássio
AS-2	Área superficial de raízes de ordem 2	$\text{KH}_2\text{PO}_4$	Fosfato de potássio
AS-t	Área superficial total de raízes	MATE	Multidrug and toxic compound exsudation
ATP	Adenosina tri fosfato	$\text{MgSO}_4$	Sulfato de magnésio
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	Nitrato de cálcio	mM	Milimolar
CR	Comprimento de raízes	$\text{MnSO}_4$	Sulfato de manganês
CR-0	Comprimento de raízes de ordem 0	MSF	Massa seca de folhas
CR-1	Comprimento de raízes de ordem 1	MSPA	Massa seca de parte aérea
CR-2	Comprimento de raízes de ordem 2	MSR	Massa seca de raízes
CR-t	Comprimento total de raízes	N-0	Número de raízes de ordem 0
$\text{CuSO}_4$	Sulfato de cobre	N-1	Número de raízes de ordem 1
cv.	Cultivar	$\text{Na}_2\text{MoO}_4$	Molibdato de sódio
		NaOH	Hipoclorito de sódio
		$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	Sulfato de amônio

NPR	Número de pontas de raízes	TaALMT1	<i>Triticum aestivum</i> – aluminum-activated malate transporter
NRF	Número de ramificações de raízes	TPU	Unidade de transparência
$\Theta$	Ângulo	UFSM	Universidade Federal de Santa Maria
$\emptyset$	Diâmetro	VR	Volume de raízes
P	Fósforo	VR-t	Volume total de raízes
PPi	Pirofosfato	ZnSO <sub>4</sub>	Sulfato de zinco
PVC	Policloreto de vinila		
RRPA	Relação raiz: parte aérea		

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>16</b>
<b>2. DESENVOLVIMENTO.....</b>	<b>18</b>
2.1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA .....	18
2.1.1 – A cultura do trigo .....	18
2.1.2 – Correção da acidez do solo e adubação fosfatada .....	18
2.1.3 – Efeito da presença de alumínio em níveis tóxicos às plantas.....	19
2.1.4 – Deficiência de fósforo e seu efeito no crescimento das plantas.....	20
2.2. HIPÓTESES .....	23
2.3. OBJETIVOS .....	24
2.3.1 – Geral.....	24
2.3.2 – Específicos .....	24
2.4. ARTIGO 1 – VARIAÇÃO DA DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO NA ARQUITETURA DO SISTEMA RADICULAR E CRESCIMENTO DA PARTE AÉREA DE CULTIVARES DE TRIGO.....	25
2.5. ARTIGO 2 – CARACTERES FENOTÍPICOS DA ARQUITETURA RADICULAR COMO INDICADORES DE TOLERÂNCIA DE CULTIVARES DE TRIGO AO ALUMÍNIO .....	47
2.6. ARTIGO 3 – INTERAÇÃO ENTRE BAIXO FÓSFORO E TOXIDEZ POR ALUMÍNIO NA ARQUITETURA RADICULAR DE CULTIVARES DE TRIGO.....	66
2.7. ARTIGO 4 – DEFICIÊNCIA DE FÓSFORO E TOXIDEZ POR ALUMÍNIO NO CRESCIMENTO DA PARTE AÉREA E ARQUITETURA RADICULAR DE DUAS CULTIVARES TRIGO ( <i>Triticum aestivum</i> L.).....	89
2.8. DISCUSSÃO GERAL.....	103
<b>3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>106</b>

## 1. INTRODUÇÃO

O trigo é um dos cereais mais importantes e cultivados no mundo, sendo uma das principais fontes de energia utilizadas tanto na alimentação humana quanto animal. Além disso, essa cultura exerce papel relevante na rotação e sucessão de culturas no sistema da semeadura direta, favorecendo a conservação dos solos e incorporação de resíduos vegetais que ajudam na manutenção de adequado teor de matéria orgânica.

A grande variação anual na produção do trigo é causada pela flutuação na produtividade das lavouras, a qual é muito influenciada por condições ambientais/climáticas como o excesso de umidade, que favorece o surgimento de doenças, a ocorrência de geadas no florescimento ou perda de qualidade pela chuva no momento da colheita. Além disso, outro fator de extrema importância são as características químicas e físicas do solo, que podem interferir no desenvolvimento adequado das plantas.

Dentre as características químicas que influenciam a produtividade do trigo, podemos citar as deficiências nutricionais e a presença de elementos em níveis tóxicos às plantas. Em muitos casos, ambos as características podem coexistir no solo, o que as torna um campo de estudos complexo em que ainda há muito para ser entendido, principalmente na separação das respostas a cada fator estressor e, com isso, desenvolvimento de estratégias adequadas a cada um. Essa é uma área que pode vir a proporcionar grandes aumentos nos rendimentos das culturas agrícolas.

A maioria dos solos cultivados no Brasil são naturalmente ácidos, com presença de alumínio trocável ( $Al^{3+}$ ) e com disponibilidade de fósforo (P) para as plantas muito baixa. Por isso, existe a necessidade de correção de pH e utilização de fertilizantes químicos, como forma de contornar esses problemas. Esses dois fatores, por si só, ou atuando de forma conjunta no crescimento das plantas, têm reduzido a produtividade das lavouras e aumentado os custos de produção.

As recomendações técnicas preveem a correção de acidez e fertilidade do solo em profundidade antes da implantação das culturas. No entanto, muitas vezes a correção não tem sido realizada da forma e com quantidades corretas, e não se alcança os níveis adequados de pH e fertilidade; em outros casos, as repetidas aplicações de fertilizantes químicos podem favorecer a reacidificação do solo; e, por último, as práticas recentes de aplicação de calcário em superfície, sem sua incorporação, proporcionam a correção da camada superficial do solo

mas não da subsuperfície, gerando altos valores de saturação por alumínio, que podem limitar o crescimento das raízes.

Historicamente, as cultivares desenvolvidas no Brasil apresentavam boa adaptação aos solos ácidos, sendo referência para o desenvolvimento de cultivares em outros lugares do mundo. Porém, com o passar dos anos buscou-se principalmente a criação de cultivares cada vez mais produtivas, com tolerância a doenças e com melhor qualidade de grãos, fazendo com que se perdesse características importantes como a tolerância ao  $Al^{3+}$ . No entanto, o entendimento da importância que esses fatores, acidez e fertilidade, têm na produtividade da cultura e a possibilidade de incrementos de aumento na rentabilidade da cultura, demanda um constante esforço da comunidade científica na busca de materiais mais adaptados, produtivos e com qualidade superior com um papel relevante do melhoramento genético das características desejadas.

O melhoramento de plantas se utiliza, na maioria das vezes, da seleção de plantas com base em suas características visíveis ou mensuráveis da parte aérea, relacionadas à produtividade e/ou qualidade de grãos. Isso ocorre mesmo para o caso da tolerância a níveis tóxicos de  $Al^{3+}$ , cujo sintoma é o crestamento de folhas, e da deficiência de nutrientes como o P, em que a avaliação da produção de matéria seca é um dos principais indicadores de níveis de resposta, o que demanda tempo, espaço e recursos humanos e materiais para ser realizado.

Assim, o desenvolvimento de técnicas para se selecionar essas plantas que sejam mais rápidas, com menor uso de espaço e recursos, humano e material, e que ao mesmo tempo sejam confiáveis e com repetibilidade, baseados nas respostas de crescimento e desenvolvimento que já se conhece das plantas, tem um enorme potencial de utilização no futuro do melhoramento de plantas.

## **2. DESENVOLVIMENTO**

### **2.1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

#### **2.1.1 – A cultura do trigo**

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é uma das fontes de alimento mais antigas da humanidade, sendo reportada sua existência desde os tempos remotos da civilização. Ele é consumido em praticamente todo o mundo, e atualmente é o segundo cereal em importância, com produção estimada, para 2017, de quase 900 milhões de toneladas (USDA, 2017), ficando atrás apenas do milho.

No Brasil, sua introdução se deu com a chegada dos portugueses e logo foi distribuído por todo o território nacional, tendo sido historicamente uma das principais culturas no país. Atualmente são plantadas pouco mais de 2 milhões de hectares, com produção de mais de 6 milhões de toneladas (CONAB, 2017). Os estados do Sul do Brasil são os principais produtores, em função do clima adequado ao desenvolvimento da cultura e da tradição histórica de produção, respondendo por mais de 90% da produção total (CONAB, 2017).

No entanto, apesar dessa tradição no cultivo de trigo, a cultura enfrenta anualmente uma série de desafios, como a baixa produtividade das lavouras, desvalorização do produto e concorrência com o trigo importado, principalmente da Argentina (ROSSI; NEVES, 2004). Com isso, a produção torna-se sempre de alto risco para os produtores, que, em função da reduzida margem de lucro, investem pouco nas lavouras.

O trigo, além de ser uma cultura geradora de renda, é muito importante nos sistemas de semeadura direta quando utilizado em sucessão à soja, que geralmente é a principal cultura produzida, por quebrar o ciclo das doenças e promover a ciclagem de nutrientes e manutenção da matéria orgânica dos solos. Mas, também por não ser a cultura principal, os investimentos nos fatores de produção são reduzidos em relação a outras culturas.

#### **2.1.2 – Correção da acidez do solo e adubação fosfatada**

O advento do plantio direto, ou sistema de semeadura direta, que prevê a previa correção da acidez e fertilidade do solo na camada de 0-20 cm e ausência de revolvimento após isso, trouxe uma evolução na conservação dos solos ao reduzir as perdas causadas pela erosão, que promove a retirada da camada superficial e mais fértil do solo. Esse sistema conservacionista proporcionou redução do carreamento de solo e fertilizantes para os mananciais hídricos, reduzindo a eutroficação das águas, e aumento na produtividade das culturas.

Porém, em muitos casos, essa prévia correção foi realizada de forma inadequada ou simplesmente não foi realizada, o que, associado à má aplicação de fertilizantes em cobertura, têm promovido a formação de gradientes de fertilidade, principalmente no caso do P, no perfil dos solos (RHEINHEIMER; ANGHINONI, 2001; CALEGARI et al, 2013) e presença de alumínio em níveis limitantes às culturas em subsuperfície. Assim, a camada superficial tem se tornado substancialmente mais fértil que as camadas mais profundas (NUNES et al., 2011), favorecendo a concentração do desenvolvimento radicular nessa região o que gera perdas de produtividade em anos em que há restrição hídrica e as plantas necessitam aprofundar o sistema radicular em busca de água (ECHART; CAVALLI-MOLINA, 2001).

A maioria dos solos utilizados na produção agrícola ao redor do mundo, principalmente em regiões tropicais, são ácidos e com baixa fertilidade natural (WANG et al., 2013). Segundo Von Uexkull e Mutert (1995), cerca de 30-40% dos solos aráveis no mundo são ácidos. Além disso, a grande maioria é limitante em P, o que torna a aplicação de fertilizantes fosfatados indispensável para que se alcance altas produtividades. No Brasil a situação não é diferente, sendo a grande maioria dos solos ácidos e altamente intemperizados (VITORELLO et al. 2005).

Solos ácidos são prejudiciais ao desenvolvimento das culturas por apresentarem altos teores de alumínio trocável na solução, o que limita o desenvolvimento radicular e, conseqüentemente, o crescimento das plantas, além de reduzir a absorção de água e disponibilidade de nutrientes (CHEN et al., 2012). A forma trocável  $Al^{3+}$ , encontrada na solução do solo quando o pH está abaixo de 5,5 (ECHART; CAVALLI-MOLINA, 2001), é considerada uma das mais prejudiciais às plantas (KINRAIDE, 1992; MOSSOR-PIETRASZEWSKA, 2001)

A presença de alumínio trocável na solução do solo pode afetar o crescimento das plantas de maneira direta ou indireta. De maneira direta, o alumínio reduz o alongamento das raízes, além de reduzir o crescimento de raízes secundárias e pelos radiculares, o que faz com que a planta reduza seu crescimento tanto de raiz quanto de parte aérea (HE et al., 2011). De maneira indireta, o alumínio exerce efeito prejudicial por se ligar ao P da solução do solo, formando complexos Al - P, o que torna esse nutriente indisponível às plantas.

### **2.1.3 – Efeito da presença de alumínio em níveis tóxicos às plantas**

O Al é um dos elementos químicos mais abundantes nos solos, estando presente na forma de minerais secundários que dão origem aos solos (MIGUEL et al., 2010). Em solos onde o pH encontra-se acima de 5,5 o Al é parte constituinte dos minerais primários e secundários,

porém, com a redução do pH, seja pelo processo de intemperização ou por repetidas aplicações de fertilizantes, ocorre uma gradativa dissolução desses minerais e liberação do elemento na solução do solo, na forma de  $Al^{3+}$ .

A presença do  $Al^{3+}$  na solução do solo limita o desenvolvimento das plantas por reduzir o crescimento radicular (GAUME et al., 2001), seja reduzindo o alongamento ou a divisão celular, tornando as raízes ineficientes na absorção de nutrientes e água. O  $Al^{3+}$  ainda é relatado como agente causador da desestruturação das membranas plasmáticas (ZHANG et al., 1997) e por induzir a formação de espécies reativas de oxigênio (DONG et al, 2002).

Outro efeito deletério da presença de  $Al^{3+}$  na solução do solo é a formação de complexos estáveis com o P, resultando na redução da disponibilidade deste nutriente para as plantas, principalmente quando o pH da solução do solo encontra-se abaixo de 5,5. Ainda, segundo Raghothama e Karthikeyan (2005) e Lambers et al. (2006), cerca de 80-90% do P adicionado ao solo não encontra-se disponível às plantas, seja devido à complexação com  $Al^{3+}$  ou à adsorção aos argilominerais e óxidos de Fe e Al.

As plantas tolerantes são mais capazes de se desenvolverem na presença de  $Al^{3+}$  através de estratégias de convivência ou exclusão do elemento. A convivência está relacionada com a capacidade dos tecidos de evitar o dano fisiológico do alumínio, compartimentalizando-o (DARKÓ et al., 2004), isolando partes afetadas, pela produção de calose (SILVA et al., 2012), ou produzindo substâncias capazes de quelar o elemento, os ácidos orgânicos (RYAN et al., 2011; WANG et al., 2013). Já as estratégias de exclusão incluem a secreção de ácidos orgânicos na rizosfera (RYAN et al., 2011), imobilização na parede celular, exsudação de fosfato, efluxo através da membrana, alteração do pH da rizosfera e permeabilidade das membranas. Todas estas estratégias demandam gasto energético e suas respostas são variáveis entre cultivares e condições do meio.

#### **2.1.4 – Deficiência de fósforo e seu efeito no crescimento das plantas**

O P é um dos nutrientes mais limitantes à produtividade das culturas (RAGHOTHAMA; KARTHIKEYAN, 2005; WANG et al., 2013), e na maioria dos solos agricultáveis é encontrado em concentrações muito baixas. O P está presente nas plantas exercendo as funções de armazenamento de energia, composição das membranas plasmáticas, ácidos nucleicos e sinalização (MARSCHNER, 1995; TAIZ; ZEIGER, 2009). Ele faz parte de compostos armazenadores de energia na fotossíntese ou respiração (adenosina trifosfato – ATP, adenosina bifosfato – ADP, pirofosfato – PPI), é constituinte da bicamada fosfolipídica das membranas

celulares, é constituinte dos ácidos desoxirribonucleicos (DNA) e ribonucleicos (RNA), e exerce papel fundamental na transdução de sinais ao fosforilar ou desfosforilar enzimas (TAIZ; ZEIGER, 2009).

A deficiência de P causa nas plantas uma redução do crescimento e mudanças na partição de carbono, com alteração da relação raiz/parte aérea (RAGHOTHAMA, 1999). A deficiência desse nutriente, junto com o nitrogênio, frequentemente é relatada como um dos principais limitante da produtividade das culturas (WANG et al., 2013). A planta, por sua vez, utiliza-se de algumas estratégias para aumentar a eficiência de absorção e utilização do P, sendo estas estratégias amplamente variáveis entre culturas e entre genótipos da mesma espécie.

As estratégias utilizadas pela planta podem estar relacionadas à conservação do P existente ou à eficiência de absorção dele a partir da solução do solo. As estratégias relacionadas à conservação promovem uma redução no crescimento da planta; remobilização interna do P (THOMAS et al., 2006); e o uso de rotas metabólicas alternativas que requeiram menor uso do nutriente, mantendo assim a homeostase celular (LIN et al. 2009). Já as estratégias de aquisição do P estão relacionadas à uma maior exploração do solo, proporcionada pelo alongamento de raízes e formação de raízes secundárias e pelos radiculares (SHEN et al., 2011); alteração da arquitetura do sistema radicular (LYNCH, 1995); uso de transportadores de alta afinidade (DONG et al., 1999; LAMBERS et al., 2006); e secreção de fosfatases ácidas (WASAKI et al., 2009) e ácidos orgânicos (DELHAIZE; RYAN; RANDALL, 1993; LIAO et al., 2006; LIN et al., 2009), responsáveis por liberar o P imobilizado no solo.

As alterações promovidas nas raízes pela deficiência de P e/ou toxidez por  $Al^{3+}$  tem sido motivo de recentes estudos. Baixos teores de P, assim como de outros nutrientes, promovem alterações na estrutura de raízes, modificando arquitetura, densidade, padrão de crescimento e associação com microrganismos (LAMBERS et al., 2006). A avaliação do sistema radicular, segundo Lynch (1995), abrange a morfologia, topologia, distribuição e arquitetura, sendo que a arquitetura de raízes se refere à configuração espacial adquirida pelo sistema radicular (LYNCH, 1995), em resposta às condições do solo. Assim, a concentração do P na superfície do solo, em função do sistema de cultivo empregado, associado com a presença do  $Al^{3+}$  em profundidade tende a promover alterações na conformação tridimensional das raízes de forma diferencial que se fosse utilizado uma porção de solo homogêneo para avaliação.

Alguns estudos já verificaram essa resposta diferencial das raízes em condições de diferentes disponibilidades de P. Zhu e Lynch (2004) verificaram maior acúmulo de biomassa

de híbridos de milho com maior crescimento de raízes secundárias. Zhu et al. (2005), também trabalhando com milho, verificaram que o crescimento de raízes na camada superficial do solo promove incremento no crescimento das plantas e acumulação de P. Já Williamson et al. (2001) verificaram que plantas de *Arabidopsis thaliana* tiveram uma alteração no padrão de crescimento de raízes, com menor crescimento total e maior de raízes secundárias. No entanto, muitos trabalhos encontrados na literatura têm focado somente no efeito da deficiência de P ou na toxidez por  $Al^{3+}$  na alteração da arquitetura radicular, necessitando maiores estudos da associação entre os dois fatores estressores.

## 2.2. HIPÓTESES

Cultivares de trigo tolerantes à presença de  $Al^{3+}$  na solução nutritiva são mais eficientes na aquisição e utilização do P, resultando assim em maior acumulação de biomassa.

Cultivares tolerantes à deficiência de P e toxidez de  $Al^{3+}$  promovem alterações na arquitetura radicular que promovem maior volume radicular, resultando em maior crescimento de final das plantas.

É possível utilizar um conjunto de caracteres de arquitetura do sistema radicular comuns à deficiência de P e toxidez por  $Al^{3+}$  na seleção de cultivares mais adaptadas.

Existe variabilidade para caracteres da arquitetura do sistema radicular de plantas de diferentes cultivares de trigo à deficiência de P e toxidez por  $Al^{3+}$ .

Experimentos de curto prazo permitem a identificação de caracteres e seleção de cultivares mais adaptadas à deficiência de P e toxidez por  $Al^{3+}$  e suas respostas são semelhantes a experimentos de longo prazo.

## 2.3. OBJETIVOS

### 2.3.1 – Geral

Avaliar as respostas de caracteres da arquitetura do sistema radicular à deficiência de P e toxidez por  $Al^{3+}$ , isolados ou em interação, em solução nutritiva e o potencial de utilização deles na seleção de plantas de trigo.

### 2.3.2 – Específicos

Avaliar a resposta de cultivares de trigo a concentrações de P e identificar um conjunto de caracteres da arquitetura do sistema radicular com potencial de utilização no melhoramento de plantas.

Avaliar as alterações provocados por concentrações de  $Al^{3+}$  no crescimento da parte aérea e alteração da arquitetura radicular de plantas de trigo

Identificar caracteres fenotípicos de fácil avaliação a serem usados como marcadores no processo de seleção de plantas tolerantes ao  $Al^{3+}$ .

Avaliar, em curto prazo, o crescimento de parte aérea e caracteres da arquitetura radicular de cultivares de trigo em resposta a condições contrastantes de P e  $Al^{3+}$  em solução nutritiva.

Avaliar, em longo prazo, o crescimento de parte aérea e caracteres da arquitetura radicular de cultivares de trigo em resposta a condições contrastantes de P e  $Al^{3+}$  em solução nutritiva.

#### 2.4. ARTIGO 1 – VARIAÇÃO DA DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO NA ARQUITETURA DO SISTEMA RADICULAR E CRESCIMENTO DA PARTE AÉREA DE CULTIVARES DE TRIGO

# VARIAÇÃO DA DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO NA ARQUITETURA DO SISTEMA RADICULAR E CRESCIMENTO DA PARTE AÉREA DE CULTIVARES DE TRIGO

## PHOSPHORUS AVAILABILITY CHANGES ON ROOT SYSTEM ARCHITECTURE AND SHOOT GROWTH OF WHEAT CULTIVARS

### RESUMO

A seleção de plantas mais adaptadas à deficiência de fósforo (P), um dos principais fatores limitantes na agricultura, é uma ferramenta muito importante na obtenção de altas produtividades das culturas. O objetivo do presente trabalho foi caracterizar a resposta de cultivares de trigo a concentrações de P e identificar um conjunto de caracteres da arquitetura do sistema radicular com potencial de utilização no melhoramento de plantas. O trabalho foi conduzido em casa de vegetação no delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições de uma planta por unidade experimental. Os tratamentos, obtidos da combinação de quatro níveis de P (25, 50, 100 e 200  $\mu\text{M}$ ) e quatro cultivares (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo), foram arranados em esquema fatorial 4x4 com P na parcela principal e cultivares na sub parcela. Houve grande variação entre as concentrações de P e as cultivares nas variáveis de parte aérea, com redução da massa seca, comprimento e área foliar e aumento na relação raiz: parte aérea com o aumento na deficiência de P. A cv. IAC-5 (P-eficiente) foi a que apresentou a maior resposta ao aumento da concentração de P tanto no crescimento da parte aérea quanto de raízes. A deficiência severa de P (25 $\mu\text{M}$ ) causa aumento do diâmetro médio de raízes, especialmente as de ordem 1, e diminui a presença de raízes finas, ( $\text{Ø} < 0,2 \text{ mm}$ ).

**Palavras-chave:** comprimento de raízes, diâmetro de raízes, deficiência de fósforo.

### ABSTRACT

The selection of more adapted plants to phosphorus (P) deficiency, one of the main constraints on agriculture, is a very important tool to achieving high crop yields. The aim of this work was to characterize the response of wheat cultivars to P concentrations and to identify a set of traits of the root system architecture with potential for use in plant breeding. The assay was carried out in greenhouse in a completely randomized design with four replications of one plant by plot. The treatments, obtained by the combination of four P levels (25, 50, 100 and 200  $\mu\text{M}$ ) and four cultivars (Anahuac, IAC-5, Onix and Quartzo), were arranged in a factorial scheme 4x4 being P the main plot and cultivars the sub plot. There was a wide range among the

P concentrations and cultivars in shoot variables, with reduction in dry weight, length and foliar area and increase in root: shoot ratio in function of P deficiency increase. The cv. IAC-5 (P-efficient) was the one that presented the greatest response to the increase of P concentration in both shoot and root growth. Severe P deficiency (25  $\mu\text{M}$ ) causes an increase in average root diameter, especially in those of order 1, and decreases the presence of thin root.

**Keywords:** root length, root diameter, phosphorus deficiency.

## INTRODUÇÃO

O fósforo (P) é um dos nutrientes mais importantes e, ao mesmo tempo, mais limitantes à obtenção de altos rendimentos na agricultura. Ele é requerido por todas as plantas, em maior ou menor escala, e, em muitos locais, apresenta reduzida disponibilidade no solo, sendo necessária sua adição através de fontes externas. No entanto, boa parte do P adicionado ao solo na forma de fertilizantes fica retida aos coloides do solo e óxidos de ferro e alumínio. Além disso, em condições de solos ácidos, que representam boa parte das terras agricultáveis (VON UEXKÜL; MUTERT, 1995), principalmente em regiões tropicais e subtropicais, essa adsorção do P é ainda maior. Assim, o aumento da capacidade de aquisição de P do solo pelas plantas tem demandado grandes esforços de diversos grupos de pesquisa ao redor do mundo.

A deficiência de P reduz o crescimento das plantas, principalmente da parte aérea, alterando a relação raiz: parte aérea, como forma de proporcionar uma maior exploração do solo (LYNCH, 1995; RAGHOTHAMA, 1999). Por fazer parte da constituição de membranas celulares, DNA, armazenamento de energia e cofator enzimático (RAGHOTHAMA; KARTHIKEYAN, 2005), a deficiência de P tem um efeito negativo em todo o metabolismo da planta, reduzindo a produção de matéria seca.

Plantas mais adaptadas à deficiência de P podem ser mais eficientes na aquisição e/ou utilização do P. Dentre as estratégias de aquisição, pode-se destacar a secreção de ácidos orgânicos e fosfatases ácidas (TENG et al., 2013), utilização de transportadores de alta afinidade (RAGHOTHAMA, 1999) e a alteração na morfologia e arquitetura do sistema radicular (MA et al., 2003; ZHU; LYNCH, 2004; PEREZ-TORRES et al., 2008; LYNCH; 2011), que aumenta o volume de solo explorado, enquanto que as estratégias de utilização estão relacionadas ao emprego de rotas metabólicas alternativas e remobilização interna do P entre organelas (RAGHOTHAMA; KARTHIKEYAN, 2005).

A arquitetura do sistema radicular de plantas é determinada, em parte, embrionariamente, tendo o trigo (*Triticum aestivum* L.) como característica a emissão de três a

seis raízes seminais no hipocótilo ainda durante o desenvolvimento embrionário (MANSKE; VLEK, 2002). Após, no período pós-embrionário, as plantas emitem mais algumas raízes adventícias, provenientes dos nós basais do colmo, que junto com seminais podem chegar a um total de 10. Durante o desenvolvimento vegetativo, quando as plantas passam a sofrer os efeitos do ambiente em que se desenvolvem, podem ocorrer uma série de alterações no comprimento das raízes de primeira ordem (seminal ou adventícia), número e comprimento das raízes laterais de várias ordens que venham a surgir, além de diversas outras características que alteram a arquitetura do sistema radicular.

Raízes de plantas crescendo em condições de limitação de P tendem a reduzir o crescimento das raízes principais (seminal ou adventícia), aumentar a emissão e comprimento de raízes laterais, pelos radiculares e promover um crescimento mais superficial das raízes (SÁNCHEZ-CALDERÓN et al. 2005; HERRERA-ESTRELLA; HERNA; GENO, 2006; PEREZ-TORRES et al. 2008). No entanto, existem muitas diferenças entre espécies e mesmo entre genótipos dentro da mesma espécie, sendo necessária uma melhor compreensão dos mecanismos e repostas envolvidas na expressão fenotípica, principalmente da arquitetura do sistema radicular.

A utilização de variáveis fenotípicas de fácil caracterização e avaliação pode ser uma ferramenta muito útil para o melhoramento de plantas, uma vez que permite uma rápida quantificação e separação dos diferentes materiais selecionados (BURTON; BROWN; LYNCH, 2013; BURTON et al., 2014). No entanto, é necessário identificar as características do sistema radicular que sejam correlacionados com outras características desejáveis e respondam na produção final da cultura. Assim, o objetivo do presente trabalho foi caracterizar a resposta de cultivares de trigo a concentrações de P e identificar um conjunto de caracteres da arquitetura do sistema radicular com potencial de utilização no melhoramento de plantas.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### ***Cultivares utilizadas***

O trabalho foi conduzido em dezembro de 2014, em casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria – RS (29°42'56,6"S e 53°43'12,5"O), com as cultivares Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo. As cultivares foram selecionadas com base em trabalho anterior deste grupo de pesquisa que as classificou em função da eficiência de aquisição e resposta à adição do P em solução nutritiva (SCHAICH 2014).

No estudo de SCHAICH (2014), a cv. IAC-5 foi considerada como eficiente e responsiva ao P, a cv. Anahuac como moderadamente eficiente mas não responsiva ao P e a cv. Onix como não eficiente e não responsiva ao P. Já, a cv. Quartzo não foi avaliada naquele trabalho, mas inserida neste em função da sua grande representatividade dentre as cultivares utilizadas nas lavouras comerciais. Ainda, a cv. Quartzo é descendente direta da cv. Onix.

### ***Cultivo das plantas***

As sementes das quatro cultivares foram desinfetadas através da imersão em hipoclorito de sódio (NaOH) (1%) durante cinco minutos e então lavadas com água corrente durante 10 minutos. Posteriormente, as sementes foram embebidas em água destilada (AD) durante no mínimo 12 horas e então postas para germinar sobre papel umedecido na ausência de luz. Depois de germinadas, as plântulas que apresentavam crescimento normal e homogêneo das raízes, com comprimento de aproximadamente 1 cm, foram transferidas para o local definitivo do experimento. Após a aclimação de quatro dias em solução completa, as plantas foram submetidas aos tratamentos durante 15 dias. As plantas foram cultivadas em vasos de policloreto de vinila (PVC) de 30 cm ( $\varnothing = 100$  mm) contendo, como substrato, poliestireno expandido (substrato inerte), sendo as plântulas depositadas a 2 cm de profundidade.

Foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições de uma planta por unidade experimental. Os tratamentos utilizados foram quatro níveis de P na solução nutritiva: 25, 50, 100 e 200  $\mu\text{M}$ . A solução padrão utilizada foi a de Hoagland & Arnon (1950) com algumas modificações. As concentrações dos nutrientes foram:  $\text{MgSO}_4$  (1 mM),  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  (2,5 mM),  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  (0,5 mM), KCl (2,5 mM), Fe-EDTA (0,1 mM),  $\text{H}_3\text{BO}_3$  (10  $\mu\text{M}$ ),  $\text{MnSO}_4$  (1  $\mu\text{M}$ ),  $\text{ZnSO}_4$  (1  $\mu\text{M}$ ),  $\text{CuSO}_4$  (0,5  $\mu\text{M}$ ), e  $\text{Na}_2\text{MoO}_4$  (0,5  $\mu\text{M}$ ). As concentrações de P foram obtidas variando-se a dose de  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  e a de K balanceada com a adição de KCl. O pH da solução nutritiva foi corrigido diariamente para 4,5 e a condutividade elétrica mantida entre 1,5 e 2,5  $\text{mS cm}^{-1}$ . As soluções nutritivas foram renovadas uma vez durante o experimento, aos sete dias de cultivo.

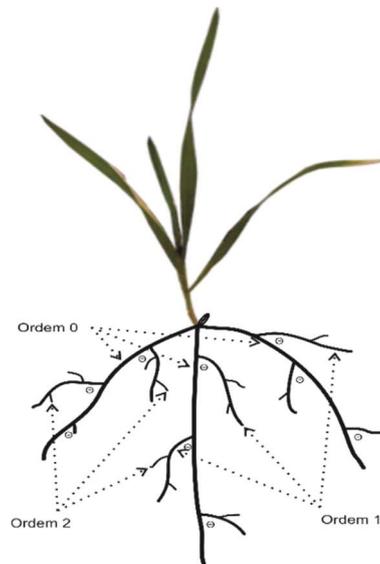
As soluções nutritivas contendo os tratamentos eram distribuídas no sistema experimental através do acionamento de bombas mergulhadas nos recipientes, acionadas automaticamente com auxílio de temporizador uma vez a cada hora durante quinze minutos. Após a passagem das soluções pelo sistema experimental, as soluções eram recolhidas a partir de abertura na parte inferior dos vasos, de volta ao recipiente original.

### *Avaliação de crescimento de parte aérea e arquitetura do sistema radicular*

Após 15 dias de crescimento, as plantas foram avaliadas para crescimento da parte aérea e raízes. Primeiramente, as plantas foram medidas para obter-se o comprimento de parte aérea (cm) e então retiradas do sistema experimental e divididas em raízes e parte aérea, colocadas em recipientes contendo AD e mantidos a 15 °C até serem digitalizadas.

A digitalização foi feita com auxílio de escâner (EPSON Expression 11000XL) sobre o qual foi colocada uma bandeja de acrílico (30 x 60 cm) com lâmina de água de 0,5 cm onde foram distribuídas as raízes e folhas, separadamente. A varredura foi realizada em 600 dpi para as raízes e 200 dpi para as folhas, em escala de cinza com auxílio de unidade de transparência (TPU). Após a digitalização, as imagens foram analisadas com auxílio do programa WinRhizo<sup>®</sup> Pro 2013 (Regent Instruments Canada Inc, Québec, Canada), para a obtenção das variáveis: área foliar (AF), expressa em cm<sup>2</sup>; número de raízes de ordem 0 (N-0); número de raízes de ordem 1 (N-1); comprimento total de raízes (CR-t), expresso em cm; comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), expresso em cm; comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1), expresso em cm; área superficial total de raízes (AS-t), expresso em cm<sup>2</sup>; área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0), expresso em cm<sup>2</sup>; área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1), expresso em cm<sup>2</sup>; diâmetro médio total de raízes (DR-t), expresso em mm; diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0), expresso em mm; diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1), expresso em mm; proporção de raízes finas em relação ao total, expresso em %; ângulo médio de ramificação (AR) das raízes de ordem 1, expresso em graus (°); volume total de raízes (VR-t), expresso em cm<sup>3</sup>; e número de pontas de raízes (NPR).

Por último, as amostras foram secas em estufa a 60 °C até peso constante para obtenção das variáveis: massa seca de parte aérea (MSPA), expressa em mg; massa seca de raízes (MSR), expressa em mg; e a relação raiz: parte aérea (RRPA), unidade adimensional obtida pela divisão da MSR pela MSPA.



**Figura 1.** Representação ilustrativa do sistema radicular de plantas de trigo com a classificação das raízes em ordens (0, 1 e 2) e o local considerado na avaliação do ângulo de ramificação ( $\Theta$ ). Santa Maria, 2017.

### *Análise estatística*

Os dados foram submetidos aos testes de pressuposições do modelo matemático e, para a ANOVA, foi utilizado um modelo bifatorial com parcelas subdivididas, sendo a principal composta pelos níveis de P e a subparcela composta pelas quatro cultivares, como segue:

$$Y_{ijk} = \mu + A_i + e_{ik} + D_j + AD_{ij} + e_{ijk}$$

onde:  $\mu$  é a média geral do experimento,  $A_i$  é o efeito dos níveis de P ( $i = 25, 50, 100, 200$  e  $400 \mu\text{M}$ ),  $e_{ik}$  é o efeito da casualização dos  $i$  níveis do fator A na parcela principal,  $D_j$  o efeito das cultivares ( $j = \text{Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo}$ ),  $AD_{ij}$  o efeito da interação entre os  $i$  níveis do fator A com os  $j$  níveis do fator D e  $e_{ijk}$  o erro experimental. Quando houve interação entre os fatores ( $P < 0,05$ ) foi realizada análise de regressão dos níveis de P (Fator A), dentro das  $j$  cultivares, e comparação das médias das cultivares (Fator D), dentro dos  $i$  níveis de P, através do Teste Tukey, ambos a 5% de probabilidade de erro.

Para determinação do grau de associação/dependência entre as variáveis, foi efetuada análise multivariada e teste de correlação linear de Pearson, utilizando-se os softwares CANOCO (TER BRAAK; SMILAUER, 2002) e SAS (PIMENTEL-GOMES; GARCIA,

2002), respectivamente. Os dados avaliados foram transformados através da classificação em uma escala com amplitude 1-10, sendo 1 o menor valor avaliado e 10 o maior valor avaliado.

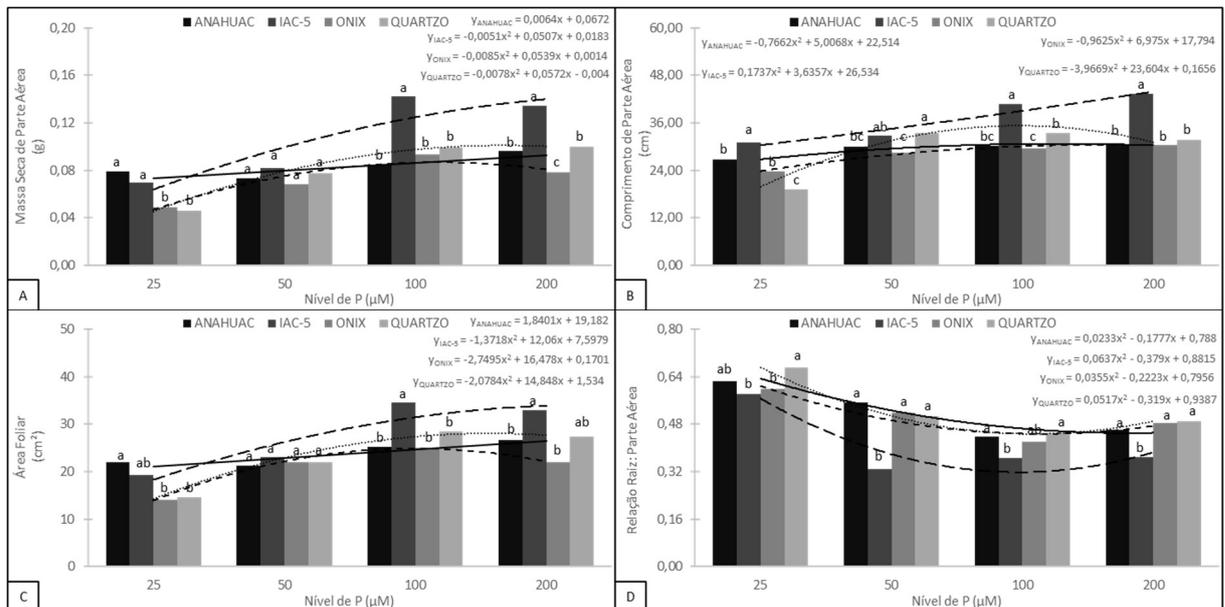
## RESULTADOS

### *Crescimento da parte aérea*

O acúmulo de massa seca de parte aérea (MSPA), de maneira geral, aumentou com o aumento na concentração de P na solução nutritiva (Figura 2A). A cv. Anahuac foi a que apresentou a menor resposta ao aumento na concentração de P, apenas 20% maior no nível 200  $\mu\text{M}$  P em relação a 25  $\mu\text{M}$  P. A cv. IAC-5 apresentou a maior MSPA que as demais cultivares nos níveis 100 e 200  $\mu\text{M}$  P, respectivamente 54 e 47% superior à média das demais. As cvs. Onix e Quartzo, por outro lado, foram as que tiveram a menor MSPA com a maior deficiência de P (25 $\mu\text{M}$ ).

O comprimento de parte aérea (CPA), assim como a MSPA, também aumentou com o aumento da concentração de P na solução nutritiva e, novamente, a cv. IAC-5 apresentou maiores valores para essa variável, especialmente nos níveis mais altos de P (100 e 200  $\mu\text{M}$ ) (Figura 2B). Essa cultivar foi a que apresentou o maior CPA na maior deficiência de P (25 $\mu\text{M}$ ), enquanto que a cv. Quartzo teve a maior redução nessa condição, reduzindo 40% em relação ao nível 200  $\mu\text{M}$  P. Novamente as cvs. Onix e Quartzo tiveram os menores valores na concentração de 25 $\mu\text{M}$  P, embora a cv. Onix não tenha apresentado diferença significativa da cv. Anahuac. A menor variação entre os quatro níveis de P foi verificado na cv. Anahuac, que apresentou redução de apenas 1, 2 e 12% com a redução da concentração de P de 200 para 100, 50 e 25  $\mu\text{M}$ , respectivamente.

A área foliar (AF), assim como as outras variáveis de parte aérea, foi maior na cv. IAC-5 nos níveis 100 e 200  $\mu\text{M}$  P, respectivamente 32 e 30% superior à média das demais cultivares (Figura 2C). As cvs. Onix e Quartzo foram as que apresentaram menor AF no menor nível de P e, além disso, apresentaram redução de 37 e 46%, respectivamente, na concentração de 25  $\mu\text{M}$  P em relação a 200  $\mu\text{M}$  P. A cv. Anahuac, novamente, foi a mais estável com a variação da concentração de P na solução nutritiva, com diferença de apenas 18% entre a menor e a maior concentração de P.



**Figura 2.** Massa seca de parte aérea [A], comprimento de parte aérea [B], área foliar [C] e relação raiz: parte aérea [D] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

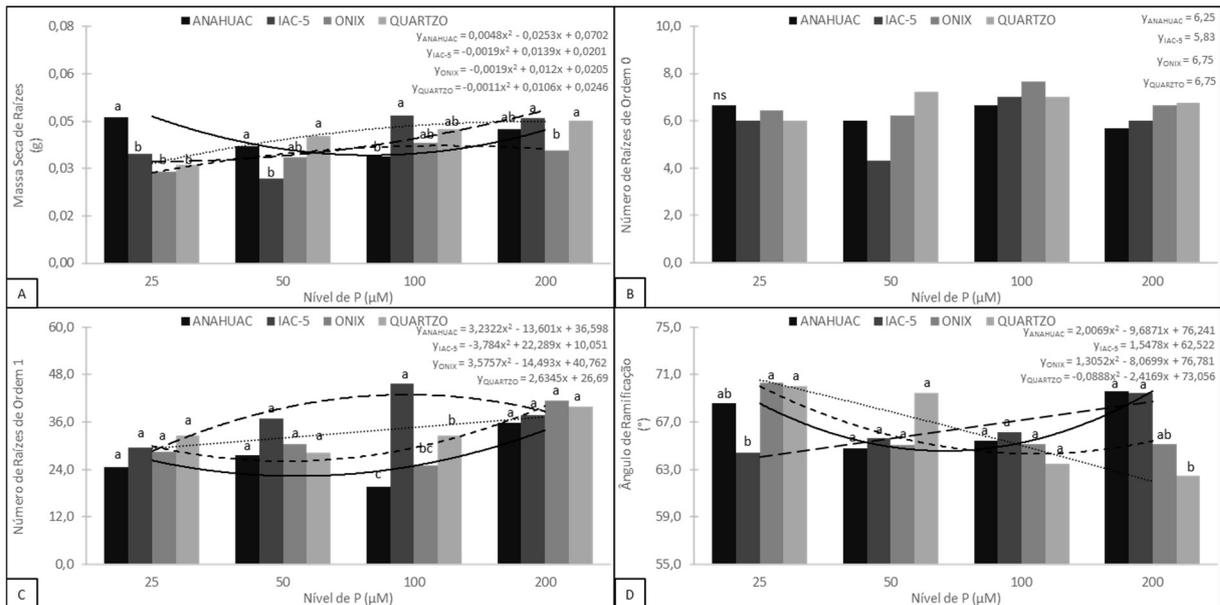
\*Médias não seguidas da mesma letra diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre as cultivares para cada nível de P.

\*\*Cada linha de tendência refere-se à equação ajustada a uma das cultivares, sendo: linha contínua (—) para a cv. Anahuac; linha tracejada longa (----) para a cv. IAC-5; linha tracejada curta (-----) para a cv. Onix e linha pontilhada (.....) para a cv. Quartzo.

### *Acúmulo de massa seca de raízes*

A massa seca de raízes (MSR) foi maior na concentração de 25  $\mu\text{M}$  para a cv. Anahuac, reduzindo com o incremento de P até 100  $\mu\text{M}$  e aumentando no nível de 200  $\mu\text{M}$  P (Figura 3A). Assim, a curva que explica a resposta dessa cultivar é uma parábola, com o menor valor na concentração 100  $\mu\text{M}$  P. A cv. Onix apresentou reposta semelhante, porém, em escala menor de variação. A cv. Quartzo teve aumento linear da MSR com o aumento no nível de P e a cv. IAC-5 foi a que apresentou maior incremento com o aumento da concentração de P.

A relação raiz: parte aérea (RRPA) foi maior na maior deficiência de P para todas as cultivares testadas, sendo a cv. Quartzo a que apresentou maior valor (Figura 2D). Quanto à resposta à variação da concentração de P, as cvs. Anahuac, Onix e Quartzo apresentaram resposta muito semelhante entre si, com um aumento quase linear conforme se acentuou a deficiência de P. Enquanto isso, a cv. IAC-5 quase não apresentou diferença entre os níveis 50, 100 e 200  $\mu\text{M}$  P, sendo significativamente menor que as demais cultivares nessas concentrações, mas teve um aumento de quase 60% nessa variável com a redução do P de 50 para 25  $\mu\text{M}$ .



**Figura 3.** Massa seca de raízes [A], número de raízes de ordem 0 [B], número de raízes de ordem 1 [C] e ângulo de ramificação de raízes [D] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

\*Médias não seguidas da mesma letra diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre as cultivares para cada nível de P.

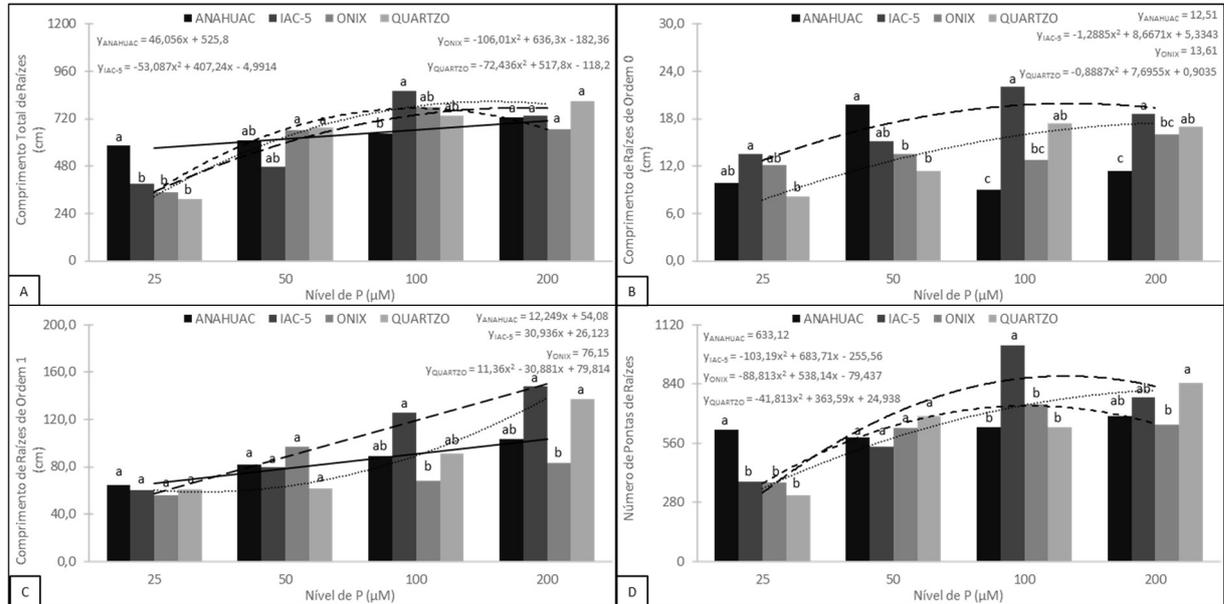
\*\*Cada linha de tendência refere-se à equação ajustada a uma das cultivares, sendo: linha contínua (—) para a cv. Anahuac; linha tracejada longa (---) para a cv. IAC-5; linha tracejada curta (- - - -) para a cv. Onix e linha pontilhada (.....) para a cv. Quartzo.

### Número e comprimento de raízes

O número de raízes de ordem 0 (N-0), que representa as raízes seminais e adventícias, não respondeu à variação da concentração de P testada no presente trabalho, sendo, em média, 6,4 raízes por planta (Figura 3B). Já o número de raízes laterais de 1ª ordem (N-1) apresentou resposta diferente para cada cultivar (Figura 3C). Tanto no menor quanto no maior nível de P, as cultivares não apresentaram diferença entre si. A cv. IAC-5 teve o maior N-1 na concentração de 100  $\mu\text{M}$  P, com redução nessa variável com o aumento da concentração para 200 ou redução para 50 e 25  $\mu\text{M}$  P, enquanto que as demais cultivares tiveram resposta oposta, com menor N-1 na concentração de 100  $\mu\text{M}$  e aumento com as demais.

O ângulo de ramificação das raízes de ordem 1 (AR) teve aumento com a intensificação da deficiência para as cvs. Onix e Quartzo, sendo que a cv. Quartzo já com 50  $\mu\text{M}$  de P apresentou um dos maiores AR (Figura 3 D). Por outro lado, a cv. IAC-5 teve redução do AR com a deficiência de P, sendo o AR significativamente menor que as demais cultivares na concentração de 25  $\mu\text{M}$  P. A cv. Anahuac teve sua resposta explicada por uma parábola, com menor ângulo em 60  $\mu\text{M}$  P. O número de pontas de raízes (NPR), em função do nível de P, não

apresentou significância para a cv. Anahuac, que teve uma média de 633 pontas por planta (Figura 4 D). As demais cultivares tiveram menores valores na concentração de 25  $\mu\text{M}$  P com aumento com o aumento do nível de P. As cvs. IAC-5 e Onix tiveram maior NPR no nível 100  $\mu\text{M}$  P, com redução na concentração de 200  $\mu\text{M}$  P.



**Figura 4.** Comprimento total de raízes [A], comprimento médio de raízes de ordem 0 [B], comprimento médio de raízes de ordem 1 [C] número de pontas de raízes [D] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

\*Médias não seguidas da mesma letra diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre as cultivares para cada nível de P.

\*\*Cada linha de tendência refere-se à equação ajustada a uma das cultivares, sendo: linha contínua (—) para a cv. Anahuac; linha tracejada longa (----) para a cv. IAC-5; linha tracejada curta (-----) para a cv. Onix e linha pontilhada (.....) para a cv. Quartzo.

O comprimento total de raízes (CR-t) foi menor para todas as cultivares na concentração de 25  $\mu\text{M}$  P, aumentando de acordo com o aumento do P até 100  $\mu\text{M}$  (Figura 4A). Da concentração de 100 para 200  $\mu\text{M}$ , as cvs. Anahuac e Quartzo seguiram aumentando, enquanto que as cvs. IAC-5 e Onix reduziram levemente o CR-t. A cv. Anahuac apresentou a menor variação do CR-t com a variação do nível de P, apenas 25% entre a maior e a menor concentração. Já, as cvs. Onix e Quartzo tiveram redução de 47 e 54%, respectivamente, quando a concentração baixou de 50 para 25  $\mu\text{M}$ , enquanto que a cv. Anahuac reduziu apenas 5% nessa mesma comparação.

O comprimento médio de raízes de ordem 0 (CR-0) somente apresentou significância para as cvs. IAC-5 e Quartzo, que tiveram como curva de resposta uma parábola e, em ambas as cultivares, os maiores valores foram verificados na concentração 100  $\mu\text{M}$  P (Figura 4B). Em

geral, a cv. IAC-5 apresentou o maior CR-0, verificado em três das quatro concentrações testadas, enquanto que a cv. Quartzo apresentou os menores valores para essa variável nos menores níveis de P (25 e 50  $\mu\text{M}$ ). O comprimento médio de raízes de ordem 1 (CR-1) não apresentou diferença entre as cultivares no menor nível de P (25 $\mu\text{M}$ ), porém, aumentou com o aumento na concentração de P (Figura 4C). A cv. IAC-5 foi a que apresentou o maior aumento em resposta ao aumento na concentração de P, com valores 32, 108 e 145 % maiores nos níveis 50, 100 e 200  $\mu\text{M}$ , respectivamente, em relação a 25  $\mu\text{M}$ . A maior sensibilidade a deficiência foi para a cv. Quartzo, uma vez que na concentração 50  $\mu\text{M}$  o CR-1 foi somente 1% maior que em 25  $\mu\text{M}$  e em condições de suficiência de P (200  $\mu\text{M}$ ) o CR-1 foi 126% maior que no menor nível.

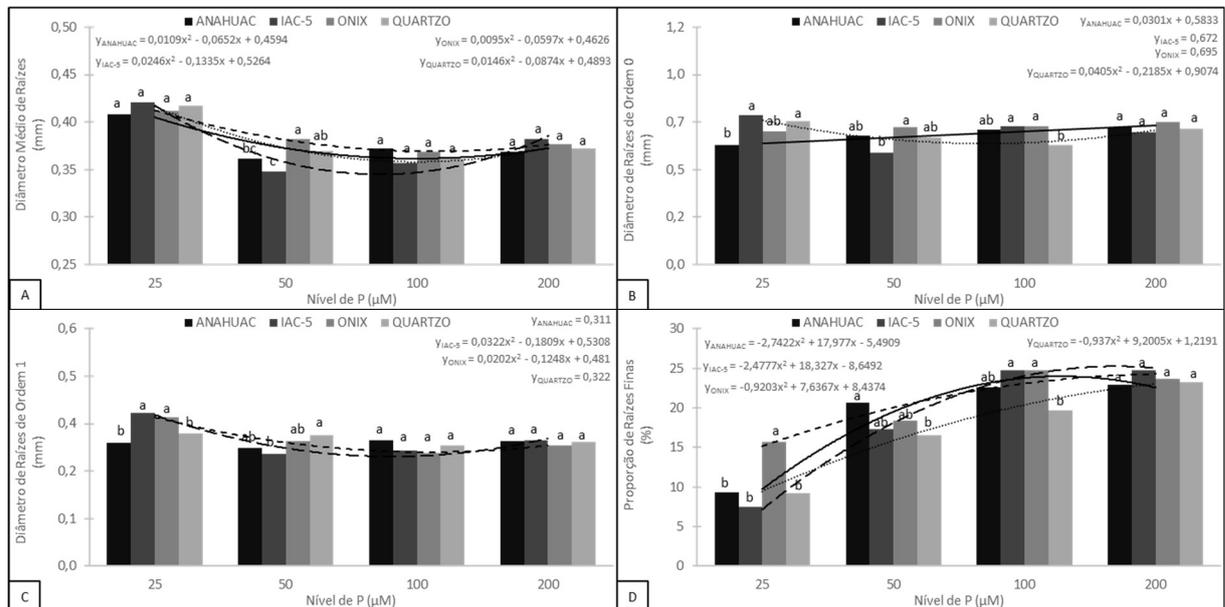
### ***Diâmetro de raízes***

O diâmetro médio total de raízes (DR-t) apresentou pouca variação entre as cultivares testadas, sem diferença significativa nos níveis 25, 100 e 200  $\mu\text{M}$  P (Figura 5A). A menor concentração de P proporcionou raízes mais grossas para todas as cultivares e, ao analisarmos o diâmetro médio das raízes de ordem 0 e 1 (DR-0 e DR-1) em separado (Figuras 5B e 5C), verificamos que a isso se deve, principalmente, pelo engrossamento das raízes laterais. A proporção de raízes finas ( $\varnothing < 0,2$  mm) em relação ao total de raízes foi severamente reduzida na menor concentração de P para todas as cultivares (Figura 5D). Cabe ressaltar que a cv. Onix, embora tenha apresentado redução nessa variável com a redução da concentração de P, ainda assim teve valor 80% maior que a média das demais cultivares. Também, a cv. Anahuac apresentou a maior redução dessa variável com a redução do P de 50 para 25  $\mu\text{M}$ , 55%.

### ***Área superficial e volume de raízes***

A área superficial total de raízes (AS-t) e a área superficial média de raízes de ordem 0 (AS-0) não apresentaram diferença significativa para a cv. Anahuac (Figuras 6A e 6B), ao passo que a área superficial média de raízes de ordem 1 (AS-1) reduziu com o aumento da restrição de P na solução nutritiva (Figura 6C) para essa mesma cultivar. A cv. IAC-5 apresentou AS-t e AS-0 semelhantes quando comparadas as concentrações de 25 e 50  $\mu\text{M}$ , com posterior aumento nos valores com o aumento na concentração de P para 100 e 200  $\mu\text{M}$ . Já as cvs. Onix e Quartzo, tiveram uma drástica redução da AS-t com a redução da concentração de P de 50 para 25  $\mu\text{M}$ , o que não foi tão acentuado para a variável AS-0. A AS-1 não teve diferença entre as cultivares nas concentrações de 25 e 50  $\mu\text{M}$  P, sendo maior para as cvs. Anahuac e Quartzo nas

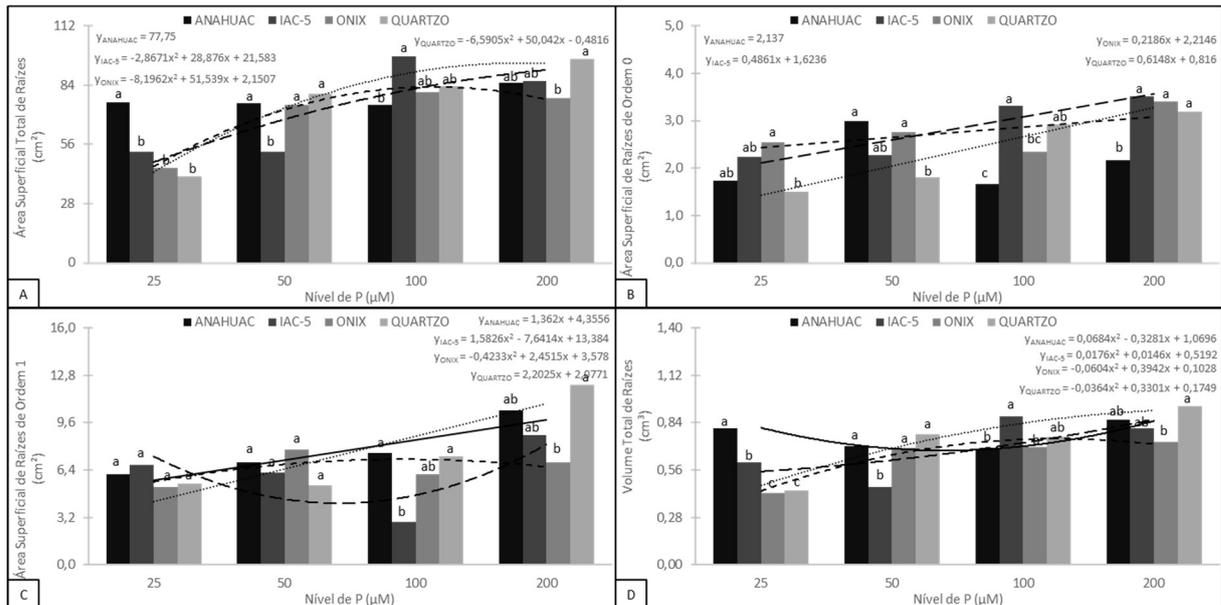
concentrações de 100 e 200  $\mu\text{M}$  P. O volume de raízes (VR-t) foi mais drasticamente afetado pela deficiência de P nas cvs. Onix e Quartzo (Figura 6D), semelhante ao verificado na variável AS-t.



**Figura 5.** Diâmetro médio total de raízes (DR-t) [A], diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0) [B], diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1) [C] e proporção de raízes finas ( $\varnothing < 0,2$  mm) do total de raízes [D] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

\*Médias não seguidas da mesma letra diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre as cultivares para cada nível de P.

\*\*Cada linha de tendência refere-se à equação ajustada a uma das cultivares, sendo: linha contínua (—) para a cv. Anahuac; linha tracejada longa (----) para a cv. IAC-5; linha tracejada curta (-----) para a cv. Onix e linha pontilhada (.....) para a cv. Quartzo.



**Figura 6.** Área superficial total de raízes (AS-t) [A], área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0) [B], área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1) [C] e volume total de raízes (VR-t) [D] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

\*Médias não seguidas da mesma letra diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre as cultivares para cada nível de P.

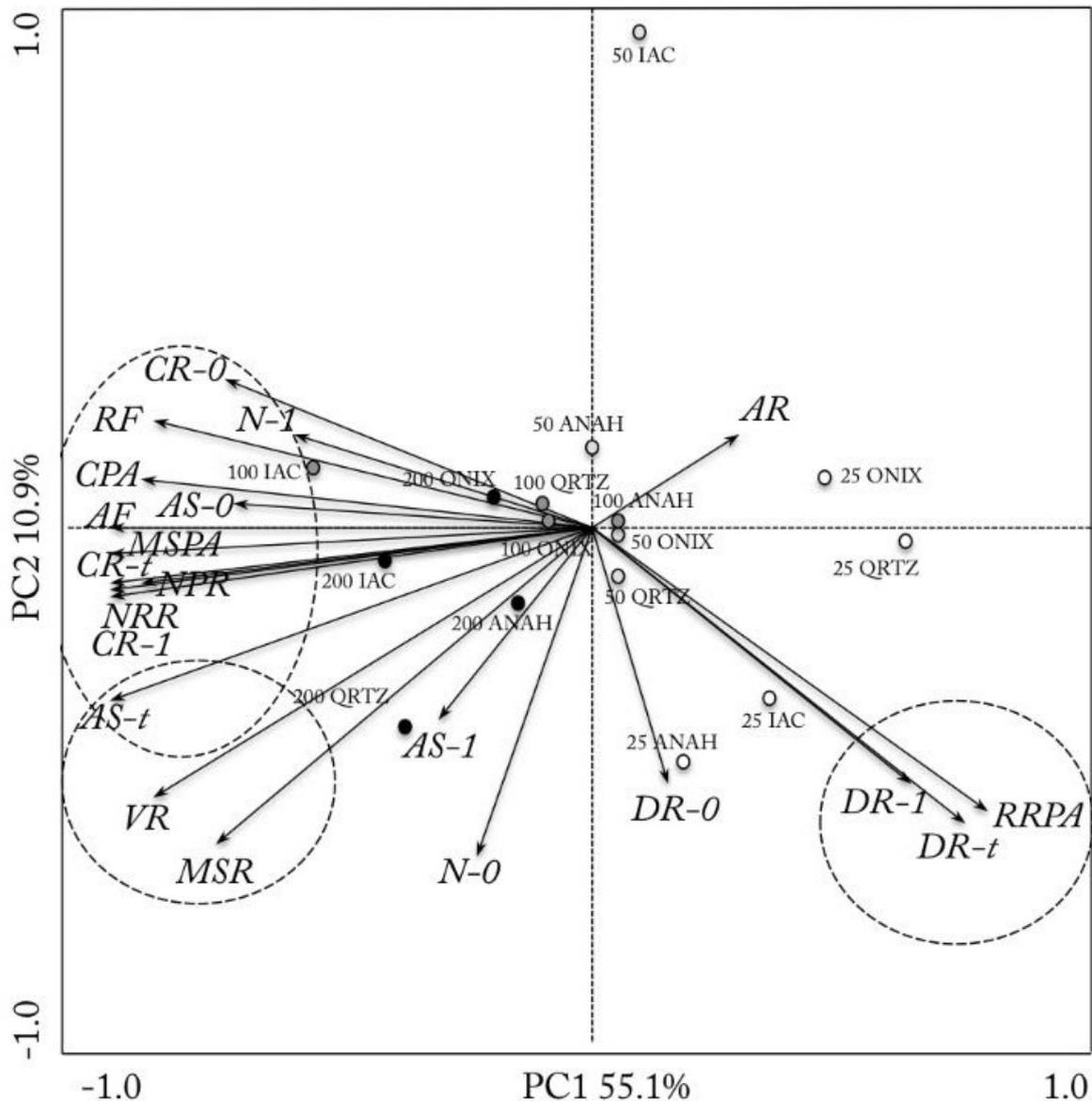
\*\*Cada linha de tendência refere-se à equação ajustada a uma das cultivares, sendo: linha contínua (—) para a cv. Anahuac; linha tracejada longa (----) para a cv. IAC-5; linha tracejada curta (-----) para a cv. Onix e linha pontilhada (.....) para a cv. Quartzo.

### Análise de componentes principais

Conforme resultados da análise multivariada dos dados (Figura 7), observa-se que o componente principal 1 (PC1) promoveu uma clara separação entre as variáveis testadas, sendo responsável por 55.1% da separação dos grupos formados, enquanto o componente secundário (PC2) contribuiu com 10.9%. Para interpretação das ordenadas geradas pelo PC1, são avaliados o quadrante direito, com a formação de um grupo contendo as variáveis DR-1, DR-t e RRPA; e o quadrante esquerdo tendo a formação de dois grupos ocorrendo ainda uma sobreposição entre os mesmos com a variável incomum AS-t. Além desta, um dos grupos é composto pelas variáveis MSR e VR sendo o segundo grupo composto pelas variáveis CR-1, NRR, NPR, CR-t, MSPA, AF, AS-0, CPA, RF, N-1 e CR-0. O PC2 separa os grupos entre quadrante superior e inferior.

De forma geral, o comportamento das variáveis resposta em função dos tratamentos foi similar entre as cultivares, onde PC1 separa dois grupos claros quanto a disponibilidade de P. Plantas cultivadas sob baixo P (25 e 50  $\mu\text{M}$ ) são mais relacionadas aos parâmetros de diâmetro de raízes, ângulo de ramificação e relação raiz/parte aérea (DR-0, DR-1, DR-t, RRPA e AR),

já plantas cultivadas em concentrações mais elevadas (100 e 200  $\mu\text{M}$ ), são mais relacionadas com parâmetros como comprimento radicular, comprimento de parte aérea, número de pontas e ramificações (AS-t, MSR, VR, CR-1, NRR, NPR, CR-t, MSPA, AF, AS-0, CPA, RF, N-1 e CR-0).



**Figura 7.** Análise de componentes principais das cultivares de trigo Anahuac (ANAH), IAC-5, Onix (ONIX) e Quartzo (QRTZ) submetidas a diferentes concentrações de P em solução nutritiva em função das variáveis: área foliar (AF), ângulo médio de ramificação (AR), área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0), área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1), área superficial total de raízes (AS-t), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1), comprimento total de raízes (CR-t), diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0), diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1),

diâmetro médio total de raízes (DR-t), massa seca de parte aérea (MSPA), massa seca de raízes (MSR), número de raízes de ordem 0 (N-0), número de raízes de ordem 1 (N-1), número de pontas de raízes (NPR), número de ramificações de raízes (NRR), proporção de raízes finas ( $\emptyset < 0,2$  mm) em relação ao total (RF), relação raiz: parte aérea (RRPA) e volume de raízes (VR). Santa Maria, 2017.

Na Tabela 1 são apresentados os coeficientes de correlação linear de Pearson entre as diversas variáveis analisadas neste trabalho. É possível verificar grande correlação entre um conjunto de variáveis como AF, AS-t, CPA, MSPA, CR-t, CR-1, NPR, NRR, VR, indicando que as respostas verificadas no crescimento da parte aérea são acompanhadas por alterações no crescimento das raízes. Porém, como há baixa correlação entre caracteres mais específicos da arquitetura radicular, como CR-0, CR-1, DR-0, DR-1, N-0, N-1 e RF, é possível verificar que o crescimento radicular tem diferenças entre cultivares, não sendo somente influenciado pelo crescimento geral da planta.

## DISCUSSÃO

Ao analisarmos as variáveis de crescimento de parte aérea, como MSPA, CPA e AF, podemos verificar que a cv. IAC-5 foi a que apresentou maior resposta geral em função da concentração de P. Quando utilizada baixa concentração (25 e 50  $\mu\text{M}$  P), a cv. IAC-5 juntamente com a Anahuac, foram as que apresentaram maiores respostas nas três variáveis, porém, ao aumentarmos a concentração de P na solução é que a cv. IAC-5 tem a maior resposta, sendo muito superior às demais cultivares. Isso confirma o encontrado por SCHAICH (2014), que classificou a cv. IAC-5 como eficiente e responsiva ao P. Ele também classificou a cv. Onix como não eficiente e não responsiva, o que pode ser, em parte, confirmado no presente trabalho, uma vez que essa cultivar e sua descendente direta (cv. Quartzão), apresentaram os menores valores para as variáveis de crescimento de parte aérea.

Uma resposta marcante da deficiência de P é a alteração da RRPA, com aumento da proporção de raízes em detrimento da parte aérea, como forma de aumentar o volume de solo explorado em busca do nutriente (LYNCH, 1995; RAGHOTHAMA, 1999), o que também foi verificado no presente trabalho, já que todas as cultivares tiveram um incremento nessa variável, principalmente na menor concentração do nutriente. Cabe destaque, no entanto, que a cv. IAC-5 (P-eficiente), manteve a RRPA baixa nas concentrações de 50 a 200  $\mu\text{M}$  P, alterando drasticamente a relação somente na menor concentração de P, enquanto as demais cultivares,

menos eficientes na aquisição do P, tiveram um aumento gradual na RRPA com a deficiência de P desde concentrações mais elevadas do nutriente. Portanto, na suficiência ou deficiência moderada, a cultivar eficiente teve uma RRPA menor que as não eficientes na aquisição de P.

**Tabela 1.** Coeficientes de correlação linear entre as variáveis área foliar (AF), ângulo médio de ramificação (AR), área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0), área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1), área superficial total de raízes (AS-t), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1), comprimento total de raízes (CR-t), diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0), diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1), diâmetro médio total de raízes (DR-t), massa seca de parte aérea (MSPA), massa seca de raízes (MSR), número de raízes de ordem 0 (N-0), número de raízes de ordem 1 (N-1), número de pontas de raízes (NPR), número de ramificações de raízes (NRR), proporção de raízes finas ( $\varnothing < 0,2$  mm) em relação ao total (RF), relação raiz: parte aérea (RRPA) e volume de raízes (VR) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartz) cultivadas sob quatro concentrações de P (25, 50, 100 e 200  $\mu\text{M}$ ). Santa Maria, 2017.

	AF	AR	AS-0	AS-1	AS-t	CPA	CR-0	CR-1	CR-t	DR-0	DR-1	DR-t	MSPA	MSR	N-0	N-1	NPR	NRR	RF%	RRPA	VR	
AF	<b>1,00</b>																					
AR	-0,28	<b>1,00</b>																				
AS-0	0,54	-0,40	<b>1,00</b>																			
AS-1	0,21	-0,27	0,20	<b>1,00</b>																		
AS-t	<b>0,84</b>	-0,34	0,51	0,34	<b>1,00</b>																	
CPA	<b>0,88</b>	-0,20	0,61	0,07	0,67	<b>1,00</b>																
CR-0	0,62	-0,45	<b>0,89</b>	-0,01	0,52	0,71	<b>1,00</b>															
CR-1	<b>0,82</b>	-0,23	0,68	0,50	0,71	0,72	0,62	<b>1,00</b>														
CR-t	<b>0,86</b>	-0,37	0,51	0,29	<b>0,98</b>	0,67	0,52	0,69	<b>1,00</b>													
DR-0	-0,14	-0,01	0,08	0,06	-0,06	-0,15	-0,10	0,03	-0,07	<b>1,00</b>												
DR-1	-0,56	0,32	-0,26	-0,04	-0,55	-0,34	-0,38	-0,38	-0,64	0,45	<b>1,00</b>											
DR-t	-0,64	0,41	-0,37	-0,12	-0,60	-0,56	-0,53	-0,45	-0,69	0,44	0,80	<b>1,00</b>										
MSPA	<b>0,98</b>	-0,18	0,56	0,12	0,79	<b>0,90</b>	0,65	<b>0,81</b>	<b>0,80</b>	-0,10	-0,49	-0,56	<b>1,00</b>									
MSR	0,73	-0,04	0,35	0,25	<b>0,84</b>	0,57	0,39	0,60	0,74	-0,05	-0,27	-0,20	0,74	<b>1,00</b>								
N-0	0,19	-0,14	0,08	-0,16	0,48	0,05	0,01	-0,02	0,48	0,25	-0,03	0,02	0,19	0,48	<b>1,00</b>							
N-1	0,47	-0,11	0,68	0,09	0,33	0,48	0,65	0,61	0,33	0,11	-0,25	-0,31	0,52	0,29	-0,19	<b>1,00</b>						
NPR	<b>0,89</b>	-0,27	0,52	0,15	<b>0,93</b>	0,74	0,58	0,74	<b>0,95</b>	-0,09	-0,62	-0,66	<b>0,87</b>	0,74	0,40	0,45	<b>1,00</b>					
NRR	<b>0,92</b>	-0,15	0,51	0,18	<b>0,88</b>	<b>0,88</b>	0,55	0,79	<b>0,88</b>	-0,06	-0,46	-0,60	<b>0,92</b>	0,73	0,32	0,46	<b>0,94</b>	<b>1,00</b>				
RF	0,70	-0,27	0,62	0,30	0,72	0,58	0,53	0,68	<b>0,80</b>	0,01	-0,61	-0,75	0,67	0,35	0,24	0,37	0,76	0,73	<b>1,00</b>			
RRPA	-0,79	0,29	-0,44	-0,09	-0,52	-0,79	-0,52	-0,59	-0,63	0,29	0,61	<b>0,81</b>	-0,76	-0,21	0,10	-0,41	-0,67	-0,73	-0,74	<b>1,00</b>		
VR	0,76	-0,26	0,40	0,42	<b>0,96</b>	0,59	0,40	0,66	<b>0,88</b>	0,02	-0,38	-0,40	0,71	<b>0,91</b>	0,44	0,30	<b>0,84</b>	0,80	0,53	-0,33	<b>1,00</b>	

Nota: correlação entre variáveis superior a 80% foram destacadas com negrito.

O padrão de crescimento das raízes, seja de trigo ou de outras espécies, é determinado, em parte, pelas características genéticas e independe das condições do meio em que estão inseridas. É o caso das raízes seminais das plantas de trigo, que, antes de serem expostas a qualquer estresse ambiental já foi definido o seu número. Porém, outras características podem ser mais ou menos influenciadas pelo ambiente, como é o caso da emissão de raízes adventícias, de caráter pós-embrionário. No presente estudo, a emissão de raízes adventícias não foi afetada

pela disponibilidade de P e variou em torno de três, somadas às três seminais pré-existentes, mostrando que a deficiência de P, pelo menos nas condições testadas, não foi suficiente para alterar essa característica. No entanto, a emissão de raízes laterais (N-1) foi afetada pela concentração de P. Com exceção da cv. IAC-5 que reduziu a emissão dessa classe de raízes com o aumento da deficiência de P, as demais cultivares mantiveram ou aumentaram o N-1 com a redução da concentração de P.

A maior parte dos trabalhos que avalia a arquitetura do sistema do radicular em resposta a fatores estressores, como a deficiência de nutrientes, tem como alvo a planta modelo *Arabidopsis thaliana*. O trigo, por apresentar sistema radicular fasciculado, em que não há uma única raiz principal e, além disso, a emissão de raízes adventícias é um processo mais ou menos constante durante o tempo, pode apresentar algumas respostas contraditórias ao verificado para a planta modelo. No caso de *Arabidopsis*, a deficiência de P reduz drasticamente o crescimento das raízes principais, através da exaustão do processo de divisão celular no centro quiescente do meristema apical, além de reduzir o alongamento das células da zona de diferenciação (LÓPEZ-BUCIO et al., 2002; MA et al., 2003; ZHU; LYNCH, 2004; SÁNCHEZ-CALDERÓN et al., 2005; PEREZ-TORRES et al., 2008).

Outro efeito marcante da deficiência de P é o aumento no número e densidade de raízes laterais (ZHU; LYNCH, 2004; PEREZ-TORRES et al. 2008), modulado pela auxina (NIBAU; GIBBS; COATES, 2008), e o crescimento das raízes em superfície (ZHU; KAEPLER; LYNCH 2005), uma vez que o P tende a se acumular nessa região do solo. A cv. IAC-5 (P-eficiente), nas concentrações de 100 e 200  $\mu\text{M}$  de P teve CR-1 superior às demais cultivares e, com a intensificação da deficiência, apresentou a maior redução dessa variável, o que, somada à resposta de outras variáveis que apresentaram padrão semelhante, permite concluir que a manutenção do crescimento de parte aérea que essa cultivar apresentou em baixa concentração de P pode estar relacionada a outras estratégias que não a alteração na arquitetura do sistema radicular. Nesse caso, uma possível maior presença de transportadores de P pode aumentar a absorção do nutriente sem a necessidade de aumento do próprio sistema radicular. Por outro lado, as cultivares não eficientes (Onix e Quartzo) mantêm ou aumentam o crescimento de raízes como forma de contornar a deficiência P e isso é verificado não somente na menor concentração de P, mas também em deficiência moderada (50  $\mu\text{M}$  P).

Um outro aspecto que deve ser levado em consideração é o custo metabólico da formação de raízes. Uma vez que a cv. IAC-5 consegue manter crescimento adequado sem a necessidade de formação de novas raízes, ou de aumentar o comprimento das existentes, seja ela primária ou lateral, essa cultivar está tendo um menor custo metabólico de formação e

manutenção de raízes que pode ser transformado em biomassa fotossinteticamente ativa, por exemplo. O aumento do sistema radicular, no entanto, pode ser útil no caso em que no solo haja sítios com alta disponibilidade do nutriente afastados do ponto inicial de crescimento.

Muitas variáveis são diretamente relacionadas entre si, por exemplo, comprimento e área superficial, e a variação de uma será diretamente proporcional à outra. Assim, torna-se importante a avaliação de características do sistema radicular que podem ser utilizadas como fatores de seleção em programas de melhoramento, como realizado por (BURTON; BROWN; LYNCH, 2013; BURTON et al.; 2014) trabalhando com o gênero *Zea*, em uma análise exploratória da correlação entre diversas variáveis e entre parentais.

Assim, dadas as variáveis avaliadas neste trabalho, algumas demonstraram maior variabilidade para serem utilizadas na seleção de plantas. Podem, então, ser destacadas o N-0, CR-0, AS-0, DR-t, AS-0, AS-1, VR e AR.

O aumento na profundidade do sistema radicular pode resultar de uma taxa mais rápida de seu alongamento, também referido como "vigor radicular" (PALTA et al., 2011) e/ou um ângulo descendente mais estreito. Existem diferentes termos utilizados na literatura, tais como "taxa de descida do sistema radicular" e "taxa de penetração"; "vigor radicular" que se referem aqui à taxa global de alongamento do sistema radicular, enquanto que "taxa de penetração" refere-se especificamente à velocidade à qual a profundidade máxima da raiz aumenta (SHARP et al., 2004).

Aparentemente, entre as cultivares testadas, embora o efeito da disponibilidade de P resulte na formação de dois grandes grupos, existem certas singularidades entre as cultivares para cada uma das situações descritas. Sob baixo P (25  $\mu$ M), as cvs. Onix e Quartzo apresentaram uma resposta mais relacionada ao ângulo radicular, enquanto que as cvs. Anahuac e IAC-5 respondem mais em termos de diâmetro radicular e relação raiz/parte aérea.

Interessantemente, sob alto P (200  $\mu$ M) a cultivar IAC-5, que apresentou a maior MSPA entre as cultivares testadas, também apresentou relação com CR-t, enquanto que sob baixo P (25  $\mu$ M) esta cultivar apresentou a menor relação RRPA. Segundo Boyer et al. (2010), o vigor radicular depende da fotoassimilação e da alocação de água nas raízes, sugerindo que a manipulação do crescimento de afilhos proporcionaria recursos extras ao crescimento radicular. Em outro exemplo, a manipulação do crescimento da parte aérea em programas de seleção resultou em linhas com crescimento de raiz inicial mais vigoroso (LIAO et al., 2006).

A grande plasticidade de resposta ao P da cv. IAC-5 vai de encontro com os trabalhos citados, sendo a cultivar com menor relação RRPA e AR sob baixo P a cultivar com maior MSPA em alto P. Esse vigor precoce das raízes em cereais de grãos pequenos pode estar

associado a um sistema radicular mais profundo no campo (RICHARDS et al., 2007), o que suporta o crescimento e resposta diferencial em relação a cultivares com menor vigor.

## CONCLUSÃO

A deficiência de P aumenta o diâmetro médio de raízes, especialmente das de ordem 1, e diminui a proporção de raízes finas de cultivares de trigo.

O aumento na concentração de P promove aumento no comprimento de raízes, principalmente de ordem 1, número de pontas e área superficial de raízes, sendo a cv. IAC-5 a que mais responde ao aumento do nutriente.

A avaliação de caracteres da arquitetura do sistema radicular de plantas de trigo permite a seleção de cultivares com diferentes respostas à disponibilidade de P em solução nutritiva.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BOYER, J.S.; SILK, W.K.; WATT, M. Path of water for root growth. **Functional Plant Biology**, v.37, p.1105–1116, 2010.

BURTON, A.L.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Phenotypic diversity of root anatomical and architectural traits in zea species. **Crop Science**, v.53, p.1042–1055, 2013. doi:10.2135/cropsci2012.07.0440.

BURTON, A.L. et al. QTL mapping and phenotypic variation for root architectural traits in maize (*Zea mays* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v.127, p. 2293–2311, 2014. doi:10.1007/s00122-014-2353-4.

SÁNCHEZ-CALDERÓN, L. et al. Characterization of low phosphorus insensitive mutants reveals a crosstalk between low phosphorus-induced determinate root development and the activation of genes involved in the adaptation of arabidopsis to phosphorus deficiency. **Plant Physiology**, v.140, p.879–889, 2006. doi:10.1104/pp.105.073825.ability.

HOAGLAND, D.R.; ARNON, D.I. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agricultural Experiment Station Circular**, v.347, p.1–32, 1950. doi:citeulike-article-id:9455435.

LIAO, M.; PALTA, J.A.; FILLERY, I.R.P. Root characteristics of vigorous wheat improve early nitrogen uptake. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.57, p.1097–1107, 2006.

- LÓPEZ-BUCIO, J. et al. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the arabidopsis root system. **Plant Physiology**, v.129, p.244–256, 2002. doi:10.1104/pp.010934.
- LYNCH, J.P. Root architecture and plant productivity. **Plant Physiology**, v.109, p.7–13, 1995. doi:10.1104/pp.109.1.7.
- LYNCH, J.P. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. **Plant Physiology**, v.156, p.1041–1049, 2011. doi:10.1104/pp.111.175414.
- MA, Z. et al. Regulation of root elongation under phosphorus stress involves changes in ethylene responsiveness. **Plant Physiology**, v.131, p.1381–1390, 2003. doi:10.1104/pp.012161.
- MANSKE, G.G.B.; VLEK, P.L.G. **Root architecture-wheat as a model plant**. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (eds.) *Plant Roots: The Hidden Half*. p.249-259. 1996.
- NIBAU, C.; GIBBS, D.J.; COATES, J.C. Branching out in new directions: the control of root architecture by lateral root formation. **The New Phytologist**, v.179, p.595–614, 2008. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02472.x.
- PALTA, J.A. et al. Large root systems: are they useful in adapting wheat to dry environments? **Functional Plant Biology**, v.38, p.347–354, 2011.
- PEREZ-TORRES, C.A. et al. Phosphate availability alters lateral root development in arabidopsis by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the TIR1 auxin receptor. **Plant Cell**, v.20, p.3258–3272, 2008. doi:10.1105/tpc.108.058719.
- PIMENTEL-GOMES, F.; GARCIA, C.H. **Estatística aplicada a experimentos agronômicos e florestais: exposição com exemplos e orientações para uso de aplicativos**. Piracicaba, FEALQ, 2002. 309p.
- RAGHOTHAMA, K.G.; KARTHIKEYAN, A.S. Phosphate Acquisition. **Plant and Soil**, v.274 p.37–49, 2005. doi:10.1007/s11104-004-2005-6.
- RAGHOTHAMA, K.G. Phosphate Acquisition. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 50, p.665-693, 1999.
- RICHARDS, R.A.; WATT, M.; REBETZKE, G.J. Physiological traits and cereal germplasm for sustainable agricultural systems. **Euphytica**, v.154, p.409–425, 2007.

SÁNCHEZ-CALDERÓN, L. et al. Phosphate starvation induces a determinate developmental program in the roots of *Arabidopsis thaliana*. **Plant and Cell Physiology**, v.46, p.174–184, 2005. doi:10.1093/pcp/pci011.

SCHAICH, G. **Efeito de alumínio e de fósforo em parâmetros morfofisiológicos e bioquímicos de trigo**. 2014. 91p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2014.

SHARP, R.E. et al. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. **Journal of Experimental Botany**, v.55, p.2343–2351, 2004.

TENG, W. et al. Characterization of root response to phosphorus supply from morphology to gene analysis in field-grown wheat. **Journal of Experimental Botany**, v.64, p.1403–1411, 2013. doi:10.1093/jxb/ert023.

TER BRAAK, C.J.F.; SMILAUER, P. **CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)**. Ithaca, Microcomputer Power, 2002. 500p.

WATT, M.; KIRKEGAARD, J.A.; REBETZKE, G.J. A wheat genotype developed for rapid leaf growth copes well with the physical and biological constraints of unploughed soil. **Functional Plant Biology**, v.32, p.695–706, 2005.

ZHU, J.; KAEPLER, S.M.; LYNCH, J.P. Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*). **Functional Plant Biology**, v.32, p.749–762, 2005. doi:10.1071/FP05005.

ZHU, J.; LYNCH, J.P. The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*) seedlings. **Functional Plant Biology**, v.31, p.949–958, 2004. doi:10.1071/FP04046.

2.5. ARTIGO 2 – CARACTERES FENOTÍPICOS DA ARQUITETURA RADICULAR  
COMO INDICADORES DE TOLERÂNCIA DE CULTIVARES DE TRIGO AO ALUMÍNIO

# CARACTERES FENOTÍPICOS DA ARQUITETURA RADICULAR COMO INDICADORES DE TOLERÂNCIA DE CULTIVARES DE TRIGO AO ALUMÍNIO

## PHENOTYPIC TRAITS OF ROOT ARCHITECTURE AS INDICATORS OF TOLERANCE OF WHEAT CULTIVARS TO ALUMINUM

Márcio Renan Weber Schorr<sup>1\*</sup>, Anderson César Ramos Marques<sup>1</sup>, Julia Gomes Farias<sup>1</sup>, Darlene Sausen<sup>1</sup>, Miriam da Silva Tavares<sup>1</sup>, Fernando Teixeira Nicoloso<sup>2</sup>

### RESUMO

A rápida e eficiente avaliação de caracteres da arquitetura do sistema radicular (ASR) é uma importante ferramenta na seleção de plantas tolerantes ao alumínio ( $Al^{3+}$ ). O objetivo do trabalho foi I) avaliar as alterações provocados por concentrações crescentes de  $Al^{3+}$  no crescimento da parte aérea e alteração da ASR de cultivares de trigo e II) identificar possíveis caracteres fenotípicos de fácil avaliação a serem usados no processo de seleção de plantas. As plantas foram cultivadas durante 15 dias em casa de vegetação, em substrato inerte e irrigadas periodicamente com as soluções nutritivas. Os tratamentos foram distribuídos em esquema fatorial 4x4, com quatro níveis de  $Al^{3+}$  (0; 37,5, 75, 150  $\mu M$ ) constituindo a parcela principal e quatro cultivares (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) a subparcela. A cv. IAC-5 apresentou a maior tolerância ao  $Al^{3+}$ , verificado pela manutenção da massa seca de parte aérea (MSPA) e área foliar (AF). A concentração 37,5  $\mu M$   $Al^{3+}$  promoveu efeito hormético nessa cultivar, com incremento no crescimento da parte aérea e das raízes em relação à ausência do metal. A tolerância ao  $Al^{3+}$  está relacionada com a maior capacidade das plantas em manter o crescimento de raízes, principalmente as laterais. O aumento na concentração de  $Al^{3+}$  promove redução no comprimento de raízes, total e das diversas classes, número de ramificações e presença de raízes finas, e aumento no diâmetro de raízes. A cultivar Anahuac apresentou um considerável engrossamento das raízes em resposta ao aumento na concentração de  $Al^{3+}$ . A seleção de cultivares tolerantes ao  $Al^{3+}$  é possível através da avaliação de caracteres do sistema radicular, em especial comprimento de raízes laterais de primeira e segunda ordem, diâmetro de raízes e número de ramificações.

---

<sup>1</sup> Engenheiro Agrônomo. Programa de Pós-graduação em Agronomia. Universidade Federal de Santa Maria (UFSM). Santa Maria – RS.

<sup>2</sup> Engenheiro Agrônomo, Dr., Professor Departamento de Biologia. UFSM.

\*Autor para correspondência: [marcioschorr@hotmail.com](mailto:marcioschorr@hotmail.com)

**Palavras-chave:** seleção de plantas, comprimento radicular, diâmetro radicular.

## ABSTRACT

The rapid and efficient characterization of the root system architecture (RSA) is an important tool in selecting aluminum ( $\text{Al}^{3+}$ ) tolerant plants. The objective of the study was I) to evaluate the changes caused by increasing concentrations of  $\text{Al}^{3+}$  in shoot growth and the alteration of the RSA of wheat cultivars and II) to identify possible phenotypic traits of easy evaluation to be used in the process of plant breeding. The plants were grown for 15 days in a greenhouse in an inert substrate and irrigated periodically with nutrient solutions. The treatments were distributed in a 4x4 factorial scheme, with four levels of  $\text{Al}^{3+}$  (0; 37.5, 75, 150  $\mu\text{M}$ ) constituting the main plot and four cultivars (Anahuac, IAC-5, Onix and Quartzo) the subplot. The cv. IAC-5 presented the highest tolerance to  $\text{Al}^{3+}$ , verified by the maintenance of shoot dry weight (SDW) and foliar area (FA). The concentration of 37.5  $\mu\text{M}$   $\text{Al}^{3+}$  promoted a hormetic effect in this cultivar, increasing shoot and root growth compared to the absence of aluminum (0  $\mu\text{M}$   $\text{Al}^{3+}$ ). The tolerance to  $\text{Al}^{3+}$  is related to the greater capacity of the plants to maintain root growth, especially the lateral roots. The increase in  $\text{Al}^{3+}$  concentration promotes a decrease in root length (total and of orders 0, 1 and 2), number of forks, presence of thin roots, and an increase in root diameter. The cultivar Anahuac exhibited considerable thickening of the roots in response to the increase in  $\text{Al}^{3+}$  concentration. The selection of cultivars tolerant to  $\text{Al}^{3+}$  is possible through root system characterization, especially first and second order lateral root length, root diameter and number of forks.

**Keywords:** breeding, root length, root diameter.

## INTRODUÇÃO

O alumínio (Al) é o terceiro elemento mais abundante nos solos, sendo a toxicidade por esse elemento um dos principais fatores limitantes na produção de culturas em todo o mundo (RADMER et al., 2012). Em solos com pH 5,5 ou abaixo disso, o Al torna-se ainda mais solúvel e forma espécies fitotóxicas, como o  $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6^{3+}$ , ou simplesmente  $\text{Al}^{3+}$ , que é rapidamente absorvido pelas raízes das plantas (DELHAIZE; RYAN; RANDALL, 1993). Estima-se que 30 a 50% dos solos potencialmente aráveis no mundo são ácidos, sendo que algumas práticas agrícolas muito utilizadas, como a fertilização química, têm causado um aumento na taxa de

acidificação, conseqüentemente na presença do Al em formas tóxicas (VON UEXKULL; MUTERT, 1995; RADMER et al., 2012).

Um dos primeiros efeitos que o  $Al^{3+}$  provoca nas plantas é o impedimento do crescimento radicular, inibindo a divisão e o alongamento das células meristemáticas (KOCHIAN; PIÑEROS; HOEKENGA, 2005). Rapidamente, o alumínio, ao entrar em contato com as raízes, altera a fluidez e seletividade da membrana plasmática, o seu potencial eletroquímico, despolarizando-a e inibindo a absorção de elementos essenciais à planta (HORST; WANG; ETICHA, 2010). Ao entrar nas células, o  $Al^{3+}$  pode interagir com diversas organelas alterando suas funções, além de interferir diretamente no núcleo inibindo a divisão celular. Essa interferência no núcleo se dá através do atraso da entrada das células na fase S da divisão celular (DONCHEVA et al., 2005), ao danificar a estrutura do DNA ou ao interferir na formação dos microtúbulos durante a mitose (BLANCAFLOR; JONES; GILROY, 1998). Já a redução do alongamento acontece, pois, o alumínio, que possui uma alta relação carga: raio atômico, ao entrar em contato com a parede celular substitui o cálcio (Ca) nos sítios de ligação gerando seu acúmulo no citosol. Essa retirada de Ca reduz a extensibilidade das paredes celulares, essencial no processo de alongamento celular.

As respostas de tolerância ao  $Al^{3+}$  verificadas nas plantas estão relacionadas à ativação do efluxo de ácidos orgânicos, citrato e malato, complexação com P no apoplasto, produção de calose e a absorção e transporte do metal para os vacúolos ou para a parte aérea. Em trigo, foi identificado o gene TaALMT1 (aluminum-activated malate transporter) que codifica uma proteína de membrana responsável pela detecção do  $Al^{3+}$  no meio externo e secreção de malato através de canais aniônicos (MA; RYAN; DELHAIZE, 2001; SASAKI et al., 2004). Esse mecanismo ocorre precocemente nas plantas quando expostas ao metal e é uma das principais estratégias de tolerância. Além do TaALMT1, considerado um mecanismo primário de tolerância em trigo e de herança simples, têm sido identificados diversos genes da família MATE (multidrug and toxic compound exsudation) como sendo responsáveis por estratégias secundárias de tolerância ao  $Al^{3+}$ , ativando a secreção de citrato no apoplasto em resposta a esse metal (RYAN et al., 2009). A secreção de fósforo (P) no apoplasto e complexação do  $Al^{3+}$  em compostos estáveis e atóxicos às plantas é tida como outra estratégia utilizada por plantas tolerantes ao metal (ZHENG et al., 2005; LIAO et al., 2006). Por outro lado, a deposição de calose é atribuída como uma resposta de cultivares sensíveis ao alumínio (HORST et al. 2010) e pode estar relacionado com o espessamento das raízes.

Para os atuais sistemas de produção, principalmente para o sistema de plantio direto na palha, a utilização de genótipos de trigo com tolerância ao  $Al^{3+}$  é vantajosa, uma vez que como não ocorre a incorporação do calcário em profundidade pode haver a formação de gradiente de pH no perfil do solo (RHEINHEIMER; ANGHINONI, 2001; CALEGARI et al., 2013), limitando a zona de crescimento radicular de genótipos sensíveis. Genótipos com maior tolerância, portanto, poderiam produzir um sistema radicular mais longo, pois a presença de  $Al^{3+}$  em camadas mais profundas do solo teriam menor efeito no crescimento das raízes (PEREZ-TORRES et al., 2008). Isso pode ser benéfico, especialmente em anos com deficiência hídrica, quando há necessidade de aprofundar o sistema radicular, ou em solos em que há movimento de nutrientes em profundidade.

Considerando que os principais efeitos nocivos do  $Al^{3+}$  podem ser visualmente identificados, como alterações na morfologia e arquitetura radicular, e que a maior capacidade de genótipos em tolerar altas concentrações de  $Al^{3+}$  no solo pode ser indicada pela maior capacidade de produção de raízes, mesmo em condições adversas, a seleção de materiais mais adaptados pode ser facilitada através de uma rápida avaliação das alterações fenotípicas do sistema radicular. Assim, esse trabalho objetivou I) avaliar as alterações provocados por níveis crescentes de  $Al^{3+}$  no crescimento da parte e alteração da arquitetura radicular de plantas de trigo e II) identificar possíveis características fenotípicas de fácil avaliação a serem usados no processo de seleção de plantas.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

O trabalho foi realizado em janeiro de 2015 em casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria – RS (29°42'56,6"S e 53°43'12,5"O). Foram utilizadas as cultivares Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo, selecionadas em função da resposta a doses de  $Al^{3+}$  verificada em trabalhos anteriores do Grupo de Pesquisa em Fisiologia de Plantas de Interesse Agrobiológico (FisioPlant) (SCHAICH, 2014).

As sementes foram desinfetadas com hipoclorito de sódio (NaOH) (1%) durante cinco minutos e posteriormente enxaguadas em água corrente durante 10 minutos. Após, as sementes foram embebidas por, no mínimo, 12 horas em água destilada (AD) e então transferidas para placas de Petri, sobre uma camada de papel umedecido em AD, e postas para germinar na ausência de luz. Depois de germinadas, as plântulas com desenvolvimento normal e homogêneo da radícula (1 cm) foram transferidas para vasos de policloreto de vinila (PVC) de 30 cm ( $\varnothing$  =

100 mm) contendo poliestireno expandido como meio para fixação das raízes (substrato inerte), sendo plantadas a 2 cm de profundidade.

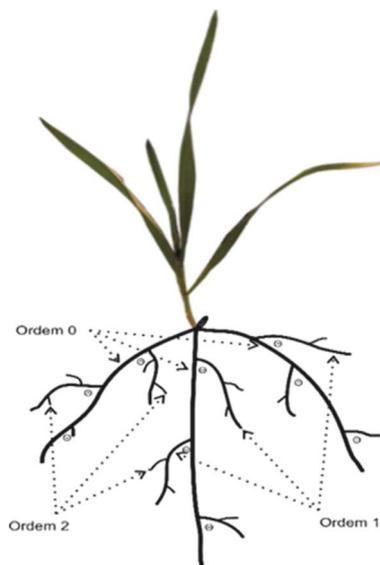
A solução nutritiva padrão utilizada foi a de Hoagland e Arnon (1950) com algumas modificações, com as seguintes concentrações dos nutrientes:  $MgSO_4$  (1 mM),  $Ca(NO_3)_2$  (2,5 mM),  $(NH_4)_2SO_4$  (0,5 mM), KCl (2,5 mM),  $KH_2PO_4$  (0,2 mM), Fe-EDTA (0,1 mM),  $H_3BO_3$  (10  $\mu M$ ),  $MnSO_4$  (1  $\mu M$ ),  $ZnSO_4$  (1  $\mu M$ ),  $CuSO_4$  (0,5  $\mu M$ ), e  $Na_2MoO_4$  (0,5  $\mu M$ ). As plantas foram aclimatadas durante quatro dias em solução completa para, então, receberem os tratamentos durante mais 15 dias.

Foi utilizado delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições de uma planta por unidade experimental. Os tratamentos utilizados foram quatro níveis de  $Al^{3+}$ : 0; 37,5; 75 e 150  $\mu M$ , correspondendo à concentração do metal livre na solução nutritiva, ajustado com auxílio do programa VisualMinteq<sup>®</sup>, adicionado como sal  $AlCl_3$ . O pH da solução foi ajustado diariamente para 4,5 e a condutividade elétrica mantida entre 1,5 a 2,5  $mS\ cm^{-1}$ . Utilizou-se irrigação automática dos vasos através de sistema acionado durante 15 min, duas vezes em cada hora. A solução era drenada constantemente, com retorno ao recipiente inicial.

Após os 15 dias de tratamento as plantas tiveram a parte aérea medida com régua para obtenção da variável comprimento de parte aérea (CPA), expressa em cm, e então coletadas, divididas em raiz e parte aérea, acondicionadas a recipientes contendo AD e mantidos a 15 °C até ser efetuada a digitalização de ambas as partes.

As raízes e folhas, separadamente, foram distribuídas em bandeja de acrílico (30 × 60 cm) com lâmina de 0,5 cm de água e digitalizadas com auxílio de escâner (EPSON Expression 11000XL) equipado com unidade de transparência (TPU) com varredura em 600 dpi para as raízes e 200 dpi para folhas. As imagens foram analisadas utilizando-se o programa WinRhizo<sup>®</sup> Pro 2013 (Regent Instruments Canada Inc, Québec, Canada) para obtenção das seguintes variáveis: área foliar (AF), expressa em  $cm^2$ ; comprimento total de raízes (CR-t), expresso em cm; número de raízes de ordem 0 (N-0); número de raízes de ordem 1 (N-1); comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), expresso em cm; comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1), expresso em cm; comprimento de raízes de ordem 2 (CR-2), expresso em cm; área superficial total de raízes (AS-t), expresso em  $cm^2$ ; área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0), expresso em  $cm^2$ ; área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1), expresso em  $cm^2$ ; área superficial de raízes de ordem 2 (AS-2), expresso em  $cm^2$ ; volume de raízes (VR), expresso em  $cm^3$ ; diâmetro médio total de raízes (DR-t), expresso em mm; diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0), expresso

em mm; diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1), expresso em mm; diâmetro médio de raízes de ordem 2 (DR-2), expresso em mm; número de pontas de raízes (NPR); número de ramificações de raízes (NRR); proporção de raízes finas (<0,2 mm) em relação ao total (NRF), expresso em %; e ângulo médio de ramificação (AR) das raízes de ordem 1, expresso em °. Finalmente, as amostras foram secas em estufa a 60 °C até peso constante para obtenção das variáveis: massa seca de parte aérea (MSPA), expressa em g; massa seca de raízes (MSR), expressa em g; e a relação raiz: parte aérea (RRPA), unidade adimensional obtida pela divisão da MSR pela MSPA.



**Figura 1.** Representação ilustrativa do sistema radicular de plantas de trigo com a classificação das raízes em ordens (0, 1 e 2) e o local considerado na avaliação do ângulo de ramificação ( $\Theta$ ). Santa Maria, 2017.

Os dados foram submetidos aos testes de pressuposição do modelo matemático e, para a ANOVA, foi utilizado um modelo bi fatorial, com a parcela principal composta pelos níveis de  $Al^{3+}$  e a sub parcela composta pelas quatro cultivares, como segue:

$$Y_{ijk} = \mu + A_i + e_{ik} + D_j + AD_{ij} + e_{ijk}$$

onde  $\mu$  é a média geral do experimento,  $A_i$  é o efeito dos níveis de  $Al^{3+}$  ( $i = 0; 37,5; 75$  e  $150 \mu M$ ),  $e_{ik}$  é o efeito da casualização dos  $i$  níveis do fator A na parcela principal,  $D_j$  o efeito das cultivares ( $j =$  Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo),  $AD_{ij}$  o efeito da interação entre os  $i$  níveis do fator A com os  $j$  níveis do fator D e  $e_{ijk}$  o erro experimental. Quando houve interação entre os

fatores, verificado pelo teste F ( $P < 0,05$ ), foi realizada análise de regressão dos níveis de  $Al^{3+}$  (Fator A) dentro das  $j$  cultivares e comparação das médias das cultivares (Fator D) dentro dos  $i$  níveis de  $Al^{3+}$ , através do Teste Tukey, ambos a 5% de probabilidade de erro. No caso de não haver interação entre os fatores, foi realizada somente a análise dos efeitos principais (regressão para A e Tukey para D), também a 5% de probabilidade de erro. Foi utilizado o programa estatístico SISVAR (Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil).

Para determinação do grau de associação/dependência entre as variáveis, foi efetuada análise multivariada e teste de correlação linear de Pearson, utilizando-se os softwares CANOCO (TER BRAAK; SMILAUER, 2002) e SAS (PIMENTEL-GOMES; GARCIA, 2002), respectivamente. Os dados avaliados foram transformados através da classificação em uma escala com amplitude 0-10, sendo 0 o menor valor avaliado e 10 o maior valor avaliado.

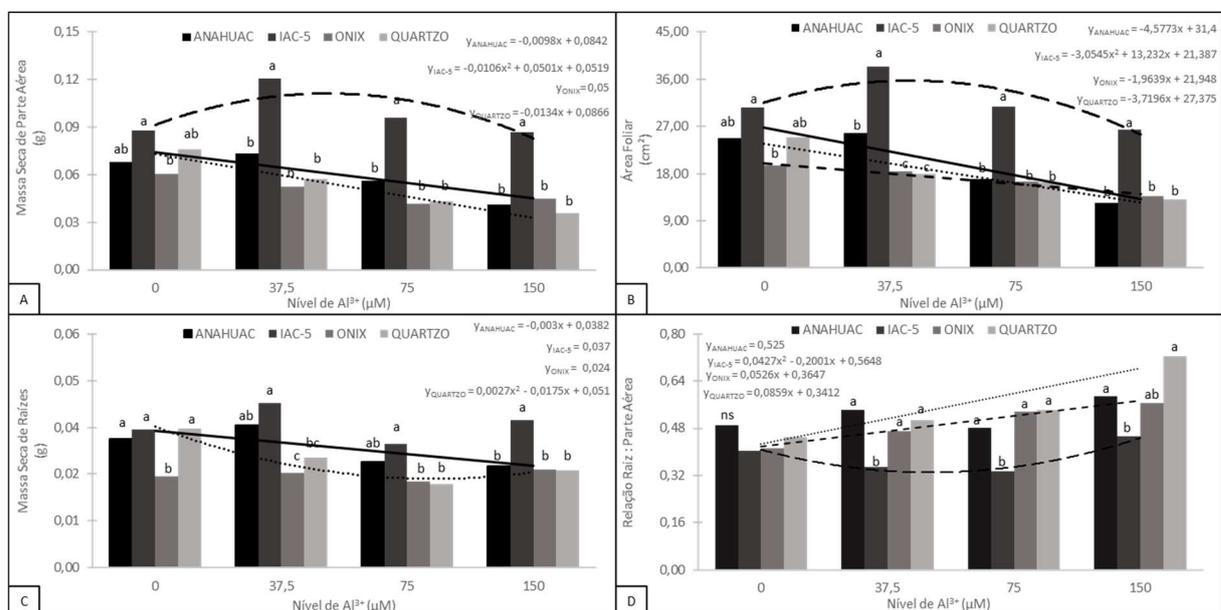
## RESULTADOS E DISCUSSÃO

Após os 15 dias de cultivo, a massa seca de parte aérea (MSPA) e a área foliar (AF), de maneira geral, reduziram com o aumento da disponibilidade de  $Al^{3+}$  na solução nutritiva (Figura 2A e 2B). Exceção foi verificada para a cv. IAC-5, que apresentou um aumento nessas variáveis na concentração  $37,5 \mu M Al^{3+}$  em relação à sua ausência (37,2 e 25,5%), configurando um efeito hormético. O efeito hormético é definido como uma resposta adaptativa de plantas a uma pequena quantidade de um determinado elemento tóxico que pode desencadear reações de defesas a outros fatores estressantes (POSCHENRIEDER et al., 2013), estimulando o crescimento. No caso do  $Al^{3+}$ , as respostas desencadeadas podem estar relacionadas à ativação da secreção de ácidos orgânicos ou da maquinaria de resposta antioxidante.

As cvs. Anahuac e Quartzo foram as que apresentaram maior redução na MSPA e AF com o aumento da disponibilidade de  $Al^{3+}$ , em torno de 50% na concentração de  $150 \mu M Al^{3+}$ , o que indica que são as cultivares mais sensíveis ao metal. Enquanto isso, a cv. IAC-5 sempre apresentou maior produção de MSPA e AF, com valores em torno de 2x a média das demais cultivares, além de ter redução de apenas 1,4, e 13,9%, respectivamente MSPA e AF, na concentração de  $150 \mu M Al^{3+}$  em relação à  $0 \mu M Al^{3+}$ .

A escolha das cultivares se deu em função de sua classificação quanto à tolerância ao  $Al^{3+}$  em trabalhos anteriores do grupo de pesquisa (SCHAICH, 2014). Nesse trabalho, que avaliou uma série de cultivares, verificou-se que a cv. IAC-5 foi a mais tolerante à presença do

metal tóxico em solução nutritiva. Além disso, essa cultivar é proveniente de linhagens antigas e bem adaptadas a solos ácidos, fontes de tolerância ao  $Al^{3+}$  em diversos programas de melhoramento ao redor do mundo. A cv. Onix, também avaliada naquele trabalho, foi classificada como moderadamente tolerante ao metal e representa uma linhagem moderna com porte reduzido e qualidade para panificação. A cv. Anahuac, apesar de não ter sido avaliada para a tolerância ao  $Al^{3+}$ , é conhecida como sensível e já utilizada como controle em outros trabalhos (CAMARGO et al., 2006; SILVA et al., 2010, 2012). Já a cv. Quartzo não foi testada por SCHAICH (2014), mas foi utilizada no presente trabalho por ser muito representativa da produção brasileira e, além disso, ela contém a cv. Onix em sua base genética.



\*Médias não seguidas da mesma letra diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre cultivares para cada nível de  $Al^{3+}$ .

\*\*Cada linha de tendência refere-se à equação ajustada a uma das cultivares, sendo: linha contínua (—) para a cv. Anahuac; linha tracejada longa (----) para a cv. IAC-5; linha tracejada curta (-----) para a cv. Onix e linha pontilhada (.....) para a cv. Quartzo.

A massa seca de raízes (MSR) não foi significativamente reduzida pelo aumento da disponibilidade de  $Al^{3+}$  para as cvs. IAC-5 e Onix, que mantiveram, respectivamente, média de 0,037 e 0,024 g planta<sup>-1</sup> nas condições testadas (Figura 2C). Apenas as cvs. Anahuac e Quartzo tiveram redução significativa, com ajuste de equações linear e quadrática, respectivamente, demonstrando novamente serem as mais sensíveis à presença do metal. Quanto à relação raiz:

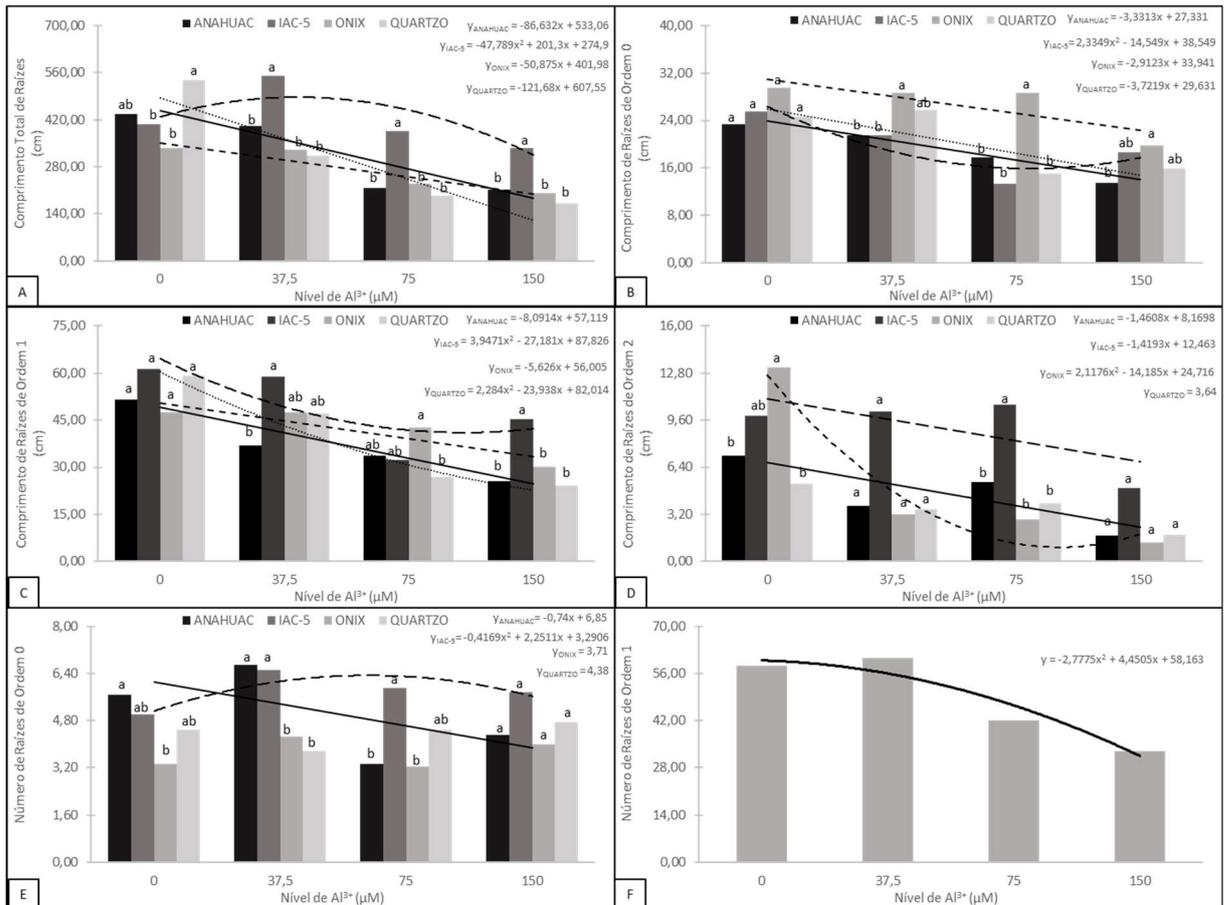
parte aérea (RRPA), a cv. IAC-5 que apresentou maior MSPA, AF e mesmo MSR, foi a que apresentou menores valores desta variável enquanto as demais mostraram incremento com o aumento da concentração de  $Al^{3+}$  (Figura 2D).

O número de raízes de ordem 0 (NR-0), raízes seminais e/ou adventícias, somente foi afetado pela concentração de  $Al^{3+}$  nas cvs. Anahuac (Al-sensível) e IAC-5 (Al-tolerante), tendo a primeira uma resposta linear decrescente e a segunda uma resposta quadrática com a concentração  $37,5 \mu M Al^{3+}$  o maior valor (Figura 3E). Já o número de raízes de ordem 1 (NR-1), raízes laterais primárias, não apresentou interação entre os fatores “Níveis de  $Al^{3+}$ ” X “Cultivares” e diminuiu cerca de 50% na maior concentração de  $Al^{3+}$  (Figura 3F).

O comprimento total de raízes (CR-t) foi menor com o aumento da disponibilidade de  $Al^{3+}$ , com redução de 52, 40 e 68% para as cultivares Anahuac, Onix e Quartzo, respectivamente, na maior concentração (Figura 4A). A cv. IAC-5, por outro lado, apresentou uma redução de apenas 17% de 0 para  $150 \mu M Al^{3+}$  (Figura 3A), mas, com incremento de 35% de 0 para  $37,5 \mu M Al^{3+}$ . Ainda, a cv. IAC-5 apresentou CR-t 65% superior a segunda melhor cultivar para essa variável em todas as concentrações de  $Al^{3+}$ . A cv. Quartzo apresentou a maior redução do CR-t com a adição de  $Al^{3+}$  à solução, seguida pela cv. Anahuac e cv. Onix.

O comprimento médio das raízes de ordem 0 (CR-0) não apresentou grandes diferenças entre as cultivares, com tendência de redução com o aumento na concentração de  $Al^{3+}$ . Mas, foi no comprimento de raízes de ordens superiores (1 e 2) que se verificou os resultados mais consistentes, com a cv. IAC-5 (Al-tolerante) mostrando uma manutenção do crescimento desse tipo de raiz (Figuras 3C e 3D). Essa cultivar, que apresentou melhor resposta no crescimento de parte aérea, foi também a que manteve um maior CR-t, que é a soma de todas as classes de raízes, muito em função da capacidade de manter a emissão de raízes adventícias (N-0), mas, principalmente, por sua capacidade de manter CR-1 e CR-2, mesmo que isso causasse redução no CR-0.

A redução do CR-1 e CR-2 ocorre, pois, o  $Al^{3+}$  inibe o transporte e sinalização da auxina (RUÍZ-HERRERA; LÓPEZ-BUCIO, 2013), responsável pela diferenciação do periciclo, que leva células maduras a reentrarem em divisão celular e dar início ao primórdio das raízes laterais (NIBAU; GIBBS; COATES, 2008) e por inibir diretamente a divisão celular dos primórdios diferenciados (BLANCAFLOR; JONES; GILROY, 1998; DONCHEVA et al., 2005). Dessa forma, a tolerância da cv. IAC-5 está relacionada ao impedimento da ação do  $Al^{3+}$  nesses locais, que pode ser pela secreção de ácidos orgânicos, mas nesse trabalho não pode ser confirmado.



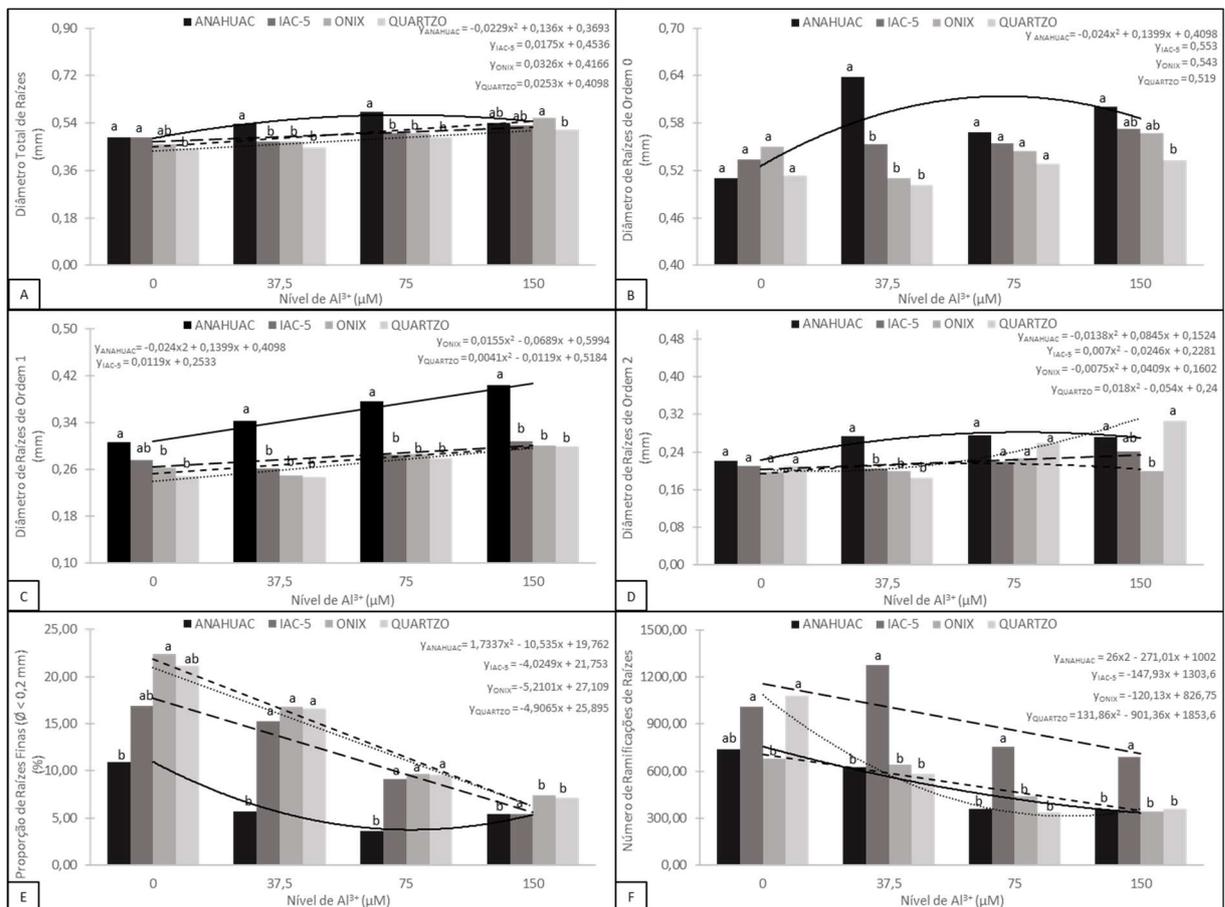
**Figura 3.** Comprimento total de raízes (CR-t) [A], comprimento médio de raízes de ordem 0 (CR-0) [B], comprimento médio de raízes de ordem 1 (CR-1) [C], comprimento médio de raízes de ordem 2 (CR-2) [D], número de raízes de ordem 0 (N-0) [E] e número de raízes de ordem 1 (N-1) [F] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) submetidas a diferentes concentrações de  $Al^{3+}$  em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

\*Médias não seguidas da mesma letra diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre as cultivares para cada nível de  $Al^{3+}$ .

\*\*Cada linha de tendência refere-se à equação ajustada a uma das cultivares, sendo: linha contínua (—) para a cv. Anahuac; linha tracejada longa (---) para a cv. IAC-5; linha tracejada curta (-.-.-) para a cv. Onix e linha pontilhada (.....) para a cv. Quartzo.

O DR-t apresentou pequena diferença entre as cultivares, com leve tendência de aumento com o aumento na concentração de  $Al^{3+}$  (Figura 4A). Já, ao avaliar por classes de raízes, a cv. Anahuac mostrou forte engrossamento em todas as classes com o  $Al^{3+}$ , com destaque para DR-1, que apresentou valores mais de 30% superior à média das demais cultivares. Considerando que a deposição de calose, um polissacarídeo ( $\beta$ -1,3-glucano) formado por centenas resíduos de glicose (PIRSELOVA; MATUSIKOVA, 2013), no apoplasto radicular tem sido considerada como uma estratégia de tolerância de cultivares sensíveis (HORST et al., 2010; SILVA et al., 2012), isso pode estar relacionado ao aumento do diâmetro médio das raízes da cv. Anahuac ( $Al$ -sensível). A calose, por outro lado, reduz a permeabilidade

e extensibilidade das células, o que também ajuda explicar porque essa cultivar teve menor crescimento de raízes, uma vez que a extensibilidade é essencial no processo de alongamento celular, embora outros fatores como a sinalização da auxina ou efeito do  $Al^{3+}$  no núcleo sejam tão ou mais importantes. Além disso, a cv. Anahuac foi a cultivar que apresentou menor proporção de raízes finas dentro todas (Figura 4D).



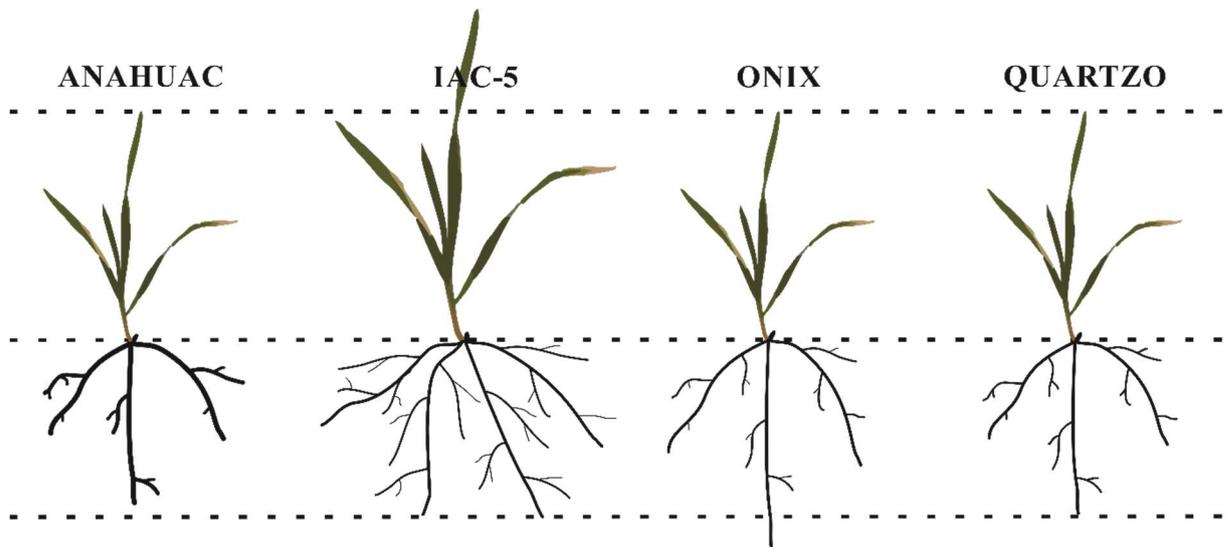
**Figura 4.** Diâmetro médio total de raízes (DR-t) [A], diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0) [B], diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1) [C], diâmetro médio de raízes de ordem 2 (DR-2) [D], proporção de raízes finas ( $\varnothing < 0,2 mm$ ) em relação ao total (RF) [E] e número de ramificações de raízes (NRR) [F] de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartz) submetidas a diferentes concentrações de  $Al^{3+}$  em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

\*Médias não seguidas da mesma letra diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre as cultivares para cada nível de  $Al^{3+}$ .

\*\*Cada linha de tendência refere-se à equação ajustada a uma das cultivares, sendo: linha contínua (—) para a cv. Anahuac; linha tracejada longa (---) para a cv. IAC-5; linha tracejada curta (-.-.-) para a cv. Onix e linha pontilhada (.....) para a cv. Quartz.

O NRR foi maior na cv. IAC-5 (Al-tolerante) com a presença de  $Al^{3+}$ , tendo 107, 98 e 96% mais ramificações que as demais cultivares para os níveis 37,5, 75 e 150  $\mu M$   $Al^{3+}$  (Figura 4F). Essa variável dá uma indicação de maior exploração do solo pelas raízes. A Figura 5 ilustra

os principais resultados verificados, comparando as respostas das cultivares na concentração de 150  $\mu\text{M}$  de  $\text{Al}^{3+}$ .

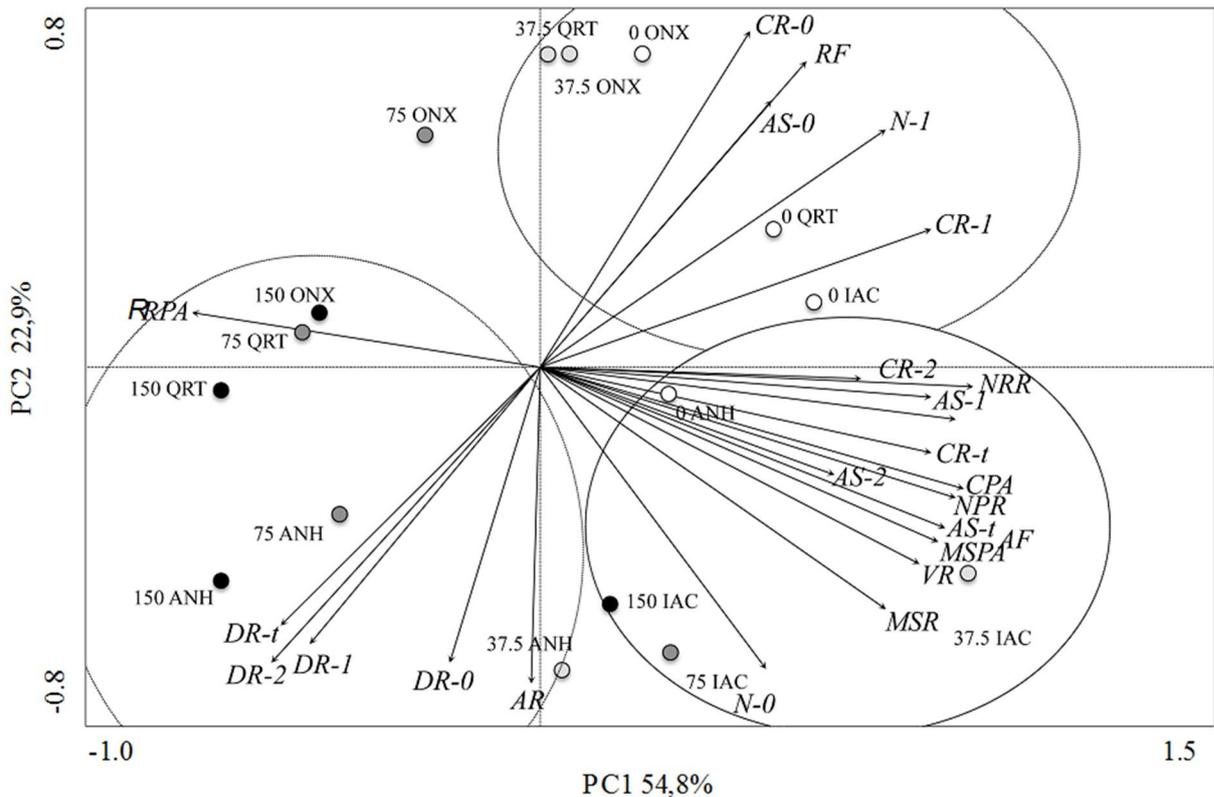


**Figura 5.** Imagem ilustrativa das respostas das cultivares Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzzo submetidas a concentração de 150  $\mu\text{M}$  de  $\text{Al}^{3+}$  na solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

Conforme resultados da análise multivariada dos dados (Figura 6), observa-se que o componente principal 1 (PC1) promoveu uma clara separação entre as variáveis testadas, sendo responsável por 55% da separação dos grupos formados, enquanto o componente secundário (PC2) contribuiu com 23%. Para interpretação das ordenadas geradas pelo PC1, são avaliados o quadrante direito, com a formação de dois grupos contendo respectivamente as variáveis: grupo 1, N-0, MSR, VR, MSPA, AS-t, NPR, CPA, CR- t, AS-1, NRR E CR-2 e grupo 2 CR-1, N-1, RF e CR-0; e o quadrante esquerdo tendo a formação do terceiro grupo com as variáveis AR, DR-0, DR-1, DR-2, DR-t e RPA. O PC2 separa os grupos entre quadrante superior e inferior.

De forma geral, o comportamento das variáveis resposta em função dos tratamentos foi similar entre as cultivares com exceção da cv. IAC-5. No quadrante esquerdo, foram plotadas as cultivares Onix e Quartzzo expostas às maiores doses de  $\text{Al}^{3+}$  (75 e 150  $\mu\text{M}$ ) e plantas da Anahuac expostas ao  $\text{Al}^{3+}$  independentemente da dose testada (37,5; 75 e 150  $\mu\text{M}$ ). Já no quadrante direito, as cultivares Onix e Quartzzo juntamente com a cultivar IAC-5, foram plotadas em um mesmo grupo quando expostas à dose 0 ou 37,5  $\mu\text{M}$   $\text{Al}^{3+}$  (segundo grupo, CR-1, N-1, RF e CR-0). Interessantemente, estão relacionadas ao primeiro grupo (N-0, MSR, VR, MSPA, AS-t, NPR, CPA, CR- t, AS-1, NRR E CR-2 e grupo 2 CR-1, N-1, RF e CR-0) plantas

da cv. IAC-5 expostas ao  $Al^{3+}$  independentemente da dose (37,5; 75 e 150  $\mu M$ ), o que sugere uma resposta única a exposição ao  $Al^{3+}$  em relação à todas as demais cultivares testadas. Além disso, a cv. Anahuac nas três doses de  $Al^{3+}$  testadas (37,5, 75 e 150  $\mu M$ ) está muito correlacionada com o diâmetro de raízes, de todas as classes (DR-t, DR-0, DR-1 e DR-2).



**Figura 5.** Análise de componentes principais das cultivares de trigo Anahuac (ANH), IAC-5, Onix (ONX) e Quartz (QRT) submetidas a diferentes níveis de  $Al^{3+}$  em solução nutritiva em função das variáveis: área foliar (AF), ângulo médio de ramificação (AR), área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0), área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1), área superficial de raízes de ordem 2 (AS-2), área superficial total de raízes (AS-t), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1), comprimento de raízes de ordem 2 (CR-2), comprimento total de raízes (CR-t), diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0), diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1), diâmetro médio de raízes de ordem 2 (DR-2), diâmetro médio total de raízes (DR-t), massa seca de parte aérea (MSPA), massa seca de raízes (MSR), número de raízes de ordem 0 (N-0), número de raízes de ordem 1 (N-1), número de pontas de raízes (NPR), número de ramificações de raízes (NRR), proporção de raízes finas ( $\varnothing < 0,2$  mm) em relação ao total (RF), relação raiz: parte aérea (RRPA) e volume de raízes (VR). Santa Maria, 2017.

Analisando a Tabela 1, em que são apresentadas as correlações lineares entre as variáveis, novamente é possível verificar um grupo de variáveis que possuem alta correlação entre si, acima de 80%, são elas: AF, AS-t, CPA, CR-t, MSPA, MSR, NPR, NRR e VR. Já, ao analisar-se o comprimento e a área superficial de raízes, pode-se perceber que há uma alta

correlação entre as duas variáveis para a mesma classe de raiz, ou seja, CR-t com AS-t, CR-0 com AS-0, e assim sucessivamente. Outra resposta interessante, e esperada, é a alta correlação entre o diâmetro de raízes e o RF.

**Tabela 1.** Coeficientes de correlação linear entre as variáveis área foliar (AF), ângulo médio de ramificação (AR), área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0), área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1), área superficial de raízes de ordem 2 (AS-2), área superficial total de raízes (AS-t), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1), comprimento de raízes de ordem 2 (CR-2), comprimento total de raízes (CR-t), diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0), diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1), diâmetro médio de raízes de ordem 2 (DR-2), diâmetro médio total de raízes (DR-t), massa seca de parte aérea (MSPA), massa seca de raízes (MSR), número de raízes de ordem 0 (N-0), número de raízes de ordem 1 (N-1), número de pontas de raízes (NPR), número de ramificações de raízes (NRR), proporção de raízes finas ( $\varnothing < 0,2$  mm) em relação ao total (RF), relação raiz: parte aérea (RRPA) e volume de raízes (VR) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) cultivadas sob quatro concentrações de  $Al^{3+}$  (0, 37,5, 75 e 150  $\mu M$ ). Santa Maria, 2017.

	AF	AR	AS-0	AS-1	AS-2	AS-t	CPA	CR-0	CR-1	CR-2	CR-t	DR-0	DR-1	DR-2	DR-t	MSPA	MSR	N-0	N-1	NPR	NRR	RF	RRPA	VR	
AF	<b>1,00</b>																								
AR	0,30	<b>1,00</b>																							
AS-0	0,19	-0,54	<b>1,00</b>																						
AS-1	0,76	-0,15	0,58	<b>1,00</b>																					
AS-2	0,74	0,31	0,09	0,47	<b>1,00</b>																				
AS-t	<b>0,92</b>	0,15	0,37	<b>0,84</b>	0,61	<b>1,00</b>																			
CPA	<b>0,93</b>	0,10	0,30	0,77	0,63	0,86	<b>1,00</b>																		
CR-0	0,09	-0,64	<b>0,95</b>	0,53	0,02	0,23	0,26	<b>1,00</b>																	
CR-1	0,66	-0,29	0,72	<b>0,94</b>	0,42	0,73	0,68	0,70	<b>1,00</b>																
CR-2	0,69	0,14	0,28	0,53	<b>0,95</b>	0,59	0,65	0,22	0,52	<b>1,00</b>															
CR-t	<b>0,86</b>	0,05	0,44	0,85	0,57	<b>0,96</b>	<b>0,80</b>	0,34	<b>0,82</b>	0,58	<b>1,00</b>														
DR-0	0,02	0,43	-0,20	-0,19	-0,04	0,06	-0,02	-0,39	-0,41	-0,11	-0,14	<b>1,00</b>													
DR-1	-0,33	0,25	-0,46	-0,33	-0,20	-0,25	-0,41	-0,57	-0,57	-0,33	-0,42	0,72	<b>1,00</b>												
DR-2	-0,28	0,35	-0,60	-0,45	-0,20	-0,29	-0,44	-0,68	-0,64	-0,39	-0,41	0,59	<b>0,81</b>	<b>1,00</b>											
DR-t	-0,33	0,34	-0,48	-0,43	-0,25	-0,35	-0,36	-0,56	-0,64	-0,39	-0,55	0,70	<b>0,84</b>	0,67	<b>1,00</b>										
MSPA	<b>0,98</b>	0,37	0,12	0,73	0,75	<b>0,90</b>	<b>0,91</b>	0,02	0,62	0,69	<b>0,84</b>	0,07	-0,27	-0,26	-0,26	<b>1,00</b>									
MSR	<b>0,87</b>	0,38	0,12	0,74	0,48	<b>0,89</b>	0,73	-0,03	0,59	0,38	<b>0,82</b>	0,19	-0,07	-0,05	-0,12	<b>0,88</b>	<b>1,00</b>								
N-0	0,74	0,48	-0,20	0,34	0,39	0,71	0,63	-0,35	0,15	0,27	0,58	0,31	0,02	0,18	0,00	0,71	0,77	<b>1,00</b>							
N-1	0,54	-0,26	0,70	0,65	0,35	0,51	0,64	0,76	<b>0,82</b>	0,46	0,61	-0,49	<b>-0,84</b>	<b>-0,80</b>	-0,74	0,50	0,32	0,03	<b>1,00</b>						
NPR	<b>0,96</b>	0,25	0,34	<b>0,83</b>	0,65	<b>0,94</b>	<b>0,91</b>	0,23	0,74	0,64	<b>0,90</b>	0,03	-0,35	-0,32	-0,39	<b>0,95</b>	<b>0,88</b>	0,71	0,61	<b>1,00</b>					
NRR	<b>0,89</b>	0,13	0,41	<b>0,86</b>	0,63	<b>0,90</b>	<b>0,82</b>	0,34	<b>0,86</b>	0,65	<b>0,95</b>	-0,21	-0,50	-0,46	-0,58	<b>0,87</b>	<b>0,80</b>	0,51	0,71	<b>0,93</b>	<b>1,00</b>				
RF	0,28	-0,35	0,67	0,47	0,33	0,33	0,31	0,70	0,71	0,50	0,54	-0,61	<b>-0,80</b>	-0,76	<b>-0,89</b>	0,24	0,08	-0,19	0,78	0,38	0,60	<b>1,00</b>			
RRPA	-0,79	0,02	-0,25	-0,61	-0,75	-0,69	<b>-0,86</b>	-0,21	-0,57	<b>-0,81</b>	-0,65	0,05	0,35	0,49	0,33	<b>-0,80</b>	-0,49	-0,36	-0,55	-0,71	-0,68	-0,36	<b>1,00</b>		
VR	<b>0,90</b>	0,21	0,26	<b>0,80</b>	0,59	<b>0,98</b>	<b>0,83</b>	0,10	0,65	0,53	<b>0,91</b>	0,17	-0,10	-0,16	-0,17	<b>0,90</b>	<b>0,92</b>	0,73	0,37	<b>0,90</b>	<b>0,84</b>	0,17	-0,66	<b>1,00</b>	

Nota: correlação entre variáveis superior a 80% foram destacadas com negrito.

## CONCLUSÃO

A cv. IAC-5 apresenta tolerância a concentrações elevadas  $Al^{3+}$  em solução nutritiva, mantendo o crescimento da parte aérea (massa seca de parte aérea e área foliar) e de raízes (comprimento total de raízes, comprimento de raízes de ordem 1, comprimento de raízes de ordem dois e número de raízes de ordem 0).

As cultivares sensíveis ao  $Al^{3+}$ , Anahuac e Quartzo, apresentam grande redução no crescimento de parte aérea e raízes, sendo a Anahuac a mais afetada pelo aumento na concentração de  $Al^{3+}$ .

Altas concentrações de  $Al^{3+}$  na solução nutritiva causa engrossamento de raízes, sendo mais pronunciado em cultivares sensíveis ao elemento e em raízes laterais de primeira e segunda ordem.

É possível selecionar cultivares tolerantes ao  $Al^{3+}$  através da avaliação de caracteres do sistema radicular, em especial comprimento de raízes laterais de primeira e segunda ordem, diâmetro de raízes, número de ramificações ou outras variáveis que tenham alta correlação com estas.

## AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida ao primeiro autor e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelos recursos para a aquisição de equipamentos.

## REFERÊNCIAS

- BLANCAFLOR, E.; JONES, D.; GILROY, S. Alterations in the cytoskeleton accompany aluminum-induced growth inhibition and morphological changes in primary roots of maize. **Plant Physiology**, v.118, p.159–72, 1998. <https://doi.org/10.1104/pp.118.1.159>
- CALEGARI, A. et al. Long-term effect of different soil management systems and winter crops on soil acidity and vertical distribution of nutrients in a Brazilian Oxisol. **Soil and Tillage Research**, v.133, p.32-39, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.still.2013.05.009>
- CAMARGO, C.E.O. et al. Linhagens diaplóides de trigo: desempenho agrônômico em dois locais do estado de São Paulo e tolerância à toxicidade de alumínio em laboratório. **Bragantia**, v.65, p.253–268, 2006. <https://doi.org/10.1590/S0006-87052006000200007>
- DELHAIZE, E.; RYAN, P.R.; RANDALL, P.J. Aluminum Tolerance in Wheat (*Triticum aestivum* L.). **Plant Physiology**, v.103, p.695–702, 1993. <https://doi.org/10.1104/pp.103.3.695>
- DONCHEVA, S. et al. Root cell patterning: A primary target for aluminium toxicity in maize.

**Journal of Experimental Botany**, v.56, p.1213–1220, 2005.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/eri115>

HOAGLAND, D.R.; ARNON, D.I. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agricultural Experiment Station Circular**, v.347, p.1–32, 1950.  
<https://doi.org/citeulike-article-id:9455435>

HORST, W.J.; WANG, Y.; ETICHA, D. The role of the root apoplast in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: A review. **Annals of Botany**, v.106, p.185–197, 2010. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq053>

KOCHIAN, L.V.; PIÑEROS, M.A.; HOEKENGA, O.A. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. **Plant and Soil**, v.274, p.175–195, 2005. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-1158-7>

LIAO, H. et al. Phosphorus and aluminum interactions in soybean in relation to aluminum tolerance. Exudation of specific organic acids from different regions of the intact root system. **Plant Physiology**, v.141, p.674–684, 2006. <https://doi.org/10.1104/pp.105.076497>

MA, J.F.; RYAN, P.R.; DELHAIZE, E. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. **Trends in Plant Science**, v.6, p.273–278, 2001.  
[https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)01961-6](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)01961-6)

NIBAU, C.; GIBBS, D.J.; COATES, J.C. Branching out in new directions: the control of root architecture by lateral root formation. **The New Phytologist**, v.179, p.595–614, 2008.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02472.x>

PEIXOTO, H.P.; DA MATTA, F.M.; DA MATTA, J.C. Responses of the photosynthetic apparatus to aluminum stress in two sorghum cultivars. **Journal of Plant Nutrition**, v. 25, p.821–832, 2002. <https://doi.org/10.1081/PLN-120002962>

PEREZ-TORRES, C.A. et al. Phosphate Availability Alters Lateral Root Development in Arabidopsis by Modulating Auxin Sensitivity via a Mechanism Involving the TIR1 Auxin Receptor. **Plant Cell**, v.20, p.3258–3272, 2008. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.058719>

PIMENTEL-GOMES, F.; GARCIA, C.H. **Estatística aplicada a experimentos agrônômicos e florestais: exposição com exemplos e orientações para uso de aplicativos**. Piracicaba: FEALQ, 2002. 309p.

TER BRAAK, C.J.F.; SMILAUER, P. **CANOCO Reference manual and CanoDraw for**

**Windows user's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5).** Ithaca, Microcomputer Power, 2002. 500p.

PIRSELOVÁ, B; MATUSIKOVA, I. Callose: the plant cell wall polysaccharide with multiple biological functions. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.35, p.635-644, 2013. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1103-y>

POSCHENRIEDER, C. et al. Do toxic ions induce hormesis in plants? **Plant Science**, v.212, p.15–25, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.07.012>

RADMER, L. et al. Aluminum resistance mechanisms in oat (*Avena sativa* L.). **Plant and Soil**, v.351, p.121–134, 2012. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0937-1>

RHEINHEIMER, D.S.; ANGHINONI, I. Distribuição do fósforo inorgânico em sistemas de manejo de solo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.36, p.151-160, 2001. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2001000100019>

RUIZ-HERRERA, L.F.; LÓPEZ-BUCIO, J. Aluminum induces low phosphate adaptive responses and modulates primary and lateral root growth by differentially affecting auxin signaling in *Arabidopsis* seedlings. **Plant and Soil**, v.371, p.593–609, 2013. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1722-0>

RYAN, P.R. et al. A second mechanism for aluminum resistance in wheat relies on the constitutive efflux of citrate from roots. **Plant Physiology**, v.149, p.340–51, 2009. <https://doi.org/10.1104/pp.108.129155>

SASAKI, T. et al. A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. **Plant Journal**, v.37, p.645–653, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2003.01991.x>

SCHAICH, G. **Efeito de alumínio e de fósforo em parâmetros morfofisiológicos e bioquímicos de trigo.** 2014. 91p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2014.

SILVA, S. et al. Differential aluminium changes on nutrient accumulation and root differentiation in an Al sensitive vs. tolerant wheat. **Environmental and Experimental Botany**, v.68, p.91–98, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.10.005>

SILVA, S. et al. Zonal responses of sensitive vs. tolerant wheat roots during Al exposure and recovery. **Journal of Plant Physiology**, v.169, p.760–769, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.01.011>

VALENCIA, R.A.; LIGARRETO, G.A. Differential response of plants to aluminum. A review. **Agronomia Colombiana**, v.30, p.71-77, 2012.

VON UEXKULL, H.R.; MUTERT, E. Global extent , development and economic impact of acid soils. **Plant and Soil**, v.171, p.1–15, 1995.

ZHENG, S.J. et al. Immobilization of aluminum with phosphorus in roots is associated with high aluminum resistance in buckwheat. **Plant Physiology**, v.138, p.297–303, 2005. <https://doi.org/10.1104/pp.105.059667>

## 2.6. ARTIGO 3 – INTERAÇÃO ENTRE BAIXO FÓSFORO E TOXIDEZ POR ALUMÍNIO NA ARQUITETURA RADICULAR DE CULTIVARES DE TRIGO

## INTERAÇÃO ENTRE BAIXO FÓSFORO E TOXIDEZ POR ALUMÍNIO NA ARQUITETURA RADICULAR DE CULTIVARES DE TRIGO

### INTERACTION BETWEEN LOW PHOSPHORUS AND ALUMINUM TOXICITY ON ROOT ARCHITECTURE OF WHEAT CULTIVARS

#### RESUMO

A deficiência de fósforo (P) e a toxidez por alumínio ( $Al^{3+}$ ) são dois dos principais fatores limitantes no rendimento das culturas agrícolas e a rápida quantificação das suas alterações provocadas, principalmente no sistema radicular, é uma ferramenta muito importante na seleção de plantas mais adaptadas. O presente trabalho objetivou avaliar as alterações das principais características da arquitetura radicular e do crescimento de parte aérea de cultivares de trigo em resposta a condições contrastantes de P e  $Al^{3+}$  em solução nutritiva. O trabalho foi conduzido em casa de vegetação no delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições de uma planta por unidade experimental. Os tratamentos foram arrançados em esquema fatorial 4x4, com as combinações de P (25 e 200  $\mu M$ ) e  $Al^{3+}$  (0 e 150  $\mu M$ ) constituindo a parcela principal e as cultivares (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) a subparcela. As cultivares avaliadas apresentam variabilidade para as principais características da arquitetura do sistema radicular, destacando-se comprimento de raízes laterais de 1ª e 2ª ordem, diâmetro radicular de todas as classes de raízes e número de raízes primárias e laterais. Número, comprimento e diâmetro de raízes laterais (Ordens 1 e 2) são as variáveis que apresentam as maiores diferenças entre as cultivares e condições de P e  $Al^{3+}$  em solução nutritiva, podendo ser utilizadas como forma de seleção fenotípica de plantas. A cv. Anahuac,  $Al^{3+}$ -sensível, apresentou a maior redução no crescimento de raízes e maior diâmetro radicular. A cv. IAC-5,  $Al^{3+}$ -tolerante, apresentou o maior crescimento da parte aérea na presença de  $Al^{3+}$  e alta concentração de P.

**Palavras chave:** seleção fenotípica, diâmetro radicular, raízes laterais.

#### ABSTRACT

Phosphorus (P) deficiency and aluminum ( $Al^{3+}$ ) toxicity are two of the main constraints on crops yield and the fast quantification of their promoted changes, mainly in the root system, is a very important tool in plant breeding. Thus, this work aimed verifies the changes in the

main root system architecture traits and shoot growth of wheat cultivars under contrasting P and Al<sup>3+</sup> conditions in nutritive solution. The assay was made in a completely randomized design with four replications of one plant by plot. The treatments were arranged in a factorial scheme 4x4, being the combinations of P (25 and 200 µM) and Al<sup>3+</sup> (0 and 150 µM) the main plot and the cultivars (Anahuac, IAC-5, Onix and Quartzo) the sub plot. The evaluated cultivars present variability for major root system architecture traits, highlighting 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> order lateral root length, all classes root diameter and number of primary and secondary lateral roots. Number, length and diameter of lateral roots (1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> orders) are the variables that show major differences among cultivars and P and Al<sup>3+</sup> conditions in nutritive solution, can be used as a way to phenotype selection of plants. The cv. Anahuac, Al<sup>3+</sup>-sensitive, showed the highest reduction in the root growth and the greatest root diameter. The cv. IAC-5, Al<sup>3+</sup>-tolerant, showed the highest shoot growth in the Al<sup>3+</sup> presence and high P concentration.

**Keywords:** phenotypic, root diameter, lateral roots.

## INTRODUÇÃO

Solos de regiões tropicais e subtropicais, devido às condições a que foram expostos durante sua formação, sofreram intenso processo de intemperização e perda de nutrientes. Por isso, frequentemente esses solos apresentam elevada acidez, com presença de alumínio (Al) em formas tóxicas às plantas, e reduzida fertilidade natural, constituindo, esses fatores, dois dos principais limitantes ao alto rendimento das culturas. Estima-se que 50% dos solos com possibilidade de utilização na agricultura ao redor do mundo sejam apresentam essas características (VON UEXKÜL; MUTERT, 1995).

O Al, terceiro elemento mais abundante no solo, em solos ácidos (pH < 5,5) é encontrado na forma trivalente (Al<sup>3+</sup>), a qual limitante ao crescimento das plantas. Ele reduz o crescimento de raízes, o que leva a redução da absorção de água e nutrientes pelas plantas, altera o funcionamento das membranas e interage diretamente com a molécula de DNA, reduzindo a divisão celular (LIU; PIÑEROS; KOCHIAN, 2014; KOCHIAN et al., 2015). Plantas tolerantes a esse metal utilizam uma série de mecanismos para evitar o efeito deletério, seja exsudando ácidos orgânicos, complexando o elemento ou transportando-o para os vacúolos (DELHAIZE; RYAN; RANDALL, 1993; MA; RYAN; DELHAIZE, 2001; DELHAIZE; MA; RYAN, 2012).

A deficiência de fósforo (P), assim como o excesso de Al<sup>3+</sup>, representa um grande fator limitante ao rendimento das culturas. O P é um elemento essencial na constituição de

membranas celulares, DNA, armazenamento de energia, cofator enzimático, entre outros (RAGHOTHAMA; KARTHIKEYAN, 2005). Sua deficiência causa redução do crescimento das plantas, refletindo no rendimento final. Estratégias de tolerância das plantas envolvem a conservação do P existente na planta, através da utilização de rotas metabólicas mais eficientes, ou o aumento na eficiência de aquisição do nutriente no solo (LYNCH, 1995; LYNCH; BROWN, 2001; YORK; NORD; LYNCH, 2013).

Muitas das estratégias das plantas para evitar danos pelo  $Al^{3+}$  ou deficiência de P são relacionadas ao metabolismo da planta em si. Porém, algumas estratégias são mais facilmente visualizadas, pois resultam na alteração do padrão de crescimento, seja de raízes ou da parte aérea. Alterações na arquitetura do sistema radicular em resposta a um estresse abiótico podem ser rapidamente identificadas no momento da seleção de plantas, desde que o desenho experimental utilizado permita, e podem resultar em grandes avanços na busca por cultivares mais adaptadas.

Dentre as características possíveis de serem exploradas, o comprimento, a área superficial e o diâmetro das raízes seminais, adventícias e laterais de várias ordens, bem como número e ângulo de inserção das raízes laterais nas primárias, permitem uma rápida identificação de materiais mais adaptados aos mais diversos estresses (BURTON; BROWN; LYNCH, 2013; BURTON et al., 2014). Essas características, muitas vezes, estão diretamente relacionadas entre si, mas, em outros casos, são mais ou menos influenciadas por uma condição específica.

A deficiência de P tende a reduzir o crescimento das raízes em profundidade, favorecendo a exploração superficial pelo aumento do número de raízes laterais e alteração do seu ângulo de inserção (LYNCH; BROWN, 2001; NIBAU; GIBBS; COATES, 2008; NIU et al., 2013). Por outro lado, a presença de altas concentrações de  $Al^{3+}$  também exerceria efeito sobre o crescimento de raízes primárias, seja reduzindo a diferenciação ou o alongamento das células (LIAO et al., 2006; RUÍZ-HERRERA; LÓPEZ-BUCIO, 2013). Ainda, a sinalização dos estresses abióticos envolve a ação de hormônios vegetais, que promovem o redirecionamento do crescimento do sistema radicular como resposta adaptativa (KIM; LYNCH; BROWN, 2008; MA et al., 2003; PEREZ-TORRES et al., 2008; RUÍZ-HERRERA; LÓPEZ-BUCIO, 2013).

Assim, o presente trabalho objetivou avaliar as alterações das principais características da arquitetura radicular e do crescimento de parte aérea de cultivares de trigo em resposta a condições contrastantes de P e  $Al^{3+}$  em solução nutritiva.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Local de cultivo e material vegetal*

O trabalho foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM) (29°42'56,6"S; 53°43'12,5"O), Santa Maria – RS, em março de 2015, com as cultivares Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo. Foi utilizado sistema experimental composto de vasos de policloreto de vinila (PVC) de 30 cm ( $\varnothing = 100$  mm) preenchidos com poliestireno expandido como meio de sustentação (substrato inerte).

As cultivares utilizadas neste trabalho foram selecionadas com base no trabalho de SCHAICH (2014), que testou diversos materiais quanto à eficiência e responsividade a níveis de P e à sua resposta a diferentes níveis de  $Al^{3+}$  tóxico em solução nutritiva. Naquele trabalho, a cv. IAC-5 foi classificada como a mais eficiente e responsiva ao P e a mais tolerante ao  $Al^{3+}$ . Por outro lado, a cv. Onix foi a menos eficiente e menos responsiva ao P e medianamente tolerante ao  $Al^{3+}$ . A cv. Anahuac, foi classificada como medianamente eficiente, mas não responsiva ao P e, também, é considerada sensível o  $Al^{3+}$ . A cv. Quartzo, obtida através de cruzamento da cv. Onix com outros materiais, foi utilizada em função de sua ampla utilização pelos produtores locais, apesar de não ter sido avaliada naquele trabalho.

### *Cultivo das plantas*

As sementes, antes da germinação, foram desinfetadas com solução de hipoclorito de sódio (NaOH) (1%) durante 5 minutos e então lavadas com água em abundância durante 10 minutos. Após, foram embebidas em água destilada (AD) durante no mínimo 12 horas para depois serem postas para germinar em placas de Petri, sob papel umedecido com AD, na ausência de luz. As plântulas, quando as radículas tinham aproximadamente 1 cm, foram transferidas para o sistema experimental, sendo colocadas a aproximadamente 2 cm de profundidade.

As plantas, uma por vaso, foram irrigadas, com as soluções contendo os tratamentos, uma vez a cada hora durante 15 minutos. A irrigação foi feita através do acionamento de bombas, mergulhadas nos recipientes contendo as soluções, que as distribuía nos vasos. Após passar pelos vasos, as soluções eram recolhidas por condutores em sua parte inferior, retornando para os recipientes. As irrigações foram controladas por temporizadores automáticos.

Foi utilizado delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições de uma planta por unidade experimental. Os tratamentos foram distribuídos em esquema bi fatorial com a combinação de dois níveis de P (25 e 200  $\mu$ M) e dois de  $Al^{3+}$  (0 e 150  $\mu$ M) constituindo a

parcela principal e quatro cultivares (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) constituindo a sub parcela. A solução nutritiva padrão continha:  $\text{MgSO}_4$  (1 mM),  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  (2,5 mM),  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  (0,5 mM), Fe-EDTA (0,1 mM),  $\text{H}_3\text{BO}_3$  (10  $\mu\text{M}$ ),  $\text{MnSO}_4$  (1  $\mu\text{M}$ ),  $\text{ZnSO}_4$  (1  $\mu\text{M}$ ),  $\text{CuSO}_4$  (0,5  $\mu\text{M}$ ), e  $\text{Na}_2\text{MoO}_4$  (0,5  $\mu\text{M}$ ). Os níveis de P foram obtidos variando-se a quantidade de  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , e balanceados com KCl para obter-se a 2,5 mM de K. Já o  $\text{Al}^{3+}$  foi adicionado na forma de  $\text{AlCl}_3$  diretamente na solução final. O pH da solução foi corrigido diariamente para 4,5 e a condutividade elétrica mantida entre 1,5 e 2,5  $\text{mS cm}^{-1}$ .

As concentrações de P e  $\text{Al}^{3+}$  utilizadas no presente trabalho referem-se à atividade de ambos os elementos na solução nutritiva. Para isso, foi utilizado o software VisualMinteq para fazer a especiação e definir o total de cada sal ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$  e  $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ ) a ser adicionado às soluções-padrão. Devido ao fato de ocorrer a formação de complexos P-Al, as doses dos sais adicionados em cada combinação variaram amplamente, sendo necessário a adição de mais de duas vezes a quantidade tanto do sal de P quanto de Al na combinação +P+Al em relação à -P+Al, por exemplo. As quantidades totais dos sais adicionados e a concentração disponível às plantas em cada combinação estão descritas na Tabela 1.

**Tabela 1.** Atividade desejada, concentração adicionada e proporção do total adicionado disponível nas quatro combinações de P e  $\text{Al}^{3+}$ , calculado com auxílio do programa VisualMinteq. Santa Maria, 2017.

Combinação (P x Al)	Atividade desejada ( $\mu\text{M}$ )		Concentração adicionada ( $\mu\text{M}$ )		Proporção disponível (%)	
	P	Al	P	Al	P	Al
-P -Al	25	0	25	0	100	-
+P -Al	200	0	200	0	100	-
-P +Al	25	150	67	440	37,3	34,1
+P +Al	200	150	520	730	38,5	20,5

As avaliações foram realizadas 15 dias após a transferência das plantas para o sistema experimental. Primeiramente, as plantas foram medidas com régua, para obter-se a variável comprimento de parte aérea (CPA), expressa em cm. Após, elas foram retiradas dos vasos, divididas em raiz e parte aérea e cada uma das partes, separadamente, distribuídas em bandeja de acrílico (30 x 60 cm) com lâmina de 0,5 cm de água e digitalizadas com auxílio de um escâner (Epson Expression 11000XL) equipado com unidade de transparência (TPU), varredura realizada em 600 dpi para raízes e 200 dpi para parte aérea. As imagens obtidas foram analisadas pelo programa WhinRHIZO<sup>®</sup> Pro (Regent Instruments Canada Inc., Québec, Canada) para obtenção das variáveis: área foliar (AF), expressa em cm<sup>2</sup>; comprimento total de raízes (CR-t), expresso em cm; número de raízes de ordem 0 (N-0); número de raízes de ordem 1 (N-1); comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), expresso em cm; comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1), expresso em cm; comprimento de raízes de ordem 2 (CR-2), expresso em cm; área superficial total de raízes (AS-t), expresso em cm<sup>2</sup>; área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0), expresso em cm<sup>2</sup>; área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1), expresso em cm<sup>2</sup>; área superficial de raízes de ordem 2 (AS-2), expresso em cm<sup>2</sup>; diâmetro médio total de raízes (DR-t), expresso em mm; diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0), expresso em mm; diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1), expresso em mm; diâmetro médio de raízes de ordem 2 (DR-2), expresso em mm; e ângulo médio de ramificação (AR) das raízes de ordem 1, expresso em °. Finalmente, as amostras foram secas em estufa a 60 °C até atingir massa constante para obtenção das variáveis: massa seca de parte aérea (MSPA), expressa em mg; massa seca de raízes (MSR), expressa em mg; e a relação raiz: parte aérea (RRPA), unidade adimensional obtida pela divisão da MSR pela MSPA.

#### *Coloração de raízes com hematoxilina*

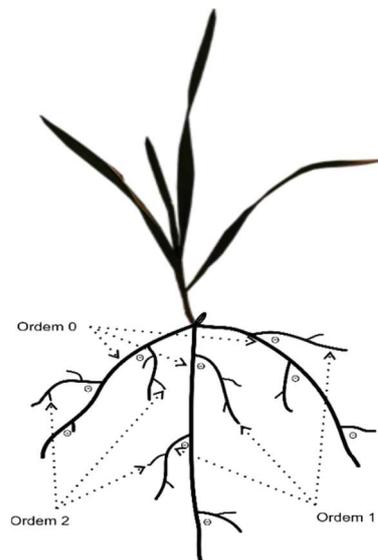
Para avaliar o acúmulo de Al nas raízes, o segmento terminal de uma raiz seminal por planta foi destacado e deixado imerso em solução contendo hematoxilina 0,1% e KI 0,01% durante 15 minutos. Após, o segmento foi lavado em AD para remover o excesso de reagente e, então, digitalizado em escâner (Epson Expression 11000XL) em 1200 dpi.

#### *Análise estatística*

Os dados foram submetidos aos testes de pressuposições do modelo matemático e, então, procedeu-se a análise de variância, com a utilização de um modelo bi fatorial, sendo a parcela principal composta pelas combinações P x Al<sup>3+</sup> e a sub parcela pelas quatro cultivares, conforme segue:

$$Y_{ijk} = \mu + A_i + e_{ik} + D_j + AD_{ij} + e_{ijk}$$

onde  $\mu$  é a média geral do experimento,  $A_i$  é o efeito das combinações P x  $Al^{3+}$  ( $i = -P -Al$ ;  $+P -Al$ ;  $-P +Al$  e  $+P +Al$ ),  $e_{ik}$  é o efeito da casualização dos  $i$  níveis do fator  $A$  na parcela principal,  $D_j$  o efeito das cultivares ( $j = Anahuac, IAC-5, Onix$  e  $Quartzo$ ),  $AD_{ij}$  o efeito da interação entre os  $i$  níveis do fator  $A$  com os  $j$  níveis do fator  $D$  e  $e_{ijk}$  o erro experimental. Quando houve interação entre os fatores, verificado pelo teste F ( $P < 0,05$ ), foi realizada análise de desdobramento dos dois fatores e comparação das médias pelo Teste Tukey, a 5% de probabilidade de erro. No caso de não haver interação entre os fatores, foi realizada somente a análise dos efeitos principais e, em caso de significância, as médias comparadas pelo teste Tukey, também a 5% de probabilidade de erro. Foi utilizado o programa estatístico SISVAR (Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil).

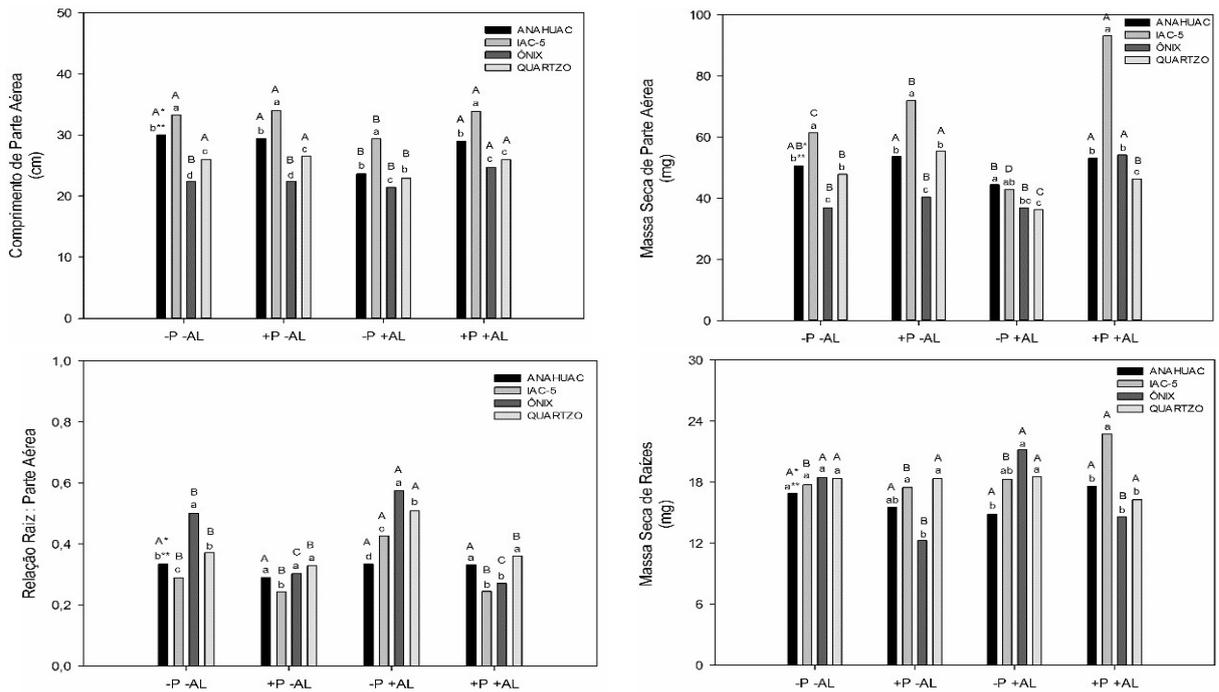


**Figura 1.** Representação ilustrativa do sistema radicular de plantas de trigo com a classificação das raízes em ordens (0, 1 e 2) e o local considerado na avaliação do ângulo de ramificação ( $\Theta$ ). Santa Maria, 2017.

## RESULTADOS

### *Interação entre P e Al no crescimento e acúmulo de matéria seca*

O comprimento da parte aérea (CPA) das plantas após 15 dias de cultivo foi sempre maior para a cv. IAC-5, independentemente da combinação de P e  $Al^{3+}$ , enquanto que para as cvs. Onix e Quartzo, foi menor em todas as combinações (Figura 2). No entanto, a variação no CPA com a adição de P, tanto para as condições de  $-Al$  quanto  $+Al$ , foi muito semelhante entre todas as cultivares (Tabela 2). Interessantemente, com a adição de P na presença de  $Al^{3+}$ , ocorreram os principais incrementos de CPA, sendo a cv. Anahuac que mais respondeu a adição de P em alta disponibilidade de  $Al^{3+}$  (23%) (Tabela 2).



**Figura 2.** Comprimento de parte aérea (CPA), massa seca de parte aérea (MSPA), relação raiz: parte aérea (RRA) e massa seca de raízes (MSR) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartz) sob diferentes combinações de P (-P: 25  $\mu$ M, +P: 200  $\mu$ M) e Al<sup>3+</sup> (-Al: 0  $\mu$ M, +Al: 150  $\mu$ M) em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

\* Médias não seguidas da mesma letra maiúscula diferem entre si pelo teste Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre combinações P/Al dentro de cada cultivar.

\*\* Médias não seguidas da mesma letra minúscula diferem entre si pelo teste Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre cultivares dentro de cada combinação P/Al.

A massa seca da parte aérea (MSPA) também foi maior para cv. IAC-5 na comparação com as demais, exceto na combinação -P +Al, sendo maior com a presença de Al<sup>3+</sup> e suficiência de P (Figura 2). Essa cultivar, tolerante ao Al<sup>3+</sup>, na ausência do metal teve um aumento de 17% na MSPA com o aumento da concentração de P (Tabela 2). Porém, na presença de Al<sup>3+</sup> o aumento na concentração de P promoveu um incremento de 117% nessa variável, o maior dentre todas as cultivares.

Todas as cultivares, na presença de Al<sup>3+</sup>, tiveram aumento na MSPA com o aumento na dose de P (Tabela 2), o que não ocorreu na ausência de Al<sup>3+</sup>, pois as cvs. Anahuac e Onix não tiveram diferença significativa entre deficiência e suficiência de P, como também verificado para CPA. A área foliar (AF) apresentou resposta semelhante à CPA e MSPA nas condições testadas (dados não apresentados), já que essas três variáveis têm relação quase direta entre si, sendo a cv. IAC-5 a que obteve o maior incremento de AF com a adição de P sob toxidez por Al<sup>3+</sup> (111%) (Tabela 2).

As diferentes combinações de P e  $Al^{3+}$  não alteraram significativamente a massa seca de raízes (MSR) para Anahuac e Quartzzo (Figura 2). A cv. IAC-5 manteve a MSR semelhante nas combinações -P-Al, +P-Al e -P+Al e teve aumento no tratamento +P+Al. Já para a cv. Onix, ocorreu aumento da MSR com a deficiência de P, tanto na presença quanto ausência de  $Al^{3+}$  (Figura 2). A relação raiz: parte aérea (RRA), dessa forma, foi maior para a cv. Onix em deficiência de P, sendo mais acentuada com a presença de  $Al^{3+}$ . Com exceção da cv. Anahuac, que não apresentou alteração na RRPA nas condições testadas, as demais cultivares tiveram aumento significativo com a deficiência de P associada à presença de  $Al^{3+}$ .

#### *Interação entre P e Al na arquitetura radicular*

O comprimento total de raízes (CR-t) não foi significativamente afetado pelas condições de P e  $Al^{3+}$  para a cv. Onix (Figura 3). A cv. Quartzzo apresentou maiores CR-t na ausência de  $Al^{3+}$ , sem diferença entre a deficiência e suficiência de P. Já, as cvs. Anahuac e IAC-5 apresentaram o menor CR-t na deficiência de P associada à presença de  $Al^{3+}$ , sendo a cv. Anahuac a mais afetada dentre todas as cultivares. Também, a cv. Anahuac foi a que mais respondeu ao aumento no nível de P na solução em ambas as condições de  $Al^{3+}$ , apresentando aumento de 264% com a adição de P sob toxidez por  $Al^{3+}$  (Tabela 2). Na ausência de  $Al^{3+}$ , a cv. IAC-5 não apresentou diferença entre os níveis de P, mas, com  $Al^{3+}$  e deficiência de P apresentou menor CR-t, com recuperação total ao adicionar-se maior quantidade de P.

A cv. Onix (moderadamente sensível ao  $Al^{3+}$ ), que não apresentou diferença significativa entre os tratamentos para o CR-t, no entanto, teve alterações em outros componentes da arquitetura radicular (Figura 3). Na ausência de  $Al^{3+}$ , a deficiência de P reduziu o número de raízes de ordem 0 (N-0) e aumentou o comprimento das raízes de ordem 0 (CR-0) existentes, assim como, aumentou o número de raízes de ordem 1 (N-1), que resultou em leve aumento do comprimento total de raízes de ordem 1 (CR-1). Porém, com a presença de  $Al^{3+}$ , a deficiência de P não alterou o N-0, mas reduziu o comprimento das existentes, além de reduzir o N-1 e CR-1.

**Tabela 2.** Efeito do aumento na concentração de P de 25 para 200  $\mu\text{M}$ , na presença ou ausência de  $\text{Al}^{3+}$ , na variação proporcional das variáveis radiculares e da parte aérea de cultivares de trigo. Santa Maria, 2017.

Variáveis	Efeito da adição de P sem toxidez por $\text{Al}^{3+}$ (%)*				Efeito da adição de P com toxidez por $\text{Al}^{3+}$ (%)**			
	Anahuac	IAC-5	Quartzo	Onix	Anahuac	IAC-5	Quartzo	Onix
Comprimento total de raízes	31	-5	0	-27	264	49	38	32
Área superficial total de raízes	29	-3	-9	-33	204	36	2	25
Diâmetro médio total de raízes	-4	2	-12	-10	-30	-7	-27	-8
Volume total de raízes	27	-4	-30	-32	109	33	-25	24
Número de pontas	57	26	7	-23	251	140	62	114
Número de ramificações	64	11	18	-35	331	132	67	122
Número de raízes de ordem 0	-5	25	-5	58	-45	4	0	5
Comprimento de raízes de ordem 0	-5	-30	1	-36	97	71	22	30
Área superficial de raízes de ordem 0	-10	-36	-10	-32	119	69	16	19
Diâmetro médio de raízes de ordem 0	-8	3	6	-2	8	13	-16	-7
Número de raízes de ordem 1	15	-16	1	-26	314	139	93	64
Comprimento de raízes de ordem 1	1	-6	8	-26	1469	109	55	40
Área superficial de raízes de ordem 1	-7	-2	-8	-35	1162	103	-7	15
Diâmetro médio de raízes de ordem 1	-3	-3	-15	-17	-28	-13	-33	-22
Ângulo médio de ramificação	1	2	8	-3	-10	-1	-3	-1
Comprimento de raízes de ordem 2	86	25	-52	-22	-43	135	142	288
Área superficial de raízes de ordem 2	64	10	-42	-41	680	107	42	211
Diâmetro médio de raízes de ordem 2	-2	-5	-22	-30	-56	-25	-38	-24
Massa seca de raízes	-8	-1	0	-34	19	24	-12	-31
Massa seca de parte aérea	6	17	16	9	20	117	27	47
Relação raiz: parte aérea	-13	-16	-11	-40	-1	-42	-29	-53
Comprimento de parte aérea	-2	2	2	0	23	15	13	15
Área foliar	11	13	24	20	33	111	12	32

\* Valores obtidos pela divisão das médias do tratamento +P-Al pelo -P-Al.

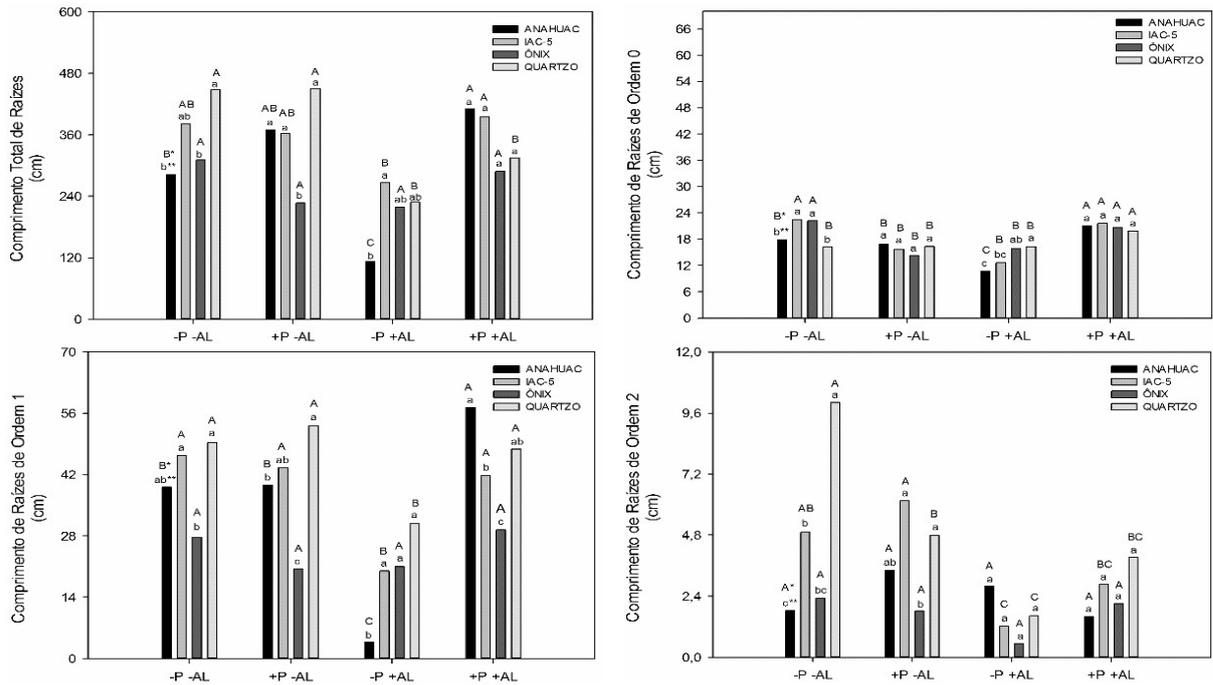
\*\* Valores obtidos pela divisão das médias do tratamento +P+Al pelo -P+Al.

A cv. Anahuac (sensível ao  $Al^{3+}$ ), na ausência de  $Al^{3+}$ , não teve arquitetura de raízes significativamente alterada pela deficiência de P (Figura 3). Porém, com a presença de  $Al^{3+}$  na solução, a deficiência de P causou um grande aumento no N-0, porém, com redução do seu comprimento (CR-0), forte redução no N-1 e maior ainda no CR-1. Pode-se notar que alta concentração de P foi muito importante para manter um crescimento adequado das duas categorias de raízes na presença do metal, o que refletiu nas variáveis de parte aérea (CPA e MSPA) (Figura 2).

A cv. IAC-5 (tolerante ao  $Al^{3+}$ ) apresentou pequena alteração no N-0 entre as condições testadas, tendo uma leve diminuição nessa variável (sem significância) com a deficiência de P na ausência de  $Al^{3+}$ , e aumento no CR-0. No entanto, raízes de ordem 1 não sofreram alteração significativa no número (N-1) ou comprimento (CR-1). Quando foi adicionado  $Al^{3+}$ , novamente o N-0 não foi alterado, mas, dessa vez, houve uma leve redução de CR-0 e redução um pouco mais acentuada no N-1 e CR-1, que resultou em CR-t menor com a deficiência de P. Deve-se destacar aqui que a presença de  $Al^{3+}$  associada com alto P proporcionou para essa cultivar o maior N-1 dentre todas as condições e cultivares avaliadas.

A cv. Quartzo apresentou maior CR-t na ausência de  $Al^{3+}$  em comparação com a presença do metal, porém, N-0 não foi significativamente afetado, e pequena diferença foi verificada no CR-0, sendo as principais diferenças verificadas no N-1 e CR-1 (Figura 3). Na ausência de  $Al^{3+}$ , a deficiência de P não alterou N-1 e CR-1, no entanto, com a presença do metal, a deficiência de P reduziu essas duas variáveis. Essa cultivar foi a que apresentou maior alteração no CR-2, com grande crescimento dessa classe de raiz na deficiência de P associada à ausência de  $Al^{3+}$ .

O diâmetro total de raízes (DR-t), dadas as condições testadas, teve resposta diferenciada entre a presença e ausência de  $Al^{3+}$  na solução nutritiva. Quando não havia presença do metal, pouca diferença foi verificada entre a deficiência e suficiência de P, na qual apenas as cvs. Onix e Quartzo mostraram um leve engrossamento das raízes. No entanto, na presença do  $Al^{3+}$ , todas as cultivares tiveram engrossamento das raízes com a deficiência de P, com maior efeito sendo verificado na cv. Anahuac. Por outro lado, alta concentração de P na solução fez com que não houvesse efeito da adição de  $Al^{3+}$  sobre essa variável, com a cultivar mais sensível, Anahuac, reduzindo o DR-t em 30% com a adição de P. (Tabela 2).



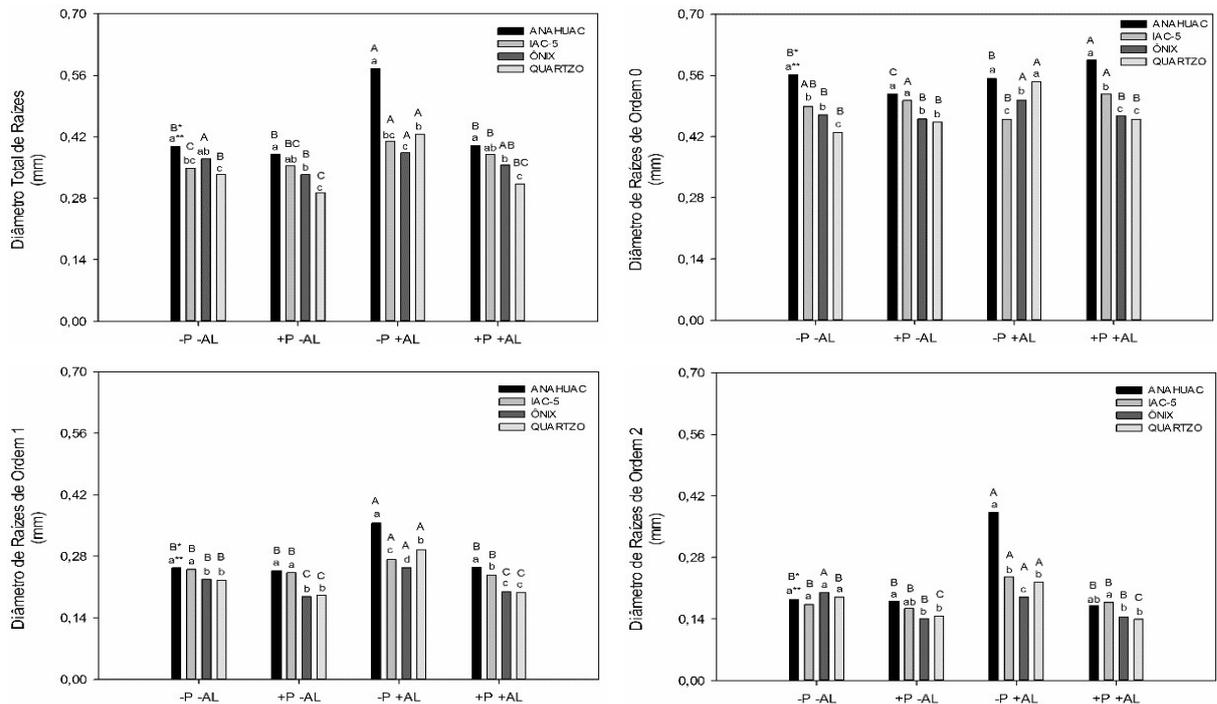
**Figura 3.** Comprimento total de raízes (CR-t), comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1) e comprimento de raízes de ordem 2 (CR-2) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) sob diferentes combinações de P (-P: 25  $\mu$ M, +P: 200  $\mu$ M) e  $Al^{3+}$  (-Al: 0  $\mu$ M, +Al: 150  $\mu$ M) em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

\* Médias não seguidas da mesma letra maiúscula diferem entre si pelo teste Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre combinações P/Al dentro de cada cultivar.

\*\* Médias não seguidas da mesma letra minúscula diferem entre si pelo teste Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre cultivares dentro de cada combinação P/Al.

Em relação às classes de raízes, na ausência de  $Al^{3+}$ , a deficiência de P aumentou o DR-0 e manteve DR-1 e DR-2 para a cv. Anahuac. Já com a presença de  $Al^{3+}$  a deficiência de P reduziu DR-0, e aumentou DR-1 e DR-2 dessa cultivar. As cvs. Onix e Quartzo, na ausência de  $Al^{3+}$ , mantiveram estável DR-0 e aumentaram DR-1 e DR-2 com a deficiência de P, mas, na presença de  $Al^{3+}$ , aumentaram DR-0, DR-1 e DR-2. Finalmente, a cv. IAC-5, na ausência de  $Al^{3+}$ , manteve DR-0, DR-1 e DR-2 e, na presença de  $Al^{3+}$ , reduziu DR-0 e aumentou DR-1 e DR-2 com a deficiência de P, sendo a cultivar que apresentou a menor redução no DR-t com o aumento na concentração de P, 7% (Tabela 2).

Na ausência de  $Al^{3+}$  a cv. Onix aumentou significativamente o ângulo de inserção das raízes laterais (AR) com a deficiência de P, enquanto que a cv. Quartzo reduziu essa variável. No entanto, com  $Al^{3+}$  presente, todas as cultivares tiveram uma tendência de aumento no AR, com destaque para Anahuac que teve a maior alteração. A cv. Anahuac, com a adição de P sob toxidez de  $Al^{3+}$ , reduziu 10% o ângulo de ramificação (Tabela 2).

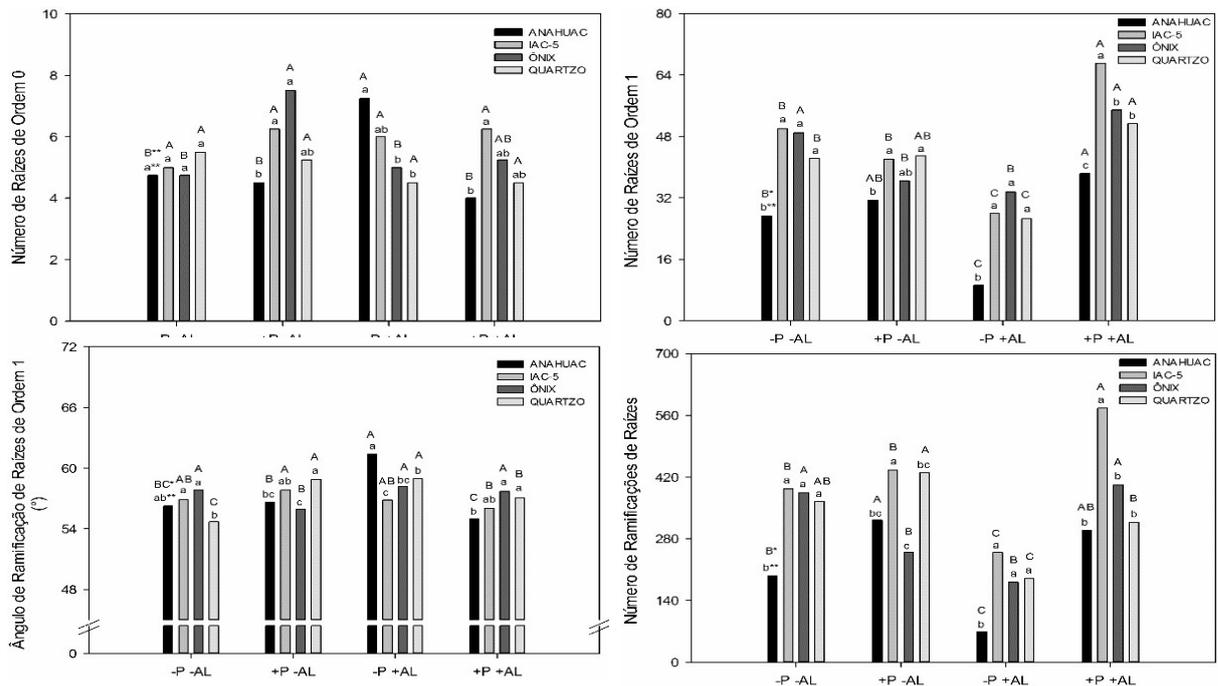


**Figura 4.** Diâmetro total de raízes (DR-0), diâmetro de raízes de ordem 0 (DR-0), diâmetro de raízes de ordem 1 (DR-1) e diâmetro de raízes de ordem 2 (DR-2) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) sob diferentes combinações de P (-P: 25  $\mu$ M, +P: 200  $\mu$ M) e  $Al^{3+}$  (-Al: 0  $\mu$ M, +Al: 150  $\mu$ M) em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

\* Médias não seguidas da mesma letra maiúscula diferem entre si pelo teste Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre combinações P/Al dentro de cada cultivar.

\*\* Médias não seguidas da mesma letra minúscula diferem entre si pelo teste Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre cultivares dentro de cada combinação P/Al.

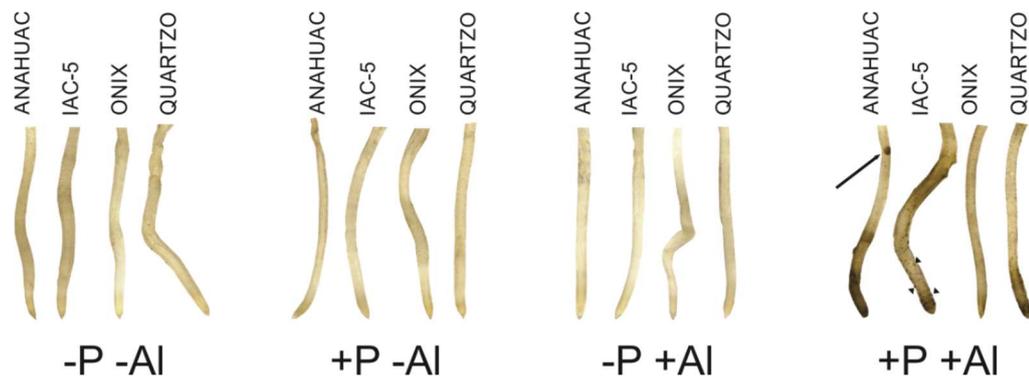
A coloração das raízes com hematoxilina somente foi verificada na combinação de suficiência de P com a presença de  $Al^{3+}$  (Figura 6). A cv. Anahuac foi a que apresentou a coloração mais intensa e homogênea, distribuindo-se por toda a ponta da raiz (região meristemática e de zona de diferenciação), enquanto que a cv. IAC-5 apresentou coloração ou na extremidade da raiz (coifa) ou em pequenos pontos externos à raiz, possivelmente pelos radiculares. Outro detalhe interessante é a diferença de coloração entre um primórdio de raiz lateral da cv. Anahuac e da cv. IAC-5, sendo que o primeiro foi mais intenso, indicando a presença do  $Al^{3+}$ .



**Figura 5.** Número de raízes de ordem 0 (N-0), número de raízes de ordem 1 (N-1), ângulo de ramificação de raízes de ordem 1 (AR) e número de ramificações de raízes (NR) de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) sob diferentes combinações de P (-P: 25  $\mu\text{M}$ , +P: 200  $\mu\text{M}$ ) e  $\text{Al}^{3+}$  (-Al: 0  $\mu\text{M}$ , +Al: 150  $\mu\text{M}$ ) em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

\* Médias não seguidas da mesma letra, maiúscula, diferem entre si pelo teste Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre combinações P/Al dentro de cada cultivar.

\*\* Médias não seguidas da mesma letra, minúscula, diferem entre si pelo teste Tukey ( $p < 0,05$ ). Comparação entre cultivares dentro de cada combinação P/Al.



**Figura 6.** Coloração com hematoxilina de pontas de raízes de quatro cultivares de trigo (Anahuac, IAC-5, Onix e Quartzo) sob diferentes combinações de P (-P: 25  $\mu\text{M}$ , +P: 200  $\mu\text{M}$ ) e  $\text{Al}^{3+}$  (-Al: 0  $\mu\text{M}$ , +Al: 150  $\mu\text{M}$ ) em solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

\*Seta alongada indica um primórdio de raiz lateral e setas curtas indicam a coloração de pelos radiculares.

### Análise exploratória multivariada

Os dois primeiros eixos da análise de componentes principais (ACP) na condição sem  $\text{Al}^{3+}$  (Figura 7A) explicaram 63% da variabilidade quando as cultivares foram cultivadas com

baixo P (-P) ou alto P (+P). As variáveis CR-t, AS-t, NRF, CR-1, AS-1, CR-2, AS-2, MSR e MSPA tiveram uma forte contribuição para o eixo I, com maior contribuição (38%), com coeficientes de correlação absolutos superiores a 0,70 (Figura 7A). A análise de ordenação mostrou que quando as cultivares estiveram sob a ausência de  $Al^{3+}$  a cv. Anahuac apresentou as raízes mais grossas, com alta correlação com DR-t, DR-0, DR-1 e DR-2, o que está diretamente relacionada com AS-0.

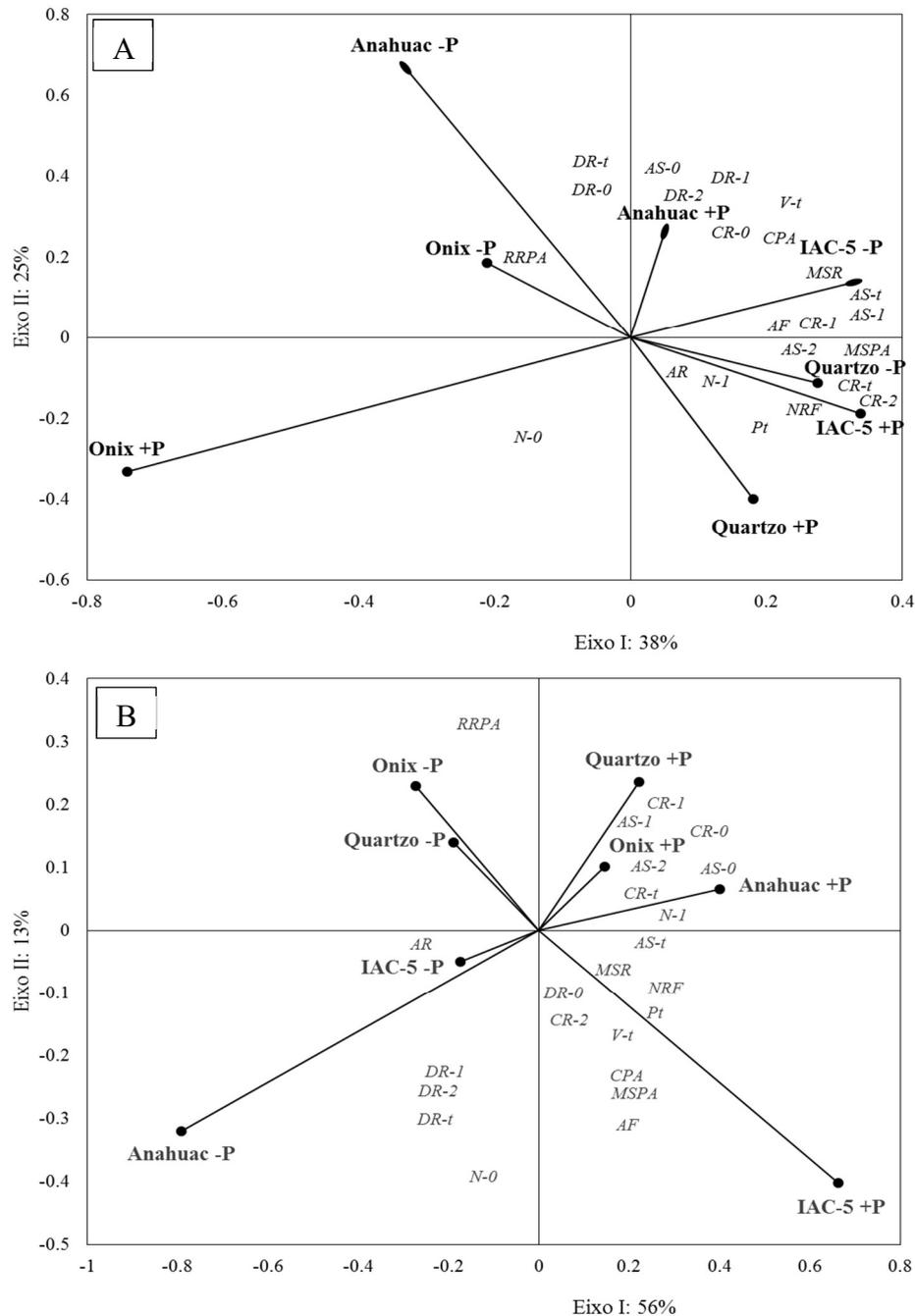
A cv. Anahuac em -P foi inversamente correlacionada com as demais variáveis, principalmente com as variáveis de crescimento, como MSPA, AF e comprimento de raiz das diversas classes, sendo que DR-t foi negativamente correlacionada com CR-t. IAC-5 foi positivamente correlacionado com quase todas as variáveis de crescimento no eixo I, principalmente em +P, onde as variáveis CR-t e AS-t foram as que mais contribuíram com o eixo I (8 e 9%, respectivamente).

Os dois primeiros eixos da ACP explicaram 69% da variabilidade quando as cultivares foram cultivadas no tratamento com  $Al^{3+}$  (Figura 7B). O eixo I apresentou a maior contribuição, 56% do total. Para esse eixo a maior contribuição foi da variável CR-t (7,27%) seguida da CR-0 (6,54%). Devido a isso, a cultivar IAC-5, por apresentar características radiculares mais desenvolvidas, possui alta correlação com esse quadrante.

Por se tratar de uma condição de toxidez de  $Al^{3+}$ , todas as cultivares cultivadas em baixo P (-P) foram correlacionadas com o DR-1, DR-2 e DR-t, estando relacionado ao engrossamento das raízes, principalmente Anahuac. As cultivares Quartzo, Onix e Anahuac em +P apresentaram uma maior correlação com área superficial e comprimento das raízes de primeira e segunda ordem.

## DISCUSSÃO

As características próprias de cada cultivar influenciaram a variável comprimento de parte aérea, uma vez que a cv. IAC-5 apresentou maior comprimento em todas as condições enquanto que as cvs. Onix e Quartzo os menores valores. Isso ocorre, pois, a cv. IAC-5 é proveniente de uma linhagem antiga que, além da tolerância a solos ácidos, apresenta porte alto, já, as outras duas são cultivares modernas selecionadas para, entre outras características, porte reduzido e resistência ao acamamento.



**Figura 7.** Análise de componentes principais (ACP) das cultivares de trigo Onix, Anahuac, Quartzo e IAC-5 em condições de baixa disponibilidade de P (-P) e alta disponibilidade de P (+P) em um nível de baixo  $Al^{3+}$  (A) e alto  $Al^{3+}$  (B) em solução em função das variáveis: número de raízes de ordem 1 (N-1); comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0); comprimento de raízes de ordem 1 (CR-1); comprimento de raízes de ordem 2 (CR-2); área superficial total de raízes (AS-t); área superficial de raízes de ordem 0 (AS-0); área superficial de raízes de ordem 1 (AS-1); área superficial de raízes de ordem 2 (AS-2); diâmetro médio total de raízes (DR-t); diâmetro médio de raízes de ordem 0 (DR-0); diâmetro médio de raízes de ordem 1 (DR-1); diâmetro médio de raízes de ordem 2 (DR-2); ângulo médio de ramificação (AR); massa seca de parte aérea (MSPA); massa seca de raízes (MSR); relação raiz: parte aérea (RRPA); número de pontas (Pt); número de ramificações (NRF); volume total de raízes (VR-t); comprimento de parte aérea (CPA). Santa Maria, 2017.

A tolerância das plantas ao  $Al^{3+}$  no solo pode ser atribuída a uma série de mecanismos, relacionados à exclusão do metal do interior das células ou seu transporte e compartimentalização nos vacúolos. A secreção de ácidos orgânicos é uma das estratégias já amplamente descritas e utilizadas pelas espécies e/ou cultivares mais adaptadas (DELHAIZE et al., 1993; GAUME; MÄCHLER; FROSSARD, 2001). Em trigo, foi identificado em plantas tolerantes que o gene TaALMT1 está relacionado ao aumento na exsudação de malato na rizosfera como resposta à presença de  $Al^{3+}$  (MA; RYAN; DELHAIZE, 2001; SASAKI et al., 2004; DELHAIZE; GRUBER; RYAN, 2007). Além disso, a formação de complexos P-Al, que são atóxicos às plantas, também é um importante mecanismo de tolerância a esse metal (ZHENG et al., 2005).

A presença de  $Al^{3+}$  no solo inibe ou reduz o processo de divisão celular na região meristemática (RUÍZ-HERRERA; LÓPEZ-BUCIO, 2013) e a atividade da zona de alongamento, fazendo com que as raízes tenham uma redução do crescimento em profundidade (MA et al., 2003). A deficiência de P, por outro lado, tem efeito semelhante no crescimento radicular em profundidade, modificando também o padrão de crescimento, com possível aumento de raízes laterais (ZHU; LYNCH, 2004; PEREZ-TORRES et al., 2008). Zheng et al. (2005) verificaram que na presença de  $Al^{3+}$  em níveis tóxicos, altas concentrações de P evitam o dano do metal na interrupção do crescimento de raízes. Já, para Liao et al. (2006), mesmo que haja  $Al^{3+}$  em níveis tóxicos em profundidade e P disponível somente em superfície, o status nutricional da planta como um todo é suficiente para evitar o dano do metal no ponto de crescimento das raízes.

Assim, o fato de a cv. IAC-5 ser mais eficiente e responsiva ao P pode explicar sua melhor resposta com a presença de  $Al^{3+}$  e suficiência de P. Nesse caso, como a quantidade de P adicionada foi bastante alta para manter a atividade desejada (Tabela 1), essa cultivar conseguiu adquirir quantidade suficientemente alta do nutriente o que favoreceu uma resposta superior no crescimento de parte aérea. Os mecanismos pelos quais essa cultivar apresentou a melhor resposta podem estar relacionados à aquisição do P, ou seja, maior número de transportadores e/ou transportadores mais eficientes. Sugere-se que apenas a exsudação de ácidos orgânicos não explica essa resposta, pois, o sistema experimental utilizado não permite o acúmulo desses na rizosfera, onde seu efeito é mais pronunciado, ficando restrito somente ao apoplasto. Por outro lado, a maior eficiência na aquisição do P, e por consequência um status de P maior na planta, favoreceu uma maior redistribuição e complexação do  $Al^{3+}$  nas paredes celulares, o que evitou o dano desse metal às raízes.

A cv. Onix foi a que apresentou o maior aumento na RRPA com a deficiência de P, tanto na presença quanto na ausência de  $Al^{3+}$ . Além disso, essa cultivar também foi a que apresentou maior aumento no CR-t, CR-0, N-1 e CR-1 com a deficiência de P, na ausência de  $Al^{3+}$ . Portanto, pode-se dizer que essa cultivar, classificada por Schaich (2014) como não eficiente e não responsiva ao P, utiliza como mecanismo para contornar a deficiência de P o investimento em formação de biomassa de raízes. Por um lado, essa estratégia aumenta a área de exploração no solo, mas, por outro, aumenta os custos metabólicos tanto na formação das raízes quanto na sua manutenção. Ainda, essa cultivar reduziu o N-0 e aumentou N-1, ou seja, investiu recursos na formação de uma classe de raízes que possui um melhor custo benefício na aquisição de P (ZHU; LYNCH, 2004). A desvantagem dessa estratégia é que, na presença do  $Al^{3+}$ , a maior área de exploração do solo também proporciona maior contato com esse elemento tóxico.

A cv. Anahuac, sensível ao  $Al^{3+}$  e não eficiente na aquisição do P (SCHAICH, 2014), foi a cultivar mais afetada pela presença do metal. O  $Al^{3+}$ , que afeta a região meristemática reduzindo as divisões e alongamento das células, e também inibe a diferenciação e crescimento das raízes laterais, muito provavelmente teve efeito direto nas regiões de crescimento e diferenciação das raízes dessa cultivar, refletindo-se na redução do N-1, CR-0 e CR-1 aos menores níveis verificados no trabalho. Essa cultivar foi a que apresentou, também, o maior aumento do diâmetro total de raízes com a deficiência de P na presença de  $Al^{3+}$ , influenciado, principalmente pelo DR-1, embora as outras cultivares também tenham apresentado essa resposta, mas em menor escala. Esse efeito pode ser atribuído, principalmente, à formação de calose, resposta característica de alguns materiais à presença de  $Al^{3+}$  em níveis tóxicos (HORST; WANG; ETICHA, 2010; SILVA et al., 2012).

A deficiência de P tem sido estudada há vários anos e a ela é atribuída a redução do crescimento das raízes primárias, com estímulo do desenvolvimento de raízes laterais (PEREZ-TORRES et al., 2008). Porém, no presente trabalho, em função do nível de P testado e do sistema experimental, as respostas, principalmente do crescimento das raízes primárias (Ordem 0), foram diferentes do esperado. Isso ocorreu, pois, primeiramente, a dose utilizada de P (25  $\mu$ M) não foi limitantemente baixa, permitindo um crescimento razoável das plantas e, além disso, o substrato utilizado, por não reter nenhum nutriente e permitir o crescimento livre das raízes, fez com que essas pudessem aumentar seu comprimento e área superficial em busca de maiores quantidades de P, o que mascarou o resultado. No entanto, quando foi adicionado um segundo fator estressante ao sistema, o  $Al^{3+}$ , houve outro padrão de resposta no crescimento das raízes.

Assim, é possível afirmar que a variável comprimento de raízes de ordem 0 (CR-0), nas condições em que foi testada, não permite uma real interpretação do efeito conjunto da deficiência de P e toxidez por  $Al^{3+}$  na arquitetura do sistema radicular. A maioria dos trabalhos que mostram a redução do crescimento de raízes principais e estímulo de secundárias utiliza como meio de cultivo gel de agarose, que mantém estável a concentração dos diferentes elementos no perfil radicular. Por outro lado, o N-0 e mais pronunciadamente N-1, CR-1, DR-1 e DR-2 permitiram uma adequada diferenciação das cultivares, principalmente na resposta ao  $Al^{3+}$  na solução nutritiva, podendo ser utilizado como uma ferramenta auxiliar no melhoramento de plantas.

## CONCLUSÃO

As cultivares avaliadas apresentam variabilidade para as principais características da arquitetura do sistema radicular. Maior variabilidade foi verificado para comprimento de raízes laterais de 1ª e 2ª ordem, diâmetro radicular de todas as classes de raízes e número de raízes primárias e laterais.

Número, comprimento e diâmetro de raízes laterais (Ordens 1 e 2) são as variáveis que apresentam as maiores diferenças entre as cultivares e condições de P e  $Al^{3+}$  em solução nutritiva, podendo ser utilizadas como forma de seleção fenotípica de plantas.

A cv. Anahuac, sensível ao  $Al^{3+}$ , apresentou a maior redução no comprimento de raízes principais e laterais com a deficiência de P associada ao  $Al^{3+}$ , além de apresentar o maior engrossamento de raízes com a presença do metal.

A cv. Onix, não eficiente e não responsiva ao P, utilizou como estratégia para superar a deficiência desse nutriente o aumento do sistema radicular. Esse aumento ocorreu em função do aumento do comprimento de raízes de ordem 0 e 1 e pelo maior número de raízes laterais.

A cultivar IAC-5, tolerante ao  $Al^{3+}$ , apresenta maior comprimento de parte aérea e também a maior resposta no crescimento de raízes com a suficiência de P, mesmo sob toxidez por  $Al^{3+}$ .

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BURTON, A.L.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Phenotypic diversity of root anatomical and architectural traits in *Zea* species. **Crop Science**, v.53, p.1042–1055, 2013. <https://doi.org/10.2135/cropsci2012.07.0440>
- BURTON, A.L. et al. QTL mapping and phenotypic variation for root architectural traits in maize (*Zea mays* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v.127, p.2293–2311, 2014. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2353-4>
- DELHAIZE, E.; GRUBER, B.D.; RYAN, P.R. The roles of organic anion permeases in aluminium resistance and mineral nutrition. **FEBS Letters**, v.581, p.2255–2262, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.03.057>
- DELHAIZE, E.; MA, J.F.; RYAN, P.R. Transcriptional regulation of aluminium tolerance genes. **Trends in Plant Science**, v.17, p.341–348, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.008>
- DELHAIZE, E.; RYAN, P.R.; RANDALL, P.J. Aluminum Tolerance in Wheat (*Triticum aestivum* L.). **Plant Physiology**, v.103, p.695–702, 1993. <https://doi.org/10.1104/pp.103.3.695>
- GAUME, A.; MÄCHLER, F.; FROSSARD, E. Aluminum resistance in two cultivars of *Zea mays* L.: Root exudation of organic acids and influence of phosphorus nutrition. **Plant and Soil**, v.234, p.73–81, 2001. <https://doi.org/10.1023/A:1010535132296>
- HORST, W.J.; WANG, Y.; ETICHA, D. The role of the root apoplast in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: A review. **Annals of Botany**, v.106, p.185–197, 2010. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq053>
- KIM, H.J.; LYNCH, J.P.; BROWN, K.M. Ethylene insensitivity impedes a subset of responses to phosphorus deficiency in tomato and petunia. **Plant, Cell and Environment**, v.31, p.1744–1755, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01886.x>
- KOCHIAN, L.V. et al. Plant Adaptation to Acid Soils: The Molecular Basis for Crop Aluminum Resistance. **Annual Review of Plant Biology**, v.66, p.1–23, 2015. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114822>
- LIAO, H. et al. Phosphorus and aluminum interactions in soybean in relation to aluminum tolerance. Exudation of specific organic acids from different regions of the intact root system. **Plant Physiology**, v.141, p.674–684, 2006. <https://doi.org/10.1104/pp.105.076497>

- LIU, J.; PIÑEROS, M.A.; KOCHIAN, L.V. The role of aluminum sensing and signaling in plant aluminum resistance. **Journal of Integrative Plant Biology**, v.56, p.221–230, 2014. <https://doi.org/10.1111/jipb.12162>
- LYNCH, J. Root Architecture and Plant Productivity. **Plant Physiology**, v.109, p.7–13, 1995. <https://doi.org/10.1104/pp.109.1.7>
- LYNCH, J.P.; BROWN, K.M.. Topsoil foraging - An architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. **Plant and Soil**, v.237, p.225–237, 2001. <https://doi.org/10.1023/A:1013324727040>
- MA, J.F.; RYAN, P.R.; DELHAIZE, E. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. **Trends in Plant Science**, v.6, p.273–278, 2001. Retrieved from [http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)01961-6](http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385(01)01961-6)
- MA, Z. et al. Regulation of root elongation under phosphorus stress involves changes in ethylene responsiveness. **Plant Physiology**, v.131, p.1381–1390, 2003. <https://doi.org/10.1104/pp.012161>
- NIBAU, C.; GIBBS, D.J.; COATES, J.C. Branching out in new directions: the control of root architecture by lateral root formation. **The New Phytologist**, v.179, p.595–614, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02472.x>
- NIU, Y.F. et al. Responses of root architecture development to low phosphorus availability: A review. **Annals of Botany**, v.112, p.391–408, 2013. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs285>
- PEREZ-TORRES, C.A. et al. Phosphate Availability Alters Lateral Root Development in Arabidopsis by Modulating Auxin Sensitivity via a Mechanism Involving the TIR1 Auxin Receptor. **Plant Cell**, v.20, p.3258–3272, 2008. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.058719>
- RAGHOTHAMA, K.G.; KARTHIKEYAN, A.S. Phosphate acquisition. **Plant and Soil**, v.274, p.37–49, 2005. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-2005-6>
- RUIZ-HERRERA, L.F.; LÓPEZ-BUCIO, J. Aluminum induces low phosphate adaptive responses and modulates primary and lateral root growth by differentially affecting auxin signaling in Arabidopsis seedlings. **Plant and Soil**, v.371, p.593–609, 2013. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1722-0>
- SASAKI, T. et al. A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. **Plant Journal**, v.37, p.645–653, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2003.01991.x>

SCHAICH, G. **Efeito de alumínio e de fósforo em parâmetros morfofisiológicos e bioquímicos de trigo**. 2014. 91p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2014.

SILVA, S. et al. Zonal responses of sensitive vs. tolerant wheat roots during Al exposure and recovery. **Journal of Plant Physiology**, v.169, p.760–769, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.01.011>

VON UEXKULL, H.R.; MUTERT, E. Global extent , development and economic impact of acid soils. **Plant and Soil**, v.171, p.1–15, 1995.

YORK, L.M.; NORD, E.A.; LYNCH, J.P. Integration of root phenes for soil resource acquisition. **Frontiers in Plant Science**, v.4, p.1-15, 2013. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00355>

ZHENG, S.J. et al. Immobilization of aluminum with phosphorus in roots is associated with high aluminum resistance in buckwheat. **Plant Physiology**, v.138, p.297–303, 2005. <https://doi.org/10.1104/pp.105.059667>

ZHU, J.; LYNCH, J.P. The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*) seedlings. **Functional Plant Biology**, v.31, p.949–958, 2004. <https://doi.org/10.1071/FP04046>

2.7. ARTIGO 4 – DEFICIÊNCIA DE FÓSFORO E TOXIDEZ POR ALUMÍNIO NO CRESCIMENTO DA PARTE AÉREA E ARQUITETURA RADICULAR DE DUAS CULTIVARES TRIGO (*Triticum aestivum* L.)

**DEFICIÊNCIA DE FÓSFORO E TOXIDEZ POR ALUMÍNIO NO CRESCIMENTO  
DA PARTE AÉREA E ARQUITETURA RADICULAR DE DUAS CULTIVARES  
TRIGO (*Triticum aestivum* L.)**

PHOSPHORUS DEFICIENCY AND ALUMINUM TOXICITY ON SHOOT GROWTH  
AND ROOT ARCHITECTURE OF TWO WHEAT CULTIVARS (*Triticum aestivum* L.)

**RESUMO**

A deficiência de alumínio (P) e toxidez por alumínio ( $Al^{3+}$ ) frequentemente são fatores limitantes na produção agrícola. O objetivo deste trabalho foi avaliar o crescimento da parte aérea e características da arquitetura de raízes de duas cultivares de trigo em solução nutritiva com diferentes níveis de P e  $Al^{3+}$ . As plantas foram cultivadas em vasos com areia dispostas no delineamento inteiramente casualizado com três repetições de uma planta por unidade experimental. Os tratamentos foram distribuídos em esquema fatorial 2x2x2 sendo níveis de P (25 e 125  $\mu$ M), níveis de  $Al^{3+}$  (0 e 74  $\mu$ M) e cultivares (IAC-5 e Onix). As variáveis analisadas, na antese, foram: massa seca de parte aérea, massa seca de folhas, massa de raízes, comprimento de parte aérea, número plantas (planta-mãe + afilhos), área foliar, relação raiz: parte aérea, comprimento de raízes, área superficial de raízes, volume de raízes e diâmetro de raízes. A deficiência de P causou redução do comprimento de parte aérea, massa seca de folhas, número de afilhos e área foliar nas duas cultivares, além de reduzir o comprimento, área superficial e volume de raízes. A cultivar IAC-5 (tolerante ao  $Al^{3+}$ ) quando cultivada em alta concentração de P e presença de  $Al^{3+}$  apresentou um aumento no crescimento, área superficial e volume de raízes associado à redução do diâmetro médio das raízes, que resultou em um maior crescimento das variáveis de parte aérea como comprimento, massa seca e área foliar. Portanto, a cultivar tolerante, ao evitar o efeito prejudicial do  $Al^{3+}$ , em ambiente com maior concentração de P, é capaz de aumentar a exploração radicular que se reflete em maior crescimento final.

**Palavras-chave:** Massa seca de raízes, comprimento de raízes, diâmetro de raízes.

**ABSTRACT**

The phosphorus (P) deficiency and aluminum ( $Al^{3+}$ ) toxicity are often limiting factors to crop growth. The aim of this work was to evaluate the shoot growth and root architecture traits of two wheat cultivars in nutritive solution with different phosphorus (P) and aluminum

(Al<sup>3+</sup>) levels. The plants were grown in pots with sand in a completely randomized design with three replications. The treatments were distributed in factorial scheme 2x2x2 being P levels (25 and 125 µM), Al<sup>3+</sup> levels (0 and 74 µM) and cultivars (IAC-5 and Onix). The variables evaluated, at the anthesis, were: shoot dry weight, leaves dry weight, root dry weight, shoot height, number of plants (mother and tiller), leaf area, root: shoot ratio, root length, root area, root volume and root diameter. P deficiency reduced shoot height, leaf dry weight, tillering and leaf area in both cultivars, besides reduce root length, superficial area and volume. The cultivar IAC-5 (Al<sup>3+</sup>-tolerant) when cultivated under high P concentration and presence of Al<sup>3+</sup> showed an increment in root length, superficial area and volume associated to a reduction in root average diameter, that resulted in a higher growth of shoot variables such as height, dry weight and leaf area. Therefore, the tolerant cultivar, by avoiding the harmful Al<sup>3+</sup> effect, in an environment with higher P availability, is able to increase the root exploitation which reflects in a higher final growth.

**Keywords:** Root dry weight, root height, root diameter.

## INTRODUÇÃO

Os solos ácidos são um dos principais fatores limitantes ao aumento da produção de alimentos, principalmente em países tropicais (WANG et al., 2013). Nesses solos, frequentemente a disponibilidade de fósforo (P) é muito baixa o que, associado à presença de alumínio em sua forma tóxica às plantas (Al<sup>3+</sup>), causa grandes perdas em produtividade e a necessidade de aumento na utilização de fertilizantes.

Cerca de 30 - 40% dos solos aptos à agricultura no mundo (VON UEXKÜLL; MUTERT, 1995), e dois terços no Brasil (VITORELLO; CAPALDI; STEFANUTO, 2005) são ácidos, ou seja, seu pH é menor que 5,5. Nessas condições, há a ocorrência de alumínio nas formas tóxicas às plantas, principalmente a forma trivalente (Al<sup>3+</sup>) (KINRAIDE, 1991). O Al<sup>3+</sup> interfere no crescimento das plantas de diversas formas, seja impedindo ou reduzindo a divisão e o alongamento das células radiculares (KOCHIAN; PIÑEROS; HOEKENGA, 2005; VITORELLO; CAPALDI; STEFANUTO, 2005), causando estresse oxidativo (DARKÓ, 2004; TABALDI et al., 2007) ou reduzindo a absorção de outros nutrientes (RYAN; KOCHIAN, 1993).

No caso específico do P, o  $Al^{3+}$  promove sua imobilização no solo, formando complexos Al-P que são indisponíveis às plantas. Desta forma, os solos ácidos podem ter efeito direto pelo  $Al^{3+}$  ou indireto pela deficiência de P. Com isso, várias são as estratégias que as plantas podem utilizar para contornar esses problemas e manter um crescimento satisfatório.

Plantas tolerantes desenvolvem algumas adaptações aos níveis tóxicos de  $Al^{3+}$  como a secreção de ácidos orgânicos (MA; RYAN; DELHAIZE, 2001; RYAN et al., 2009), compartimentalização no vacúolo, transporte para a parte aérea ou complexação com P na parede celular ou rizosfera (ZHENG et al., 2005). Além disso, sugere-se que plantas tolerantes ao  $Al^{3+}$  seriam também mais eficientes na aquisição do P presente no solo (RUÍZ-HERRERA; LÓPEZ-BUCIO, 2013), por utilizarem alguns mecanismos de resposta comuns a ambos os estresses.

A eficiência na utilização do P na planta está relacionada a diversas características que podem ser bioquímicas, anatômicas ou morfológicas. A arquitetura do sistema radicular é uma das características fortemente afetadas na deficiência de P, sendo que plantas eficientes apresentam maior crescimento de raízes laterais (LOPEZ-BUCIO, 2002), raízes mais finas, com mais pelos radiculares (LÓPEZ-BUCIO; CRUZ-RAMÍREZ; HERRERA-ESTRELLA, 2003; ZHU; ZHANG; LYNCH, 2010) e com crescimento mais superficial (ZHU; KAEPLER; LYNCH, 2005b).

No solo, a deficiência de P associada à toxidez por  $Al^{3+}$  ocorrem com frequência implicando em um maior desafio tanto para a planta, para adaptar-se e manter um crescimento satisfatório, quanto para os pesquisadores, para isolar seus efeitos e entender a contribuição de cada fator na resposta final da planta. Por outro lado, quando se trabalha com os fatores isoladamente, é difícil fazer uma inferência, pois a interação entre os dois elementos é muito grande e pode afetar diferentemente cada material utilizado.

O presente trabalho objetivou avaliar o crescimento de parte aérea e características da arquitetura de raízes de duas cultivares de trigo, IAC-5 e Onix, em solução nutritiva com diferentes níveis de P e  $Al^{3+}$ .

## **MATERIAL E MÉTODOS**

O trabalho foi realizado em estufa com cobertura de polietileno de baixa densidade – PEBD do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), Santa Maria – RS, Brasil, no ano de 2013.

As cultivares de trigo utilizadas foram selecionadas a partir de suas respostas à deficiência de P e tolerância ao  $Al^{3+}$ , verificadas em trabalhos realizados anteriormente pelo grupo de pesquisa (SCHAICH, 2014). Foram utilizadas, então, com base nesses resultados, a cv. IAC-5, tolerante ao  $Al^{3+}$  e eficiente na aquisição de P, e a cv. Onix, tolerância moderada ao  $Al^{3+}$  e não eficiente na aquisição de P.

As plantas foram cultivadas em vasos de 6 L contendo areia, previamente lavada com ácido nítrico (5%) para a remoção de material orgânico. As sementes, após desinfestadas com hipoclorito de sódio (NaOH) (1%), foram depositadas a 2 cm de profundidade e cobertas com o substrato, após este ter sido irrigado com as soluções de cada tratamento. Foram utilizadas três sementes em cada vaso e, posteriormente, feito desbaste, mantendo-se uma planta por vaso.

Diariamente as plantas foram irrigadas com solução nutritiva contendo:  $MgSO_4$  (1 mM),  $Ca(NO_3)_2$  (2,5 mM),  $(NH_4)_2SO_4$  (0,5 mM), Fe-EDTA (0,1 mM),  $H_3BO_3$  (10  $\mu M$ ),  $MnSO_4$  (1  $\mu M$ ),  $ZnSO_4$  (1  $\mu M$ ),  $CuSO_4$  (0,5  $\mu M$ ),  $Na_2MoO_4$  (0,5  $\mu M$ ). A concentração desejada de P foi obtida variando-se a quantidade de  $KH_2PO_4$ . Já, o teor de K foi balanceado com a adição de KCl até se atingir 2,5 mM do nutriente. O pH das soluções nutritivas foi mantido em 4,5, com correção diária, e a condutividade elétrica mantida entre 1,5 e 2,5  $mS\ cm^{-1}$ .

Utilizou-se o delineamento inteiramente casualizado com três repetições por tratamento. Os tratamentos foram arrançados em esquema fatorial  $2 \times 2 \times 2$ , sendo duas cultivares (IAC-5 e Onix), dois níveis de P (25 e 125  $\mu M$ ) e dois níveis de  $Al^{3+}$  (0 e 74  $\mu M$ ). Para conseguir-se a concentração de  $Al^{3+}$  (74  $\mu M$ ) foi utilizado o software de especiação química VisualMinteq, o qual permite a correção da quantidade de  $AlCl_3$  a ser adicionado à solução, uma vez que há a complexação desse metal com o P, alterando sua disponibilidade.

As avaliações ocorreram quando as plantas estavam no estágio de antese. Para isso, a parte aérea foi destacada e os vasos secados em estufa para permitir a retirada das raízes que, então, foram separadas da areia, lavadas e analisadas. As variáveis analisadas foram: massa seca de parte aérea (folhas + colmos) (MSPA), massa seca de folhas (MSF) e massa seca de raízes (MSR), determinadas pela pesagem das respectivas massas após a secagem até peso constante em estufa a 60 °C, expressas em g; comprimento de parte aérea (CPA), através da medição com régua, expresso em cm; número de plantas (planta-mãe + filhotes), pela contagem

do número de hastes, sendo que o valor “1,0” indica que havia apenas a planta mãe; área foliar (AF), determinada após a digitalização das folhas com auxílio de um escâner (EPSON Expression 11000XL) e posterior análise, expressa em  $\text{cm}^2$ ; relação raiz: parte aérea (RRPA), quociente entre a massa seca de raízes e a massa seca da parte aérea, adimensional. As raízes, após secas e lavadas, foram digitalizadas com o auxílio de um escâner (Epson 11000XL) e analisadas pelo programa WinRhizo<sup>®</sup> Pro 2013 (Regent Instruments Canada Inc, Québec, Canada) para a obtenção das variáveis: comprimento de raízes (CR), expresso em cm; área superficial de raízes (AS), expresso em  $\text{cm}^2$ ; volume de raízes (VR), expresso em  $\text{cm}^3$ ; e diâmetro médio de raízes (DR), expresso em mm.

Os dados foram submetidos aos testes de pressuposições do modelo matemático, análise de variância e, quando significativo, as médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste t, a 5% de probabilidade de erro. Foi utilizado o programa estatístico SISVAR (Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil).

## RESULTADOS

A variável massa seca de parte aérea (MSPA) apresentou interação dupla entre cultivar e nível de P e a variável relação raiz: parte aérea (RRPA) apresentou somente efeito principal de cultivar e nível de P (Tabelas 1 e 2). Todas as outras variáveis avaliadas neste trabalho apresentaram interação tripla entre cultivares, níveis de P e níveis de alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ ).

A massa seca de folhas (MSF), em todas as combinações cultivar vs. nível de  $\text{Al}^{3+}$  foi maior no maior nível de P (125  $\mu\text{M}$ ), em média 5,33 vezes aquela do menor nível (Tabela 1). Comparando entre os níveis de  $\text{Al}^{3+}$ , somente houve diferença na combinação nível 125  $\mu\text{M}$  de P e cultivar Onix, havendo uma redução da MSF com a presença do  $\text{Al}^{3+}$ .

A massa seca de parte aérea (folhas + colmos; MSPA) foi maior no maior nível de P sendo, nesse caso, avaliada a média dos dois níveis de  $\text{Al}^{3+}$  (Tabela 1). Comparando entre as cultivares, foi verificada diferença somente no maior nível de P, tendo a cv. IAC-5 apresentado maior MSPA que a cv. Onix.

O comprimento da parte aérea (CPA) apresentou diferença entre os níveis de P somente na cv. IAC-5 sendo maior no nível 125  $\mu\text{M}$  (Tabela 1). Quanto ao  $\text{Al}^{3+}$ , para as duas cultivares, quando foi adicionado o metal, houve redução do crescimento no nível 25  $\mu\text{M}$  de P; enquanto

que no nível 125  $\mu\text{M}$  as plantas mantiveram crescimento semelhante ao verificado na ausência de  $\text{Al}^{3+}$ . Além disso, em todos os casos, a cv. IAC-5 cresceu mais do que a cv. Onix.

O número de plantas (plantas mãe + afilhos) sempre foi maior no nível 125  $\mu\text{M}$  de P, em relação a 25  $\mu\text{M}$  de P (Tabela 1). Já entre os níveis de  $\text{Al}^{3+}$ , somente na cv. Onix e nível 125  $\mu\text{M}$  de P houve diferença, havendo redução de 7,33 para 3,66 plantas com a presença do  $\text{Al}^{3+}$ , enquanto a cv. IAC-5 manteve média de 4,33 plantas em ambos os níveis de  $\text{Al}^{3+}$ .

A área foliar (AF) foi sempre maior no nível 125  $\mu\text{M}$  de P (Tabela 1). Quanto à presença do  $\text{Al}^{3+}$ , os resultados foram semelhantes aos encontrados para MSF, ou seja, no menor nível de P houve redução da AF com a presença de  $\text{Al}^{3+}$  para ambas as cultivares. Já no maior nível de P, a presença de  $\text{Al}^{3+}$  causou uma grande redução da AF da cv. Onix e um leve aumento na cv. IAC-5.

Portanto, ao analisarmos as variáveis de parte aérea é possível verificar que, de maneira geral, a deficiência de P causou redução do CPA, MSF, número de afilhos e AF. Já, com relação à presença do  $\text{Al}^{3+}$  pode-se verificar que: no baixo nível de P (25  $\mu\text{M}$ ) houve redução do CPA, MSF e AF com a adição do metal, embora sem diferença estatística; porém, no alto nível de P (125  $\mu\text{M}$ ) a cv. Onix, considerada não eficiente no uso de P, mostrou tendência de redução em todas as variáveis; enquanto que a cv. IAC-5, considerada eficiente no uso do P e tolerante ao  $\text{Al}^{3+}$  (SCHAICH, 2014), mostrou tendência de manutenção e até mesmo incremento no crescimento com o estresse pelo  $\text{Al}^{3+}$ .

Para tentar elucidar as possíveis razões pelas quais a cv. IAC-5 mostrou melhores resultados com a presença do  $\text{Al}^{3+}$ , a seguir serão apresentadas as variáveis relativas ao crescimento de raízes. Algumas das diferenças verificadas entre as duas cultivares no padrão de crescimento das raízes podem ser as possíveis explicações para aquelas diferenças encontradas na parte aérea.

A massa seca de raízes (MSR) foi afetada pelo nível de P, tendo, em geral, no menor nível um valor apenas em torno de 30% daquele verificado no maior nível (Tabela 2). O aumento na MSR com o aumento da concentração de P, respectivamente para cv. IAC-5 e cv. Onix, na ausência de  $\text{Al}^{3+}$  foi de 2,1 contra 3,2 vezes e na presença de  $\text{Al}^{3+}$  de 4,0 contra 3,9 vezes. Portanto, na presença do  $\text{Al}^{3+}$  a cv. Onix reduz seu crescimento de raízes enquanto a cv. IAC-5 aumenta, assim como visto previamente nas variáveis de parte aérea.

Em função da MSR e MSPA, a relação massa seca de raiz: parte aérea (RRPA) teve maiores valores na deficiência de P e para a cultivar Onix (Tabela 2). A presença do  $Al^{3+}$ , apesar de alterar o crescimento de várias variáveis, não alterou de maneira significativa a RRPA.

As variáveis comprimento de raízes (CR), área superficial de raízes (AS) e volume de raízes (VR) apresentaram resposta muito semelhantes entre si, guardadas suas proporções e valores (Tabela 2). Primeiramente, a deficiência de P limitou o CR, AS e VR em ambas as cultivares. Quanto às cultivares, maiores valores foram verificados, na maioria dos casos, para cv. IAC-5. Já, quanto ao  $Al^{3+}$ , novamente foi verificado uma resposta diferencial entre a deficiência e suficiência de P, ou seja, na deficiência de P ambas as cultivares tiveram redução nas três variáveis, em contrapartida, na suficiência de P a cv. Onix mostrou redução e a cv. IAC-5 aumento no CR, ASF e VR.

Ao analisar-se o diâmetro de raízes (DR), verifica-se que a deficiência de P proporcionou raízes mais finas em relação ao maior nível do nutriente (Tabela 2). Entre as cultivares, cv. IAC-5 apresentou raízes mais finas que cv. Onix. Quanto ao  $Al^{3+}$ , sua adição associada à deficiência de P manteve praticamente o mesmo DR, por outro lado, quando a concentração de P foi alta a cv. IAC-5 apresentou afinamento das raízes enquanto que a cv. Onix um engrossamento.

Assim, analisando conjuntamente uma série de variáveis é possível perceber que a cv. IAC-5, eficiente no uso de P e tolerante ao  $Al^{3+}$ , na presença de  $Al^{3+}$  utiliza uma estratégia para evitar seus danos reduzindo o diâmetro radicular e promovendo uma maior exploração do solo, o que resulta em um maior crescimento da parte aérea.

## DISCUSSÃO

A deficiência de P causou redução de todas as variáveis avaliadas (massa seca de folhas, massa seca de parte aérea, comprimento de parte aérea, área foliar, número de plantas, massa seca de raízes, comprimento de raízes, área superficial de raízes, volume e diâmetro de raízes) devido ao fato de as concentrações utilizadas neste trabalho serem muito contrastantes (25 e 125  $\mu M$ ) (Tabela 1 e Tabela 2).

A relação matéria seca de raiz: parte aérea aumentou com a deficiência de P, pois há uma redução da translocação de fotoassimilados da parte aérea para as raízes, sendo esse o sinal para o aumento do crescimento das raízes em busca de mais nutriente (LIU, 2005). A

sinalização está relacionada à maior sensibilidade dos tecidos das raízes principalmente à auxina (NIU, 2012; RAGHOTHAMA & KARTHIKEYAN, 2005), que resulta na diferenciação e formação de maior número de raízes laterais.

A deficiência de P testada neste trabalho fez com que não houvesse qualquer emissão de afilhos pelas plantas, havendo apenas o crescimento da planta mãe. Já a adição de  $Al^{3+}$  não apresentou efeito na cultivar tolerante (IAC-5), mas reduziu em 50% na cv. Onix. RODRÍGUEZ, ANDRADE & GOUDRIAAN (1999) e RODRÍGUEZ, POMAR & GOUDRIAAN (1998) já haviam verificado redução no número de afilhos e atraso na sua emissão com a deficiência de P em plantas de trigo, tendo verificado também maior necessidade de acúmulo de calor (graus-dia) para a emissão. No presente trabalho, a antese (época de avaliação) sofreu um atraso de aproximadamente sete dias nos tratamentos com deficiência de P, não sendo afetada pela presença de  $Al^{3+}$ .

A redução do crescimento nas variáveis CR, AS e VR com a deficiência de P deve ter ocorrido porque, em cultivos de longa duração como este, o metabolismo da planta de modo geral e, conseqüentemente, o transporte de assimilados para as raízes reduziu, diminuindo a oferta de carboidratos para a produção de novas células. Com menor volume radicular, menor será a absorção de elementos minerais, além do P, essenciais, bem como menor a taxa transpiratória das plantas.

O fato de o DR ser menor no menor nível de P pode estar relacionado ao fato que a deficiência promove alterações na arquitetura do sistema radicular, a qual tende a reorientar para uma maior formação de raízes laterais, em detrimento da expansão das raízes principais (LYNCH & BROWN, 2001; LOPÉZ-BUCIO et al., 2002; ZHU, KAEPLER & LYNCH, 2005a; ZHU, KAEPLER & LYNCH, 2005b). Em plantas tolerantes e bem supridas de P (IAC-5 + 125  $\mu$ M) a presença do  $Al^{3+}$  possivelmente tenha desencadeado uma resposta similar à deficiência de P, já que proporcionou redução do DR assim como aumento no CR, AF e VR. RUÍZ-HERRERA & LÓPEZ-BUCIO (2013) verificaram que as respostas de *Arabidopsis* ao  $Al^{3+}$  são similares às verificadas quando há deficiência de P e levam a planta a uma maior produção de raízes laterais. Os mesmos autores também verificaram que essas respostas, comuns aos dois estresses, estão relacionadas à maior sensibilidade dos tecidos radiculares a auxina.

Por outro lado, ZHENG et al. (2005) verificaram que em cultivares de trigo-sarraceno tolerantes ao  $Al^{3+}$  há uma maior deposição de complexos Al-P nas paredes celulares do córtex

das raízes. Talvez esse mecanismo tenha reduzido a disponibilidade de P para a planta, fazendo com que fosse desencadeada a resposta à deficiência de P. Porém, nesse trabalho é impossível afirmar qual mecanismo teria sido o responsável por essa resposta.

## CONCLUSÃO

A deficiência de P reduz o crescimento da parte aérea (comprimento, massa seca e área foliar) e raízes (comprimento, área superficial, volume e diâmetro) de plantas de trigo, cvs. IAC-5 e Onix, independentemente da presença ou ausência de  $Al^{3+}$  na solução nutritiva.

A cv. IAC-5 ( $Al^{3+}$ -tolerante) quando cultivada em alta concentração de P e presença de  $Al^{3+}$  apresenta aumento no crescimento, área superficial e volume de raízes associado à redução do diâmetro médio das raízes, que resulta em maior crescimento das variáveis de parte aérea como comprimento, massa seca e área foliar.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- DARKÓ, E. et al. Aluminium toxicity, Al tolerance and oxidative stress in an Al-sensitive wheat genotype and in Al-tolerant lines developed by in vitro microspore selection. **Plant Science**, v.3, p.583-591, 2004. doi:10.1016/j.plantsci.2003.10.023
- KINRAIDE, T. Identity of the rhizotoxic aluminium species. **Plant and Soil**, v.1, p.167-178, 1991. doi:10.1007/BF00010729
- KOCHIAN, L.; PIÑEROS, M.; HOEKENGA, O. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. **Plant and Soil**, v.274, p.175-195, 2005. doi:10.1007/s11104-004-1158-7
- LIU, J. et al. Signaling of phosphorus deficiency-induced gene expression in white lupin requires sugar and phloem transport. **Plant Journal**, v.41, p.257-268, 2005.
- LOPÉZ-BUCIO, J. et al. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the Arabidopsis root system. **Plant Physiology**, v.129, p.244-256, 2002. doi:10.1104/pp.010934
- LÓPEZ-BUCIO, J.; CRUZ-RAMÍREZ, A.; HERRERA-ESTRELLA, L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. **Current Opinion in Plant Biology**, v.6, p.280-287, 2003. doi:10.1016/S1369-5266(03)00035-9
- LYNCH, J.; BROWN, K. Topsoil foraging – an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. **Plant and Soil**, v.237, p.225-237, 2001.
- NIU, Y. et al. Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. **Annals of Botany**, v.112, p.1-18, 2012. doi:10.1093/aob/mcs285
- RAGHOTHAMA, K.; KARTHIKEYAN, A. Phosphate acquisition. **Plant and Soil**, v.274, p.37-49, 2005. doi:10.1007/s11104-004-2005-6
- RODRÍGUEZ, D.; ANDRADE, F.; GOUDRIAAN, J. Effects of phosphorus nutrition on tiller emergence in wheat. **Plant and Soil**, v.209, p.283-295, 1999.
- RODRÍGUEZ, D.; POMAR, M.; GOUDRIAAN, J. Leaf primordia initiation, leaf emergence and tillering in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under low-phosphorus conditions. **Plant and Soil**, v.202, p.149-157, 1998.

RUIZ-HERRERA, L.; LÓPEZ-BUCIO, J. Aluminum induces low phosphate adaptative responses and modulates primary and lateral root growth by differentially affecting auxin signaling in *Arabidopsis* seedlings. **Plant Soil**, v.371, p.593-609, 2013. doi:10.1007/s11104-013-1722-0

RYAN, P.; KOCHIAN, L. Interaction between aluminum toxicity and calcium uptake at the root apex in near-isogenic lines of wheat (*Triticum aestivum* L.) differing in aluminum tolerance. **Plant Physiology**, v.102, p.975-982, 1993.

SCHAICH, G. **Efeito de alumínio e de fósforo em parâmetros morfofisiológicos e bioquímicos de trigo**. 2014. 91p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2014.

TABALDI, L. et al. Physiological and oxidative stress responses of four potato clones to aluminum in nutrient solution. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.3, p.211-223, 2007. doi:10.1590/S1677-04202007000300005

VITORELLO, V.; CAPALDI, F.; STEFANUTO, V. Recent advances in aluminum toxicity and resistance in higher plants. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.1, p.129-143, 2005.

VON UEXKÜLL, H.; MUTERT, E. Global extent, development and economic impact of acid soils. **Plant and Soil**, v.171, p.1-15, 1995.

ZHENG, S. et al. Immobilization of aluminum with phosphorus in roots is associated with high aluminum resistance in buckwheat. **Plant Physiology**, v.138, p.297-303, 2005.

ZHU, J.; KAEPLER, S.; LYNCH, J. Mapping of QTLs for lateral root branching and length in maize (*Zea mays* L.) under differential phosphorus supply. **Theoretical and Applied Genetics**, v.111, p.688-695, 2005. doi:10.1007/s00122-005-2051-3

ZHU, J.; KAEPLER, S.; LYNCH, J. Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*). **Functional Plant Biology**, v.32, p.749-762, 2005. doi:10.1071/FP05005

ZHU, J.; ZHANG, C.; LYNCH, J. The utility of phenotypic plasticity of root hair length for phosphorus acquisition. **Functional Plant Biology**, v.37, p.313-322, 2010. doi:10.1071/FP09197

**Tabela 1.** Massa seca de folhas (MSF), massa seca da parte aérea (MSPA), comprimento da parte aérea (CPM), área foliar (AF) e número de plantas (NP) de trigo cvs. IAC-5 e Onix em resposta a níveis de fósforo (P) (25 e 125  $\mu\text{M}$ ) e alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ ) (0 e 75  $\mu\text{M}$ ) na solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

Nível de P ( $\mu\text{M}$ )	IAC-5			ONIX			
	Nível de Al ( $\mu\text{M}$ )			Nível de Al ( $\mu\text{M}$ )			
<b>Massa Seca de Folhas (g planta<sup>-1</sup>)</b>							
	0	74	<i>Média<sup>III</sup></i>	0	74	<i>Média<sup>IV</sup></i>	<i>Média<sup>V</sup></i>
25	0,42 bA $\alpha$ *	0,29 bA $\alpha$	0,35	0,29 bA $\alpha$	0,21 bA $\alpha$	0,25	0,30
125	1,64 aA $\alpha$	1,95 aA $\alpha$	1,79	1,71 aA $\alpha$	1,17 aB $\beta$	1,44	1,62
<i>Média<sup>I</sup></i>	1,03	1,12		1,00	0,69		
<i>Média<sup>II</sup></i>	1,07			0,85			
<b>Massa Seca da Parte Aérea (g planta<sup>-1</sup>)</b>							
	0	74	<i>Média<sup>III</sup></i>	0	74	<i>Média<sup>IV</sup></i>	<i>Média<sup>V</sup></i>
25	1,60	1,02	1,31 bA	1,12	0,70	0,91 bA	1,11
125	5,40	6,33	5,87 aA	4,73	3,26	3,99 aB	4,93
<i>Média<sup>I</sup></i>	3,50	3,68		2,93	1,98		
<i>Média<sup>II</sup></i>	3,59			2,45			
<b>Comprimento da Parte Aérea (cm)</b>							
	0	74	<i>Média<sup>III</sup></i>	0	74	<i>Média<sup>IV</sup></i>	<i>Média<sup>V</sup></i>
25	81,13 bA $\alpha$	68,93 bB $\alpha$	75,03	64,07 aA $\beta$	51,40 aB $\beta$	59,03	67,03
125	92,57 aA $\alpha$	91,53 aA $\alpha$	92,05	66,67 aA $\beta$	60,73 aA $\beta$	62,40	77,22
<i>Média<sup>I</sup></i>	86,85	80,23		65,37	56,07		
<i>Média<sup>II</sup></i>	83,54			60,72			
<b>Área Foliar (cm<sup>2</sup>)</b>							
	0	74	<i>Média<sup>III</sup></i>	0	74	<i>Média<sup>IV</sup></i>	<i>Média<sup>V</sup></i>
25	622 bA $\alpha$	420 bA $\alpha$	521	519 bA $\alpha$	292 bA $\alpha$	405	463
125	3477 aA $\alpha$	3601 aA $\alpha$	3539	3325 aA $\alpha$	1866 aB $\beta$	2595	3067
<i>Média<sup>I</sup></i>	2050	2011		1922	1079		
<i>Média<sup>II</sup></i>	2030			1500			
<b>Número de Plantas (Planta mãe + filhos)**</b>							
	0	74	<i>Média<sup>III</sup></i>	0	74	<i>Média<sup>IV</sup></i>	<i>Média<sup>V</sup></i>
25	1,00 bA $\alpha$	1,00 bA $\alpha$	1,0	1,00 bA $\alpha$	1,00 bA $\alpha$	1,0	1,0
125	4,33 aA $\beta$	4,33 aA $\alpha$	4,33	7,33 aA $\alpha$	3,66 aB $\alpha$	5,5	4,9
<i>Média<sup>I</sup></i>	2,66	2,66		4,16	2,33		
<i>Média<sup>II</sup></i>	2,66			3,24			

\* Médias não seguidas da mesma letra (minúscula na coluna, maiúscula na linha e grega entre cultivares) diferem entre si pelo teste t, a 5% de probabilidade de erro.

\*\* Valores iguais a 1,00 indicam que não houve emissão de filhotes, somente a haste da planta-mãe.

Média I: média dos níveis de P em cada combinação CV vs.  $\text{Al}^{3+}$ .

Média II: média geral de cada CV.

Médias III e IV: média dos níveis de  $\text{Al}^{3+}$  em cada combinação CV vs. P.

Média V: média geral de cada nível de P.

**Tabela 2.** Massa seca de raízes (MSR), relação raiz: parte aérea (RRPA), comprimento de raízes (CR), área superficial de raízes (AS), volume de raízes (VR) e diâmetro médio de raízes (DR) de plantas de trigo cvs. IAC-5 e Onix em resposta a níveis de fósforo (P) (25 e 125  $\mu\text{M}$ ) e alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ ) (0 e 75  $\mu\text{M}$ ) na solução nutritiva. Santa Maria, 2017.

Nível de P ( $\mu\text{M}$ )	IAC-5			ONIX			
	Nível de Al ( $\mu\text{M}$ )			Nível de Al ( $\mu\text{M}$ )			
<b>Massa Seca de Raízes (g planta<sup>-1</sup>)</b>							
	0	74	<i>Média<sup>III</sup></i>	0	74	<i>Média<sup>IV</sup></i>	<i>Média<sup>V</sup></i>
25	0,40 bA $\alpha$ *	0,23 bA $\alpha$	0,31	0,35 bA $\alpha$	0,21 bA $\alpha$	0,28	0,29
125	0,84 aA $\beta$	0,91 aA $\alpha$	0,87	1,12 aA $\alpha$	0,82 aB $\alpha$	0,97	0,92
<i>Média<sup>I</sup></i>	0,62	0,57		0,73	0,51		
<i>Média<sup>II</sup></i>	0,59			0,62			
<b>Relação Raiz: Parte Aérea</b>							
	0	74	<i>Média<sup>III</sup></i>	0	74	<i>Média<sup>IV</sup></i>	<i>Média<sup>V</sup></i>
25	0,24	0,22	0,23	0,30	0,30	0,30	0,27 b
125	0,16	0,14	0,15	0,24	0,27	0,25	0,20 a
<i>Média<sup>I</sup></i>	0,20	0,18		0,27	0,28		
<i>Média<sup>II</sup></i>	0,19 $\beta$			0,28 $\alpha$			
<b>Comprimento de Raízes (cm)</b>							
	0	74	<i>Média<sup>III</sup></i>	0	74	<i>Média<sup>IV</sup></i>	<i>Média<sup>V</sup></i>
25	4210 bA $\alpha$	2267 bA $\alpha$	3239	2868 bA $\alpha$	1694 bA $\alpha$	2281	2760
125	7681 aA $\alpha$	10201 aA $\alpha$	8941	8496 aA $\alpha$	6271 aA $\beta$	7384	8162
<i>Média<sup>I</sup></i>	5945	6234		5682	3983		
<i>Média<sup>II</sup></i>	6090			4832			
<b>Área Superficial (cm<sup>2</sup>)</b>							
	0	74	<i>Média<sup>III</sup></i>	0	74	<i>Média<sup>IV</sup></i>	<i>Média<sup>V</sup></i>
25	403,0 bA $\alpha$	213,0 bA $\alpha$	308,0	306,2 bA $\alpha$	178,8 bA $\alpha$	242,5	275,3
125	796,0 aB $\alpha$	1044,4 aA $\alpha$	920,2	988,7 aA $\alpha$	751,3 aB $\beta$	870,0	895,1
<i>Média<sup>I</sup></i>	599,5	628,7		647,4	465,1		
<i>Média<sup>II</sup></i>	614,1			556,2			
<b>Volume (cm<sup>3</sup>)</b>							
	0	74	<i>Média<sup>III</sup></i>	0	74	<i>Média<sup>IV</sup></i>	<i>Média<sup>V</sup></i>
25	3,080 bA $\alpha$	1,600 bA $\alpha$	2,340	2,627 bA $\alpha$	1,510 bA $\alpha$	2,068	2,204
125	7,137 aA $\beta$	8,600 aA $\alpha$	7,868	9,273 aA $\alpha$	7,237 aB $\alpha$	8,255	8,602
<i>Média<sup>I</sup></i>	5,108	5,100		5,950	4,373		
<i>Média<sup>II</sup></i>	5,104			5,162			
<b>Diâmetro (mm)</b>							
	0	74	<i>Média<sup>III</sup></i>	0	74	<i>Média<sup>IV</sup></i>	<i>Média<sup>V</sup></i>
25	0,304 bA $\beta$	0,302 aA $\beta$	0,303	0,339 aA $\alpha$	0,334 bA $\alpha$	0,336	0,319
125	0,375 aA $\alpha$	0,327 aB $\beta$	0,351	0,363 aA $\alpha$	0,383 aA $\alpha$	0,373	0,362
<i>Média<sup>I</sup></i>	0,339	0,314		0,351	0,358		
<i>Média<sup>II</sup></i>	0,327			0,355			

\* Médias não seguidas da mesma letra (minúscula na coluna, maiúscula na linha e grega entre cultivares) diferem entre si pelo teste t, a 5% de probabilidade de erro.

Média I: média dos níveis de P em cada combinação CV vs.  $\text{Al}^{3+}$ .

Média II: média geral de cada CV.

Médias III e IV: média dos níveis de  $\text{Al}^{3+}$  em cada combinação CV vs. P.

Média V: média geral de cada nível de P.

## 2.8. DISCUSSÃO GERAL

A deficiência de P e a toxidez por  $Al^{3+}$ , como já abordado, são duas das principais condições limitantes às culturas agrícolas, sendo amplamente encontradas ao redor do mundo. No Brasil não é diferente, sendo, essas condições, presentes na maior parte das regiões produtoras e, na maioria das vezes, ocorrem simultaneamente.

O processo de formação de boa parte dos solos brasileiros tornou eles ácidos e pobres em vários nutrientes, o torna necessária a correção do pH e adição de altas doses de fertilizantes, sejam eles orgânicos ou minerais. No entanto, as reservas dos principais nutrientes são limitadas e, no caso do P, estima-se que até o final deste século ocorra a exaustão das fontes mais lábeis, incorrendo em um grande problema na manutenção da produtividade das culturas.

A busca por cultivares cada mais eficientes na aquisição e uso de nutrientes e, ao mesmo tempo, tolerantes aos principais estresses – aqui podemos incluir, além de elementos tóxicos, a tolerância à deficiência hídrica e à salinidade – deve ser uma área do melhoramento com grande desenvolvimento nas próximas décadas e tende a gerar resultados muito promissores.

O estudo da deficiência de nutrientes e tolerância a estresses tem evoluído muito, principalmente na identificação dos principais mecanismos envolvidos e como cada planta responde às diferentes situações. Assim, já se tem elucidado alguns dos mecanismos de resposta à deficiência de P, como a cessão do crescimento da parte aérea e redirecionamento dos fotoassimilados para o sistema radicular, na busca de aumentar a exploração do solo em busca do nutriente, promovendo alterações marcantes no crescimento das raízes das diversas ordens, uso de transportadores de alta afinidade, rotas metabólicas alternativas, entre outras estratégias que visam ao aumento da absorção ou conservação do nutriente.

Da mesma forma, a tolerância ao  $Al^{3+}$  está atribuída a uma maior exsudação de ácidos orgânicos nas paredes celulares e rizosfera, complexação com o P presente na célula, transporte e compartimentalização do metal nos vacúolos e /ou parte aérea, atividade antioxidante, entre outros. No caso específico do trigo, o gene TaALMT1 codifica uma proteína de membrana responsável pelo efluxo de malato e é uma das principais estratégias de tolerância já verificadas entre as diversas espécies, sendo possível até mesmo sua transferência entre plantas.

Portanto, várias são os mecanismos já descritos como estratégias utilizadas pelas plantas para superar esses dois fatores estressores. Porém, muitas das técnicas utilizadas na identificação desses mecanismos requerem uma série de equipamentos e recursos, técnicos e humanos. Dessa forma, a possibilidade de avaliação e seleção de materiais mais adaptados a

partir de técnicas rápidas e de baixo custo, mas que, ao mesmo tempo, estejam correlacionadas com as respostas metabólicas e genéticas conhecidas, torna-se muito importante na evolução do melhoramento de plantas e busca de cultivares mais tolerantes e / ou eficientes.

O presente trabalho, portanto, buscou avaliar a resposta de cultivares que são contrastantes nas respostas tanto ao P quanto ao  $Al^{3+}$  na alteração de características fenotípicas de mensuração relativamente rápida e de baixo custo. A alteração na arquitetura do sistema radicular, como já discutido no decorrer do trabalho, tem um componente definido embrionariamente em função das características próprias de cada cultivar, mas, por outro lado, é fortemente influenciado pelas condições do meio em que está exposto. Isso, permitiu a verificação de diferentes respostas das cultivares em cada situação abordada.

Algumas respostas verificadas ao longo do trabalho foram semelhantes entre as cultivares, apesar das diferenças entre elas, como também já discutida ao longo desta tese. Por outro lado, outras respostas foram bem específicas para uma determinada cultivar em uma condição específica, o que a torna muito interessante no processo de seleção das plantas mais adaptadas. Inicialmente, a deficiência de P promoveu uma redução do crescimento de todas as cultivares mas, a cv. IAC-5, considerada por Schaich (2014) como eficiente na utilização de P, apresentou maior resposta com o aumento na concentração do nutriente, tanto no crescimento da parte aérea como de caracteres do sistema radicular. Houve, também, um aumento no diâmetro e redução da proporção de raízes finas com a baixa concentração de P na solução.

No segundo trabalho, verificou-se que a presença de  $Al^{3+}$  em altas concentrações promove uma grande redução no crescimento de uma série de variáveis, sendo novamente a cv. IAC-5, tolerante ao  $Al^{3+}$ , a que apresentou os resultados mais interessantes. Nesse caso, essa cultivar foi a que sofreu os menores danos do  $Al^{3+}$  no crescimento de raízes laterais primárias e secundárias, o que torna essas variáveis boas indicadores da tolerância ao metal. Por outro lado, a cv. Anahuac,  $Al^{3+}$ -sensível, mostrou o maior aumento no diâmetro das raízes laterais primárias e secundárias em resposta à concentração de  $Al^{3+}$ , o que torna essa característica indicador de sensibilidade ao metal.

Nos outros dois trabalhos apresentados, em que se estudou a interação entre P e  $Al^{3+}$ , foi possível verificar que as respostas encontradas no experimento de curta duração, de maneira geral, foram semelhantes às encontradas no experimento em que as plantas foram conduzidas até a antese. Com isso, pode-se sugerir que a seleção de plantas baseadas em caracteres medidos em experimentos de curta duração é adequada, uma vez que reflete as respostas obtidas a longo

prazo, contribuindo com a redução do tempo necessário para a escolha dos materiais mais adaptados.

Os trabalhos utilizaram como fonte principal de avaliação o sistema radicular intacto das plantas. Após o período de crescimento, as plantas foram colhidas e as raízes digitalizadas em escâner para depois serem avaliadas pelo programa WinRhizo. Essa técnica apresenta como vantagens a relativa facilidade de avaliação do sistema radicular, permitindo a obtenção de diversos caracteres relacionados à arquitetura do sistema radicular. Além disso, após a aquisição do escâner (ou câmera digital) e do programa, essa técnica não possui custo adicional com reagentes ou procedimento, e permite chegar-se aos resultados esperados em um tempo curto.

Por fim, o sistema experimental utilizado em três dos experimentos apresentados, com substrato inerte composto de poliestireno expandido e sistema de irrigação automático, permite que sejam feitos ensaios com diferentes materiais de maneira rápida, com relativamente baixo dispêndio de mão-de-obra e, mais importante, permite a avaliação do sistema radicular intacto, o que não é possível em experimentos realizados em solos ou até mesmo em areia.

Ainda são necessários mais trabalhos para quantificar melhor as respostas dos diferentes fatores estressores nas alterações nas raízes, bem como períodos de avaliação, tempo de exposição e outras possíveis peculiaridades que a metodologia apresenta, mas, com base nos trabalhos aqui apresentados, é possível verificar elementos suficientes para sua utilização.

### 3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CALEGARI, A. et al. Long-term effect of different soil management systems and winter crops on soil acidity and vertical distribution of nutrients in a Brazilian Oxisol. **Soil and Tillage Research**, v.133, p.32-39, 2013.

CHEN, R.F. et al. Aluminium–phosphorus interactions in plants growing on acid soils: does phosphorus always alleviate aluminium toxicity? **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v.92, p.995-1000, 2012.

CONAB – COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da safra brasileira de grãos, V.4 – SAFRA 2016/2017 – N.4. Brasília: CONAB, 2017. 160p. Disponível em: [www.conab.gov.br](http://www.conab.gov.br)

DARKÓ, E. et al. Aluminium toxicity, Al tolerance and oxidative stress in an Al-sensitive wheat genotype and in Al-tolerant lines developed by in vitro microspore selection. **Plant Science**, v.166, p.583–591, 2004.

DONG, B et al. Effects of aluminum on physiological metabolism and antioxidant system of wheat (*Triticum aestivum* L.). **Chemosphere**, v.47, p.87–92, 2002.

DONG, B. et al. Phosphate uptake in *Arabidopsis thaliana*: dependence of uptake on the expression of transporter genes and internal phosphate concentrations. **Plant, Cell and Environment**, v.22, p.1455–1461, 1999.

ECHART, C.L.; CAVALLI-MOLINA, S. Fitotoxicidade do alumínio: efeitos, mecanismo de tolerância e seu controle genético. **Ciência Rural**, v.31, p.531-541, 2001.

GAUME, A. et al. Aluminum resistance in two cultivars of *Zea mays* L.: Root exudation of organic acids and influence of phosphorus nutrition. **Plant and Soil**, v.234, p.73–81, 2001.

HE, G. Effect of aluminum toxicity and phosphorus deficiency on the growth and photosynthesis of oil tea (*Camellia oleifera* Abel.) seedlings in acidic red soils. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.33, p.1285-1292, 2011.

KINRAIDE, T.B. et al. Interactive effects of Al<sup>3+</sup>, H<sup>+</sup> and other cations on root elongation considered in terms of cell-surface electrical potential. **Plant Physiology**, v.99, p.1461-1468, 1992.

LAMBERS, H et al. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. **Annals of Botany**, v.98, p.693–713, 2006.

- LIAO, H. et al. Phosphorus and aluminum interactions in soybean in relation to aluminum tolerance. exudation of specific organic acids from different regions of the intact root system. **Plant Physiology**, v.141, p.674–684, 2006.
- LIN, W. et al., Molecular regulators of phosphate homeostasis in plants. **Journal of Experimental Botany**, v.60, p.1427–1438, 2009.
- LYNCH, J. Root Architecture and Plant Productivity. **Plant Physiology**, v.109, p.7-13, 1995.
- MARSCHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. London: Academic, 1995.
- MIGUEL, P.S.B. et al. Efeitos tóxicos do alumínio no crescimento das plantas: mecanismos de tolerância, sintomas, efeitos fisiológicos, bioquímicos e controles genéticos. **CES Revista**, v.24, p.13-29, 2010.
- MOSSOR-PIETRASZEWSKA, T. Effect of aluminum on plant growth and metabolism. **Acta Biochimica Polonica**, v.48, p.673-686, 2001.
- NUNES, R.S. et al. Distribuição de fósforo no solo em razão do sistema de cultivo e manejo da adubação fosfatada. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.35, p.877-888, 2011.
- RAGHOTHAMA, K.G. Phosphate Acquisition. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 50, p.665-693, 1999.
- RAGHOTHAMA, K.G.; KARTHIKEYAN, A.S. Phosphate acquisition. **Plant and Soil**, v.274, p.37-49, 2005.
- RHEINHEIMER, D.S.; ANGHINONI, I. Distribuição do fósforo inorgânico em sistemas de manejo de solo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.36, p.151-160, 2001.
- RYAN, P.R. et al. The identification of aluminium-resistance genes provides opportunities for enhancing crop production on acid soils. **Journal of Experimental Botany**, v.62, p.9-20, 2011.
- ROSSI, R. M.; NEVES, M. F. **Estratégias para o Trigo no Brasil**. São Paulo: Atlas, 2004
- SHEN, J. et al. Phosphorus Dynamics: From Soil to Plant. **Plant Physiology**, v.156, p.997-1005, 2011.
- SILVA, S. et al. Zonal responses of sensitive vs. tolerant wheat roots during Al exposure and recovery. **Journal of Plant Physiology**, v.169, p.760–769, 2012.

TABALDI, L.A. et al. Effects of metal elements on acid phosphatase activity in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. **Environmental and Experimental Botany**, v.59, p.43-48, 2007.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 4ed., Porto Alegre: Artmed, 2009. 848p.

THOMAS, D.S. et al. Leaf inorganic phosphorus as a potential indicator of phosphorus status, photosynthesis and growth of *Eucalyptus grandis* seedlings. **Forest Ecology and Management**, v.223, p.267-274, 2006.

USDA – UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. **World Agricultural Supply and Demand Estimates**. N.562, 2017. Disponível : <https://www.usda.gov/oce/commodity/wasde/latest.pdf>. Acesso: 14/02/2017.

VITORELLO, V.A.; HAUG, A. An aluminum-morin fluorescence assay for the visualization and determination of aluminum in cultured cells of *Nicotiana tabacum* L. cv. BY-2. **Plant Science**, v.122, p.35-42, 1997.

VON UEXKÜLL, H.R.; MUTERT, E. Global extent, development and economic impact of acid soils. **Plant and Soil**, v.171, p.1-15, 1995.

WANG, Y. et al. Dual effects of transgenic *Brassica napus* over expressing CS gene on tolerances to aluminum toxicity and phosphorus deficiency. **Plant and Soil**, v.362, p.231-246, 2013.

WASAKI, J. et al. Overexpression of the LASAP2 gene for secretory acid phosphatase in white lupin improves the phosphorus uptake and growth of tobacco plants. **Soil Science & Plant Nutrition**, v.55, p.107-113, 2009.

WILLIAMSON, L.C. et al. Phosphate availability regulates root system architecture in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v.126, p.875-882, 2001.

XU, H.X. Effect of phosphorus deficiency on the photosynthetic characteristics of rice plants. **Russian Journal of Plant Physiology**, v.54, p.741-748, 2007.

ZHANG, G. Alteration of plasma membrane lipids in aluminum-resistant and aluminum-sensitive wheat genotypes in response to aluminum stress. **Physiologia Plantarum**, v.99, p.302-308, 1997.

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

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

ZHU, Z. et al. Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.). **Plant Science**. v.167, p.527-533, 2004.