

COMPORTAMENTO DO FÓSFORO EM SOLO E PLANTA**PHOSPHORUS BEHAVIOR IN SOIL AND PLANT**Cesar Crispim Vilar¹; Flavia Carolina Moreira Vilar²

¹Docente do Curso de Agronomia da Faculdade Integrado de Campo Mourão - PR. Endereço para correspondência: Rodovia BR 158, KM 207, s/n, CEP 87300-970, Campo Mourão, Paraná, Brasil. e-mail: cesarcvilar@gmail.com.

²Engenheira Agrônoma. Doutoranda em Proteção de Plantas da Universidade Estadual de Maringá – Maringá – PR. e-mail: flacmoreira@gmail.com

Resumo

Este estudo teve por objetivo integrar os processos no solo e planta que influem na disponibilidade de fósforo, buscando informações sobre o comportamento deste elemento na planta em diferentes solos. Nos solos altamente intemperizados o fósforo (P) apresenta intensa relação com os constituintes mineralógicos. Esse fato faz com que a maior parte do P esteja adsorvido fortemente, tornando-se indisponível às plantas. A capacidade do solo em adsorver fósforo é em média 1.000 vezes maior que a adubação fosfatada geralmente aplicada, implicando que, em condições naturais, exista uma tendência à deficiência desse elemento. O nível crítico pode ser utilizado para avaliar o teor de elemento no solo que proporciona maior produção relativa das culturas. Nessas condições, espera-se maior nível crítico em solos que adsorvem mais P. No entanto, o oposto é o que ocorre, solos que apresentam baixa capacidade de adsorver fósforo apresentam maior nível crítico. Esse fato está relacionado à maior eficiência de utilização e absorção que a planta pode apresentar sob estas condições. De modo geral, as plantas apresentam diversas formas de amenizar os problemas decorrentes da deficiência de P, que podem ser divididas em: a) alterações que objetivam a conservação do uso de fósforo e b) alterações que aprimoram a aquisição ou absorção de fósforo. Além dessas alterações, podem ocorrer associações micorrízicas simbióticas aumentando a área de exploração do solo e liberando fosfatases. Como o P é um elemento que chega à raiz predominantemente por difusão, fatores como o maior crescimento de raízes são mais relevantes que estudos cinéticos do fenômeno de aquisição de P. O trabalho permitiu concluir que o comportamento do P no solo e na planta depende de propriedades mineralógicas do solo.

Palavras chaves: nível crítico; eficiência; mineralogia.

Abstract

In highly weathered soils phosphorus (P) has a close relationship with the mineralogical constituents. This fact makes the most of P strongly adsorbed and unavailable to plants. The ability of soil to adsorb phosphorus is on average 1,000 times higher than the phosphate fertilizer applied, implying that, under natural conditions, there is a tendency to deficiency. The critical content can be used to evaluate the soil element content that provides greater relative crops production. Under these conditions, it is expected higher critical content in soils with higher adsorption. However the opposite is the case, soils with low P adsorption capacity own higher critical content. This fact is related to the plant P use and efficiency. In general, plants have several ways to alleviate the problems arising from P deficiency. Two main general forms can be divided into: a) changes that aim to conserve the use of phosphorus and b) changes that enhance the acquisition and absorption of phosphorus. Besides these changes, there may be symbiotic mycorrhizal associations increasing the area of soil exploration and releasing phosphatases. As P is an element that gets to the root predominantly by diffusion, factors such as greater root growth are more important than kinetic studies in P acquisition.

Key words: Critical content; efficiency; mineralogy.

Recebido em: 17/10/2013.

Aceito em: 23/11/2013.

Introdução

O fósforo é um dos macronutrientes essenciais menos absorvido pelas plantas. Em contrapartida é o elemento mais utilizado no Brasil para a adubação de manutenção e correção de grandes culturas. Esta controvérsia se dá pela intensa interação que o fósforo apresenta com os solos altamente intemperizados (VILAR et al., 2010). Esses solos estão presentes em condições de clima tropical e subtropical onde a precipitação é superior à evapotranspiração o que favorece a lixiviação de cátions básicos e sílica, resultando na formação de reduzido número de minerais (ALLEN et al., 1989). Os minerais que predominam nesses solos são a caulinita, os óxidos de ferro e os óxidos de alumínio, podendo alguns solos ter pequena quantidade de minerais de argila do tipo 2:1 com alumínio na entrecamada.

Os óxidos de ferro e alumínio apresentam no pH dos solos agrícolas carga predominantemente positiva, devido seu elevado pH no ponto de carga zero, proporcionado pela grande presença de grupos ferrol (Fe-OH) e aluminol (Al-OH) em sua superfície (VALLADARES et al., 2003). Com isso, estes minerais apresentam grande capacidade de adsorver ânions como o fosfato nesses solos. Pode-se observar que solos com diferentes características apresentam diferentes capacidades em adsorver o fósforo. Solos que apresentam elevada adsorção do fósforo propiciam baixa disponibilidade desse nutriente para a planta (NOVAIS et al., 2007).

Um dos principais métodos para se avaliar a necessidade de elementos pela planta por meio de análise de solo é a definição de níveis críticos para esses elementos. O nível crítico, geralmente, é considerado o teor no solo capaz de propiciar 90 ou 100 % de produção relativa (NOVAIS et al., 2007).

Um fato interessante na avaliação do nível crítico de fósforo é que, em solos onde a adsorção de fósforo é maior, ou seja, têm menos fósforo em solução, o nível crítico é menor, ou

seja, a planta precisa de menos fósforo para alcançar a produção relativa máxima (MUNIZ et al., 1985).

Existem diversos trabalhos que mostram que esta relação está associada a mecanismos controlados pela planta por indução de deficiência de fósforo e que possibilita maior produção de unidade de massa seca por unidade de fósforo utilizada (MUNIZ et al., 1985). Estudos propõe que esse fato pode estar associado a menor mobilização de fósforo para o vacúolo e maior utilização dele nos processos metabólicos e estruturais (UHDE-STONE et al., 2003). Além disso, existem indícios de que as plantas podem acidificar a rizosfera com substâncias como o malato e o citrato disponibilizando fósforo (RYAN et al., 2001). Outra resposta pode estar na associação das raízes com fungos simbióticos que produzem fosfatases ácidas ou mineralizam fósforo orgânico do meio disponibilizando a planta (MURLEY et al., 1998). Além dessas relações a absorção e utilização do fósforo ainda se relacionam com outros fenômenos, como a fixação biológica de nitrogênio (VANCE et al., 2001).

Esta revisão foi realizada com o objetivo de integrar os processos no solo e planta que influem na disponibilidade de fósforo, buscando informações sobre o comportamento deste elemento na planta em diferentes solos.

Revisão de Literatura

Fósforo no solo

Adsorção de fósforo: Os solos das regiões com clima tropical e subtropical apresentam elevado grau de desenvolvimento pedogenético. Nesses solos, o intenso intemperismo leva à formação de um número reduzido de minerais (ALLEN et al., 1989), que se acumulam durante o tempo. Os principais minerais encontrados podem ser divididos em dois grupos: a) os filossilicatos e b) os oxi-hidróxidos de ferro e alumínio (óxidos de Fe e Al).

Filossilicatos são representados pelos minerais de argila 2:1 (vermiculitas,



montmorilonitas, etc) encontrados em baixas concentrações nos solos altamente intemperizados e pela caulinita que é um filossilicato do tipo 1:1 encontrado em maior abundância nesses solos. Hematita, goethita e maghemita são os principais óxidos de Fe e a gibbsita é o principal óxido de Al encontrado na fração argila desses solos (KER, 1995).

Embora um reduzido número de espécies minerais esteja presentes em solos muito intemperizados, existe grande diversidade de fatores e processos de formação e variadas condições pedogenéticas. Sabe-se que sob diferentes condições os minerais apresentam características distintas e, com isso, diferentes efeitos sob os solos em que estão presentes. Apesar da amplitude de características, a elevada adsorção de fósforo é comum, fazendo com que esses solos atuem como dreno de P (NOVAIS et al., 2007). Isto ocorre, pois, os principais constituintes de solos muito intemperizados apresentam alta afinidade pelo P, que leva à formação de complexos de superfície de esfera interna.

O fenômeno de retenção de P pelo solo foi estudado por Tomas Way em 1850, fenômeno esse conhecido há mais de 150 anos (NOVAIS; SMYTH, 1999). Esses autores colocam que, embora a retenção de P seja algo interessante para a utilização pelas plantas, o “envelhecimento” desse fenômeno pode se tornar problemático, pois, com isso, o P passaria de uma forma lábil para outra não-lábil.

Nos solos, a retenção do P pode ocorrer de diversas formas. Existem dois termos utilizados para se definir a disponibilidade do elemento às plantas, como já citado anteriormente, P-lábil e P-não-lábil. O primeiro é utilizado para definir as formas em equilíbrio rápido com a solução do solo e o último para representar compostos insolúveis e que só lentamente podem passar para a solução do solo (RAIJ, 1991).

O P-lábil é aquele que, geralmente, está adsorvido às cargas eletropositivas presentes nos

solos, principalmente, pela ocorrência de cargas dependentes de pH, em minerais como os óxidos de Fe e Al. Este fenômeno é denominado de adsorção não específica ou por formação de complexos de superfície de esfera externa (SPOSITO, 1989).

Já a fração não-lábil de P é retida, principalmente, pela adsorção específica ou por formação de complexo de esfera interna. Esta reação ocorre com troca de ligantes do fosfato por hidroxila, causando a formação de uma, duas ou três ligações covalentes entre o ânion fosfato e os minerais predominantes nestes solos.

Capacidade máxima de adsorção e nível crítico de fósforo:

A capacidade máxima de adsorção de fósforo é um parâmetro utilizado para avaliar a interação do solo com o fósforo e identifica a capacidade máxima que o solo tem de adsorver fósforo. Para solos do Estado do Paraná, por exemplo, são comumente encontrados valores variando de 50 a 2.500,00 mg de P por kg de solo com média de 800 mg kg⁻¹ (VILAR, 2010). Isso significa que, para saturar o solo com fósforo precisam-se em média de cerca de: 1.600 kg de P, 3.665 kg de P₂O₅ e 20.364 kg de superfosfato simples por hectare, considerando uma profundidade de 20 cm e densidade do solo de 1 g cm⁻³. Essas quantidades são exorbitantes se comparadas às quantidades aplicadas nos dias atuais, que são em média 60 a 80 kg de P₂O₅ por hectare. Com isso, nos solos com elevado grau de intemperismo as condições tendem a ser sempre de deficiência desse nutriente. Esse fato é amplificado pela rápida adsorção do P pelo solo, sendo que após 24 horas mais de 90% já está adsorvido (NOVAIS; SMYTH, 1999).

Em condições de pouca disponibilidade de fósforo as plantas tendem a absorver menos fósforo, entretanto a utilização do fósforo tende a ser mais eficiente. Com isso, é comum solos com elevada adsorção de fósforo apresentar menor nível crítico que solos com reduzida capacidade de adsorver este elemento (MUNIZ, 1985). Muniz et al. (1985) encontraram para um solo com baixa capacidade de adsorver fósforo



produção relativa de 90% equivalente a 17,52 g vaso⁻¹ sendo que a planta nesse solo absorveu o equivalente a 32 kg de P por hectare, para o mesmo experimento agora com um solo com alta capacidade de adsorver fósforo ele encontrou a mesma produção média relativa a 17,77 g vaso⁻¹, no entanto, essa planta absorveu o equivalente a 15 kg de P por hectare, mostrando que nesse solo ela foi mais eficiência na utilização do elemento, já que a produção não diferiu entre os solos.

Este fato está relacionado a alguns fenômenos, de controle da planta ou não, que foi de curiosidade de alguns pesquisadores na década passada e que hoje estão melhor elucidados e que neste trabalho serão tratados no item eficiência na utilização de fósforo.

Fósforo na planta

Absorção: A baixa disponibilidade de fósforo no solo exige um mecanismo de absorção muito eficiente. As plantas adquirem fósforo contra um elevado gradiente de concentração. Geralmente a concentração de fósforo inorgânico (Pi) no interior das células vegetais é 100 vezes maior do que na solução do solo (RAGHOTHAMA, 2000). Este fato somado à elevada carga negativa no interior da célula, requer a geração de um elevado gradiente eletroquímico para que ocorra absorção de Pi (SMITH, 2002). Esse potencial é gerado pela atuação de bombas de extrusão de prótons presentes nas membranas que são ativadas por ATP. Essas bombas criam tanto um gradiente elétrico, quanto de pH, interior negativo e exterior ácido. As maiores taxas de absorção de Pi ocorrem quando o pH do meio é entre 4,5 e 6,0 indicando que a forma que é mais absorvida é H₂PO₄⁻, pois nesse pH esta forma predomina. Estudos indicam também que após a absorção de Pi ocorre a despolarização da plasmalema o que indica que a absorção ocorre com o simporte de um cátion, predominantemente, H⁺.

Estudos de cinéticas de absorção indicam que as plantas apresentam tanto sistemas de baixa (Km entre 50 e 300 micromol L⁻¹) quanto de

alta afinidade (Km entre 1 e 10 micromol L⁻¹). De acordo com as concentrações na solução do solo o de alta afinidade são os que mediam a absorção de fósforo. Apesar de existirem muitos estudos quanto à cinética de absorção de P sabe-se que na solução do solo a cinética é diferente da solução nutritiva, sendo isso uma verdade para todos os elementos que chegam até a raiz por difusão. Isso acontece, pois existe uma zona de depleção de P, na rizosfera. Por isso, parâmetros como o crescimento de raiz e de difusão de P no solo se correlacionam melhor com a absorção de P que parâmetros cinéticos como o Km (NOVAIS & SMYTH, 1999). Os genes que codificam os transportadores de P estão presentes em maiores quantidades nas raízes de plantas sob deficiência de P.

Depois de ser absorvido o Pi tem 5 principais destinos, de acordo com Fernandes (2006):

- ingressa no compartimento metabólico (citoplasma celular e organelas), para formar principalmente ATP;
- uma pequena fração ingressa nas vias biosintéticas de fosfolípidos, DNA, RNA etc;
- parte é perdida por efluxo, dependendo das condições;
- Influxo e armazenamento de Pi no vacúolo para regulação homeostática da célula;
- é transportado simplásticamente até o parênquima do xilema e depois liberado no apoplasto para transporte à longa distância.

Transporte: Aceita-se que a principal forma de transporte de P na planta é Pi, embora não seja incomum determinar nucleotídeos, ATP e hexoses fosfatos no suco floemático (BIELESKI, 1973). O transporte de Pi no xilema é muito rápido podendo chegar a 80 cm h⁻¹ entre as lâminas foliares e o floema do pecíolo (BIELESKI, 1973). A redistribuição do P na planta é determinada mais pela relação fonte dreno e pelo requerimento de carboidratos pelo dreno do que pelo requerimento de P.

Em plantas sob deficiência de P ocorre acúmulo de P em compostos orgânicos nas



raízes, que diminui o transporte para a parte aérea e reduz o crescimento da mesma em relação a raiz.

O P aplicado via foliar pode ser rapidamente transportado para tecidos com crescimento ativo, entretanto, não se faz adubação foliar com P, pois não existe ainda fonte que supra a necessidade de P sem causar danos às folhas (FERNANDES, 2006).

Ainda em plantas com deficiência de P o fornecimento limitado de Pi da raiz pode ser equilibrado pela quebra de moléculas contendo P em folhas mais velhas e depleção das reservas de P para sanar a falta em folhas mais jovens e raiz. Comumente mais da metade de P reabsorvido por órgãos da planta com maior atividade pode provir da hidrólise de ácidos nucleicos e fosfolipídeos de órgãos mais velhos, como folhas senescentes (FERNANDES, 2006).

Interação do fósforo com outros nutrientes: A participação ativa de P nas reações fotossintéticas e no metabolismo do carbono sugere que o P tem participação essencial no metabolismo do nitrogênio (N). Esses dois macronutrientes apresentam uma relação sinérgica em que o aumento no suprimento dos dois nutrientes promove maiores aumentos de produção do que o maior suprimento de cada nutriente separadamente.

De acordo com Fernandes (2006), em plantas deficientes em P, ocorrem pelo menos três efeitos na assimilação de N:

- a) diminuição na absorção de nitrato;
- b) diminuição da translocação de nitrato absorvido para a parte aérea;
- c) acúmulo de aminoácidos tanto nas folhas quanto nas raízes, pela inibição da síntese de proteínas.

A absorção de nitrato é ativa e requer energia, ou seja, ATP para a criação de um gradiente de potencial eletroquímico para a absorção de N, ou seja, requer P. Da mesma forma a absorção de nitrato impacta sobre a fixação biológica de N₂ atmosférico que é grande

consumidora de energia e de esqueletos carbônicos produzidos pela fotossíntese.

Outra relação que deve ser considerada é a do P com nutrientes que estão na forma de cátions no solo. O problema desta ocorrência é que em algumas condições o fosfato pode precipitar com formas insolúveis de cálcio e zinco, principalmente, tornando-os indisponíveis a absorção pelas plantas.

Como dito, a deficiência de P influi diretamente na fotossíntese e na produção de energia, portanto, qualquer elemento que for absorvido ativamente, pode ter sua absorção afetada pelo suprimento de P.

Eficiência na utilização do fósforo: De modo geral, as plantas apresentam diversas formas de amenizar os problemas decorrentes da deficiência de P. De acordo com Vance et al. (2003) duas principais formas gerais podem ser divididas em:

- a) alterações que objetivam a conservação do uso de fósforo;
- b) alterações que aprimoram a aquisição ou absorção de fósforo.

Entre os processos que envolvem a conservação do uso de fósforo podem ser citados:

- a) decréscimo na taxa de crescimento

Reduzindo o crescimento à planta necessita de menos P para os processos que requerem energia e esqueletos carbônicos, com isso, o requerimento de P também se reduz (UHDE-STONE et al., 2003).

- b) aumento do crescimento por unidade de fósforo absorvido

Com a melhor eficiência na utilização do P mais unidades de massa seca serão produzidas por unidade de P absorvido, daí a relevância dos processos que serão exemplificados a seguir (MUNIZ et al., 1985).

- c) remobilização de Pi interno

Em condições de deficiência de P menor quantidade desse elemento é determinada no vacúolo, indicando que a remobilização do P armazenado ou o menor armazenamento pode



aumentar a eficiência de utilização. Além disso, a redistribuição rápida associada à relação fonte dreno no interior da planta pode fazer com que o P seja redistribuído de órgãos menos ativos para órgãos mais ativos metabolicamente (BALDWIN et al., 2001).

d) modificações no metabolismo de carbono alterando etapas que requerem P

Em algumas espécies pode ocorrer a utilização de vias alternativas na glicólise, tendo o PPi servindo como energia ao invés de ATP. O exemplo é que quando ocorre deficiência de P a planta substitui a fosfofrutoquinase que é ATP dependente por frutose1,6-bifosfato que requer PPi. Outro exemplo são as bombas de prótons no tonoplasto que podem ser substituídas de enzimas dependentes de ATP para enzimas dependentes de PPi para criar um gradiente eletroquímico (DANCER et al., 1990). Como o PPi é considerado produto do metabolismo e anabolismo secundário a utilização dele como energia mantém os níveis de ATP mais suficientes na planta (PLAXTON; CARSWELL, 1999).

e) rotas alternativas na respiração

Baixo suprimento de fósforo inibe a respiração mitocondrial por redução da atividade da cadeia transportadora de elétrons via citocromo. A rota alternativa à essa inclui as enzimas NADH desidrogenase e da oxidase alternativa. A oxidase alternativa catalisa a oxidação do ubiquinol e a redução do oxigênio para água, mas sem passar pelas últimas duas etapas relativas ao citocromo que consumiriam energia na forma de ATP (RYCHTER et al., 1992).

Entre os processos que aprimoram a absorção e aquisição de P estão:

a) secreção de fosfatases

Enzimas responsáveis pela desfosforilação de moléculas orgânicas, o que facilita a mineralização do fósforo orgânico presente na rizosfera, que não seria absorvido dessa forma pela planta (HUNTER; LEUNG, 2001).

b) exsudação de ácidos orgânicos

Como visto no solo o fósforo pode estar complexado por metais, como o Fe e o Al em

solos ácidos e o Ca em solos alcalinos. Esse fato associado ao de que as plantas são mais efetivas em absorver fósforo na faixa de pH de 4,5 a 6,0 sugere que uma alteração no pH da rizosfera mede sensivelmente a disponibilidade de P. Esta alteração de pH é realizada com a exsudação de ácidos orgânicos, exemplos são o ácido aspártico e o ácido cítrico (RYAN et al., 2001).

c) maior crescimento radicular pela alteração em sua arquitetura

A arquitetura das raízes das plantas corresponde à configuração espacial complexa das raízes em respostas às condições de solos. O que geralmente ocorre é um maior crescimento das raízes laterais em detrimento da primária, explorando assim maior volume de solo em curto prazo. Essa mudança na arquitetura das raízes da planta esta associada também a um aumento da densidade de raízes capilares, raízes essas que nessas condições ficam mais compridas. Algumas espécies de plantas mais adaptadas às condições de deficiência de P podem produzir um tipo especial de raiz, as raízes proteóides (ADAMS; PATE, 2002).

d) aumento da área superficial das raízes pela diferenciação de outros tipos de raízes

Assim como demonstrado no item anterior, plantas sob deficiência de P podem diferenciar raízes laterais e/ou proteóides, dependendo da espécie em questão. As raízes proteóides diferenciam-se das laterais por serem iniciadas em qualquer ponto do xilema, ter seu desenvolvimento em ondas, apresentar maior abundância de células e ocorrer só em plantas que não fazem associação micorrizica simbiótica. De modo geral, o acúmulo de carboidratos nas raízes de plantas deficientes em P faz que aconteça a desdiferenciação dessas raízes e que seja aumentada a área de exploração das mesmas (WILLIAMSON et al., 2001). Como o fósforo chega à raiz principalmente por difusão a área de exploração radicular do solo pelas raízes tem relação direta com a absorção de P, ou seja, quanto maior a área de exploração maior a absorção.



e) expressão de transportadores de Pi.

Em plantas deficientes em P ocorre a expressão de genes específicos que produzem maior quantidade de mRNA para a síntese de proteínas transportadoras de Pi.

Além desses processos a associação micorrízica simbiótica têm se mostrado de grande valia para a melhor utilização do P presente nos solos, tanto por aumento da área de exploração das raízes associadas às hifas, quanto pela secreção de fosfatases ácidas e consequentes mineralização e disponibilização de P (MITSUKAWA et al., 1997).

Comentários

Com base no estudo realizado sobre os processos no solo e planta que influem na disponibilidade de fósforo, podemos concluir que o comportamento do fósforo no solo varia com a mineralogia o que afeta a capacidade de adsorção de fósforo. Em solos com diferentes capacidades de adsorção a planta modifica seu metabolismo de forma a ser mais eficiente na utilização deste elemento. Sendo assim, o manejo do fósforo nos cultivos deve levar em consideração as propriedades do solo, pois elas afetam diretamente o comportamento da planta.

Referências

- ADAMS, M. A.; PATE, J. S. Phosphorus sources and availability modify growth and distribution of root clusters and nodules of native Australian legumes. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, p. 837–850, 2002.
- ALLEN, B. L.; HAJEK, B. F. Mineral occurrence in soil environments. In: DIXON, J. B.; WEED, S. B. (Eds.). **Minerals in soil environments**. 2. ed. Madison: Soil Science Society of America, 1989. p. 199-278.
- BALDWIN, J. C.; ATHIKKATTUVALASU, S. K.; RAGHOTHAMA, K. G. LEPS2, a phosphorus starvation-induced novel acid phosphatase from tomato. **Plant Physiology**, v. 125, p. 728–737, 2001.
- BIELESKI, R. L. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. **Ann. Rev. Plant Physiol.**, v. 24, p. 225-252, 1973.
- DANCER, J. et al. Independent changes of inorganic pyrophosphate and the ATP/ADP or UTP/UDP ratios in plant suspension cultures. **Plant Science**, v. 66, p. 59–63, 1990.
- FERNANDES, M. S. **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006.
- KER, J. C. **Mineralogia, sorção e desorção de fosfato, magnetização e elementos traços de Latossolos do Brasil**. 1995. 181p. (Tese de Doutorado). Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 1995.
- MITSUKAWA, N. et al. Overexpression of an Arabidopsis thaliana high-affinity phosphate transporter gene in tobacco cultured cells enhances cell growth under phosphate-limited conditions. **Proceedings of the National Academy of Sciences, USA** v. 94, p. 7098–7102, 1997.
- MUNIZ, A. S. et al. Nível crítico de fósforo na parte aérea da soja como variável do fator capacidade de fósforo do solo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 9, p. 237-243, 1985.
- MURLEY, V. R.; THEODOROU, M. E.; PLAXTON, W. C. Phosphate starvation-inducible pyrophosphate-dependent phosphofructokinase occurs in plants whose roots do not form symbiotic associations with mycorrhizal fungi. **Physiologia Plantarum**, v. 103, p. 405–414, 1998.
- NOVAIS, R. F.; SMYTH, T. J. **Fósforo em solo e planta em condições tropicais**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1999.
- NOVAIS, R. F. et al. Fósforo. In: **Fertilidade do solo**. Viçosa: Viçosa, 2007. p.472-537.



- PLAXTON, W. C.; CARSWELL, M.C. Metabolic aspects of the phosphate starvation response in plants. In: Lerner HR, ed. **Plant responses to environmental stress: from phytohormones to genome reorganization**. New York, NY, USA: Marcel-Dekker, p. 350–372, 1999.
- RAGHOTHAMA, K. G. Phosphate transport and signaling. **Curr. Opin. Plant Biol.**, v. 3, p.182-187, 2000.
- RAIJ, B. V. **Fertilidade do solo e adubação**. Piracicaba: Ceres, 1991.
- RYAN, P. R.; DELHAIZE, E.; JONES, D. L. Function and mechanism of organic anion exudation from plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 52, p. 527–560, 2001.
- RYCHTER, A. M. et al. The effect of phosphate deficiency on mitochondria activity and adenylate levels in bean roots. **Physiologia Plantarum**, v. 84, p. 80–86, 1992.
- SMITH, F. W. The phosphate uptake mechanism. **Plant Soil**, v. 245, p.105-114, 2002.
- SPOSITO, G. **The chemistry of soils**. New York: Oxford University Press, 1989.
- UHDE-STONE, C. et. al. Acclimatation of white lupin to phosphorus deficiency involves enhanced expression of genes related to organic acid metabolism. **Plant and Soil**, v. 248, p. 99–116, 2003.
- VANCE, C. P. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition: plant nutrition in a world of declining renewable resources. **Plant Physiology**, v. 127, p. 390–397, 2001.
- VANCE, C. P. et al. Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytol.**, v. 157, p. 423-447, 2003.
- VALLADARES, G. S.; PEREIRA, M. G.; ANJOS, L. H. C. dos. Phosphate sorption in low activity clay soils. **Bragantia**, v. 62, p. 111-118, 2003.
- VILAR, C. C. et al. Capacidade máxima de adsorção de fósforo relacionada a formas de ferro e alumínio em solos subtropicais. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 34, p. 1059-1068, 2010.
- VILAR, C. C. **Interação entre atributos físicos, químicos e mineralógicos com a capacidade máxima de adsorção de fósforo e chumbo de amostras do horizonte A e B de Latossolos do Estado do Paraná tratadas com calcário e fosfato**. 2010. 142p. (Dissertação Mestrado)- Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 2010.
- WILLIAMSON, L. C. et al. Phosphate availability regulates root system architecture in Arabidopsis. **Plant Physiology**, v. 126, p. 875–882, 2001.

