

UNIVERSIDADE DE PASSO FUNDO
FACULDADE DE AGRONOMIA E MEDICINA VETERINÁRIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

**EFICIÊNCIA NUTRICIONAL DE FÓSFORO, EM ESTÁDIOS FENOLÓGICO
DE AVEIA-BRANCA**

Vanessa Dal'Maso

Passo Fundo

2020

Vanessa Dal'Maso

EFICIÊNCIA NUTRICIONAL DE FÓSFORO, EM ESTÁDIOS FENOLÓGICO DE
AVEIA-BRANCA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária da Universidade de Passo Fundo, como requisito parcial para obtenção de título de Mestre em Agronomia.

Orientador:

Dr. Pedro Alexandre Varella Escosteguy

Coorientador:

Dra. Dielli Aparecida Didoné

Passo Fundo
2020

CIP – Catalogação na Publicação

D148e Dal'Maso, Vanessa
Eficiência nutricional de fósforo, em estádios fenológico de
aveia-branca [recurso eletrônico] / Vanessa Dal'Maso. – 2020.
2.1 MB ; PDF.

Orientador: Prof. Dr. Pedro Alexandre Varella Escosteguy.
Coorientadora: Profa. Dra. Dielli Aparecida Didoné.
Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade de
Passo Fundo, 2020.

1. Aveia – Fenologia. 2. Aveia – Nutrição. 3. Plantas – Efeito
do fósforo. I. Escosteguy, Pedro Alexandre Varella, orientador.
II. Didoné, Dielli parecida, coorientadora. III. Título.

CDU: 633.13

ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO



PPGAgro
Programa de Pós-Graduação
em Agronomia

ATA 280/2020 DA DEFESA DE DISSERTAÇÃO DA CANDIDATA VANESSA DAL MASO. DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA – ÁREA DE CONCENTRAÇÃO EM PRODUÇÃO E PROTEÇÃO DE PLANTAS DA FACULDADE DE AGRONOMIA E MEDICINA VETERINÁRIA DA UNIVERSIDADE DE PASSO FUNDO.

Aos vinte e sete dias do mês de março de dois mil e vinte, às oito horas, por meio de videoconferência, sob a Presidência do Dr. Pedro Alexandre Varella Escosteguy, em sessão pública, reuniu-se a Comissão Examinadora da defesa de dissertação de **Vanessa Dal Maso**, Programa de Pós-Graduação em Agronomia - Área de Concentração em Produção e Proteção de Plantas, constituída pelos Doutores: Pedro Alexandre Varella Escosteguy (orientador), Dielli Aparecida Didoné (coorientadora), Nadia Canali Lângaro e Adônís Moreira, indicados pelo Conselho do Programa de Pós-Graduação em Agronomia. Iniciados os trabalhos, a presidência deu conhecimento aos membros da comissão e a candidata, das normas que regem a defesa de dissertação e definiu a ordem a ser seguida pelos examinadores para a arguição: a seguir, o candidato passou a apresentação e defesa de sua Dissertação intitulada "**Eficiência nutricional de fósforo, em estádios fenológicos de aveia-branca**". Encerrada a defesa, a avaliação foi a seguinte: Dr. Pedro Alexandre Varella Escosteguy: APROVADA; Dra. Dielli Aparecida Didoné: APROVADA; Dra. Nadia Canali Lângaro: APROVADA e Dr. Adônís Moreira: APROVADA, tendo a candidata sido APROVADA. Para fazer jus ao Título de "Mestra em Agronomia" é necessário que a candidata entregue no prazo de 45 (quarenta e cinco) dias, a partir desta data, a cópia da versão definitiva da dissertação, na secretaria do programa, com as alterações sugeridas pelos membros da Comissão Examinadora. Nada mais havendo a tratar, lavrou-se a presente Ata, que vai assinada pelos Membros da Comissão Examinadora, pelo Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Prof. Dr. Edson Campanhola Bortoluzzi, e pelo Prof. Dr. Eraldo Lourenso Zanella, Diretor da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária da Universidade de Passo Fundo.

Dr. Pedro Alexandre Varella Escosteguy
Presidente da Comissão Examinadora
Orientador

Dr. Adônís Moreira
Embrapa Soja

Dra. Dielli Aparecida Didoné
Pesquisadora independente
Coorientadora

Dr. Edson Campanhola Bortoluzzi
Coord. Prog. Pós-Graduação em Agronomia

Dra. Nadia Canali Lângaro
UPF

Dr. Eraldo Lourenso Zanella
Diretor FAMV

DEDICATÓRIA

*Ao meu pai,
Adonís Félix Dal'Maso (in memorian),
que continua sendo minha maior força e inspiração na vida,
A minha querida mãe,
Vânia Lúcia Dal'Maso,
fonte do maior amor do mundo e minha fortaleza em todos os momentos
aos meus irmãos,
Andreise Dal'Maso,
Lucas Félix Ceolin Dal'Maso,
meus sinceros agradecimentos pelo apoio e incentivo nesta caminhada*

*Ao meu amado,
José Antônio Cendron,
que sempre me depositou carinho, compreensão e confiança*

*Aos meus avós maternos,
Arnaldo Ceolin e Elvira M^a Tauffer Ceolin,
que são meus alicerces e porto seguro,
aos meus avós paternos,
Gaspar Natal Dal'Maso (in memorian) e Aladia Rosa G. Dal'Maso,
por serem meus exemplos de garra e determinação.*

AGRADECIMENTOS

Com muita alegria venho agradecer todos que de alguma forma me auxiliaram e contribuíram para que essa dissertação se concretizasse, não foi fácil chegar até aqui. Através de palavras breves, quero de uma forma singela, transmitir a gratidão por imensa força que me passaram. Desta forma, estendo meus agradecimentos a:

À Deus pela vida, saúde, e companheiro nas horas mais difíceis, e por ter possibilitado que tudo isso se tornasse realidade.

Aos meus pais, por terem me dado educação, valores e por terem me ensinado a andar e sonhar. À meu pai Adonís Félix Dal'Maso (*in memoriam*), que onde quer que esteja, estará para sempre em meus pensamentos. Pai, meu amor eterno. À minha mãe, Vânia Lúcia Dal'Maso, amor incondicional. Mãe, você que me gerou e me alfabetizou, ensinando-me a ler. A vocês que, muitas vezes, renunciaram aos seus sonhos para que eu pudesse realizar o meu, partilho a alegria deste momento.

Aos meus irmãos Andreise e Lucas, por todo apoio ao estudo, carinho e amizade entre nós, que sempre me fortalece em todos os momentos.

Ao meu amado José, que ao longo do tempo tem me compreendido, transmitido confiança, além do amor e carinho demonstrado.

Ao meu orientador, Dr. Pedro Alexandre Varella Escosteguy, por imensa compreensão e dedicação que teve comigo nessa jornada, além da excelente orientação e demonstração de excelência como profissional e pessoa.

À minha coorientadora, Dra. Dielli Aparecida Didoné, pelo auxílio em várias análises e pela dedicação que teve comigo e com o trabalho ao longo desse período.

À professora Dra. Magali Ferrari Grando, pela disponibilidade do Laboratório de Biotecnologia para execução e avaliações do experimento e auxílio em estudos.

À professora Dra. Eunice Oliveira Calvete, pela disponibilidade do software para avaliação do sistema radicial das plantas.

Aos meus colegas e amigos do programa de Pós-Graduação, em especial ao Jonas e a Júlia, pela amizade e aprendizagem.

Aos integrantes e estagiários do Laboratório de Química e Fertilidade do Solo, estendo meu agradecimento por auxílio nas atividades, por uma amizade construída, e companheirismo. Aos colegas de laboratório, que me auxiliaram no conhecimento das técnicas e procedimento das amostras.

Ao PPGAgro, por disponibilizar a oportunidade de realização do curso de mestrado.

À CAPES, pela concessão da bolsa.

A todos os professores integrantes do PPGAgro e FAMV/UPF, pelo amplo conhecimento transmitido.

Deste modo, a todos que contribuíram e auxiliaram para a realização deste sonho, meu sincero.

MUITO OBRIGADA!

RESUMO

Dal'Maso, Vanessa. Eficiência nutricional de fósforo, em estádios fenológico de aveia-branca. [118] f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo, 2020.

Mecanismos de adaptação das plantas a baixa disponibilidade de fósforo (P) têm relação com a eficiência nutricional de algumas culturas agrícolas. No entanto, ainda não se sabe como isso varia no ciclo fenológico e quais são os mecanismos importantes para a eficiência nutricional desse nutriente em aveia-branca. Com esse estudo, objetivou-se verificar quais são os mecanismos que influenciam a eficiência nutricional de fósforo (ENP) e como isso varia entre alguns estádios do ciclo fenológico dessa cultura. O experimento foi realizado a campo, em um Latossolo Vermelho distrófico húmico, em Passo Fundo, RS, em 2018. O delineamento experimental foi em blocos ao acaso. As cultivares de aveia-branca foram a URS Taura e a UPFPS Farroupilha. As amostras de solo e plantas utilizadas para avaliar os mecanismos e a ENP foram obtidas de parcelas com disponibilidades de P baixa, média e alta. Os mecanismos (colonização micorrízica, fosfatase ácida, morfologia de raiz) e os tipos de eficiências nutricionais (enraizamento, aquisição, translocação e uso) foram avaliados no perfilhamento e na antese. As eficiências nutricionais também foram avaliadas na maturação fisiológica. No perfilhamento, o mecanismo que está associado a eficiência de aquisição foi a morfologia de raiz (área superficial específica, volume e número de pontas das raízes), além da fosfatase ácida. Na antese, a eficiência de enraizamento, também está associada aos mesmos atributos morfológicos de raiz (exceto o número de pontas das raízes). A colonização de fungos micorrízicos nativos não está associada as eficiências avaliadas, independente do estágio fenológico. A expressão gênica dos transportadores de P ainda deve ser confirmada, com novos *primers* e condições de teste.

Palavras-chave: 1. Eficiência de uso de fósforo. 2. Morfologia de raiz. 3. Fosfatase ácida. 4. Micorrizas. 5. Transportador de fósforo. 6. *Avena sativa*.

ABSTRACT

Dal'Maso, Vanessa. Phosphorus nutritional efficiency in white oat phenological stadiums. [118] f. Dissertation (Masters in Agronomy) – University of Passo Fundo, Passo Fundo, 2020.

Mechanisms of plant adaptation to low availability of phosphorus (P) are related to the nutritional efficiency of some agricultural crops. However, it is not yet known how this varies in the phenological cycle and what are the important mechanisms for the nutritional efficiency of this nutrient in white oats. This study aimed to verify what are the mechanisms that influence the nutritional efficiency of phosphorus (NEP) and how it varies between some stages of the phenological cycle of this culture. The experiment was carried out in the field, in a humic dystrophic Red Latosol, in Passo Fundo, RS, in 2018. The experimental design was in randomized blocks. The white oat cultivars were *URS Taura* and *UPFPS Farroupilha*. The soil and plant samples used to evaluate the mechanisms and NEP were obtained from plots with low, medium, and high P availability. The mechanisms (mycorrhizal colonization, acid phosphatase, root morphology) and the types of nutritional efficiencies (rooting, acquisition, translocation, and use) were evaluated in tillering and anthesis. Nutritional efficiencies were also evaluated in physiological maturation. In tillering, the mechanism that is associated with acquisition efficiency was the root morphology (specific surface area, volume, and the number of root tips) beyond to acid phosphatase. In the anthesis, rooting efficiency is also associated with the same root morphological attributes (except the number of root tips). At this stage, although NEP is higher to tillering and physiological maturation. The colonization of native mycorrhizal fungi is not associated with any type of efficiencies, regardless of the assessed stage. The gene expression of P transporters is not conclusive, new primers and conditions will need to be tested.

Keywords: 1. Phosphorus use efficiency. 2. Root morphology. 3. Acid phosphatase. 4. Mycorrhiza. 5. Phosphorus transporter. 6. *Avena sativa*.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	REVISÃO DA LITERATURA	19
2.1	Fósforo	19
2.1.1	Fósforo do solo	19
2.1.2	Fósforo para as plantas	20
2.1.3	Reservas de fósforo	21
2.1.4	Eficiência nutricional do fósforo	22
2.2	Aveia-Branca	24
2.3	Mecanismos de aquisição e utilização de fósforo	26
2.3.1	Fosfatase ácida	26
2.3.2	Colonização micorrízica	28
2.3.3	Morfologia de raiz	30
2.3.4	Expressão gênica de transportadores de fósforo	32
3	MATERIAL E MÉTODOS	36
3.1	Amostras analisadas	36
3.1.1	Cultivares de aveia-branca	36
3.1.2	Amostras estudadas	37
3.2	Características ambientais da área experimental	38
3.3	Procedimentos experimentais	41
3.4	Amostragem e avaliações	42
3.4.1	Época de amostragem e tamanho da amostra	42
3.4.2	Mecanismos de aquisição e absorção de fósforo	42
3.4.3	Atributos de planta	48
3.4.4	Eficiência nutricional	49
3.5	Análise estatística	49
4	RESULTADOS	52
4.1	Disponibilidade de fósforo no solo após adubação da aveia-branca	52
4.2	Análise de correlação de Pearson	54
4.2.1	Perfilhamento	54
4.2.2	Antese	55

4.2.3	Maturação fisiológica	56
4.3	Análise dos componentes principais	58
4.3.1	Auto vetores	58
4.3.2	Amostras e variáveis explicativas	60
4.3.3	Análise de agrupamentos	67
4.3.4	Análise de agrupamentos e eficiência nutricional	69
4.4	Expressão gênica	71
4.4.1	Reação em cadeia da polimerase - PCR	71
4.4.2	Transcrição reversa em tempo real	72
4.4.3	Verificação da transcrição reversa e da reação em cadeia	75
5	DISCUSSÃO	77
5.1	Mecanismos de aquisição e absorção de fósforo	77
5.1.1	Morfologia de raiz	77
5.1.2	Fosfatase ácida	80
5.1.3	Colonização micorrízica	81
5.1.4	Expressão gênica	82
5.2	Eficiência Nutricional	84
6	CONCLUSÃO	85
7	CONSIDERAÇÕES FINAIS	86
	REFERÊNCIAS	87

APÊNDICES

Apêndice I - Genes e pares de iniciadores selecionados com suas respectivas temperaturas de anelamento e tamanho em pares de bases esperados do intervalo do primer, para a validação de genes ligados com o transporte transmembrana de P em aveia-branca.	106
Apêndice II - Resultados originais das variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de perfilhamento das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo – 2018	108
Apêndice III - Resultados originais das variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de antese das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo – 2019	110
Apêndice IV - Resultados originais das variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de maturação fisiológica das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo – 2018	113
Apêndice V - Matriz de correlação de Pearson de variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de perfilhamento das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo – 2018	115
Apêndice VI - Matriz de correlação de Pearson de variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de antese das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo, 2018	117
Apêndice VII - Matriz de correlação de Pearson de variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de maturação fisiológica das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo, 2018	119

1 INTRODUÇÃO

A baixa disponibilidade de fósforo (P) do solo pode limitar a produção agrícola, em cerca de 40% dos solos mundiais, e tem sido corrigida com a aplicação de fertilizantes fosfáticos (VANCE, 2001). Contudo, em solos ácidos e ricos em óxidos de ferro e alumínio, a eficiência dessa prática é limitada, pois parte do P aplicado é transformado em formas não disponíveis às plantas (AKHTAR; OKI; ADACHI, 2008).

Esse aspecto, juntamente com o aumento da produção agrícola, em países de clima tropical, aumentou em 6,9% a utilização desses fertilizantes, entre 2013 a 2016 (FAO, 2019). Embora os fertilizantes fosfáticos sejam importantes para a correção da disponibilidade do P do solo, o aumento crescente do consumo desse produto preocupa, pois, as reservas naturais utilizadas para a extração da matéria-prima necessária para a produção dos fertilizantes fosfáticos são finitas, com disponibilidade crítica para atender a demanda futura (WITHERS et al., 2018). Nesse sentido, estudos científicos, que identifiquem estratégias para a melhor utilização desse nutriente são cada vez mais importantes.

Entre algumas das estratégias, que estão em estudos, para melhorar o uso de P do solo, ou da eficiência da adubação fosfática, constam a correção da acidez do solo, o uso de microrganismos solubilizadores de fosfatos, fungos micorrízicos e plantas com maior eficiência de uso de P (LANA, 2009; SHARMA et al., 2013; WANG; SHEN; LIAO, 2010; WANG; ZHAO; BÜCKING, 2016). Os teores críticos de P, em solos manejados com plantio direto, podem ser maiores, quando são cultivados com os cereais de inverno, em relação a outras espécies cultivadas (VIEIRA et al., 2015). Dentre esses, inclui-se a aveia, que ocupa o sétimo lugar em área de cultivo mundial e representou 1,4% e 0,87% da área cultivada e da produção de cereais no mundo, em 2017 (FAO, 2017).

A eficiência nutricional das plantas está relacionada com a capacidade de adquirir nutrientes do meio de crescimento, incorporá-los e utilizá-los em determinado produto, como massa da parte aérea ou de grão (FAGERIA, 1998). Há esforços para compreender a eficiência de aquisição e utilização de nutrientes, em solos com baixa fertilidade natural, o que contribui para melhorar a eficiência do uso de fertilizantes, de maneira sustentável (BEEBE et al., 2012). O uso de plantas eficientes, isto é, aquelas com maior produção vegetal, por unidade de P absorvido do solo, e que, assim, produzem mais, em relação a cultivares pouco eficientes, em solos com baixa disponibilidade de P, é um das alternativas mais promissoras e sustentável para contornar a problemática desse nutriente, em solos agrícolas. Cultivares com maior eficiência nutricional em relação ao P (ENP) produzem mais massa seca da parte aérea, por unidade de P absorvido do solo, incluindo a massa de grão (JEFFERY et al., 2017; LAMBERS; MARTINOIA; RENTON, 2015).

A eficiência de uso de P (EUP) dessas cultivares é maior, pois elas contam com determinados mecanismos, que favorecem essa eficiência. Entre outros, esses mecanismos estão relacionados como características morfológicas e a arquitetura das raízes, a produção de exsudatos radiculares, e/ou de enzimas, como as fosfatases; a maior expressão de genes transportadores de P inorgânico (Pi) para dentro das células; a maior associação com espécies bacterianas e fúngicas, que aumentam a solubilização e a aquisição de várias formas de P (WANG; SHEN; LIAO, 2010).

A colonização de fungos micorrízicos arbusculares aumenta a área de superfície de absorção potencial de uma raiz e o volume de solo explorado por esse órgão da planta; conseqüentemente, é importante para aquisição de nutrientes (HILL et al., 2010). Além disso, as plantas com maior eficiência de aquisição de P (EAP) podem alterar a arquitetura das raízes, em resposta às condições de déficit desse nutriente no solo (NIU et al., 2013). Assim, genótipos de plantas colonizados com fungos micorrízicos têm maior acúmulo de P e produzem maior biomassa vegetal (WANG; ZHAO; BÜCKING, 2016).

A variabilidade genética é muito importante para a biotecnologia, pois com ela pode-se selecionar e produzir plantas com genes responsivos a muitos funcionamentos e agregar genes de outras espécies na cultura desejada. A maioria das adaptações associadas à maior eficiência de P são o resultado da indução ou supressão de determinados genes (AZIZ et al., 2013). Proteínas Transportadoras de P (*PHT* – *Phosphate Transporter*) foram identificadas em raízes, e em órgãos vegetativos e reprodutivos (*Arabidopsis* e batata), indicando que não facilitam somente na captação de P da rizosfera, mas também são responsáveis pela (re) mobilização de Pi dentro das células e planta (GUO et al., 2008; NAGARAJAN et al., 2011; RAUSCH et al., 2004;).

Em genótipos de trigo genes transportadores de P como o *TaPHT 2;1* foi expresso 14 vezes mais em hastes de genótipo com maior EUP, sob privação desse nutriente; e os níveis de expressão gênica de *TaPHT 1;2* foram expressos constantemente, em raízes finas desse genótipo (AZIZ et al., 2014). Nesse mesmo trabalho, foi observada variação da expressão de diferentes genes, em função das partes da planta, da nutrição de P e do estágio de desenvolvimento. Os transportadores de fosfato (PHTs), que são divididos em quatro famílias (GUO et al., 2008), a maior parte da família 1 (PHT1) estão localizados na membrana plasmática (NUSSAUME et al., 2011).

Em *Arabidopsis*, membros do PHT1 apresentam forte expressão em raízes, são responsáveis pela absorção de P do solo, distribuição e remobilização dentro da planta (NUSSAUME et al., 2011; BAKER et al., 2015). Em aveia, ainda não há relatos de estudos que investigaram ou catalogaram esses genes.

O aumento da atividade enzimática da fosfatase ácida no solo disponibiliza P para as plantas, pois essa enzima cataliza a hidrólise de ésteres e de anidridos do ácido fosfórico (TABATABAI, 1994). Essas enzimas são produzidas por bactérias, fungos e raízes de plantas, e transformam formas complexas, e às vezes indisponíveis, de P orgânico em fosfato disponível. A produção de fosfatase depende de vários fatores, como a demanda de P das plantas, a atividade microbiana, os substratos orgânicos com

P, e a disponibilidade desse nutriente no solo. A rizosfera é diretamente influenciada por secreções de fosfatases (MARGALEF et al., 2017).

Em solos intemperizados, a atividade dessa enzima é importante na ciclagem de P e indica a capacidade dos ecossistemas em neutralizar a limitação desse nutriente (TURNER et al., 2013). A atividade enzimática do solo é importante para a mineralização do P orgânico do solo, como constatado com cultivar de trigo com maior EUP (XIN-BIN et al., 2012) e, mais especificamente, com a maior atividade da fosfatase ácida, em solo rizosférico dessa cultura (DENG et al., 2018). Trabalho com cevada silvestre demonstrou que há relação entre a EAP e a EUP, com a atividade dessa enzima, em solo rizosférico (YE et al., 2018).

Além desses mecanismos de adaptação à solos com baixa disponibilidade de P, a morfologia de raiz também é um atributo muito importante para a eficiência nutricional a esse nutriente. A arquitetura do sistema radicial está associada positivamente com a EAP, tanto de nutrientes minerais, como da água do solo. Alguns dos atributos de raiz estudados para verificar efeitos da sua arquitetura são: o comprimento de raiz, a área superficial específica, o volume radicial, o diâmetro e o número de pontas de raízes. Em dois genótipos trigo, a área superficial específica, o comprimento e volume de raiz foram associadas positivamente com as eficiências de aquisição, de enraizamento, de translocação e de uso de P, em solos com baixa e adequada disponibilidade desse nutriente; e contribuíram para maior produtividade (NGUYEN; STANGOULIS, 2019).

Embora o conhecimento da interação simultânea dos mecanismos associados a ENP possa contribuir para o desenvolvimento de cultivares mais adaptadas a solos com menor disponibilidade de P e, ou com melhor uso desse nutriente quando aplicado com fertilizante fosfáticos, não há relato na literatura de trabalhos que investiguem vários mecanismos em um mesmo estudo, e não se conhece como a associação desses mecanismos com as eficiências variam com os estádios do ciclo fenológico; em especial da cultura da aveia-branca (*Avena sativa* L.).

A hipótese assumida neste trabalho é que os mecanismos de adaptação a disponibilidade de P influenciam nas eficiências nutricionais desse nutriente, em cultivares de aveia-branca, e isso varia com o estágio do ciclo fenológico da cultura.

O objetivo principal deste estudo foi verificar quais são os mecanismos que influenciam a eficiência nutricional de fósforo, em estágios do ciclo fenológico da aveia-branca. Os objetivos específicos constam a seguir, e foram obtidos utilizando as cultivares Farroupilha e Taura, de aveia-branca, avaliadas no perfilhamento e na antese, e alguns dele também na maturação fisiológica, em solo com variação da disponibilidade de P (baixa, alta e muito alta).

Os objetivos específicos foram os seguintes:

- avaliar a atividade de fosfatase ácida, em solo rizosférico;
- avaliar a colonização micorrízica de fungos arbusculares nativos, do solo do experimento, em raízes das plantas;
- avaliar a morfologia de raiz: área superficial específica, volume, número de pontas e diâmetro;
- validar os pares de iniciadores (*primers*), selecionados, dos genes responsáveis pelo transporte de P e verificar a expressão relativa desses genes em raízes e parte aérea;
- avaliar a produção de matéria seca de raiz e o teor e quantidade de raiz, da parte aérea (folhas e colmo) e de grão (essas duas últimas foram também avaliadas na maturação fisiológica);
- avaliar as eficiências de aquisição, enraizamento, translocação e uso de P;

- identificar a contribuição dos mecanismos estudados (morfologia de raízes, atividade de fosfatase ácida, colonização micorrízica e expressão gênica do transportador de P), para as eficiências de enraizamento, aquisição, translocação e de uso de P; e como esses mecanismos variam com os estádios do ciclo fenológico.

2 REVISÃO DA LITERATURA

2.1 Fósforo

2.1.1 Fósforo do solo

Existem dois grupos gerais de P no solo, os compostos de P inorgânico (Pi) e orgânicos, dependendo da natureza do composto a que o P está ligado. O P dos minerais primários e o adsorvido, fazem parte do grupo do Pi. Esse nutriente quando adsorvido pode ligar-se de três formas a superfície dos minerais: ligações monodentadas, bidentadas e binucleadas, e a energia de ligação ocorre de forma crescente nesses compostos, enquanto que a possibilidade de dessorção do fosfato aumenta na ordem inversa (PARFITT, 1989; SANTOS; GATIBONI; KAMINSKI, 2008).

Em solos de regiões tropicais e subtropicais, intemperizados, essas ligações com o passar do tempo tornam-se mais estáveis, de difícil liberação dos fosfatos. Os principais responsáveis por esse fenômeno ocorrer são os óxidos de ferro pouco cristalizados, a quantidade de alumínio substituindo ferro e, em menores quantidades, os óxidos bem-cristalizados e a caulinita (SANTOS; GATIBONI; KAMINSKI, 2008). Devido a adsorção dos fosfatos os solos tem menor disponibilidade de P.

O teor de P no solo é de cerca de 0,05% (p/p), porém apenas 0,1% desse está na forma disponível para plantas (ZHU et al., 2011). A aplicação de fertilizantes fosfatados é a ferramenta mais utilizada no combate da deficiência de P nos solos. A adição de fertilizantes inorgânicos em excesso, para superar o efeito de deficiência desse nutriente pode levar a problemas ambientais, como a contaminação do lençol freático e a eutrofização da água (KANG et al., 2011). Há um interesse nesse sentido de conhecer

manejos para otimizar a eficiência da fertilização do fósforo, aumentar a produtividade das culturas e reduzir a poluição ambiental causada pela perda de fósforo do solo.

A troca entre o solo e a planta de nutrientes ocorre na rizosfera, região onde os solos e as raízes entram em contato, considerada muito influenciada pelas raízes de plantas, e com alta atividade microbiana. Essa região do solo também é farta diversidade microbiana, e em grande parte se deve a substâncias originárias dos metabolismos das plantas. Bactérias, fungos e as plantas, vivem em um processo constante de simbiose (BERG; SMALLA, 2009; EMBRAPA, 2012).

O microbiota da rizosfera tem um forte efeito na saúde das plantas, facilitando a aquisição de nutrientes e proporcionando as plantas a tolerar estresses abióticos. Essa ainda está associada a um determinado genótipo da planta que irá reagir de formas diferentes a fatores externos, como o estresse ao déficit de P no solo. Para isso, além do genótipo, outros mecanismos podem responder a esse fator, como por exemplo: a morfologia de raízes, exsudação de ácidos orgânicos, atividade da fosfatase, interações com microorganismos (MIYASAKA; HABTE, 2001).

2.1.2 Fósforo para as plantas

Essencial para o metabolismo das plantas, o P exerce importante função no transporte de energia da célula, na respiração e na fotossíntese. Os obstáculos de absorção de Pi no início do ciclo vegetativo podem afetar o crescimento da planta que não consegue se recuperar nos demais ciclos, mesmo que a mesma seja suprida com Pi a níveis adequados. O fornecimento apropriado de Pi é, pois, fundamental em todos os ciclos de crescimento da planta (GUO et al., 2008).

É na forma inorgânica que a maior parte do P se encontra os tecidos das plantas superiores. O P inorgânico concentrado varia de acordo com a disponibilidade externa, em contrapartida as concentrações de P orgânico ativo metabolicamente são mais estáveis. Se o fornecimento de P for apropriado, a maior parte da reserva de P

inorgânico se conserva não metabólico e é armazenado no vacúolo como ortofosfato (KAVKA; POLLE, 2016; VERSAW; HARRISON, 2002).

2.1.3 Reservas de fósforo

Nutrientes como P, nitrogênio e potássio são necessários para o crescimento e produção das plantas. O nitrogênio pode ser obtido por meio de fixação biológica ou processos industriais, mas o P é obtido em grande parte da mineração, ou em menor quantidade por ciclagem (STEWART; HAMMOND; KAUWENBERGH, 2005).

A prática agrícola consome 90% de todo P extraído, e o consumo mundial desse nutriente está aumentando (PANTANO et al., 2016). Em 2017, foram utilizadas 45,45 milhões de toneladas, aplicadas para uso agrícola (FAO, 2019). Estima-se que, em meados de 2050, a demanda mundial de P duplique, alguns estudos apontam que poderá ocorrer um pico na produção de fertilizantes fosfatados nos próximos 30 anos (CORDELL; DRANGERT; WHITE, 2009). Apenas quatro países – Marrocos, China, África do Sul e Jordânia – controlam 80% das reservas de fosfato utilizável do mundo. O tesouro fóssil do Marrocos responde por cerca de 37% das reservas mundiais (SCHMUNDT, 2010).

A maior procura e a oferta limitada causaram um aumento no custo do fosfato de rocha. Em 1961, a tonelada custava cerca de 80 dólares, aumentando para até 450 dólares, em 2008, o preço deste insumo, desde então, têm flutuado, mas está em cerca de 700 dólares a tonelada, segundo relatório de 2015 do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA) (GOMES, 2016).

A FAO – órgão das Nações Unidas para a Agricultura e a Alimentação, em fevereiro de 2011, alertou que oitenta países se encontravam em situação de insegurança alimentar. Essa situação pode se agravar, e muito, com a escassez das reservas de P, quando haverá considerável redução na produtividade agrícola, em decorrência da falta desse nutriente, principalmente em lavouras de solos tropicais, que tem baixas

concentrações de P disponível e no decorrer dos ciclos de culturas pode acabar se esgotando (FIXEN, 2009; STEWART, HAMMOND, KAUWENBERGH, 2005).

Surge então uma equação nada fácil de resolver, em que se percebe um cenário global que projeta uma crise de oferta de P, e conseqüentemente de alimentos, em um futuro não muito distante, podendo culminar em conflitos entre nações pelo domínio das últimas reservas ou por solos com capacidade produtiva de alimentos (GOMES, 2016).

2.1.4 Eficiência nutricional do fósforo

A distinção de genótipos cultivados quando a eficiência nutricional do P é indispensável (BALMFORD; GREEN; SCHARLEMANN, 2005). A eficiência nutricional do genótipo é definida como a capacidade de adquirir nutrientes de um meio de crescimento e incorporar ou utilizá-los na produção de parte aérea ou grão (BLAIR, 1993). A eficiência nutricional de P (ENP) está associada a capacidade que a planta tem em adquirir o P do meio de crescimento e utilizar na produção de matéria seca da parte aérea.

A eficiência nutricional é estimada com um conjunto de índices simples, frequentemente utilizados para avaliar a eficiência da cultivar e do fertilizante aplicado. Os principais índices utilizados para avaliar a ENP são: a eficiência de aquisição e de uso. A eficiência de aquisição é influenciada por aspectos morfológicos do sistema radicial (eficiência de enraizamento) e parâmetros cinéticos de absorção (eficiência de absorção). A eficiência de uso depende de translocação (eficiência de translocação) e da conversão em biomassa (eficiência de uso do nutriente) (LAMBERS et al., 2016; TRINDADE; ARAÚJO, 2014; WANG; SHEN; LIAO, 2010).

A aquisição do P do solo está ligada com o potencial da planta em disponibilizar maior quantidade do nutriente na solução do solo, seguido pela capacidade de suprimento e a absorção pela raiz, realizado pela expressão de genes que ativam o transporte de P na membrana. A utilização do P pela parte aérea é definida como a

capacidade que a planta tem em transportar o nutriente absorvido nas raízes para a parte aérea, e produção de matéria seca (WHITE; HAMMOND, 2008)

A aquisição e utilização de nutrientes deficientes no solo são calculados com base nas diferenças de rendimento das culturas, ou na absorção de nutrientes entre as parcelas adubadas e um controle não fertilizado (WHITE; HAMMOND, 2008). Cultivares com maior eficiência nutricional de P produzem mais MS da parte aérea (colmo, folha e grão) por unidade de P absorvido do solo, incluindo grão e perfilhos (FAGERIA; BALIGAR, 1997).

Se os suprimentos de P do solo e das reservas da semente forem inadequados para manter um rendimento ótimo de produção da cultura, as aplicações de fertilizantes fosfatados podem fornecer este nutriente à planta. É importante que as aplicações de P sejam manejadas de forma a assegurar o suprimento inicial do nutriente às plantas desde a fase inicial da cultura. A absorção relativa de P proveniente do solo e do fertilizante pode diferir dependendo do tipo e do estágio de desenvolvimento da planta (GONDIM et al., 2014).

Determinadas plantas respondem à deficiência de P aprimorando sua capacidade em aglomerar a substância. Àquelas plantas que passaram por estresse de P proporcionam importante acréscimo na absorção quando em contato com o nutriente, assim sendo, a concentração de P nos tecidos é maior que as plantas que tiveram deficiência em P. A deficiência em P, pode levar as plantas a perderem a habilidade de regular a absorção do nutriente, podendo levá-las a uma absorção indiscriminada quando for regularizado o fornecimento do nutriente (NUSSAUME et al., 2011).

Quando as plantas recebem os níveis desejáveis de P, não acontece nem o estresse, nem a deficiência. Uma alta relação entre P inorgânico e P orgânico na planta parece sinalizar ao sistema de transporte para aumentar a taxa de influxo. O restabelecimento de um suprimento externo de P inorgânico parece ser regulado pela concentração de P inorgânico na planta, que pode ajudar a protegê-la contra a toxicidade

de P (GUO et al., 2008; KAVKA; POLLE, 2016). Outro fator que pode influenciar a absorção de P pela planta nos estágios iniciais do crescimento, é a temperatura, isso se deve à difusão mais lenta e à menor solubilidade do P no solo, esta última é o efeito mais simples da temperatura do solo, pois é menor em baixas temperaturas (GUO et al., 2008; VERSAW; HARRISON, 2002).

2.2 Aveia-Branca

A aveia-branca é utilizada tanto na alimentação humana quanto de animais, gerando uma crescente demanda pela cultura. O cultivo de aveia-branca tornou-se uma das principais culturas de inverno no sul do país, visto que pode ser usada como rotação com o trigo, pois é excelente para a cobertura do solo, produção de grãos e como controladora de doenças do trigo, juntamente com outras leguminosas (SANTOS; LHAMBY, 2001).

Encontra-se com o sétimo lugar em área de cultivo e em produção no mundo e representou 1,8% da área cultivada e 1,2% da produção mundial de cereais, entre 2002-2016 (FAO, 2017). Na Europa o cultivo de aveia corresponde a 58,8%, e a América 26,3 %, destacando os países com maior produção a Rússia, Canadá, Austrália; o Brasil está em décimo lugar na produção de aveia (FAO, 2019). No Brasil, a região sul é a que mais produz, seguida do Mato Grosso do Sul e São Paulo (FLOSS, 2011).

No Rio Grande do Sul, a aveia-branca, dentre as culturas de inverno, foi a que teve o maior aumento de área cultivada, passando de 118,4 mil hectares para 218,3 mil hectares. Somadas as áreas plantadas com aveia nos estados da região Sul, essa cultura cresceu de 189,5 para um total de 289,1 mil hectares (FLEMING, 2016).

A aveia-branca é um cereal que pode ser utilizado de várias maneiras: alimentação humana e matéria-prima para a indústria, formação de pastagens de inverno para pastejo direto e/ou elaboração de feno e de silagem, cobertura de solo e adubação verde com vistas à implantação das culturas de verão, em sucessão (MORI, 2012). Essa cultura melhora as condições do solo quando incorporada, e pode ser usada após a

colheita de outros cultivos, pois mantém o solo protegido para o plantio direto (KOPP et al., 2009). Grande parte da área cultivada no Brasil é como espécie produtora de grão e palha para a cobertura do solo, beneficiando as culturas de verão (CECCON; GRASSI FILHO; BICUDO, 2004).

Devido à recente classificação como alimento funcional, essa cultura necessita de constantes pesquisas de produção e qualidade industrial para cada cultivar lançada, para avaliar, entre outros fatores, a qualidade industrial e rendimento de grão, em diferentes ambientes de cultivo (FONTANELI, 2012).

Cultivares de aveia-branca, proveniente de distintos programas de melhoramento, podem apresentar variações no desempenho agrônomo. Há um grande esforço dos melhoristas em adequar novas constituições genéticas a diferentes interesses e sistemas de cultivo, tendo por base a escolha de genitores-elite para compor os cruzamentos artificiais para possibilitar ganhos na produtividade e qualidade dos grãos mais rapidamente (HARTWIG et al., 2007). A aveia-branca é um cereal que está expandindo-se fortemente no cenário agrícola sul-brasileiro, como importante cereal de inverno, devido a sua adaptabilidade, sendo empregada na alimentação humana, bem como animal (FINATTO et al., 2008).

Também há busca por estratégias que aumentem o rendimento da cultura e um maior conhecimento das características fisiológicas de crescimento e desenvolvimento relacionadas com o rendimento. A formação do rendimento é dependente de vários fatores. O rendimento de grão é igual à taxa de crescimento multiplicada pela duração do período do crescimento e pelo índice de colheita (FLOSS et al., 2007). Porém, se enfatiza a necessidade de buscar novas cultivares adaptadas aos diferentes ambientes presentes nas diferentes regiões de cultivo, como tipos de solo e resistência a moléstias, agregando produção e qualidade de grãos (WOHLENBERG et al., 2013).

A demanda por adubação fosfática para essa cultura, como para as demais, irá depender primeiramente da disponibilidade de P no solo, se é o primeiro ou segundo cultivo após a correção e também o rendimento esperado. De acordo com a pesquisa

estadual (CQFS-RS/SC, 2016), para o rendimento de grão de 3,0 t/ha, a adubação de manutenção sugerida é de 45 kg P₂O₅/ha. Para cada tonelada de grão adicional a essa expectativa de RG, sugere-se acrescentar 15 kg de P₂O₅/ha.

2.3 Mecanismos de aquisição e utilização de fósforo

2.3.1 Fosfatase ácida

As enzimas da fosfatase são produzidas por bactérias, fungos e raízes das plantas e servem para separar um grupo fosfato de seus substratos, transformando formas complexas e às vezes indisponíveis de P orgânico em fosfato assimilável. Assim, a produção de fosfatase depende de uma combinação de demanda de P de plantas e micróbios, substrato orgânico disponível de P e limitação de P do solo (MARGALEF et al., 2017).

Também são importantes para catalisar inúmeras reações necessárias para decomposição de resíduos orgânicos, formação da matéria orgânica, estruturação do solo e ciclagem de nutrientes (MENDES et al., 2001).

Há grande parte do P no solo encontram-se na forma orgânica, porém para se tornarem capazes de serem absorvidos se faz necessário a mineralização desses compostos orgânicos, devido as plantas somente absorvem o P na forma inorgânica (GIANFREDA, 2015). Há uma correlação entre as fosfatases, originárias das raízes das plantas, e a nutrição das plantas com fósforo, particularmente em solos rizosféricos de plantas colonizadas por micorrizas (GIANFREDA; RUGGIERO, 2006).

Existem dois tipos de fosfatases, ácidas e alcalinas, isso ocorre devido a gama de pH que essas estão ativas, 4-6 e 9-11, respectivamente (BROWMAN; TABATABAI, 1978; EIVAZI; TABATABAI, 1977). A atividade dessas enzimas tanto ácida como alcalinas são influenciadas por vários fatores, como as propriedades do solo, interação entre os organismos do solo, cobertura vegetal, entrada de lixiviados e presença de inibidores e ativadores (HYSEK; SARAPTKA, 1998; JUMA; TABATABAI, 1977).

Há relatos que a fosfatase nos solos encontra-se superior na superfície e reduzindo com a profundidade do solo (CHEN et al., 2000; JUMA; TABATABAI, 1977). A atividade enzimática dos solos da rizosfera é geralmente mais elevada comparada a do solo. Essa depende não apenas da estimulação da atividade microbiana associada à raiz pela rizodeposição, mas também da liberação de enzimas pelas raízes ou pela lise das células da raiz (GIANFREDA, 2015).

Evidentemente "A intensidade da exsudação da enzima fosfatase ácida é fortemente influenciada pela demanda de P da espécie vegetal" (MASEKO; DAKORA, 2013). Atividade da fosfatase é, portanto, um fator importante na manutenção e controle da taxa de ciclagem de fósforo. O estresse hídrico também pode ser um fator determinante para a atividade enzimática. Por exemplo, uma redução da disponibilidade de água em 21% nos locais do Mediterrâneo diminuiu a atividade da fosfatase em 31% a 40% (SARDANS; PEÑUELAS, 2004). Essa ainda é mais correlacionada com a quantidade de matéria orgânica do solo, com a composição das comunidades microbianas (WALDROP; BALSER; FIRESTONE, 2000).

A matéria orgânica do solo além de aumentar a atividade dos microrganismos, protege a enzima da decomposição (HARRISON, 1983). Os níveis de P indicam estado nutricional do solo minimizando a dependência do sistema em relação à ciclagem do P orgânico por meio da atividade enzimática, resultando em menores níveis (MATSUOKA; MENDES; LOUREIRO, 2003).

Foi observado o aumento da atividade da fosfatase ácida em solos com até 4% de matéria orgânica, cultivados tanto com leguminosas ou gramíneas. O efeito dessa característica do solo permitiu um incremento de até 20% da atividade dessa enzima, além de também ajudar no acúmulo da FA na rizosfera (TARAFDAR; RATHORE, 2016).

A atividade de fosfatase ácida também pode ser influenciada pela cultura e através do manejo, a maior taxa de atividade dessa enzima foi observada em cobertura vegetal de ervilha (*Pisum sativum L.*) quando esta foi colhida e deixada sob o solo, e

quando foi incorporada no solo houve um decréscimo na atividade enzimática (PIOTROWSKA-DŁUGOSZ; WILCZEWSKI, 2014). Um Latossolo vermelho distroférico foi incubado com seis espécies de gramíneas e seis leguminosas, separadamente cada uma, para observação da atividade enzimática da fosfatase ácida, porém essas não diferiram significativamente dentre os dois grupos e nem entre as espécies, porém os valores superiores foram encontrados em gramíneas (BELO et al., 2012).

Nahas (2002), encontrou diferenças significativas em solos cultivados com braquiária e tremoço-branco, sendo que a gramínea apresentou maior número de bactérias com a atividade de fosfatase ácida. A secreção de FA pelas raízes exerce um efeito positivo na disponibilidade de P no solo (TARAFDAR; JUNGK, 1987). Em solo com cultivares com maior EUP, independente da disponibilidade desse nutriente, a atividade de fosfatase ácida foi mais alta tanto no solo da rizosfera como a 0-4mm de distância do compartimento de raiz (YE et al., 2018).

2.3.2 Colonização micorrízica

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são microorganismos naturais do solo e podem melhorar significativamente a absorção de nutrientes das plantas e a resistência a vários fatores de estresse abiótico (SUN et al., 2018). Esses fungos formam uma simbiose com as raízes em até 90% das plantas terrestres (ZHU; SONG; XU, 2010). O fungo desenvolve estruturas internas nas raízes e de hifas extra radiculares; essas funcionam como extensões do sistema radicular, aumentando a área de exploração do solo em mais de cem vezes (SMITH; READ, 1997). A planta hospedeira fornece ao fungo fontes de carbono solúveis em contrapartida o fungo viabiliza um aumento na capacidade de absorver água e nutrientes presentes no solo (ENTRY et al., 2002).

Devido esse aumento de área de contato com o solo, o efeito benéfico mais pronunciado e estudado dos FMA é no desenvolvimento das plantas hospedeiras como consequência da maior absorção de nutrientes, particularmente os de baixa mobilidade

no solo. Por exemplo, a taxa de captação de P foi significativamente melhorada em plantas de milho colonizados por FMA (GARCÉS-RUIZ et al., 2017). Ensaios experimentais em tomateiro inoculados com FMA mostraram aumento da área foliar e dos teores de nitrogênio, potássio, cálcio e fósforo, refletindo o aumento do crescimento das plantas (BALLIU; SALLAKU; REWALD, 2015). Com essa simbiose entre as plantas e as FMA ocorre uma maior absorção de P e reduz a necessidade de fertilização desse nutriente, em pelo menos 25%, sem qualquer redução no rendimento das culturas (CEBALLOS et al.; 2013).

A formação e função da relação micorrízica são influenciadas por diversos fatores ambientais do solo, como condições edáficas, a composição do solo, umidade, temperatura, pH, capacidade de troca de cátion, e também por estressores antropogênicos, incluindo compactação do solo, metais e pesticidas aplicados (ENTRY et al., 2002). Ainda também pode ser afetado por questões nutricionais, sob condições limitadas de fósforo, essa associação simbiótica melhora o suprimento de fósforo às raízes infectadas das plantas hospedeiras (BUCHER, 2007).

Acredita-se que a FMA melhore a absorção de quase todos os nutrientes essenciais e diminua a absorção de sódio e cloro, levando à estimulação do crescimento (EVELIN; GIRI; KAPOOR, 2012). A simbiose entre raízes e FMA é uma das mais antigas estratégias para aumentar a tolerância das plantas a estresses ambientais, como limitação de P (BRACHMANN; PARNISKE, 2006).

A umidade do solo influi diretamente na germinação dos esporos e no crescimento micelial, considerada ótima para desenvolvimento e eficiência dos FMA quando está entre 40 e 80% (SIEVERDING, 1991). A eficácia das FMA foi em temperaturas do solo variando entre 18° a 41°C, encontraram máxima colonização, esporulação e aumento do crescimento em soja a 30°C (SCHENCK; SMITH, 1982).

Cavalcante, Goto e Maia (2008) citam que é possível encontrar isolados de FMA dentro de uma faixa de pH que varia de 2,7 a 10. O pH pode influenciar qualitativa e quantitativamente a colonização de diversos tipos de plantas e diferentes gêneros de

FMA, com isso esporos do gênero *Glomus*, são encontrados com maior facilidade em solos neutros, enquanto que os gêneros *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Scutellospora* e *Entrophospora* são correlacionados com solos ácidos (SOUZA et al., 2015).

A compactação do solo reduziu o comprimento radicular, a formação micorrízica, o peso de raiz, a captação de P e o crescimento da parte aérea de *Trifolium subterraneum* L. (NADIAN et al., 1997). A densidade do solo não teve efeito na colonização micorrízica das raízes das plantas. No entanto, a interação densidade do solo x FMA afetou a porcentagem de colonização e o número de esporos (SALES et al., 2018).

Inúmeros estudos mostraram que o pesticida benomil inibe a infecção FMA e absorção de P em plantas cultivadas (ENTRY et al., 2002); outros trabalhos comprovaram que esse produto reduziu a FMA em gramíneas anuais, levando à também redução de biomassa de plantas (CAREY; FITTER; WATKINSON, 1992; NEWSHAM; FITTER; WATKINSON, 1994; WEST; FITTER; WATKINSON, 1993).

A colonização também se difere pela família das plantas, quando foram inoculadas com *Glomus mosseae* obteve-se comportamentos distintos entre culturas de milho e soja; enquanto que para soja houve uma colonização micorrízica de 30-40% para a gramínea esse valor foi superior aproximando de 60-65% (MENG et al., 2015).

2.3.3 Morfologia de raiz

As plantas possuem diversas estratégias para absorver o P do solo, dentre essas pode ser citada a alteração da morfológica no sistema radicial da planta. A morfologia das raízes refere-se às características da superfície de um único eixo radicular como órgão, incluindo características de a epiderme, como pêlos, diâmetro, o padrão de aparência das raízes filhas, ondulações do eixo radicular e senescência cortical. A arquitetura das raízes das plantas, a configuração espacial dessas no solo, mostra um grau significativo de flexibilidade em resposta à distribuição heterogênea dos recursos e variações das condições do solo (LYNCH, 1995).

Fatores ambientais como a seca, temperatura extrema, falta de nutrientes suficientes, exposição a minerais tóxicos, e compactação do solo, podem ser considerados para o desenvolvimento do sistema radicular; e a partir dessa exposição a planta responde ajustando o seu crescimento. As raízes passam por contínuas mudanças que pode ser modificada através da estimulação ou inibição do crescimento da raiz primária, através da formação das raízes laterais, dos diâmetros radiculares, da direção do crescimento das raízes, da densidade e ainda do comprimento dos pelos radiculares (SATBHAI; RISTOVA; BUSCH, 2015).

O volume é um dos parâmetros mais importantes para o sistema raiz, que define o volume do solo explorado pelas raízes (dado pela profundidade e amplitude da extensão do sistema radicular) e a área superficial da raiz qual faz interface com o solo. O primeiro parâmetro determina a zona a partir da qual os nutrientes móveis podem ser adquiridos e o último parâmetro determina a zona a partir da qual os nutrientes imóveis podem ser adquiridos (BRAY, 1954).

Para melhorar a absorção de nutrientes as plantas modulam o crescimento e a arquitetura das raízes, e ao aumentar a superfície absorvente total do sistema radicular e direcionar o crescimento para manchas do solo ricas em nutrientes, são capazes de se adaptar à disponibilidade de nutrientes no solo (KIBA; KRAPP, 2016).

O P é um nutriente imóvel no solo, devido isso e a fixação em constituintes minerais, que diminuem a disponibilidade, as plantas desenvolveram estratégias para sua aquisição. Uma das estratégias consiste na exploração máxima e contínua do solo através da proliferação e extensão de todos os tipos de raiz, com preferência pelas raízes que são metabolicamente eficientes (LYNCH; HO, 2005). As adaptações à baixa disponibilidade de P na morfologia de raízes incluem: mais raízes adventícias e longas, raízes basais mais orientadas horizontalmente, laterais maiores da raiz principal, laterais mais dispersas de ordem superior, maior densidade de pelos nas raízes e comprimento (juntamente com o aumento da exsudação de ácido orgânico e maior afinidade com transportadores P), maior associação com micorrizas e maior formação de aerênquima (RANATHUNGE; STEUDLE; LAFITTE, 2003).

Embora a arquitetura das raízes em monocotiledôneas e dicotiledôneas seja significativamente diferente, as principais características adaptativas das raízes se correlacionam com a aquisição de P é comum entre todas as espécies de plantas vasculares (RAMAEKERS et al., 2010). Em cereais a disponibilidade de P do solo afetou a produção de massa seca de raiz, aumentando a área de contato do P no solo e maior massa de grão (WOLSCHICK et al., 2016).

Genótipos de feijão com maior número de pêlos radiculares e raízes mais rasas produzem significativamente maior biomassa do que genótipos de pêlos mais curtos e raízes profundas (MIGUEL; POSTMA; LYNCH, 2015). O genótipo de trigo que obteve maior eficiência da raiz (calculada como mg de P absorvido por unidade de g de matéria seca ou superfície radicular (MORI et al., 2016), teve um aumento na área superficial, no comprimento total e volume radicular, além de contribuir para a alta produtividade desse em solos com baixo P (NGUYEN; STANGOULIS, 2019).

Em aveia-branca, a produção de massa seca de raiz, em solo com elevada disponibilidade de P, foi 33 % maior, em relação à produção obtida em baixo P, o que possibilitou maior incorporação de P nos tecidos celulares, maior EUP e consequentemente, maior massa de grão (SILVA et al., 2011).

Em genótipos de soja com eficiência nutricional de P apresentaram maior comprimento, área superficial e volume radicular do que os genótipos ineficientes de P na condição de P baixo e alto (ZHOU et al., 2016). As gramíneas possuem um sistema radicular bem desenvolvido, que responde melhor em produção de grão se comparado a leguminosas, quanto submetidas a nível restritivo de P (LAMBERS; TESTE, 2013).

2.3.4 Expressão gênica de transportadores de fósforo

Nos últimos anos várias técnicas vêm sendo desenvolvidas para permitir a análise global e/ou pontual da expressão gênica das espécies. A capacidade de medir simultaneamente a expressão de milhares de genes é um sistema analítico poderoso, e a

disponibilidade de novas tecnologias para esse fim tem fornecido muitas novas estratégias de estudo da resposta gênica (MITRA et al., 2003).

As plantas se adaptaram a uma ampla gama de níveis de Pi do solo, desenvolvendo vários transportadores de Pi que medeiam tanto a absorção de Pi de raiz como a translocação de Pi em plantas (WANG et al., 2015).

Todas as tecnologias para analisar o perfil transcricional permite a análise de populações de RNAm a partir de células ou tecidos selecionados, produzindo medidas de expressão gênica em larga escala, no entanto cada tecnologia fornece dados com diferentes utilizações e interpretações (MEYERS et al., 2004). De fato, nenhuma das tecnologias existentes suporta todas as necessidades experimentais, e há, entretanto, vantagens e desvantagens para cada uma delas (CLOSE et al., 2004). Essas diferenças fazem as tecnologias serem complementares. Além do bom desenho e análises experimentais, a validação de diferenças quantitativas aparentes nos níveis de RNAm devido ao uso de diversas técnicas complementares, são importantes (MEI et al., 2003).

As plantas absorvem o P na forma de fosfato inorgânico, cuja concentração é geralmente baixa (<10 μ moles/L) em soluções de solo (KAKVA; POLLE, 2016). As plantas absorvem nutrientes do solo principalmente através de proteínas transportadoras localizadas na membrana plasmática das células epidérmicas e pelos radiculares. O Pi é absorvido do solo, transportado através das células do córtex e da endoderme da raiz até chegar ao xilema e transportado para as células e tecidos dos diversos órgãos da planta através de diferentes classes de proteínas transportadoras de fosfato (NUSSAUME et al., 2011). A absorção de P e a translocação é realizado por um grupo diversificado de transportadores de fosfato (PHTs) (GUO et al., 2008), em plantas, os transportadores de Pi pertencem a quatro famílias: PHT1, PHT2, PHT3 e PHT4 (LÓPEZ-ARREDONDO et al., 2014).

Os transportadores envolvidos na aquisição de Pi são codificados pela família de genes *PHT1*, são predominantemente expressos nas células epidérmicas e na região externa do córtex dos pelos radiculares e tem sido indicado como responsáveis pela

absorção de Pi na interface solo-planta. Em contraste com os genes *PHT1*, membros das famílias *PHT2*, *PHT3* e *PHT4* têm sido associados principalmente com a distribuição de Pi entre compartimentos subcelulares, e seus produtos gênicos estão localizados no retículo endoplasmático (*PHT2*), membranas de plastídios (*PHT3*), membrana mitocondrial interna e aparato de Golgi (*PHT4*) (LOPEZ-ARREDONDO et al., 2014).

A expressão dos genes *PHT1* é fortemente induzida, sob ausência de P no solo, aumentando a capacidade das raízes em adquirir P e remobilizá-lo dentro das plantas (SMITH et al., 2003; RAGHOTHAMA; KARTHIKEYAN, 2005). Um grande número de transportadores de *PHT1* foi identificado em muitas espécies de plantas e mostra diferenças nos locais de expressão e afinidades para Pi (NUSSAUME et al., 2011).

Foram identificados em *Arabidopsis* (*Arabidopsis thaliana* L.) nove genes *PHT1*. Destes, os genes *AtPHT1.1* e *AtPHT1.4* são altamente expressos na interface raiz-solo, incluindo a epiderme, células ciliadas da raiz e toda a raiz em condições de baixo P (MUDGE et al., 2002), e são os principais genes responsáveis pela aquisição de P por raízes em suprimentos alto e baixo de P (CATARECHA et al., 2007; MISSON et al., 2004; SHIN et al., 2004). É provável que o *AtPHT1.8* e o *AtPHT1.9* atuem sequencialmente no interior da planta durante a translocação de P da raiz para a parte aérea (LAPIS-GAZA; JOST; FINNEGAN, 2014).

Existem 13 membros *PHT1* no genoma do arroz (*Oryza sativa* L.), e alguns deles foram funcionalmente caracterizados, incluindo *OsPHT1.1*, *OsPHT1.2* e *OsPHT1.6*, *OsPHT1.4* e *OsPHT1.8* (AI et al., 2009; LI et al., 2015; SUN et al., 2012; YE et al., 2015). Por exemplo, o *OsPHT1.6* é expresso nas células epidérmicas e corticais das raízes primárias e laterais mais jovens e atua como um transportador de alta afinidade, com um amplo papel na captação e translocação de P em toda a planta, enquanto o *OsPHT1.2* está localizado exclusivamente nas raízes primárias e laterais e funciona como um transportador de baixa afinidade na translocação do P (AI et al., 2009).

Em cevada (*Hordeum vulgare* L.), até o momento, 11 genes *PHT1* foram relatados, anteriormente chamados *HvPHT* (SMITH; CYBINSKI; RAE, 1999). Os

nomes desses genes foram alterados para *HORvu;Pht1* (BUCHER; RAUSCH; DARAM, 2001). O *HORvu;Pht1.1* é confirmado como um transportador de alta afinidade para o transporte de Pi (PREUSS; HUANG; TYERMAN, 2011). O *HORvu;Pht1.6* é expresso em raízes e brotações (HUANG et al., 2008). Além disso, é altamente expresso em folhas velhas em comparação com folhas jovens, especialmente no tecido do floema foliar (RAE et al., 2003).

Huang et al. (2011) investigaram a expressão dos genes *PHT1* e sua relação com a eficiência de aquisição de P e eficiência de utilização de P (quantidade de biomassa produzida por unidade de P adquirido) em quatro genótipos de cevada. Eles não encontraram um padrão claro na expressão dos quatro paralelos de *HORvu;Pht1.1* (*HORvu;Pht1.1*, *1.2*, *1.9*, *1.10*) entre os quatro genótipos de cevada, mas observaram que a expressão de *HORvu;Pht1.3* e *1.6* se correlacionavam positivamente com a eficiência de utilização de P.

Em trigo (*Triticum aestivum* L.) foram identificados um total de 36 genes *PHT1*, dos quais, 34 foram distribuídos de maneira desigual em 13 cromossomos e divididos em cinco grupos, esses genes foram nomeados de *TaPHT1.1* à *TaPHT1.16* (ZHANG et al., 2019). Davies et al. (2002) isolaram a primeira sequência completa de um gene *PHT1* de trigo (*TaPHT1.10*, anteriormente conhecido *TaPT2*). O *TaPHT1.10* foi induzido por deficiência de P nas raízes e apresentou maior expressão de transcritos nas variedades de trigo com eficiência de P (DAVIES et al., 2002). Além disso, o *TaPHT1.10* funciona como um transportador P de alta afinidade (TENG et al., 2017). Os genes *TaPHT1.1*, *1.2*, *1.9* e *1.10* são expressos especificamente na raiz (TENG et al., 2013). Porém, ainda não sabe quais são os genes envolvidos na absorção de P do solo, distribuição e remobilização na planta de aveia.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Amostras analisadas

As amostras de solo e planta analisadas no trabalho foram obtidas em parcelas experimentais selecionadas de um experimento de adubação fosfatada, descrito a seguir.

3.1.1 Cultivares de aveia-branca

As cultivares de aveia avaliadas foram a UPFPS Farroupilha e URS Taura (Tabela 1).

Tabela 1 – Características das cultivares avaliadas. Passo Fundo, 2019

Característica	Cultivar	
	UPFPS Farroupilha	URS Taura
Ciclo	Médio	Precoce
Estatura de planta	Alta	Baixa
Posicionamento da folha bandeira	Intermediária	Ereta
Forma da panícula	Equilateral	Equilateral
Coloração de grão	Branca	Amarela
Arista	Baixa quantidade	Sem frequência
Hábito de crescimento	Ereto	Ereto

Fonte: CBPA (2014).

A cultivar UPFPS Farroupilha foi selecionada a partir da linhagem UPF 99H34-5-5, pelo Programa de Melhoramento de Aveia, da UPF, em 2012, originada da genealogia da cultivar UPF 18 e OR 2. A cultivar URS Taura foi desenvolvida pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul, em 2009, a partir das linhagens UFRGS 970216-2 x UFRGS 970461, que formaram a linhagem UFRGS 046054-2 (CBPA, 2014).

A escolha dessas duas cultivares foi motivada por terem diferentes EUP e de resposta a adubação com esse nutriente em um trabalho realizado em casa de vegetação, além de, ser devido sua genealogia e origem serem distintas (MÂNICA, 2017).

3.1.2 Amostras estudadas

As amostras das plantas das cultivares de aveia mencionadas no item anterior foram obtidas em parcelas experimentais com diferentes teores de P do solo, em 4 blocos experimentais do experimento de adubação fosfática (Tabela 2). Os teores de P dessa tabela pouco variam, pois são de amostras de solo coletadas antes da adubação fosfática. Contudo, além das duas cultivares, as amostras desse experimento foram utilizadas, pois era esperado que a disponibilidade desse nutriente variasse, em função da aplicação de duas doses de P (60 e 120 kg P₂O₅/ha), e das parcelas sem aplicação dessas doses (Tratamento controle), o que foi efetuado na semeadura da aveia-branca. Assim, isso favorece contrastar as cultivares quanto aos mecanismos e atributos avaliados no trabalho, relacionados com a eficiência nutricional das plantas, e cuja expressão varia com a disponibilidade de P do solo.

Tabela 2 – Amostras avaliadas no trabalho, identificando a cultivar de aveia-branca, dose de fósforo (kg P₂O₅/ha), teor desse nutriente (mg P/kg), antes da semeadura da aveia (junho, 2018), e a disponibilidade de P no solo. Passo Fundo, 2019

(Continua)

Amostra	Cultivar	kg P ₂ O ₅ /ha	mg P/kg ¹	Bloco	Disponibilidade ²
T-D0-1	URS Taura	0	9,32	1	Média
T-D0-2	URS Taura	0	11,12	2	Média
T-D0-3	URS Taura	0	11,45	3	Média
T-D0-4	URS Taura	0	7,08	4	Baixa
T-D60-1	URS Taura	60	9,59	1	Média
T-D60-2	URS Taura	60	10,97	2	Média
T-D60-3	URS Taura	60	11,73	3	Média
T-D60-4	URS Taura	60	7,03	4	Baixa
T-D120-1	URS Taura	120	9,45	1	Média
T-D120-2	URS Taura	120	11,23	2	Média
T-D120-3	URS Taura	120	11,67	3	Média
T-D120-4	URS Taura	120	7,09	4	Baixa
F-D0-1	UPFPS Farroupilha	0	9,18	1	Média

Tabela 2 – Amostras avaliadas no trabalho, identificando a cultivar de aveia-branca, dose de fósforo (kg P₂O₅/ha), teor desse nutriente (mg P/kg), antes da semeadura da aveia (junho, 2018), e a disponibilidade de P no solo. Passo Fundo, 2019

(Conclusão)					
Amostra	Cultivar	kg P ₂ O ₅ /ha	mg P/kg ¹	Bloco	Disponibilidade ²
F-D0-2	UPFPS Farroupilha	0	11,08	2	Média
F-D0-3	UPFPS Farroupilha	0	10,98	3	Média
F-D0-4	UPFPS Farroupilha	0	6,93	4	Baixa
F-D60-1	UPFPS Farroupilha	60	9,87	1	Média
F-D60-2	UPFPS Farroupilha	60	10,78	2	Média
F-D60-3	UPFPS Farroupilha	60	11,36	3	Médio
F-D60-4	UPFPS Farroupilha	60	7,12	4	Baixa
F-D120-1	UPFPS Farroupilha	120	9,52	1	Média
F-D120-2	UPFPS Farroupilha	120	11,06	2	Média
F-D120-3	UPFPS Farroupilha	120	11,58	3	Média
F-D120-4	UPFPS Farroupilha	120	7,21	4	Baixa

Fonte: Dados do autor.

¹ Camada de 0-10, analisadas com o método Mehlich-1. ² Classificação de disponibilidade de P, na camada de solo de 0-10 cm (CQFS-RS/SC, 2016). B: baixa; M: média; A: alta; MA: muito alta.

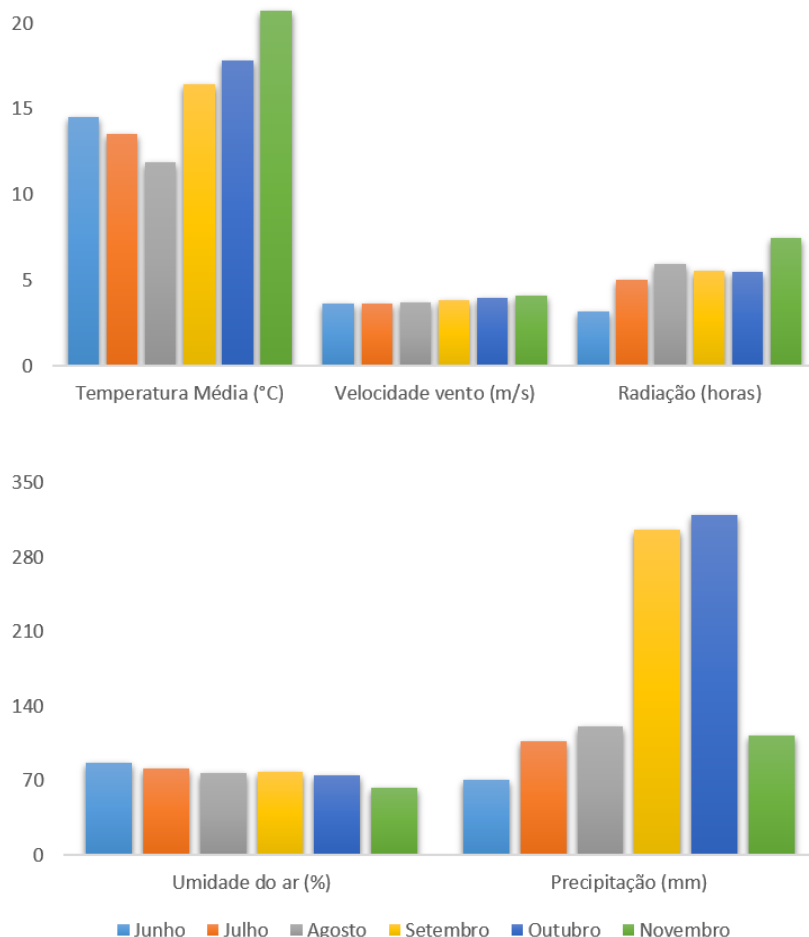
3.2 Características ambientais da área experimental

O experimento foi conduzido entre junho a novembro de 2018, no Centro de Pesquisa Agropecuária (CEPAGRO) da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária da Universidade de Passo Fundo, em Passo Fundo, Rio Grande do Sul (28°13'5,33"S e 52°23'59,14"O). Essa área anteriormente foi preparada para a implantação de um pomar, foi ajustado o pH para 6,0, em profundidade. Antes da implantação desse experimento, a área foi cultivada com milho, adubado com a dose de manutenção de P (60 kg P₂O₅/ha) sugerida pela pesquisa estadual (CQFS-RS/SC, 2016), exceto no Tratamento Controle (sem aplicação de P).

A altitude da área experimental é 652 m e o clima, conforme classificação de Köppen e Thornthwaite, é do tipo fundamental úmido e variedade subtropical (KUINCHTNER; BURIOL, 2001). As condições de temperatura, radiação solar, umidade do ar e precipitação pluvial, que ocorreram durante o ciclo da cultura da aveia (Figura 1), foram obtidas da estação meteorológica A839, da Embrapa Trigo, localizada

em local próximo do experimento.

Figura 1 - Condições climáticas da estação A839 – Passo Fundo próxima da área do experimento, em 2018. Passo Fundo, 2019



Fonte: Adaptado da Embrapa Trigo (2019).

O solo da área do experimento é um Latossolo Vermelho distrófico húmico, da unidade de mapeamento Passo Fundo, RS. Esse solo é muito intemperizado e tem o predomínio de óxidos de ferro e de alumínio, além de caulinita, entre os minerais da fração argila (STRECK et al., 2008). Essa composição mineralógica indica que esse solo tem alta capacidade de adsorção de P, indisponibilizando parte desse nutriente, quando adicionado com fertilizante fosfático solúvel.

Antes da semeadura da aveia, o solo das parcelas experimentais foi amostrado na camada de 0-10 cm, e os atributos químicos foram analisados, conforme Tedesco et al. (1995) (Tabela 3). O solo da camada de 10-20 cm também foi amostrada, nessa mesma época, obtendo-se uma amostra composta por bloco experimental. Os resultados da análise do teor de P disponível, nessa camada, indicaram: 4,59; 5,02; 5,34 e 4,27 mg P/kg, respectivamente, no Bloco 1, 2, 3 e 4. A determinação dos teores de argila, silte e areia foram realizados pelo método do hidrômetro (KLEIN, 2012).

Tabela 3 – Atributos químicos e físicos do solo antes da implantação do experimento de adubação fosfática. Passo Fundo, 2019

Atributo do solo	0-20 cm
Areia (g/kg)	430
Argila (g/kg)	480
Silte (g/kg)	90
pH (água)	5,6
Índice SMP	6,2
CTC pH 7,0 (cmol _c /kg)	13,2
Matéria orgânica (g/kg)	3,2
K (mg/kg)	151,3
Al (cmol _c /kg)	0
Ca (cmol _c /kg)	5,2
Mg (cmol _c /kg)	2
S (mg/kg)	18
B (mg/kg)	0,7
Mn (mg/kg)	14,5
Zn (mg/kg)	3,6
Cu (mg/kg)	6,3

Fonte: Dados do autor.

¹ K, S e B: disponível; Al, Ca, Mg e Mn: trocáveis; Zn e Cu: extraíveis.

3.3 Procedimentos experimentais

O delineamento experimental foi em blocos ao acaso, com quatro repetições. As cultivares foram dispostas em faixas, devido a maior facilidade operacional para a semeadura, que foi realizada com semeadora agrícola. As doses foram dispostas dentro das faixas, em parcelas sorteadas dentro dos blocos. As dimensões das faixas foram de 4 m x 35 m (140 m²), e das parcelas dentro de cada faixa foram de 5 m x 4 m (20 m²). O P foi aplicado na linha da semeadura da aveia, na forma de superfosfato triplo (46 % P₂O₅).

A implantação da cultura de aveia e os manejos culturais, como o controle de plantas daninhas, doenças fúngicas, foram realizados de acordo com as indicações técnicas para essa cultura (LÂNGARO; CARVALHO, 2014). A densidade de semeadura foi de 300.000 plantas/ha. As sementes foram tratadas com o fungicida tiram+carboxina (300 mL/100 kg de semente). A semeadura ocorreu em 27 de junho de 2018. As pragas foram controladas preventivamente, com a aplicação dos inseticidas imidacloprido + beta-ceflutrina (30 g de princípio ativo/ha). O controle de doenças fúngicas da parte aérea foi realizado com o fungicida azoxistrobina + ciproconazol (0,3 L de princípio ativo/ha) mais óleo mineral, conforme indicado pelo fabricante, realizando aplicações preventivamente.

A quantidade de nitrogênio utilizada na adubação nitrogenada (150 kg/ha) foi baseada na expectativa de rendimento de grão (RG) de 4,0 t/ha da aveia-branca, e no teor de matéria orgânica do solo, além da cultura precedente (CQFS-RS/SC, 2016). Essa adubação foi em cobertura, nos estádios de afilhamento e de alongamento, conforme recomendação da pesquisa regional, em todos os tratamentos e na forma de ureia (46% de N), além de uma quantidade inicial, aplicada na semeadura (20 kg N/ha).

3.4 Amostragem e avaliações

3.4.1 Época de amostragem e tamanho da amostra

Avaliou-se alguns mecanismos e atributos de solo e de plantas, relacionados com a ENP, além de índices que expressam essa eficiência. As amostras avaliadas foram coletadas no perfilhamento, na antese e na maturação fisiológica da aveia, quando as plantas estavam nos estádios 29, 68 e 90 a 93, da escala de Zadoks, Chang e Konzak (1974), respectivamente. A morfologia das raízes e a CM foi avaliada somente no perfilhamento e antese, enquanto o RG e o teor de P do grão foram avaliados somente na maturação fisiológica.

As amostras de plantas, coletadas no perfilhamento e na antese, foram obtidas em área de 0,25 m² (0,50 m x 0,50 m), e utilizadas para estimar a MS da parte aérea. As amostras de plantas utilizadas para avaliar o RG foram coletadas em área de 5 m², da parte central da parcela. A fosfatase ácida, a morfologia das raízes e a CM foi avaliada em amostras coletadas de 5 plantas por parcela, obtidas na mesma área utilizada para determinar a MS. Para amostrar as raízes, as plantas foram retiradas do solo com uma pá-de-corte, em mini trincheiras, abertas até a profundidade de 0,30 m. A dimensão das mini trincheiras foi de 0,50 m x 0,20 m. A amostragem de solo para estimar o teor de P disponível foi realizada com pá-de-corte, posicionada na linha de semeadura.

3.4.2 Mecanismos de aquisição e absorção de fósforo

Entre os mecanismos relacionados com a ENP, avaliou-se a atividade da fosfatase ácida e a colonização micorrízica da rizosfera, a morfologia do sistema radicial e a expressão gênica das plantas.

3.4.2.1 Fosfatase ácida

A análise da fosfatase ácida foi efetuada no solo rizosférico que estava aderido as raízes das plantas utilizadas para as outras avaliações descritas. Após foi efetuada a limpeza das raízes, com ajuda de uma luva, o solo aderido as raízes foi homogeneizado e armazenado em tubos de plástico. Em seguida, os tubos foram acondicionados em sacos plásticos, com abertura para a oxigenação da amostra.

Após a coleta as amostras de solo rizosférico, essas foram acondicionadas em câmara do tipo BOD, com temperatura de 5°C, por 7 dias. Antes da análise da fosfatase as amostras foram deixadas a temperatura ambiente, e a umidade foi ajustada em 70% da capacidade de retenção de água. A atividade da fosfatase ácida foi determinada com o método de Tabatabai e Bremner (TABATABAI, 1994). Resumidamente, esse método consiste em pesar 1 g de solo, misturar com 0,2 mL de tolueno, 4,0 mL de tampão modificado (MUB pH 6,5) e 1,0 mL de p-nitrophenyl fosfato, e incubar a amostra por 1 h, a 37°C. Após, foi adicionado 1,0 mL de CaCl₂ (0,50 mol/L) e 4,0 mL de NaOH (0,50 mol/L). Essa mistura foi filtrada em filtro de papel Whatman nº 2 v (Figura 2). Após a filtração, a atividade de fosfatase ácida foi quantificada medindo a concentração de p-nitrofenol na alíquota filtrada, em espectrofotômetro à 440 nm (Figura 3).

Figura 2 - Filtração das amostras utilizadas para determinar a atividade da fosfatase ácida.



Figura 3 - Leitura da concentração de p-nitrofenol em espectrofotômetro utilizando o método de colorimetria.



3.4.2.2 Colonização micorrízica

A colonização micorrízica (CM) de fungos arbusculares foi quantificada preparando as raízes, de acordo com Phillips e Hayman (1970). A técnica consiste em separar raízes finas, acondicionar em cápsulas plásticas, e, posteriormente, imergir em solução de KOH 10% e aquecer a 120 °C por 15 min, em autoclave, para clarear as raízes. Após, foram lavadas em água corrente e imersas em solução de HCl 1%, por 4 min. A solução de imersão foi vertida, sem lavar em água, e a solução de azul de tripano 0,05% foi adicionada, e novamente aquecida, a 120 °C, por 15 min, para a coloração.

A CM foi avaliada em 50 segmentos de raízes de, aproximadamente 1 cm, por unidade experimental, conforme Trouvelot et al. (1986). Os segmentos foram colocados em lâminas microscópicas, e, após adicionar glicerina, foram analisados em microscópio. A contagem das micorrizas, foram consideradas a partir da presença de estruturas de fungos micorrízicos arbusculares (hifas, vesículas e arbúsculos), no campo

de visão. A porcentagem foi determinada conforme Trouvelot, Kouch e Gianinazzi-Pearson (1986), utilizando a Equação 1:

$$CM (\%) = \frac{\text{número total de fragmentos com raízes micorrizadas}}{\text{número total de fragmentos}} \times 100 \quad (1)$$

3.4.2.3 Morfologia do sistema radicial

A morfologia das raízes foi avaliada retirando a amostragem com uma pá-de-corte, na profundidade de 30 cm. Após separado o solo que estava aderido a essa parte da planta, com auxílio de água corrente e uma peneira com malha de abertura de 0,5 mm, para saída da água e retenção das raízes. Em seguida, as raízes foram mergulhadas em detergente Extran, diluído a 1% e, em seguida, lavadas em água corrente e água destilada. A área superficial específica, volume e número de pontas das raízes foram determinados com o programa Winrhizo®. As medidas foram determinadas em cada planta, separadamente. Após, calculou-se a média das 5 plantas de cada parcela, para as análises estatísticas.

3.4.2.4 Expressão gênica e validação de iniciadores (*primers*)

Inicialmente, foi realizada a seleção de genes, possivelmente, ligados com o transporte transmembrana de P, em aveia-branca, a fim de analisar o comportamento desses genes, nas duas cultivares, em solo com diferentes faixas de disponibilidade desse nutriente. Essa seleção foi baseada em estudos realizados com transportadores de P em trigo, arroz e cevada (Apêndice 1) e genes de referência em aveia. Foram selecionados 11 pares de iniciadores de diferentes genes responsáveis pelo transporte de P em cereais (Quadro 1).

Como normalizador foi selecionado o gene de referência *gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase (GAPDH)*, de aveia, que serve como controle por apresentar expressão constitutiva em todos os tecidos da planta (Quadro 1).

Quadro 1 – Genes e pares de iniciadores selecionados para a validação de genes ligados com o transporte transmembrana de fósforo, em aveia-branca. Passo Fundo, 2019

Cultura	Gene	Pares de iniciadores testados	Referência
Trigo	<i>TAPHT 1.2</i>	TAPHT 1.2 – F	Teng et al. (2017)
		TAPHT 1.2 – R	
	<i>TAPHT 1.6</i>	TAPHT 1.6 – F	
		TAPHT 1.6 – R	
	<i>TAPHT 1.10</i>	TAPHT 1.10 – F	
		TAPHT 1.10 – R	
Arroz	<i>OsPT 1</i>	OsPT 1 – F	Liu et al. (2011)
		OsPT 1 – R	
	<i>OsPT 2</i>	OsPT 2 – F	
		OsPT 2 – R	
	<i>OsPT 6</i>	OsPT 6 – F	
		OsPT 6 – R	
Cevada	<i>HvPT 1</i>	HvPT 1 – F	Grace et al. (2009)
		HvPT 1 – R	
	<i>HvPT 2</i>	HvPT 2 – F	
		HvPT 2 – R	
	<i>HORvuPht 1;1</i>	HORvuPht 1;1 – F	Glassop, Smith e Smith (2005)
		HORvuPht 1;1 – R	
	<i>HORvuPht 1;2</i>	HORvuPht 1;2 – F	
		HORvuPht 1;2 – R	
<i>HORvuPht 1;6</i>	HORvuPht 1;6 – F		
	HORvuPht 1;6 – R		
Aveia	<i>GAPDH</i>	GAPDH – F	Jarpšová e Kundu (2010)
		GAPDH – R	

Fonte: Dados do autor.

Para expressão relativa dos genes responsáveis pelo transporte de P, foram coletadas amostras de folha e de raízes das plantas, duas semanas após a emergência, no estágio de perfilhamento. Durante a coleta, as amostras foram acondicionadas em papel alumínio, em contato com o nitrogênio líquido e, logo em seguida, foram armazenadas em refrigeração a -80 °C, para conservação do RNA. Antes desse armazenamento, as raízes foram separadas da parte aérea, pois a extração de RNA e a subsequente determinação da expressão gênica foi realizada nesses dois órgãos.

O RNA foi extraído utilizando Trizol (Sigma-Aldrich, EUA), seguindo protocolo de Bitencourt et al. (2011). Após a extração, as amostras foram quantificadas

no equipamento nanoespectrofotômetro NanoDropTM2000 (Thermo Scientific, EUA) e mensuradas na absorbância de A₂₆₀ e A₂₈₀, ainda se observou a integridade dessas com a realização da eletroforese em gel de agarose (1%). Para eliminação da contaminação com DNA genômico, as amostras foram tratadas com RQ1 *RNase Free DNase* (Promega, EUA), de acordo com as instruções do fabricante. Em sequência, realizou-se a síntese de cDNA, utilizando 1 µg do RNA total das amostras, utilizando o kit *High Capacity cDNA Reverse Transcription* (Applied Biosystems, EUA), seguindo as instruções do fabricante.

As amostras de cDNA foram submetidas a análise de reação em cadeia da polimerase (PCR), para validação dos pares de iniciadores selecionados. Para a reação de amplificação, foram testadas diferentes concentrações de cDNA (10, 50 e 100 ng), baseados em outros estudos; diferentes concentrações de iniciadores (5 e 10 µmoles); e diferentes temperaturas de anelamento da reação (40, 50 e 55 °C), baseado na T_m de cada iniciador. A reação foi realizada em solução de 25 µL, diferentes concentrações de cDNA; 2,5 mmoles de cada deoxinucleotídeo trifosfato, 25 mmoles de MgCl₂; 2 µL de tampão (5X); 0.1 µL de Taq polimerase (5U por µL) e diferentes concentrações de cada iniciador. As condições de amplificação empregadas foram um ciclo de desnaturação inicial a 94 °C (2 min), seguido por 40 ciclos de desnaturação, a 94 °C (30 s), diferentes temperaturas de anelamento (45 s) e alongamento a 72 °C (1 min). A extensão final foi realizada a 72 °C (5 min). Os produtos da amplificação foram analisados por eletroforese, em gel de agarose, a 2%, corado com *Gel Red (Biotium)* e visualizado sob luz ultravioleta (254 nm) com o analisador de imagem *Amersham Imager 600*.

Após a verificação de amplificação das amostras, com os iniciadores selecionados, foi realizada a análise da expressão relativa dos genes via RT-qPCR. Para isso, foi realizada análise da eficiência de amplificação de cada um dos iniciadores. Foram testadas duas concentrações de primers, 5 µmoles e 10 µmoles, na diluição de cDNA em 10, 50 e 100 ng na reação. O RT-qPCR foi realizado utilizando o Kit *Fast SYBR[®] Green Master Mix (Applied Biosystems, EUA)*, de acordo com as instruções do fabricante. Para cada reação de 20 µL utilizou-se 1 µL de cada um dos iniciadores selecionados (*forward* e *reverse*) e 2 µL de cDNA.

Os ciclos de amplificação foram de 95°C por 20 s, 40 ciclos de 95°C por 3 s e 50 °C por 30 s, utilizando equipamento *Step One Plus (Thermo Fischer Scientific, EUA)*. Para análise da pureza dos produtos do RT-PCR, foi realizada a análise da curva de dissociação (curva de *melting*), de 65°C à 95°C. Todas as amostras foram amplificadas em duplicata técnicas. Não foram realizados teste estatísticos.

3.4.3 Atributos de planta

Além da morfologia de raiz, mencionada no subitem 3.4.2.c, as amostras de plantas (raiz, colmo, folha e grão) foram analisadas quanto a massa seca (MS), o teor (%P) e a quantidade de P acumulada (mg P/m²). Além dessas variáveis foi determinado a proporção entre a MS da parte aérea:raiz.

Os grãos foram obtidos através de colheita mecanizada, em uma área útil de 5 m² central da parcela. A massa de grãos produzida por área foi ajustada considerando o teor de água de 13%. Após a pesagem da MS, as amostras de plantas foram moídas e homogeneizadas, utilizando moinho de facas, para determinação dos teores de P, que foi realizada utilizando o método da digestão ácida, em sistema aberto (TEDESCO et al., 1995). Resumidamente, o procedimento utilizado consistiu em digerir as amostras em bloco digestor, com controle eletrônico de temperatura. Foi utilizado 0,200 g de tecido com 0,70 g de mistura de digestão (100 g de Na₂SO₄, 10g de CuSO₄.5H₂O) em ácido sulfúrico (H₂SO₄) com peróxido de hidrogênio (H₂O₂), em bloco aquecido a 350 °C. A determinação de P nos extratos foi realizada por colorimetria. As quantidades de P acumuladas nas partes avaliadas da planta foram estimadas utilizando a Equação 2:

$$\text{mg P/m}^2 = \left(\frac{\text{MS} \times \%P}{100} \right) \quad (2)$$

Em que: mg P/m², é a quantidade de P acumulada nas plantas presentes em 1 m²; % P é o teor de P da planta; MS é a matéria seca da planta.

3.4.4 Eficiência nutricional

Com os resultados da massa seca, dos teores e das quantidades de P da planta, avaliados conforme mencionado no item 3.4.3, os índices agrônômicos de ENP foram calculados utilizando as equações informadas no Quadro 2.

Quadro 2 - Equações utilizadas para cálculo dos índices de eficiência nutricional ao fósforo, em estádios do ciclo fenológico de aveia-branca. Passo Fundo, 2019

Índice nutricional	Equação	Referência
Eficiência de uso de P (EUP)	$EUP = (MS^2) / mg Pr + mg Ppa + mg Pg$	Siddiqi; Glass (1981)
Eficiência de translocação de P (ETP)	$ETP = mg Ppa / mg P total$	Li et al. (1991)
Eficiência de aquisição de P (EAP)	$EAP = mg P total / MS raiz$	Swiader; Chyan e Freiji (1994)
Eficiência de enraizamento (EEP)	$EEP = (MS raiz)^2 / (mg Ppa + mg Pg)$	Siddiqi; Glass (1981)

MS: massa seca de grão (g/m^2) expressa a 13% de umidade; mg Pr, mg Ppa, mg Pg: miligrama de fósforo na raiz, parte aérea ou grão por m^2 , respectivamente; mg P total: soma mg raiz, parte aérea e grão por m^2 ; MS raiz: massa seca de raiz (g/m^2) expressa a 13% de umidade.

3.5 Análise estatística

A quantificação da variabilidade das amostras analisadas e a associação dessas amostras com as variáveis explicativas exploradas no trabalho, foi realizada com a análise de componentes principais (ACP). Para essa análise, foram consideradas as variáveis mensuradas nos estádios de perfilhamento, antese e maturação fisiológica da aveia-branca (Tabela 4), conforme descrito nos itens 3.4.2.a, b, c e d.

Tabela 4 – Variáveis analisadas na análise dos componentes principais, em estádios do ciclo fenológico da aveia-branca. Passo Fundo, 2019

(Continua)

Variável ²	Estádio fenológico ¹		
	Perfilhamento	Antese	Maturação fisiológica
Fosfatase (mg/h/g solo)	X	-	-
Diâmetro de raiz (mm/pl)	X	X	-
ASE de raiz (cm^2/pl)	X	X	-
Nº de pontas (Nº p./planta)	X	X	-
Volume de raiz (cm^3/pl)	X	X	-

Tabela 4 – Variáveis analisadas na análise dos componentes principais, em estádios do ciclo fenológico da aveia-branca. Passo Fundo, 2019

(Conclusão)

Variável ²	Estádio fenológico ¹		
	Perfilhamento	Antese	Maturação fisiológica
MS de raiz (g/m ²)	X	X	X
P da raiz (mg/m ²)	X	X	X
MS da parte aérea (g/m ²)	X	X	X
Proporção parte aérea/raiz (g/m ²)	X	X	X
P da parte aérea (mg/m ²)	X	X	X
P total da planta (mg/m ²)	-	X	X
MS de grão (g/m ²)	-	-	X
Teor de P do grão (%)	-	-	X

Fonte: Dados do autor.

¹ X: analisada; -: não analisada. ² Fosfatase: atividade de fosfatase ácida (mg/h/g solo); Diâmetro: diâmetro de raiz (mm/planta); ASE: área superficial específica de raiz (cm²/planta); N° pontas: número de pontas de raízes (N° pontas/planta); Volume: volume de raiz (cm³/planta); MS: massa seca de raiz ou da parte aérea ou do grão (g/m²); P: quantidade de P na raiz ou parte aérea ou do grão ou total da planta (mg/m²); PA/R: proporção MS da parte aérea/ MS raiz; Teor de P do grão (%).

A matriz contendo todos os resultados amostrais foi padronizada, para cada j fixo, pela seguinte Equação 3:

$$Z_{kj} = \frac{X_{kj} - X_j}{S_j} \quad (3)$$

Em que: k é a amostra; j é a variável analisada; X_j é a média; S_j é o desvio padrão da coluna j . Assim, com os dados, a média de cada variável foi nula e a variância foi unitária.

Antes de efetuar o método multivariado de ACP, foram calculados os coeficientes de correlação de Pearson, já que a existência de correlação entre as variáveis analisadas com a ACP é pré-requisito para aplicar esse método. Os resultados foram submetidos a matriz de correlação, utilizando as repetições, para selecionar as variáveis com coeficiente de correlação de Pearson esses foram significativos quando são diferentes de 0 com um nível de significância de $\alpha=0,05$.

Após a ACP, procedeu-se a análise de agrupamento (hierárquica) (MALHOTRA, 2001), utilizando a distância euclidiana, que é um coeficiente de dissimilaridade, pois quanto menor a distância mais similar são os grupos de tratamentos. A apresentação do grupamento foi com dendrograma, utilizando o método de Ward. As análises de correlação simples, multivariadas e o grupamento foram efetuadas com o programa XLSTAT.

4 RESULTADOS

4.1 Disponibilidade de fósforo no solo após adubação da aveia-branca

Após a adubação da aveia-branca onde foram utilizadas diferentes doses de P, parcelas sem adubação fosfatada, dose de 60 e de 120 kg P₂O₅/ha, a disponibilidade do P no solo variou entre essas doses aplicadas e os estádios que as plantas se encontravam. No perfilhamento, as parcelas onde não foi a adubação fosfática a maioria manteve a disponibilidade que obtivemos antes da semeadura do experimento, exceto três parcelas que independentemente da cultivar implantada a disponibilidade aumentou em uma classificação, ou seja, de baixa para média. Na antese, as parcelas sem adubação de P cultivadas com Taura, foram classificadas como baixa, sendo que quando cultivada com Farroupilha, predominou a disponibilidade média. Nesse estágio não diferiu quanto as cultivares, quando adubadas com as doses de 60 P₂O₅/ha obtendo quatro parcelas com disponibilidade alta e com 120 kg P₂O₅/ha, duas parcelas alta e duas muito alta.

No último estágio avaliado, sem a adubação fosfática a maioria das parcelas estavam com disponibilidade média. Já com as demais doses as parcelas se encontravam com disponibilidade alta (Tabela 5). Foi identificado, na maturação fisiológica, que ao ser adubada com a dose 120 kg P₂O₅/ha as parcelas obtiveram teores mais altos que adubadas a 60 kg P₂O₅/ha.

Tabela 5 – Amostras de solo avaliadas nos estádios de perfilhamento, antese e maturação fisiológica de aveia-branca (cultivares Taura e Farroupilha), nas doses de fósforo (0, 60, 120 kg P₂O₅/ha), teor desse nutriente (mg P/kg), e a disponibilidade de P no solo. Passo Fundo, 2019

Amostra	Perfilhamento		Antese		Maturação fisiológica	
	mg P/kg ¹	Classe ²	mg P/kg ¹	Classe ²	mg P/kg ¹	Classe ²
T-D0-1	7,78	B	6,46	B	10,61	M
T-D0-2	10,40	M	6,54	B	10,21	M
T-D0-3	9,99	M	7,06	B	8,81	M
T-D0-4	7,67	B	7,06	B	9,71	M
T-D60-1	12,98	A	14,01	A	16,61	A
T-D60-2	17,67	A	24,44	A	16,51	A
T-D60-3	13,54	A	16,94	A	19,21	A
T-D60-4	12,34	A	13,11	A	19,51	A
T-D120-1	12,44	A	41,31	MA	21,51	A
T-D120-2	17,94	A	32,70	MA	20,71	A
T-D120-3	15,73	A	17,33	A	21,51	A
T-D120-4	10,39	M	23,32	A	20,81	A
F-D0-1	7,22	B	7,37	B	8,81	M
F-D0-2	9,28	M	8,57	M	9,71	M
F-D0-3	10,67	M	8,62	M	12,11	A
F-D0-4	7,33	B	9,92	M	10,51	M
F-D60-1	12,44	A	16,78	A	17,61	A
F-D60-2	12,61	A	8,60	A	15,61	A
F-D60-3	12,97	A	21,06	A	16,61	A
F-D60-4	11,90	M	15,48	A	16,51	A
F-D120-1	13,29	A	19,27	A	20,61	A
F-D120-2	13,41	A	20,85	A	21,01	A
F-D120-3	15,77	A	37,74	MA	21,51	A
F-D120-4	21,39	A	47,37	MA	20,71	A

Fonte: Dados do autor.

¹Camada de 0-10, analisadas com o método Mehlich-1.²Classificação de disponibilidade de P, na camada de solo de 0-10 cm (CQFS-RS/SC, 2016). B: baixa; M: média; A: alta; MA: muito alta.

4.2 Análise de correlação de Pearson

4.2.1 Perfilamento

Com os resultados das variáveis analisadas no perfilamento (Apêndice II), foram realizadas associações simples. Todos os resultados dos coeficientes de correlação obtidos com a matriz de Pearson constam no Apêndice V; enquanto que as correlações significativas obtidas compõem a Tabela 6. Os coeficientes dessa tabela mostram que a associação entre a MS da raiz ou da parte aérea da aveia e a quantidade de P dessas partes da planta foi muito forte ($r > 0,90$); e a associação entre a MS da parte aérea e a quantidade de P ou de MS da raiz e dessa última variável com a quantidade de P da parte aérea foi forte ($r = 0,70$ a $0,90$), segundo classificação proposta por Hinkle, Wiersma e Jurs (2003).

O grau de associação moderada ($r = 0,50$ a $0,70$) predominou entre as variáveis com correlação significativa, incluindo a correlação entre a fosfatase ácida e o teor de P da raiz ($r = 0,613$), enquanto o grau de associação das demais correlações (número de pontas e ASE de raiz, quantidade de P e teor desse nutriente na parte aérea e volume de raiz e proporção de massa da parte aérea e a raiz) foi fraco ($r = 0,30$ a $0,50$). Além dessas variáveis, a MS da raiz se correlacionou negativamente com a proporção entre a MS da parte aérea e MS da raiz (PA/R, $r = -0,664$), como era esperado.

Tabela 6 - Variáveis com correlações simples significativas (1), avaliadas no estágio de perfilhamento das cultivares Taura e Farroupilha de aveia-branca, cultivada em Latossolo com diferentes teores de fósforo (P). Passo Fundo, 2018

Variável ²	Raiz				Parte aérea	
	Nº Pontas	Volume	MS	% P	mg de P	mg de P
Coefficiente de correlação de Pearson						
Raiz	Diâmetro	-	0,512	-	-	-
	ASE	0,430	0,682	-	-	-
	mg de P	-	-	0,926	-	-
Parte aérea	MS	-	-	0,807	-	0,782
	% P	-	-	-	-	0,475
	mg de P	-	-	0,756	-	0,688
	PA/R	-	-0,449	-0,664	-	-0,551
	Fosfatase	-	-	-	0,613	-

Fonte: Dados do autor.

(1) Probabilidade de erro < 5%. ² Diâmetro: diâmetro de raiz (mm/planta); ASE: área superficial específica de raiz (cm²/planta); mg P: quantidade de P na raiz ou parte aérea (mg/m²); Nº pontas: número de pontas de raízes (Nº pontas/planta); Volume: volume de raiz (cm³/planta); MS: massa seca de raiz ou da parte aérea (g/m²); % P: teor de P da raiz ou da parte aérea; PA/R: proporção MS da parte aérea/ MS raiz; Fosfatase: atividade de fosfatase ácida (mg/h/g solo).

4.2.2 Antese

Com os resultados das variáveis analisadas na antese (Apêndice III), foram realizadas associações simples. Todos os resultados dos coeficientes de correlação obtidos com a matriz de Pearson constam no Apêndice VI; enquanto que as correlações significativas obtidas compõem a Tabela 7. Nesse estágio, observou-se que a associação entre a MS da raiz com a quantidade de P dessa parte da planta foi muito forte ($r = 0,912$). A associação da MS da parte aérea com a quantidade de P dessa parte da planta e com a proporção de MS da parte aérea e raiz foi forte. Outras variáveis que se correlacionaram fortemente ($r > 0,70$ e $< 0,90$) foram os atributos da morfologia de raiz, em que o volume se associou com diâmetro e a ASE ($r = 0,838$ e $0,777$, respectivamente).

Já as correlações entre a quantidade de P da parte aérea com a proporção de MS da parte aérea e raiz, e o teor de P e a quantidade desse nutriente na raiz foram de associação moderada ($r = 0,722$ e $0,634$). O único coeficiente de correlação significativo negativo, foi obtido entre a MS de raiz e a relação de MS da parte aérea e a raiz, seguindo o que foi constatado no perfilhamento; porém nesse estágio observou menor intensidade de correlação ($r < 0,50$).

Tabela 7 - Variáveis com correlação simples significativas (1), avaliados no estágio de antese das cultivares Taura e Farroupilha de aveia-branca, cultivada em Latossolo com diferentes teores de fósforo (P). Passo Fundo, 2018

Variável ²	Raiz				Parte aérea	
	Diâmetro	ASE	MS	% P	MS	mg de P
Coefficiente de correlação de Pearson						
Raiz	Diâmetro	-	0,707	-	-	-
	Volume	0,838	0,777	-	-	-
	mg de P	-	-	0,912	0,504	-
	MS da parte aérea	-	-	-	-	0,851
	PA/R	-	-	-0,409	-	0,722

Fonte: Dados do autor.

(1) Probabilidade de erro $< 5\%$. ² Diâmetro: diâmetro de raiz (mm/planta); ASE: área superficial específica de raiz (cm²/planta); Volume: volume de raiz (cm³/planta); mg P: quantidade de P na raiz ou parte aérea (mg/m²); MS: massa seca de raiz ou da parte aérea (g/m²); % P: teor de P da raiz ou da parte aérea; PA/R: proporção MS da parte aérea/ MS raiz.

4.2.3 Maturação fisiológica

Com os resultados das variáveis analisadas na maturação fisiológica (Apêndice IV), foram realizadas associações simples. Todos os resultados dos coeficientes de correlação obtidos com a matriz de Pearson constam no Apêndice VII; enquanto que as correlações significativas obtidas compõem a Tabela 8.

Houve um predomínio de correlações com o grau de associação moderado ($r > 0,50$ e $< 0,70$), inclusive com relações inversas. Dentre as correlações negativas, inclui-se a associação da quantidade de P de raiz com a proporção de MS da parte aérea e raiz

($r = -0,668$) e com a eficiência de aquisição desse nutriente ($r = -0,901$). No grão, tanto o teor de P e a quantidade desse foram correlacionados negativamente com a eficiência de translocação desse nutriente ($r = -0,686$).

De forma semelhante, houve correlação negativa entre a eficiência de enraizamento e a de aquisição ($r = -0,613$). Os maiores coeficientes de correlações foram obtidos com os atributos mensurados na raiz, como mostram os valores desses coeficientes observados com a eficiência de enraizamento e quantidade de P dessa parte da planta ($r = 0,930$), e a correlação muito forte dessa última variável com a MS da raiz ($r = 0,926$).

Tabela 8 - Variáveis com correlação simples significativas (1), avaliados no estágio de maturação fisiológica das cultivares Taura e Farroupilha de aveia-branca, cultivada em Latossolo com diferentes teores e adubação de fósforo. Passo Fundo, 2018

Variável ²	Raiz			Parte aérea			Grão				
	MS	% P	mg P	MS	% P	mg P	MS	% P	mg P	PA/R	ER
Coefficiente de correlação de Pearson											
mg P raiz	0,926	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
mg P PA	-	-	-	0,544	0,639	-	-	-	-	-	-
MS grão	-	-	-	-	-	0,528	-	-	-	-	-
mg P grão	-	-	-	-	-	-	-	0,804	-	-	-
PA/R	-0,713	-	-0,668	0,429	-	-	-	-	-	-	-
mg P total	-	-	-	0,480	0,558	0,852	0,545	-	0,516	-	-
EUP	-	-	-	-	-	-	0,800	-0,558	-	-	-
ER	0,930	-	0,890	-	-	-	-	-	-	-0,571	-
EAP	-0,738	0,412	-0,676	-	-	-	-	-	-	0,901	-0,613
ETP	-	-	-	0,414	0,480	0,779	-	-0,686	-0,581	-	-

Fonte: Dados do autor.

(1) Probabilidade de erro < 5%. ² mg P: quantidade de P na raiz ou parte aérea ou grão (mg/m²); MS: massa seca de raiz ou da parte aérea ou grão (g/m²); % P: teor de P da raiz ou da parte aérea ou do grão; PA/R: proporção MS da parte aérea/ MS raiz; EUP: eficiência de uso de P; ER: eficiência de enraizamento; EAP: eficiência de aquisição de P; ETP: eficiência de translocação de P.

4.3 Análise dos componentes principais

4.3.1 Auto vetores

A análise multivariada possibilitou quantificar as similaridades e dissimilaridades entre as cultivares de aveia-branca, cultivadas em Latossolo com diferentes teores de P, nos três estádios em que as variáveis foram avaliadas (perfilhamento, antese e maturação fisiológica). Os resultados da análise dos componentes principais (ACP), obtidos com as avaliações realizadas nesses estádios, indicaram que 75,59% (perfilhamento), 91,53% (antese) e 82,38% (maturação fisiológica) da variabilidade total das amostras analisadas foi explicada com esse procedimento. Essa variabilidade foi obtida com a variância acumulada em três fatores ou três componentes principais (CP_1 , CP_2 e CP_3) da ACP (Tabela 9). A variância representada em cada um desses componentes correspondeu a 40,6, 21,88 e 13,55%, no perfilhamento; 38,58, 31,61 e 21,24%, na antese; 35,44, 31,89 e 15,05%, na maturação fisiológica.

Nos três estádios avaliados, a quantidade acumulada de MS de P na parte aérea das plantas foram as variáveis com maior importância relativa em relação ao CP_1 . Isso também foi observado com a quantidade acumulada dessas duas variáveis na raiz das plantas, mas somente no perfilhamento e na antese. Contudo, na maturação fisiológica, essas duas variáveis foram importantes em relação ao CP_2 . Outra variável com maior importância relativa em relação ao CP_1 foi a quantidade de P total da planta, mas isso foi observado somente na antese e na maturação fisiológica, enquanto a massa de grão se destacou somente nesse último estágio. Contudo, ressalva-se que essa variável foi avaliada somente nesse estágio (Tabela 9). As variáveis com maior importância relativa em relação ao componente principal e com a segunda maior variância na ACP (CP_2) foram os atributos de raiz. No perfilhamento e na antese, foi a ASE e o volume de raiz. A importância dessas variáveis foi maior no perfilhamento (0,60 e 0,57, respectivamente), que na antese (0,47 e 0,41, respectivamente). Nesse último estágio, a proporção parte aérea e raiz foi também importante, em relação ao CP_2 , mas o sinal negativo do auto vetor indica relação inversa ao observado com a ASE e o volume de

raiz. Essa relação inversa e importância desse vetor também foi observado no CP₃, na antese; e no CP₂, na maturação fisiológica (Tabela 9).

A atividade da fosfatase ácida foi importante somente em relação ao componente principal com a terceira maior variância na ACP (CP₃). Nesse componente, o valor do auto vetor dessa variável e o número de pontas foi elevado (0,58), variando de forma inversa ao diâmetro de raiz (-0,47 e - 0,41, no perfilhamento e na antese, respectivamente) (Tabela 9). O teor de P do grão na maturação fisiológica foi a variável com maior importância relativa em relação ao CP₃. O valor do auto vetor (0,86) dessa variável, nesse estágio, foi o maior observado, entre todos os CP, variáveis e estágios analisados.

A associação das variáveis com os componentes principais também pode ser percebida, com os diagramas das Figuras 4, 5 e 6. Esses diagramas ilustram o carregamento das variáveis nesses componentes e pode-se perceber visualmente quais as variáveis estão relacionadas com os componentes principais, conforme comentado anteriormente.

Tabela 9 - Análise dos componentes principais, incluindo o percentual da variação associada aos três eixos e os auto vetores das variáveis de cada eixo, realizada em estágios do ciclo fenológico das cultivares de aveia-branca Taura e Farroupilha, cultivadas em Latossolo com diferentes teores de fósforo. Passo Fundo, 2018

(Continua)

Variância ¹	Perfilhamento			Antese			Maturação fisiológica		
	CP ₁	CP ₂	CP ₃	CP ₁	CP ₂	CP ₃	CP ₁	CP ₂	CP ₃
Total (%)	40,16	21,88	13,55	38,68	31,61	21,24	35,44	31,89	15,05
Acumulada (%)	40,16	62,04	75,59	38,68	70,29	91,53	35,44	67,33	82,38
Variável ²	Auto vetor								
Fosfatase (mg/h/g solo)	0,01	-0,07	0,58	-	-	-
Diâmetro de raiz (mm/pl)	0,21	0,27	-0,47	0,28	0,32	-0,41
ASE de raiz (cm ² /pl)	0,01	0,60	-0,08	0,11	0,47	-0,30
Nº de pontas (Nº p./planta)	-0,18	0,32	0,58	-	-	-
Volume de raiz (cm ³ /pl)	0,21	0,57	-0,01	0,22	0,41	-0,37
MS de raiz (g/m ²)	0,48	0,00	0,09	0,36	0,22	0,43	-0,14	0,59	-0,01
P da raiz (mg/m ²)	0,46	0,02	0,20	0,35	0,19	0,46	-0,16	0,57	-0,02

MS da parte aérea (g/m²) **0,44** -0,18 -0,04 **0,42** -0,33 -0,09 **0,42** 0,12 0,11

Tabela 9 - Análise dos componentes principais, incluindo o percentual da variação associada aos três eixos e os auto vetores das variáveis de cada eixo, realizada em estádios do ciclo fenológico das cultivares de aveia-branca Taura e Farroupilha, cultivadas em Latossolo com diferentes teores de fósforo. Passo Fundo, 2018

(Conclusão)

	Perfilhamento			Antese			Maturação fisiológica		
	CP ₁	CP ₂	CP ₃	CP ₁	CP ₂	CP ₃	CP ₁	CP ₂	CP ₃
Variável ²	Auto vetor								
Proporção parte aérea/raiz (g/m ²)	-0,27	-0,19	-0,20	0,14	-0,45	-0,38	0,35	-0,42	0,13
P da parte aérea (mg/m ²)	0,40	-0,25	0,07	0,39	-0,31	-0,18	0,50	0,23	0,01
P total da planta (mg/m ²)	-	-	-	0,51	-0,11	0,15	0,45	0,27	0,35
MS de grão (g/m ²)	0,43	0,05	-0,33
Teor de P do grão (%)	-0,14	-0,03	0,86

Fonte: Dados do autor.

¹ CP₁, CP₂, CP₃: Componente principal 1, 2 e 3, respectivamente. ² ASE: Área superficial específica. N° de pontas: número de pontas das raízes por planta. MS: Matéria seca. P: Fósforo. - : Sem correlação. ... : Não avaliado.

4.3.2 Amostras e variáveis explicativas

No perfilhamento, as amostras associadas com as variáveis de maiores vetores do CP₁ foram, predominantemente, da cultivar Taura, das parcelas com teores de P que variaram de 10,39 a 17,67 mg/kg. Uma dessas amostras (T-D60-4) se destacou por representar mais de 39% da contribuição das observações no CP₁. Além dessas amostras, a cultivar Farroupilha, da parcela com teor de P de 21,39 mg/kg também teve associação com o CP₁. As variáveis associadas com as amostras relacionadas com esse componente principal foram: MS e quantidade de P da raiz e parte aérea (Figura 4A e 4B).

Já as amostras associadas com o CP₂, foram, predominantemente, as do terceiro bloco experimental do experimento, de parcelas com teores de P que variaram de 13,54 a 15,77 mg/kg (T-D60-3, F-D60-3 e F-D120-3), além de uma amostra da parcela não adubada com fosfato, do quarto bloco experimental (teor de P de 7,67 mg/kg; T-D0-4).

As variáveis associadas com essas amostras foram: área superficial específica e volume de raiz (Figura 4A e 4B).

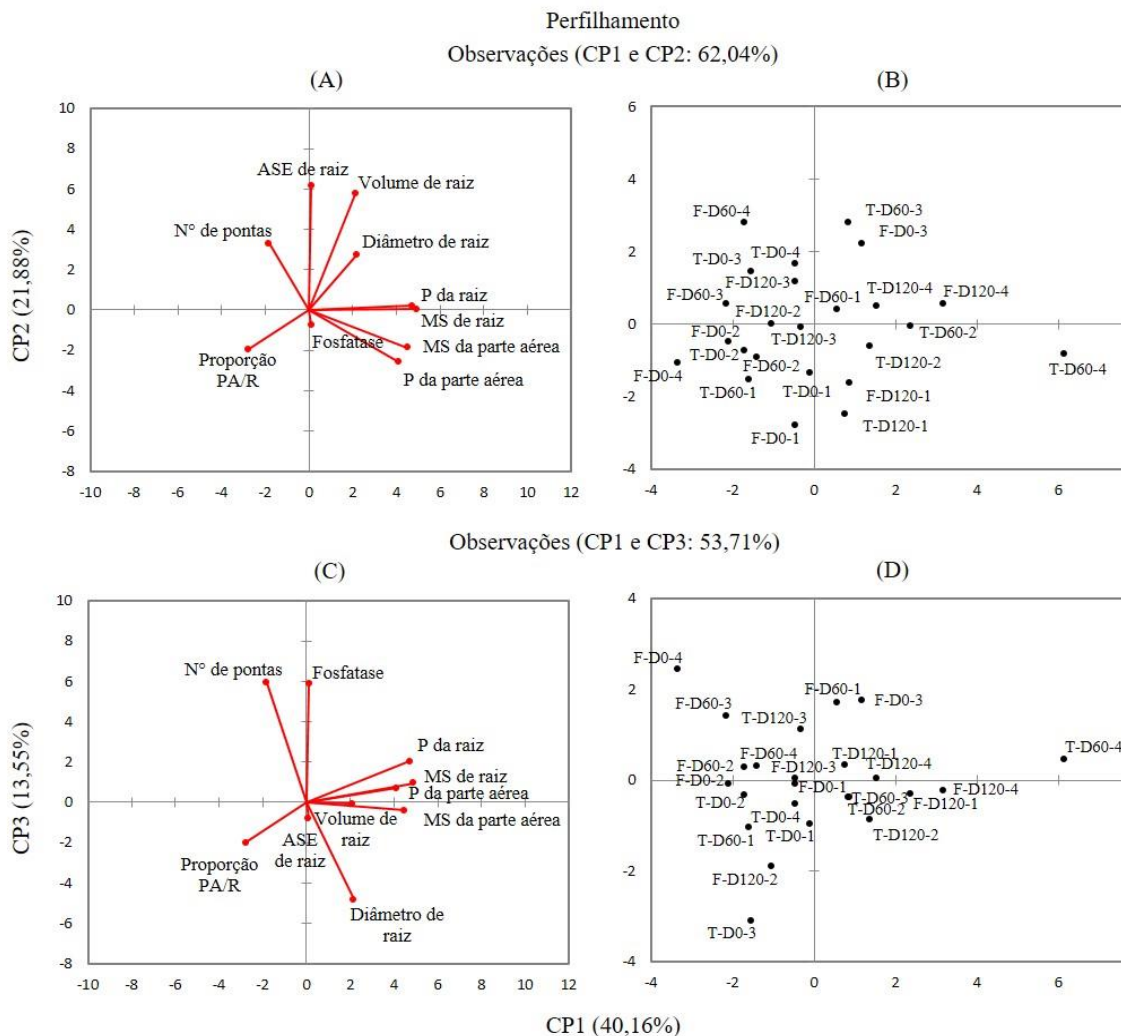
Com os eixos CP₁ e CP₂, as amostras da cultivar Taura, das parcelas com teores de P de 13,54 e 17,67 mg/kg, e da cultivar Farroupilha, das parcelas com teores de P de 10,67 e 21,39 mg P/kg, ficaram dispostas dentro de um mesmo quadrante, indicando que elas possuem características comuns de adaptação a disponibilidade de P do solo. Essas amostras foram associadas às variáveis área superficial específica e volume de raiz, além da MS e da quantidade de P.

Como muitas variáveis foram importantes para explicar o CP₃, em todos os estádios, e o maior valor de auto vetor, observado no trabalho, foi obtido nesse eixo (P do grão, Tabela 9), além do plano bidimensional formado pelos eixos CP₁ e CP₂, o formado pelos eixos CP₁ e CP₃ também foi analisado (Figura 4C e 4D).

No CP₃, a distribuição das variáveis fosfatase, número de pontas e, negativamente o diâmetro de raízes teve associação com as amostras da cultivar Farroupilha das parcelas com teores de 12,97 e 12,44 mg P/kg (blocos 3 e 1, respectivamente). Essas variáveis também estiverem associadas com esta cultivar no solo sem adubação fosfatada (blocos 3 e 4), e com a cultivar Taura, cultivada em solo com teor de P de 15,73 mg/kg diferentemente do observado nos eixos CP₁ e CP₂ (Figura 4A e 4B).

Com os eixos CP₁ e CP₃, as amostras da cultivar Farroupilha, das parcelas com teores de P que variaram de 7,33 a 12,97 mg/kg, e da cultivar Taura, da parcela com 15,73 mg P/kg, foram posicionadas dentro de uma mesma região periférica, indicando que elas possuem características semelhantes de adaptação a variação do P disponível do solo. Essas amostras foram associadas a variável número de pontas de raízes. Também no terceiro componente as amostras da cultivar Farroupilha cultivadas com 12,44 mg P/kg e sem adubação fosfatada (F-D60-1 e F-D0-3), ficaram mais associadas com a fosfatase ácida; o que sinaliza a utilização desse mecanismo em solos deficientes de P (Figura 4C e 4D).

Figura 4 - Diagrama bidimensional dos componentes principais 1 e 2 (CP₁ e CP₂) e 1 e 3 (CP₁ e CP₃), ilustrando a distribuição do auto vetor das variáveis (A e C) e das amostras avaliadas no perfilhamento da aveia-branca, em parcelas de blocos experimentais, com diferentes teores de fósforo disponível do solo (B e D). Passo Fundo, 2018



Fonte: Dados do autor.

(A e C) ¹Fosfatase: atividade de fosfatase ácida (mg/h/g solo); Diâmetro de raiz (mm/planta); ASE: área superficial específica de raiz (cm²/planta); Número de pontas de raízes (N° pontas/planta); Volume de raiz (cm³/planta); MS raiz: massa seca de raiz (g/m²); P da raiz: quantidade de P na raiz (mg/m²); P da PA: quantidade de P da parte aérea (mg/m²); MS da parte aérea: massa seca da parte aérea (g/m²); Proporção PA/R: proporção de MS da parte aérea/raiz (g/m²).

(B e D) ² F, T: cultivar Farroupilha e Taura, respectivamente. 1, 2, 3, 4: número do bloco experimental. D0: bloco 1 e 4, e 2 e 3 disponibilidade baixa e média, respectivamente; D60: disponibilidade alta, exceto F-D60-4 (média); D120: disponibilidade alta, exceto T-D120-4 (média).

Em geral, na antese, observou-se que algumas amostras associadas às variáveis explicativas do CP₁, no estágio anterior, permaneceram relacionadas a esse componente, destacando a cultivar Taura, amostrada nas parcelas com teores de P de 24,00 e 13,11 mg/kg. Essa última amostra se destacou por representar mais de 26 % da contribuição das observações no CP₁, e 31,80 % no CP₂. (Figura 5A e 5B). Também houve relação desse componente com três amostras da cultivar Farroupilha, do bloco 1, em que os teores de P variaram de 7,37 a 19,27 mg/kg. Além dessas, outra amostra associada ao CP₁ foi a T-D120-2, em que a quantidade de P da planta foi a variável explicativa.

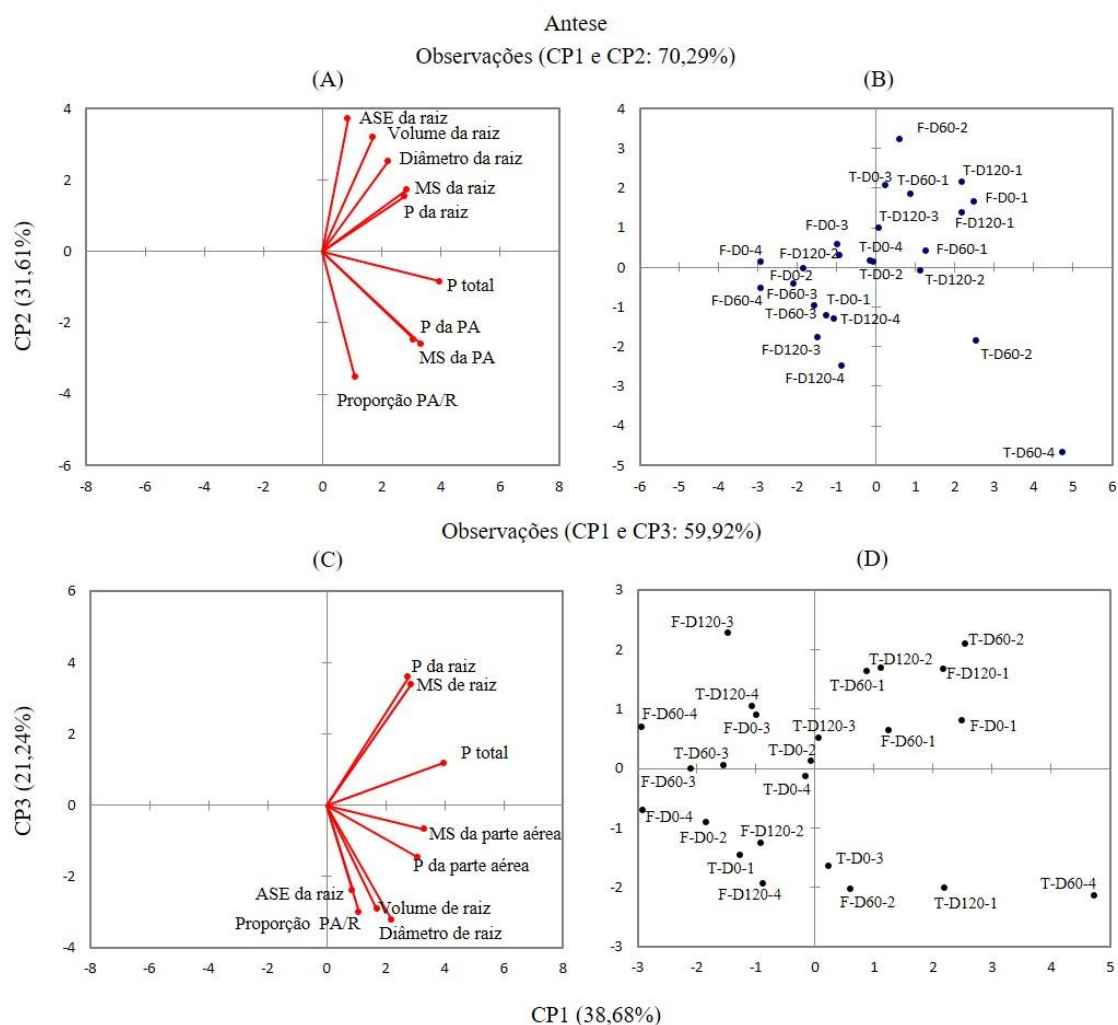
Outras variáveis associadas as amostras, e com maior importância relativa em relação a esse componente principal, foram aquelas também consideradas mais explicativas no perfilhamento, como a MS e a quantidade de P da raiz e da parte aérea. As amostras da cultivar Taura, mencionadas na análise do CP da antese, se associaram mais com a parte aérea das plantas, enquanto as amostras da cultivar Farroupilha se associaram mais com as características da raiz.

As amostras avaliadas na antese, associadas ao CP₂, foram predominantemente da cultivar Taura, amostrada nas parcelas não adubadas com fosfato (blocos 1 e 3), e uma amostra com 17,33 mg P/kg; além de uma amostra da cultivar Farroupilha, amostrada em parcela com 15,48 mg P/kg (Figura 5B). As variáveis associadas a essas amostras expressam características morfológicas de raiz, como a ASE e o volume (Figura 5A e 5B). Já, a variável proporção parte aérea e raiz, em que o valor do auto vetor foi elevado nesse componente, não se associou a nenhuma das amostras analisadas. Nesse estágio, as amostras que foram observadas próximas à origem dos eixos ortogonais, como as da cultivar Taura, sem adubação fosfatada (T-D0-2 e 4), não contribuem para o estudo, ou seja, não possuem características discriminatórias. Isso ocorreu nos três CP analisados, evidenciando esse aspecto, como ilustrado nos diagramas bidimensionais (Figura 5).

No CP₃ das amostras avaliadas na antese, as variáveis com os maiores vetores foram aquelas associadas a cultivar Taura, de parcelas com teores de P variando de 14,01 a 32,70 mg/kg, e a apenas uma amostra da cultivar Farroupilha (19,27 mg P/kg) (Figura 5D). Em contrapartida, verificou-se associações negativas entre as amostras de

Farroupilha (8,60 mg P/kg) e de Taura (sem adubação fosfatada), com variáveis negativamente explicativas nesse eixo. As variáveis associadas com essas amostras foram: MS e quantidade de P da raiz, e, negativamente, o diâmetro de raiz e a proporção parte aérea e raiz (Figura 5C e 5B).

Figura 5 - Diagrama bidimensional dos componentes principais 1 e 2 (CP₁ e CP₂) e 1 e 3 (CP₁ e CP₃) ilustrando a distribuição do auto vetor das variáveis e das amostras avaliadas na antese da aveia-branca (A e C), em parcelas de blocos experimentais, com diferentes teores de fósforo disponível do solo (B e D). Passo Fundo, 2018



Fonte: Dados do autor.

(A e C) ¹Diâmetro de raiz (mm/planta); ASE: área superficial específica de raiz (cm²/planta); Volume de raiz (cm³/planta); MS raiz: massa seca de raiz (g/m²); P da raiz: quantidade de P na raiz (mg/m²); P da PA: quantidade de P da parte aérea (mg/m²); MS da parte aérea: massa seca da parte aérea (g/m²); Proporção PA/R: proporção de MS da parte aérea/raiz (g/m²); P total: quantidade de P total da planta (mg/m²).

(B e D) ²F, T: cultivar Farroupilha e Taura, respectivamente. 1, 2, 3, 4: número do bloco experimental. T-D0: disponibilidade de P baixa; F-D0: disponibilidade de P média, exceto F-D0-1 (baixa); D60: disponibilidade de P alta; T-D120-1,2: disponibilidade de P muito alta; T-D120-3,4: disponibilidade de P alta; F-D120-1,2: disponibilidade de P alta; F-D120-3,4: disponibilidade de P muito alta.

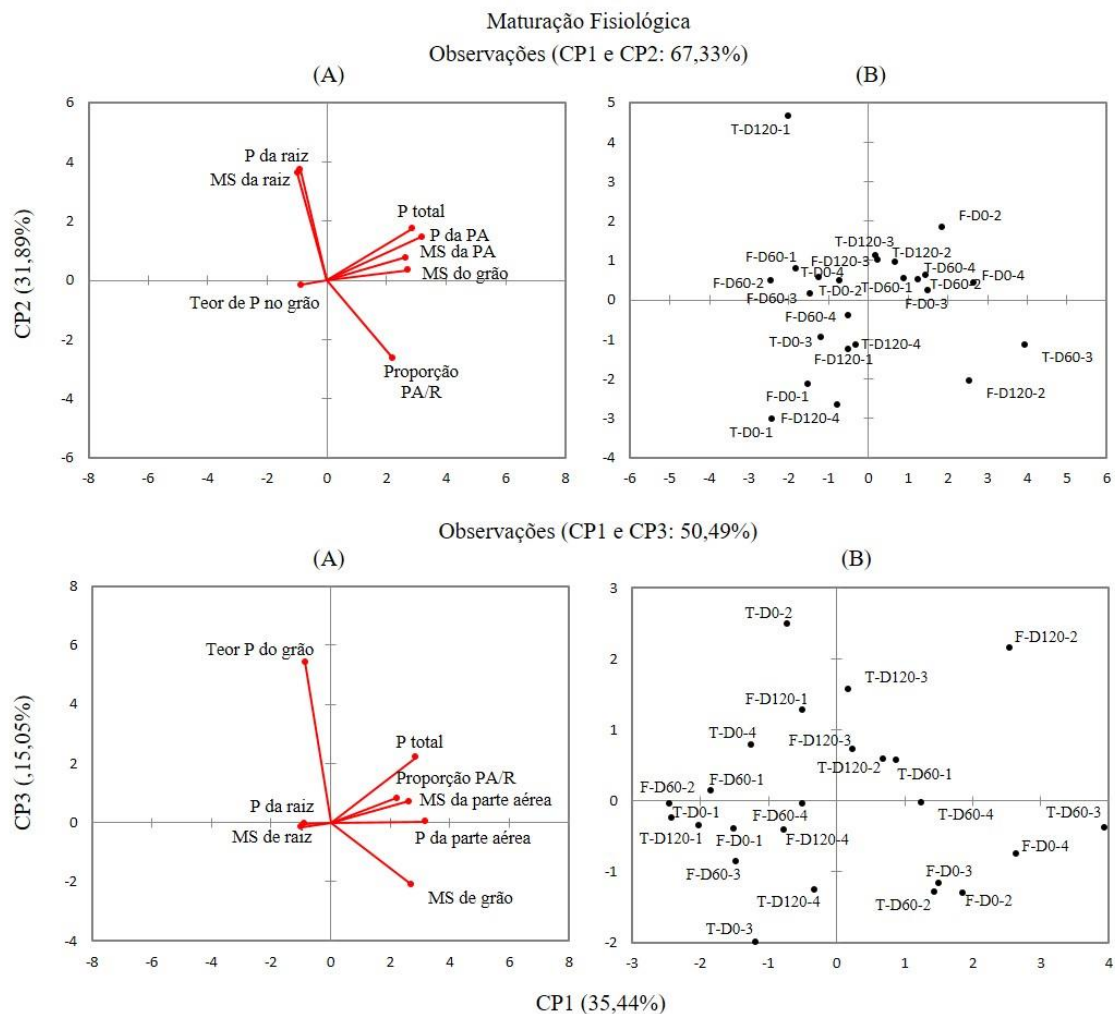
Como observado na antese, as amostras da cultivar Taura, das parcelas com 16,51 e 19,51 mg P/kg e (Blocos 2 e 4, respectivamente), mantiveram-se associadas as variáveis de maior auto vetor no CP₁ (MS e quantidade de P da parte aérea), na avaliação realizada na maturação fisiológica (Figura 6A e 6B). Essas variáveis também foram as com maior importância em relação as amostras da cultivar Farroupilha, sem adubação fosfatada (blocos 2, 3 e 4). As amostras da cultivar Taura, dos solos com maiores teores de P (20,71 e 21,51 mg/kg), ou com 16,61 mg P/kg (T-D60-1) e da cultivar Farroupilha, sem adubação fosfatada (F-D0-2), também foram associadas as seguintes variáveis com maior importância explicativa, quantidade de P total da planta, MS e quantidade de P da parte aérea. As variáveis associadas ao CP₁ na avaliação efetuada na antese, e que mantiveram essa associação nesse mesmo componente na amostragem efetuada na maturação fisiológica, foram: MS e quantidade de P da parte aérea, e a quantidade total desse nutriente na planta.

No CP₂, obtido com as avaliações da maturação fisiológica, a amostra da cultivar Taura, cultivada sob elevado teor de P (21,51 mg/kg), no bloco 1, foi a que proporcionou maior contribuição da variabilidade desse componente (> 35%) (Figura 6B). Semelhante ao perfilhamento, observou-se que duas amostras do bloco 3, porém das duas cultivares (Farroupilha e Taura) e com teores iguais de P (21,51 mg/kg), também continuaram associadas ao CP₂. As variáveis que se associaram positivamente a esse componente foram a MS e a quantidade de P da raiz. Já a proporção parte aérea e raiz foi associado negativamente ao CP₂, e mais relacionada com a amostra da cultivar Farroupilha, do solo com 21,01 mg/kg (F-D120-2) (Figura 6A e 6B).

Na avaliação da maturação fisiológica, o CP₃ indicou que amostras da cultivar Taura, uma sem adubação fosfatada e a outra de solo com 21,51 mg P/kg; além de uma da cultivar Farroupilha, do solo com 20,61 mg P/kg, foram as observações com maior importância em relação a esse CP (Figura 6D). Já as variáveis com maior importância relativa, em relação ao CP₃, foram a quantidade de P total da planta e o teor desse

nutriente no grão, com destaque para esse último atributo, devido ao maior auto vetor obtido no estudo, e que define as direções dos eixos da máxima variabilidade (Figura 6C e 6D).

Figura 6 - Diagrama bidimensional dos componentes principais 1 e 2 (CP₁ e CP₂), e 1 e 3 (CP₁ e CP₃) ilustrando a distribuição do auto vetor das variáveis e das amostras avaliadas na maturação fisiológica da aveia-branca (A e C), em parcelas de blocos experimentais, com diferentes teores de fósforo disponível do solo (B e D). Passo Fundo, 2018



Fonte: Dados do autor.

(A e C) ¹Diâmetro de raiz (mm/planta); ASE: área superficial específica de raiz (cm²/planta); Volume de raiz (cm³/planta); MS raiz: massa seca de raiz (g/m²); P da raiz: quantidade de P na raiz (mg/m²); P da PA: quantidade de P da parte aérea (mg/m²); MS da parte aérea: massa seca da parte aérea (g/m²); Proporção PA/R: proporção de MS da parte aérea/raiz (g/m²); P total: quantidade de P total da planta (mg/m²).

(B e D) ²F, T: cultivar Farroupilha e Taura, respectivamente. 1, 2, 3, 4: número do bloco experimental. D0: disponibilidade de P média, exceto F-D0-3 (alta); D60 e D120: disponibilidade de P alta.

4.3.3 Análise de agrupamentos

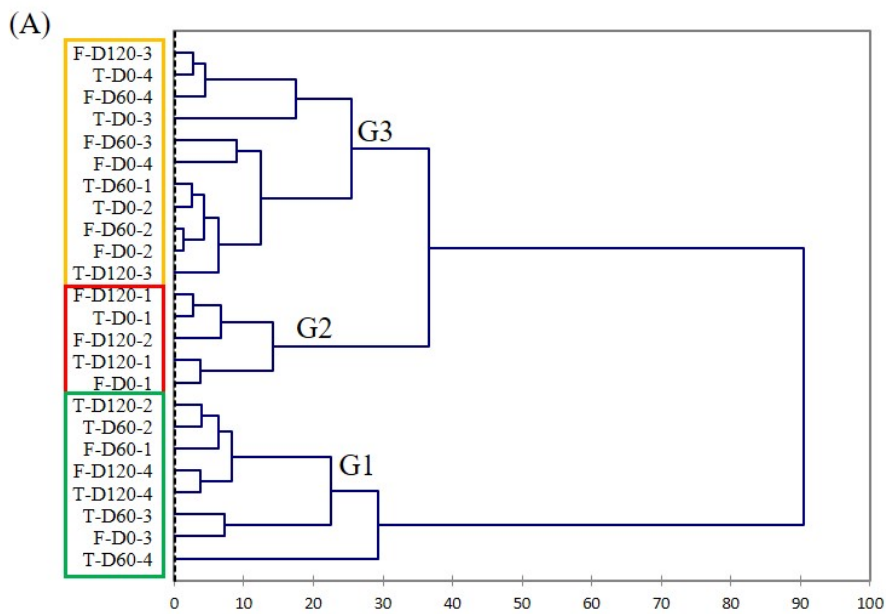
Com os resultados das variáveis selecionadas para a ACP, foi gerado um dendrograma, para cada estágio do ciclo fenológico, com a finalidade de agrupar as amostras, e assim, identificar a dissimilaridade entre elas. No estágio de perfilhamento e da antese, as amostras foram reunidas em três grupos. No Grupo 1 (G1), formado com os resultados do perfilhamento, predominaram as amostras da cultivar Taura, dos solos com teores variando de 10,39 a 19,94 mg P/kg (5 amostras). No Grupo 2 (G2), não houve influência da cultivar e predominaram as amostras do Bloco 1. Nesse grupo, foi observado uma amostra de cada cultivar do tratamento sem adubação fosfatada (controle), além de outras amostras com teores próximos a 13 mg P/kg. No Grupo 3 (G3), predominaram amostras dos blocos 2, 3 e 4, das cultivares Farroupilha com teores de P variando entre 11,90 a 15,77 mg/kg, além de amostras de Taura (controle) (Figura 7A).

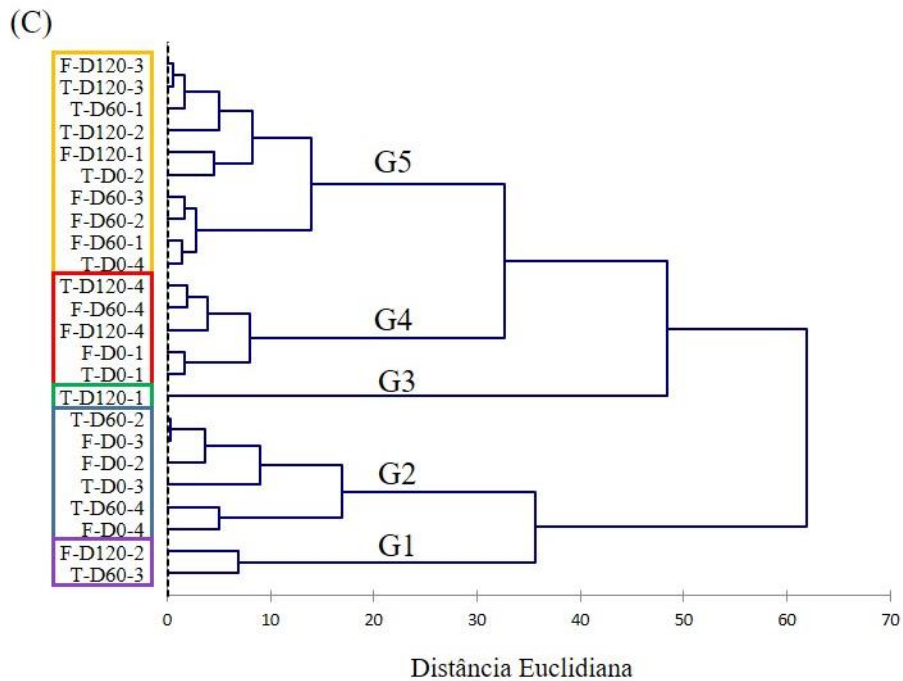
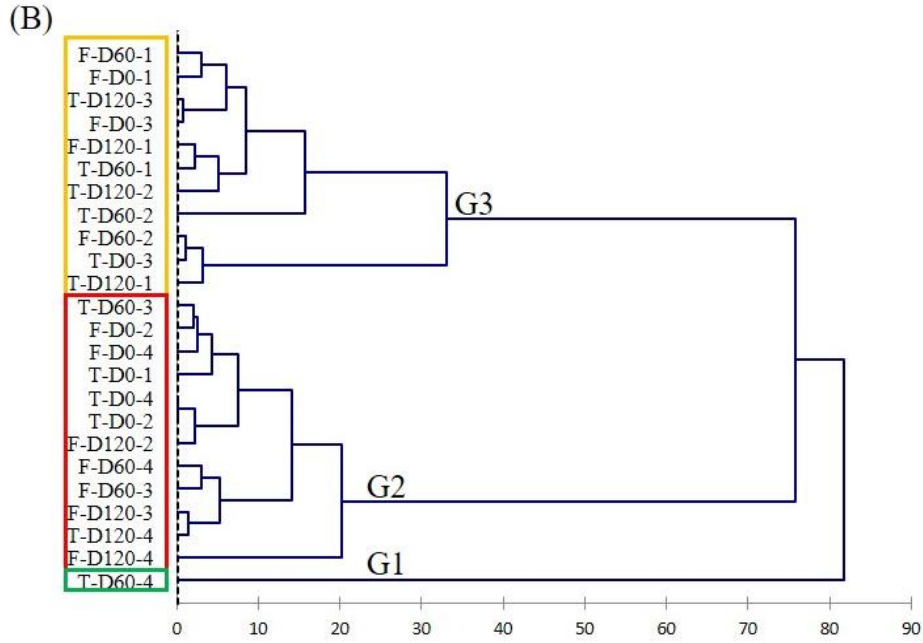
Na antese, o G1 foi formado somente por uma amostra da cultivar Taura (13,11 mg P/kg; T-D60-4), também observada nesse grupo, no perfilhamento. Isso indica características específicas dessa amostra, importantes no início do ciclo dessa cultivar. O G2 foi formado, principalmente, pela cultivar Farroupilha, das três faixas de disponibilidade de P do solo; além da cultivar Taura (controle, exceto a parcela do bloco 3). No G3, foi incluída somente a amostra da cultivar Taura, dos solos com teores de P de 17,33 a 51,31 mg P/kg, exceto a parcela do bloco 4 (Figura 7B).

Na maturação fisiológica, as amostras foram reunidas em cinco grupos. No G1, foi incluída uma amostra da cultivar Taura (19,21 mg P/kg; T-D60-3) e outra da cultivar Farroupilha (21,01 mg P/kg; F-D120-2). No G2, foram reunidas três amostras da cultivar Farroupilha, do solo sem adubação fosfatada. O G3 foi composto somente por uma amostra da cultivar Taura (21,51 mg P/kg; T-D120-1). O G4 foi constituído, em

geral, por uma amostra de cada cultivar e faixa de disponibilidade de P do solo, mas das parcelas dos Blocos 1 ou 4. O G5 concentrou amostras da cultivar Farroupilha, da mesma faixa de disponibilidade de P do solo (15,61 a 17,61 mg P/kg) (Figura 7B).

Figura 7 - Dendrograma resultante da análise de conglomeração de vinte e quatro amostras das cultivares Taura e Farroupilha de aveia-branca, em um Latossolo com diferentes teores de fósforo, nos estádios de perfilhamento (A), antese (B) e maturação fisiológica (C). Passo Fundo, 2018





Fonte: Dados do autor.

¹ F, T: cultivar Farroupilha e Taura, respectivamente. D0, D60, D120: dose 0, 60 e 120 kg P₂O₅/ha, respectivamente. 1, 2, 3, 4: número do bloco experimental.

4.3.4 Análise de agrupamentos e eficiência nutricional

A partir da análise de agrupamento, foram identificados os valores das eficiências nutricionais das amostras que compõem cada grupo. De modo geral, nos três estádios avaliados, as amostras do G1, que podem ou não diferir entre os estádios, foram as com maior eficiência nutricional de P (Tabela 10).

No perfilhamento, as amostras do G1 foram as com maiores valores de EUP, ER. Já as amostras do G3 foram aquelas com maior EAP e ETP. Na antese, o G1 foi composto de uma única amostra, em que foi observada as maiores EUP, EAP e ETP, porém com menor ER, enquanto as amostras do G3 foram aquelas com o maior valor desse último tipo de eficiência. No estádio de maturação fisiológica, as amostras com maiores eficiências foram distribuídas em um número maior de grupos. As amostras do G1 foram as com maiores valores de EAP e de ETP, mas menor ER. As amostras do G2 foram as com maiores valores de EUP, enquanto as do G3 foram aquelas com maior ER (Tabela 10).

Tabela 10 - Eficiência nutricional média dos grupos de amostras das cultivares Taura e Farroupilha de aveia-branca, identificados com a análise de agrupamento, em estádios fenológicos. Passo Fundo, 2018

Eficiências	Eficiências relativas ¹										
	Perfilhamento			Antese			Maturação Fisiológica				
	G1	G2	G3	G1	G2	G3	G1	G2	G3	G4	G5
EUP	40,7	36,6	27,8	100,0	30,6	32,1	59,5	82,2	44,9	78,4	56,5
ER	70,0	35,0	10,8	18,0	25,9	70,2	3,3	15,6	100,0	8,4	20,2
EAP	42,6	58,2	67,6	100,0	52,4	44,3	94,5	43,2	16,4	50,5	36,8
ETP	82,7	87,1	88,8	100,0	70,2	56,0	89,6	88,0	80,6	67,8	71,5
ENP	59,0	54,2	48,8	79,5	44,8	50,6	61,7	57,2	60,5	51,2	46,3

Fonte: Dados do autor.

¹ EUP: eficiência de uso de P; ER: eficiência de enraizamento; EAP: eficiência de aquisição de P; ETP: eficiência de translocação de P; ENP: eficiência nutricional de P.

² Perfilhamento; G1: T-D60-4, F-D0-3, T-D60-3, T-D120-4, F-D120-4, F-D60-1, T-D60-2, T-D120-2; G2: F-D0-1, T-120-1, F-D120-2, T-D0-1, F-D120-1; G3: T-120-3, F-D0-2, F-D60-1, T-D0-2, T-D60-1, F-D0-4, F-D60-3, T-D0-3, F-D60-4, T-D0-4, F-D120-3.

³ Antese; G1: T-D60-4; G2: F-D120-4, T-120-4, F-D120-3, F-D60-3, F-D60-4, F-D120-2, T-D0-2, T-D0-4, T-D0-1, F-D0-4, F-D0-2, T-D60-3; G3: T-D120-1, T-D0-3, F-D60-2, T-D60-2, T-D120-2, T-D60-1, F-D120-1, F-D0-3, T-D120-3, F-D0-1, F-D60-1.

⁴ Maturação fisiológica; G1: T-D60-3, F-120-2; G2: F-D0-4, T-D60-4, T-D0-3, F-D0-2, F-D0-3, T-D60-2; G3: T-D120-1; G4: T-D0-1, F-D0-1, F-D120-4, F-D60-4, T-D120-4; G5: T-D0-4, F-D60-1, F-D60-2, F-D60-3, T-D0-2, F-D120-1, T-D120-2, T-D60-1, T-D120-3, F-D120-3.

4.4 Expressão gênica

4.4.1 Reação em cadeia da polimerase - PCR

Primeiramente, foi realizada a seleção dos genes candidatos, através de um estudo na literatura em busca por trabalhos que envolvessem a expressão gênica da Família de Transportadores de Fósforo (*PHT – Phosphate Transporter Family*). Foram selecionados genes de espécies similares à aveia-branca (Quadro 1), visto que, esta espécie não possui sequências do genoma no Genbank (*National Center for Biotechnology Information - NCBI*). Após a obtenção dos *primer* selecionados para cada gene da PHT, foi realizada uma PCR, para avaliar quais os *primers* amplificariam a sequência correta com base no tamanho esperado de amplicon. A validação desses primers é importante para realização da *RT-qPCR*.

A temperatura de anelamento (T_a) da reação de PCR foi baseada na temperatura de *melting* (T_m) de cada *primer*. A T_a corresponde à temperatura em que ocorre o pareamento entre *primer* e a sequência alvo (gene). Geralmente, a T_a é de 3 a 5°C menor que a T_m , e pode ser definida como a temperatura de desnaturação de 50% das moléculas de DNA (Tabela 11).

O gene de referência utilizado (*GAPDH*), que foi selecionado através de trabalhos com aveia-branca, amplificou em todas as amostras, de forma estável, confirmando que esse gene é ideal para ser utilizado como controle na normalização dos dados do RT-qPCR. A maioria dos *primers* testados da PHT, não amplificaram o gene alvo, apresentando mau-pareamento com o cDNA (*TAPHT 1.6, OSPT 1, OSPT 2, OSPT 6, HvPT 1, HvPT 2, HORvuPht 1;2 e HORvuPht 1;6*), e foram desconsiderados. Os genes que amplificaram, no tamanho esperado de amplicon, foram do trigo (*TAPHT 1.2 e TAPHT 1.10*) e da cevada (*HORvuPht 1;1*).

As amostras em que se observou a amplificação com o *primer* do gene *TAPHT 1.2* foram da raiz da cultivar Farroupilha, cultivada em solos com teor de P de 8,3 e 49,7 mg/kg. O *primer* do gene *TAPHT 1.10*, além de amplificar essas mesmas amostras, apresentou pareamento com uma amostra de raiz da cultivar Taura, em solo com disponibilidade muito alto P (33,6 mg/kg). As amostras em que se observou a amplificação com o *primer* de cevada *HORvuPht 1;1* foram das raízes e da parte aérea da cultivar Taura. Como observado com o *primer* de trigo *TAPHT 1.10*, isso ocorreu nos tratamentos com disponibilidade de P em nível baixo (6,0 e 6,1 mg/kg de P) e muito alto (33,6 e 52,24 mg/kg de P) (Tabela 11).

Tabela 11 - Temperaturas de anelamento utilizadas em cada *primer* na reação da PCR e amostras em que ocorreu amplificação do gene alvo, em aveia-branca (cultivares Taura e Farroupilha), no estágio 13 da escala de Zadoks, Chang e Konzak (1974). Passo Fundo, 2018

Cultura	Nome gene	Amostra amplificada	Temperatura de anelamento
Trigo	<i>TAPHT 1.2</i>	F-D0-4 e F-D120-1 (raiz)	50 °C
	<i>TAPHT 1.6</i>	-	50 °C
	<i>TAPHT 1.10</i>	F-D0-4, F-D120-1 e T-D120-2 (raiz)	50 °C
Arroz	<i>OsPT 1</i>	-	55 °C
	<i>OsPT 2</i>	-	55 °C
	<i>OsPT 6</i>	-	55 °C
Cevada	<i>HvPT 1</i>	-	50 °C
	<i>HvPT 2</i>	-	50 °C
	<i>HORvuPht 1;1</i>	T-D0-1, T-D120-2 (raiz) T-D0-2, T-D120-1 (aérea)	50 °C
	<i>HORvuPht 1;2</i>	-	50 °C
	<i>HORvuPht 1;6</i>	-	50 °C e 40 °C
Aveia	<i>GAPDH</i>	Todas as amostras	50 °C

Fonte: Dados do autor.

4.4.2 Transcrição reversa seguida da reação em cadeia da polimerase em tempo real

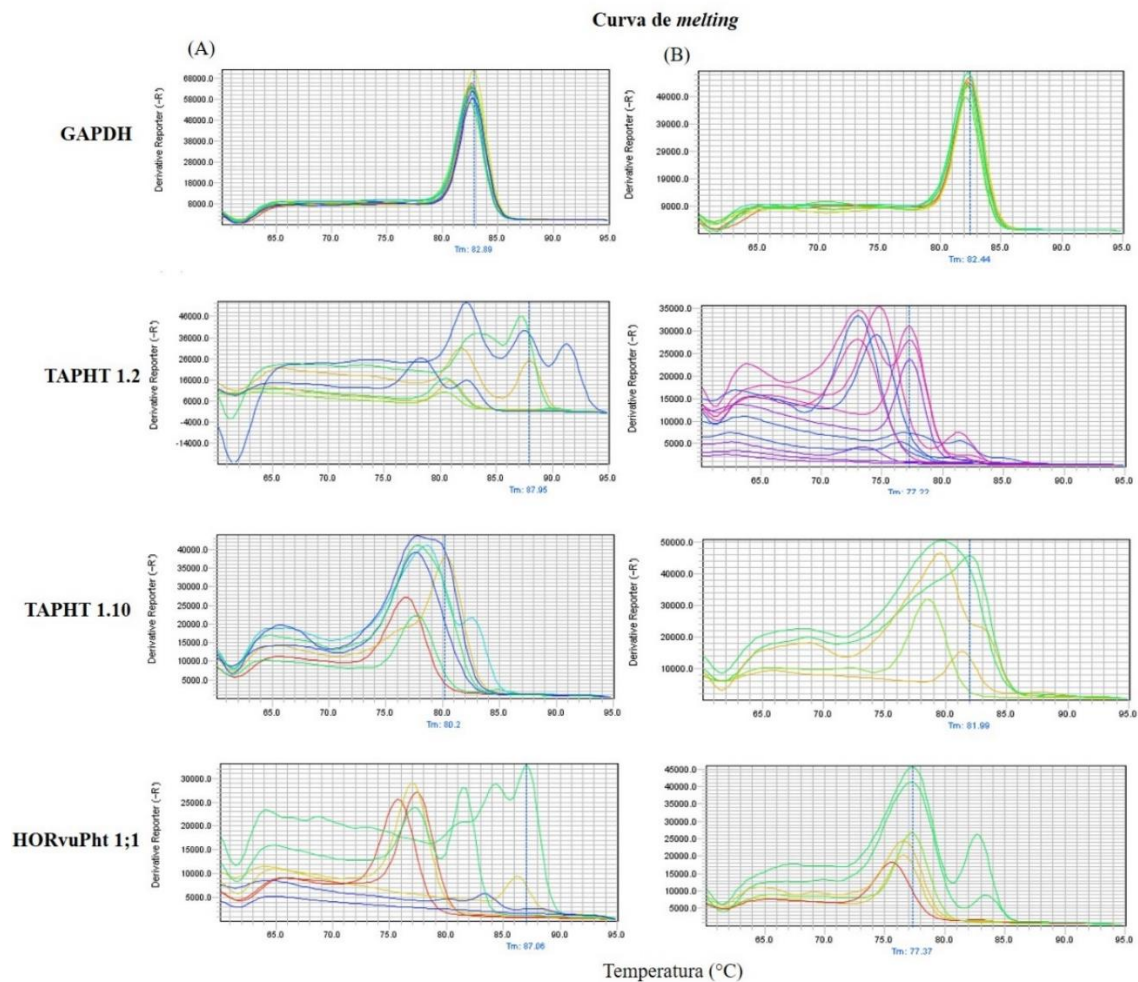
Os *primers* que amplificaram o gene alvo, no tamanho esperado de *amplicon*, na PCR, foram selecionados para a realização da RT-qPCR. Para isso, se faz necessário

a validação do gene de referência e dos *primers* selecionados para o estudo de expressão dos genes *PTH*, em aveia. Para a validação foram utilizadas as concentrações 5 e 10 μmol de *primer* e 10, 50 e 100 ng de cDNA na reação (Figura 8).

A especificidade do *primer* do gene *GAPDH*, que é de aveia, foi confirmada pela presença de um único pico na curva de dissociação (*melting curve*) na temperatura de 82 °C (Figura 8). Em todas as reações deve-se realizar a análise da curva de *melting* como controle de especificidade do fragmento amplificado de acordo com o tamanho do fragmento. A análise de curva de *melting* permite a identificação do fragmento amplificado em temperatura específica (T_m), podendo também distinguir sequências de composições semelhantes com bases na diferença de suas temperaturas de dissociação.

Quando analisada a curva de *melting* dos *primers* do gene alvo (*TAPHT 1.2*, *TAPHT 1.10* e *HORvuPht 1: 1*), que não são específicos para aveia-branca e sim para os genes do trigo e da cevada, diferentes padrões de curva, com diferentes picos e T_m , foram observados. Assim, não é possível afirmar que o gene amplificado é o gene ligado com o transporte de P em células das amostras de aveia analisadas (Figura 8).

Figura 8 - Curvas de *melting* dos genes *GAPDH*, *TAPHT 1.2*, *TAPHT 1.10* e *HORvuPht 1;1*, nas concentrações de *primers* (5 e 10 μmol) e cDNA (10, 50 e 100 ng) na reação, no RT-qPCR. Passo Fundo, 2019

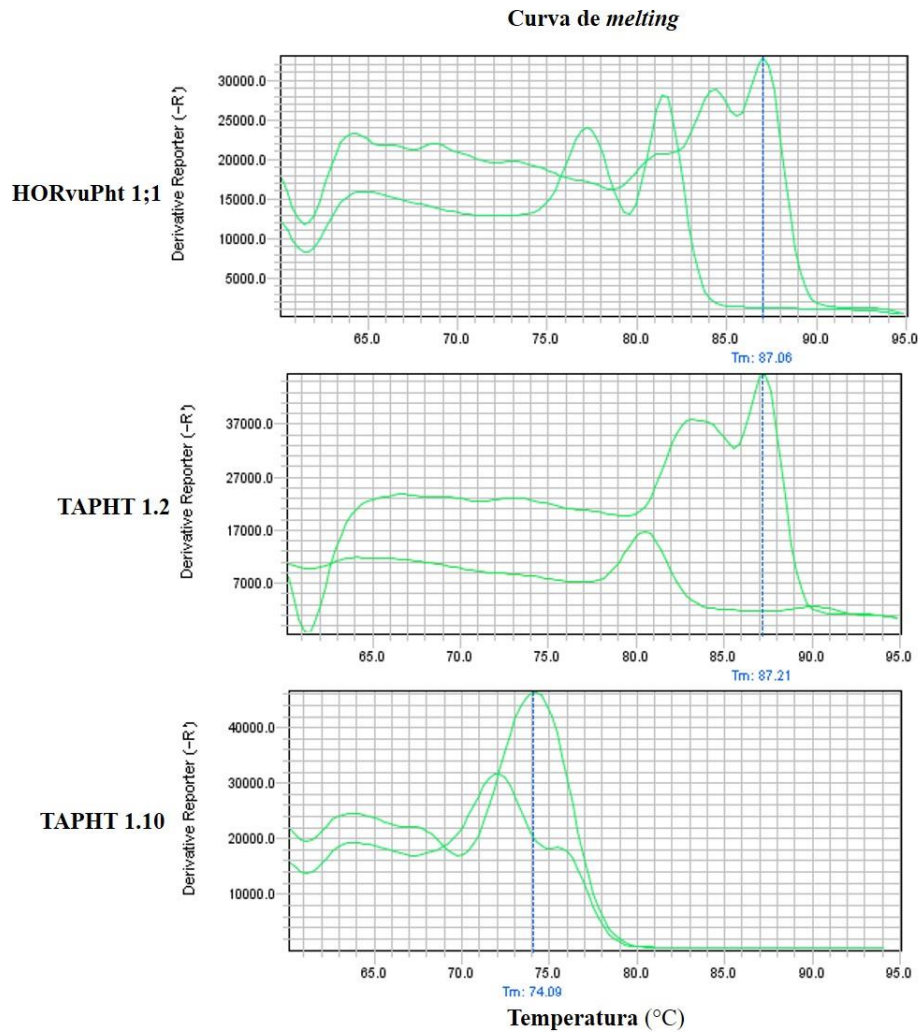


Fonte: Dados do autor.

¹ (A): concentrações de 10 μmol de primer com 50 e 100 ng de cDNA na reação; (B): concentrações de 5 μmol de primer com 10 e 50 ng de cDNA

Ao realizar a análise da curva de *melting*, foi observado diferentes picos de T_m e padrões de curva nas duplicatas do cDNA, as quais foram extraídas de uma mesma amostra (Figura 9). Isso indica que cada amostra da duplicata amplificou diferentes genes ou fragmentos com alterações nucleotídicas. Esse resultado, possivelmente indica que os *primers* utilizados não são específicos do gene alvo em aveia-branca.

Figura 9 - Curva de *melting* dos genes *TAPHT 1.2* e *HORvuPht 1;1*, nas concentrações de 10 μmol de *primer* e 100 ng de cDNA na reação, no RT-qPCR. Passo Fundo, 2019



Fonte: Dados do autor.

4.4.3 Verificação da transcrição reversa e da reação em cadeia da polimerase

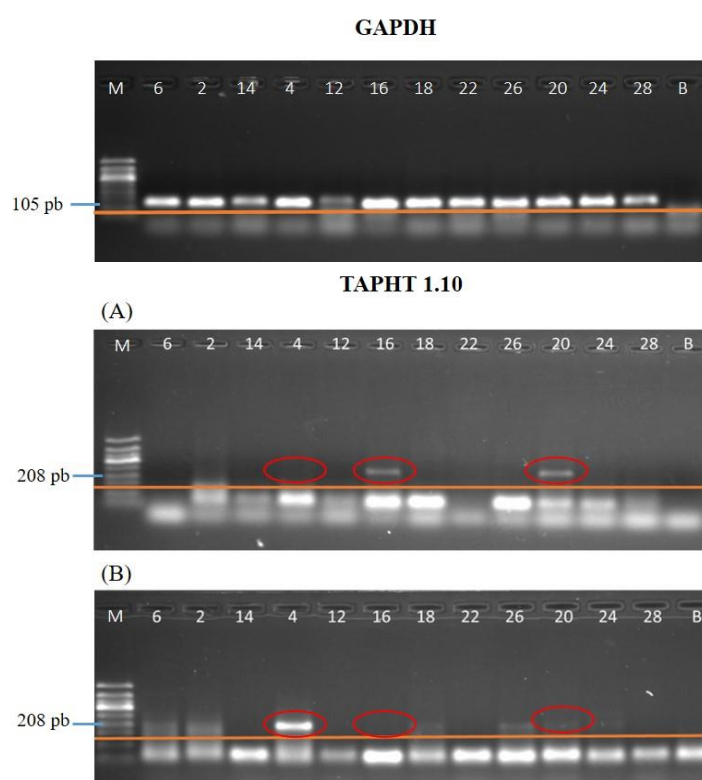
Ao verificar diferentes picos de T_m entre duplicatas, optou-se por testar na PCR, amostras de raiz e da parte aérea das duas cultivares de aveia utilizadas no trabalho, em solos com disponibilidade de P entre baixa e muito alta, e nos três *primers* com concentração de 10 μmol e 50 ng de cDNA na reação. Foram realizadas 2 repetições da reação de PCR, com as mesmas condições e amostras (replicatas).

Os resultados da eletroforese não foram reprodutivos, ou seja, as amostras que amplificaram o gene na primeira reação, não amplificaram na segunda, e vice-versa

(Figura 10). Assim, não foi possível concluir se as ampliações observadas foram dos genes transportadores de P em aveia-branca, pois isso requer *primers* específicos da cultura.

A amplificação do gene *GAPDH* foi estável em todas as amostras (Figura 10), indicando que as amostras de cDNA utilizadas nas reações estavam íntegras.

Figura 10 - Análise da PCR com os *primers* *TAPHT 1.10* e *GAPDH* em amostras de raízes das cultivares Taura e Farroupilha de aveia-branca, cultivadas em Latossolo, com níveis de P baixo e alto. Passo Fundo, 2019



Fonte: Dados do autor.

¹ 6, 2, 14: Taura, nível baixo de P no solo; 4, 12, 16: Farroupilha, nível baixo de P no solo; 18, 22, 26: Taura, nível alto de P no solo; 24 e 28: Farroupilha, nível alto de P no solo. ² M: DNA marcador de 500 pb

³ B: Branco (água). ⁴ (A) e (B): Repetições 1 e 2, respectivamente.

5 DISCUSSÃO

A adubação de correção, realizada para elevar a disponibilidade de P do solo, de baixa e média, para alta, possibilitou contrastar os solos das parcelas analisadas, com o tratamento controle, onde essa correção não foi realizada. Nossos resultados mostram que as doses de 60 e 120 kg P₂O₅/ha possibilitaram corrigir os teores de P para alto. Na maior dose o incremento do teor de P foi em média 18,16 % maior que na dose de 60 kg P₂O₅/ha, já para o solo não corrigido a diferença foi de 52,23%. Isso corrobora com a pesquisa regional, que sugere doses de correção de 80 e 40 kg P₂O₅/ha, em solos com disponibilidade baixa e alta, respectivamente (CQFS-RS/SC, 2016).

Assim, era esperado pouca diferença entre os mecanismos (fosfatase ácida, colonização micorrízica, morfologia de raízes) e a eficiência nutricional de fósforo entre as amostras com disponibilidade alta de P. No entanto, nossos resultados mostraram alguns destaques para algumas amostras com doses de 60 kg P₂O₅/ha. Portanto, pode ser atribuído que a correção do solo ocasionou uma melhor morfologia de raiz.

5.1 Mecanismos de aquisição e absorção de fósforo

5.1.1 Morfologia de raiz

Os atributos morfológicos da raiz foi o mecanismo mais evidente, que observamos nas amostras analisadas, em relação a eficiência nutricional, nos estádios de perfilhamento e de antese. No perfilhamento, dentre as eficiências analisadas, a EAP variou a morfologia de raiz. A maioria das amostras com maior EAP foram as com maior área superficial específica, volume e número de pontas de raízes. Em trabalho com dois genótipos de trigo, eficiente e não ao uso de P, analisados aos 24 dias após a semeadura, as razões médias entre os tratamentos com P baixo e P adequado do

comprimento total, área superficial específica, volume, número de pontas e largura média da raiz foram maiores no genótipo eficiente (NGUYEN; STANGOULIS, 2019).

Outros trabalhos com trigo, e outros cereais, também evidenciaram que plantas eficientes em P alteram a morfologia da raiz, em solo com disponibilidade baixa, ou alta desse nutriente (FITA; NUEZ; PICÓ, 2011; ZHOU et al., 2016). Os trabalhos ainda mostram que as diferenças entre genótipos quanto a EAP deve-se, principalmente, às características morfológicas e arquitetura das raízes (LYNCH et al., 2011; OSBORNE; RENGEL, 2002; WANG; SHEN; LIAO, 2010).

Os resultados que observamos nas amostras do Grupo 3 corroboram o relatado nesses trabalhos. Essas amostras apresentaram maior EAP e ETP, porém, menor EUP e ER. Em solos com baixa disponibilidade de P, a aquisição desse nutriente é mais importante, que a sua utilização para a produção de biomassa vegetal (MANSKE et al., 2001). Além disso, os resultados das amostras do Grupo 3 mostram que a ENP não foi maior, entre os grupos obtidos com a análise multivariada, mesmo que esse grupo tenha maior EAP e ETP.

Para a eficiência nutricional das plantas, a EUP é considerada mais importante que a EAP, em culturas expostas ao suprimento adequado desse nutriente (MANSKE et al., 2001), o que pode explicar os resultados da ENP das amostras desse grupo. Nosso resultado concorda com o trabalho citado acima, pois a maioria das amostras desse grupo (G3) foram cultivadas em solo com disponibilidade média e alta.

Ainda no estágio de perfilhamento, a ER foi o tipo de eficiência mais importante, para discriminar o grupo de amostras com maior ENP. Esse tipo de eficiência tem correlação positiva com a EUP, o que é explicado pelo volume de raiz e pela área superficial da raiz, nos estádios iniciais do crescimento das plantas (ALMEIDA et al., 2018). Os resultados obtidos com as amostras do Grupo 3 mostram que a morfologia da raiz também foi importante para a ER, no estágio de antese. Nesse estágio, as amostras desse grupo apresentaram maior área superficial específica e volume de raiz.

Por outro lado, esses resultados diferem parcialmente do relatado por Wang et al. (2015), que trabalharam com cevada, após 28 dias do plantio, e em condições de hidroponia e baixa disponibilidade de P. Por outro lado, nossos resultados concordam com os desses autores, em relação ao número de pontas e o volume de raiz, observados em plantas com maior ER.

Isso indica que, sob baixa disponibilidade de P, ocorre maior crescimento radicial, possibilitando mais aquisição desse nutriente, no estágio inicial de crescimento. Assim, o comprimento da raiz é maior, em relação ao observado com disponibilidade adequada de P. No entanto, em estágio mais avançado do ciclo fenológico, como o da antese, ocorre o contrário, isto é, o crescimento do sistema radicial é maior, em solo com maior disponibilidade desse nutriente (NGUYEN; STANGOULIS, 2019). Isso também foi confirmado em nossos resultados, como demonstrado com as amostras do Grupo 3, em que a maior ER não implicou aumento da ENP, tanto na antese, como na maturação fisiológica da aveia-branca.

Contrastando com as amostras do Grupo 3, em que a ENP foi inversamente proporcional a ER, as amostras do Grupo 1, avaliadas na antese, apresentaram maior ENP, como consequência da maior EAP, ETP e EUP. A partir do estágio de antese não ocorre crescimento de raiz das plantas de aveia (BROUWER, 1986); ou, como relatado em trabalhos mais recentes, realizados com trigo (NGUYEN; STANGOULIS, 2019) e milho (ALMEIDA et al., 2018).

Por outro lado, embora o crescimento das raízes cesse no início do estágio reprodutivo, ou na antese em cereais; a atividade fisiológica dessa parte da planta persiste, até que o enchimento de grãos atinge o máximo (FEHR; CAVINESS, 1977). Esses argumentos explicam porque a ER não foi um dos tipos de eficiência com maior importância na antese, mas foi no perfilhamento, estágio em que o crescimento das raízes é rápido, pois as reservas das sementes e o solo em contato com P são limitados.

5.1.2 Fosfatase ácida

Assim como a morfologia de raiz, a atividade de fosfatase ácida foi variável importante para discriminar as amostras do Grupo 3, no estágio de perfilhamento, contribuindo para a maior EAP. Assim, esses resultados comprovam a importância dessa enzima em genótipos com maior EUP, como relatado para plantas de cevada silvestre (YE et al., 2018) ou ervilha, faba e trigo (NURUZZAMAN et al., 2006). Os resultados desses últimos autores também indicam menor influência desse mecanismo em cereais, o que pode estar relacionado com os resultados que observamos nas amostras do Grupo 3, em que a morfologia da raiz teve maior contribuição, que a fosfatase ácida.

A associação positiva entre a atividade dessa enzima e a EAP pode ser atribuído ao menor volume de solo explorado pelas raízes, pois, nesse estágio inicial de crescimento, as raízes ainda estão sendo formadas. Consequentemente, há menor aquisição ou maior dificuldade das plantas em adquirir P, em solos com baixa disponibilidade desse nutriente. Isso também tem relação com a baixa mobilidade e concentração do P na solução do solo (CLARKSON; GRIGNON, 1991; WANG et al., 2010), o que também explica a maior aquisição desse nutriente, em plantas com maior área e volume de raiz, em contato com o solo.

Ao contrário do verificado no perfilhamento, as avaliações realizadas no estágio posterior mostraram que a contribuição dessa enzima não foi importante para explicar a ENP. Além da menor taxa ou de cessar o crescimento de raízes, com o avanço do ciclo fenológico, o aumento da disponibilidade de P observado no tratamento de 120 kg de P_2O_5 /ha e nas avaliações realizadas na antese, pode ter influenciado a menor contribuição da fosfatase, observada nesse estágio.

Os resultados obtidos com a análise de correlação simples mostram associação positiva entre a atividade dessa enzima e o teor de P da raiz, no estágio de perfilhamento, mas isso não ocorreu na antese, incluindo as associações da fosfatase com os diferentes tipos de eficiências analisadas. Sabe-se que a atividade dessa enzima

reflete a condição nutricional da planta, da atividade das bactérias do solo, relacionadas com a aquisição de P (FUJITA et al., 2017; RAZAVI et al., 2017), e que o uso intensivo de fertilizantes fosfatados inibe a expressão da fosfatase (FRASER, 2015).

Além disso, foi constatado menor atividade dessa enzima com a diminuição do crescimento da raiz de arroz, avaliado aos 35 e 45 dias após a semeadura (WEI et al., 2019). Contudo, o papel dessa enzima em plantas adaptadas a solos com baixa disponibilidade de P ainda não está totalmente compreendido, e necessita de mais estudos (CIERESZKO; SZCZYGLA; ZEBROWSKA, 2011), incluindo investigações que relacionem a sua atividade com os estádios do ciclo fenológico.

5.1.3 Colonização micorrízica

A análise de correlação simples não indicou associação entre o percentual de colonização de fungos micorrízicos arbusculares nativos nas raízes e as variáveis analisadas, incluindo os tipos de eficiências nutricionais avaliadas. A colonização micorrízica é influenciada por muitos fatores, além da disponibilidade de P do solo. Em relação a esse último, nossos resultados estão de acordo com o relatado em outros trabalhos, que indicam diminuição desses fungos em solos com maior disponibilidade desse nutriente, principalmente, adubados com doses elevadas de fertilizantes fosfatados (MÄDER et al., 2000; TRESEDER, 2004).

Nesse sentido, Wang, Zhao e Bücking (2016) observaram que o aumento da disponibilidade de P do solo reduziu a taxa de colonização micorrízica, quando genótipos de soja com baixa ENP foram inoculados com esses fungos.

Práticas agrícolas, como monocultivo ou elevadas doses de fertilização, impedem a proliferação de hifas e diminuem a funcionalidade da simbiose pela colonização micorrízica (MÄDER et al., 2000; VERBRUGGEN; KIERS, 2010). Além disso, a maior parte dos fungos responsáveis pela simbiose com plantas cultiváveis e que se desenvolvem em solos agrícolas, podem ter características menos benéficas

comparado com fungos que fazem a simbiose com plantas em ambientes nativos (VERBRUGGEN; KIERS, 2010).

Com isso podemos também explicar ausência de efeito dos fungos micorrízicos na ENP, verificada nas amostras adubadas com fosfato, também constatada nas amostras sem aplicação desse fertilizante. Nessa condição a colonização micorrízica, no perfilhamento obteve uma média (38,75%), sendo superior em comparação com a maior dose aplicada (120 kg de P₂O₅/ha). A baixa colonização ou não explicativa para a ENP pode estar relacionada a alguns fatores externos. Entre os fatores podemos citar as baixas temperaturas (10 a 16 °C), registrada nas épocas de avaliação desses fungos, cuja colonização aumenta em temperaturas maiores que 18 °C (SCHENCK; SMITH, 1982) ou decresce em temperaturas menores que 15 °C (SOUDZILOVSKAIA et al., 2015).

Outro fator que pode ter influenciado os resultados que observamos com os fungos micorrízicos é o uso de fungicidas no tratamento de semente (carboxina e tiram). Sementes de ervilha e de grão-de-bico tratadas com fungicidas restringiram a colonização micorrízica, o crescimento do hospedeiro e a absorção de P, em diferentes faixas de disponibilidade desse nutriente (JIN; GERMIDA; WALLEY, 2013).

5.1.4 Expressão gênica

Vários mecanismos foram desenvolvidos pelas plantas para melhorar a aquisição e a utilização de P, em ambientes em que o suprimento desse nutriente é limitante (ELLIOTT; LÄUCHLI, 1985). A expressão dos genes transportadores de P é um desses mecanismos (VANCE; UHDE-STONE; ALLAN, 2003) e consiste na codificação de proteínas nas membranas celulares das plantas, que possibilitam aumentar a aquisição desse nutriente (ARAÚJO; MACHADO, 2006).

Em nosso trabalho, a expressão dos genes transportadores de P não foi confirmada, devido diferentes amplificações entre as duplicatas técnicas. Apesar dos *primers* utilizados serem selecionados de espécies monocotiledôneas que apresentam alta similaridade e sequências simétricas conservadas dos genes *PHT1* (PARRA-

ALMUNA et al., 2020), para aveia-branca parece não ocorrer o mesmo, provavelmente por apresentar pares de bases distintos dessas espécies que selecionamos os *primers*.

Essa diferença entre os genes *PHT* de aveia-branca com as outras espécies, pode ser explicado por diferentes desenvolvimentos evolutivos que influenciaram em seus genomas, através dos quais, as gramíneas diferem em tamanho, nível de ploidia e número de cromossomos (GRÜN et al., 2018). Provavelmente por esses motivos, os *primers* não se anelaram no gene alvo ou anelaram em outros genes.

Como a aveia é uma planta hexaplóide, a falta de especificidade dos *primers* pode também ter ocasionado na amplificação de genes de outros conjuntos cromossômicos (aveia possui três conjuntos diploides). Independente da fusão desses genomas, para a formação dos aloploidos algumas mudanças genéticas foram observadas como ligadas a expressão gênica. Entre essas, a reorganização do genoma (ganho ou perda de sequência de DNA), mudanças na atividade transcricional dos genes e modificações epigenéticas (TAIZ; ZIEGER, 2014). Possivelmente, isso explique os vários picos observados e os diferentes picos de amplificação na curva de melting das duplicatas técnicas. A ocorrência de genes *PHT1* homólogos em diferentes genomas, cromossomos ou em diferentes braços do cromossomo, já foi encontrada em trigo (GRÜN et al., 2018), o que pode acarretar anelamento dos *primers*, não específicos, em diferentes genes.

Para evitar esses problemas na amplificação dos genes, os *primers* devem ser projetados para amplificar os alelos homólogos em um locus particular; por exemplo, o nível de expressão relativo de *PHT1* pode representar o de todos os três alelos homólogos nos conjuntos de cromossomos do genoma. Além disso, se faz necessário o sequenciamento desses genes em aveia-branca, visto que, possui sequências distintas dos transportadores de P de plantas já estudadas, impossibilitando a subclonagem.

5.2 Eficiência Nutricional

Entre os mecanismos que estudamos para explicar a ENP em aveia-branca, a morfologia de raiz, no perfilhamento e antese; e a atividade de fosfatase ácida, no perfilhamento; foram os que se destacaram. A ENP foi maior na antese, comparado aos demais estádios avaliados. Nossos resultados também evidenciam que a contribuição para a maior ENP variou entre os tipos de eficiência avaliados de acordo com os estádios do ciclo fenológico dessa cultura.

Para o estágio de perfilhamento, o que mais contribuiu para o grupo mais eficiente nutricionalmente de P foram as ER, EUP e ETP; já na antese foram as EUP, EAP e ETP e na maturação fisiológica foi a EAP e ETP. Também observado por Nguyen e Stangoulis (2019), genótipo de trigo com maior eficiência nutricional a P obteve maior EUP nesses três estádios, enquanto que a EAP não obteve diferenças significativas entre os genótipos na maturação fisiológica.

Contudo, o trabalho não identificou qual o mecanismo está associado a eficiência de translocação e uso de P em aveia-branca. De acordo com o que se conhece com a nutrição desse nutriente em culturas de grãos, possivelmente, a expressão de genes transportadores de P pode ser o mecanismo associado a essas eficiências, porém outros estudos devem ser realizados a respeito desse assunto. Isso está de acordo com Schroeder et al. (2013), que consideram que os genes transportadores melhoram a eficiência do uso de nutrientes. Em genótipos de cevada a elevada expressão de genes transportadores foram associados a EUP e a remobilização de P interno (HUANG et al., 2011; PREUSS; HUANG; TYERMAN, 2011).

6 CONCLUSÃO

A eficiência nutricional da aveia-branca, em relação a fósforo, está associada com alguns dos mecanismos de adaptação à baixa disponibilidade desse nutriente, estudados no trabalho, que variam com estágio fenológico. As eficiências de aquisição e de enraizamento estão associadas positivamente com a morfologia da raiz (área superficial específica e o volume), no perfilhamento e na antese, respectivamente. O número de pontas da raiz está associado a eficiência de aquisição somente no perfilhamento. Além da morfologia da raiz, a eficiência de aquisição está associada positivamente com a atividade da fosfatase ácida, nesse mesmo estágio.

A eficiência nutricional da aveia a fósforo é maior na antese. Nesse estágio, também são maiores as eficiências de translocação, de aquisição e de uso desse nutriente. Isso indica a importância desses tipos de eficiências e o estágio da antese, em estudos que avaliam a eficiência nutricional desse nutriente, nessa cultura. Em outros estágios (perfilhamento e maturação fisiológica), a eficiência de translocação é a que mais contribui para a eficiência nutricional da aveia, em relação ao fósforo. Por outro lado, a colonização de fungos micorrízicos nativos não teve associação com nenhuma das eficiências. Já a expressão gênica dos transportadores de fósforo, precisa ser testada com novos *primers* e genes, e com técnica que seja mais restritiva quanto a fatores externos, para confirmarmos os resultados obtidos.

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

As eficiências estudadas no trabalho possibilitaram afirmar que na antese foi observada a maior eficiência nutricional a P, sendo que as eficiências que contribuíram para esse resultado foram de aquisição, uso e translocação. Novos trabalhos podem incluir outras formas de eficiências, como fisiológica e de absorção, para maior compreensão dessa variável. Porém, considera-se importante que novas pesquisas investigue-se, além da importância morfologia de raiz demonstrada no trabalho, outros mecanismos, não avaliados nesse estudo, estão envolvidos nessas eficiências e nesse estágio.

Quanto as cultivares, poderia ser feito o estudo com maior número dessas para verificar a variabilidade quanto as eficiências e aos mecanismos de mais genótipos, visando auxiliar para melhor entendimento desse sistema. Os mecanismos que não foram englobados no trabalho e que poderiam ser estudados são a produção e a exsudação de fosfatases pelas plantas, a exsudação de ácidos orgânicos de baixo peso molecular, a produção de pêlos radiciais, além da expressão dos transportadores de P (avaliado no trabalho, mas não foi conclusivo).

Também se sugere para os próximos trabalhos realizar a inoculação de fungos arbusculares micorrízicos, pois como visto esses possuem mais respostas e maior eficiência na colonização. Além dessa inoculação poderia ser testada com bactérias da espécie *Azospirillum brasilense*, que em alguns trabalhos já mostraram promissores também à eficiência de P. Outra questão seria identificar os genes transportadores de P para a aveia-branca, que ainda não são conhecidos ou sequenciados; para esse estudo seria mais prudente realizar sob cultivo hidropônico com solução nutritiva, diminuindo os fatores externos que podem alterar a expressão desses genes. Inclusive a coleta

poderia ser realizada em fase de plântula para o sequenciamento e na antese para comparar a expressão dos genes transportadores de P.

REFERÊNCIAS

- AI, P. H.; SUN, S. B.; ZHAO, J. N.; FAN, X. R.; XIN, W. J.; GUO, Q. Two rice phosphate transporters, OsPht1;2 and OsPht1;6, have different functions and kinetic properties in uptake and translocation. **The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology**, v. 57, n. 5, p. 798–809, 2009.
- AKHTAR, M. S.; OKI, Y.; ADACHI, T. Genetic Variability in Phosphorus Acquisition and Utilization Efficiency from Sparingly Soluble P-Sources by Brassica Cultivars under P-Stress Environment. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 194, n. 5, p. 380–392, 2008.
- ALMEIDA, V.C.; VIANA, J. M. S.; RISSO, L. A.; RIBEIRO, C.; DELIMA, R. O. Generation mean analysis for nitrogen and phosphorus uptake, utilization, and translocation indexes at vegetative stage in tropical popcorn. **Euphytica**, v. 214, n. 7, p. 103, 2018.
- ARAÚJO, A. P.; MACHADO, C. T. T. Fósforo. In: Fernandes, M. S. (ed.). **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa: SBCS, 2006. Cap.10, p. 253-280.
- AZIZ, T.; FINNEGAN, P. M.; LAMBERS, H.; JOST, R. Organ-specific phosphorus-allocation patterns and transcript profiles linked to phosphorus efficiency in two contrasting wheat genotypes. **Plant, Cell & Environment**, v. 37, n. 4, p. 943–960, 2014.
- BAKER, A.; CEASAR, S. A.; PALMER, A. J.; PATERSON, J. B.; QI, W.; MUENCH, S. P. Replace, reuse, recycle: improving the sustainable use of phosphorus by plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 12, p. 3523–3540, 2015.
- BALLIU, A.; SALLAKU, G.; REWALD, B. AMF Inoculation Enhances Growth and Improves the Nutrient Uptake Rates of Transplanted, Salt-Stressed Tomato Seedlings. **Sustainability**, v. 7, n. 12, p. 15967–15981, 2015.
- BALMFORD, A.; GREEN, R. E.; SCHARLEMANN, J. P. W. Sparring land for nature: exploring the potential impact of changes in agricultural yield on the area needed for crop production. **Global Change Biology**, v. 11, n. 10, p. 1594–1605, 2005.

BEEBE, S.; RAO, I. M.; MUKANKUSI, C. E.; BURUCHARA, R. Improving resource use efficiency and reducing risk of common bean production in Africa, Latin America and the Caribbean. In C. Hershey (Ed.), *Issues in tropical agriculture. I. Eco-efficiency: from vision to reality*. Cali: CIAT.18p. 2012.

BELO, E. DOS S.; TERRA, F. D.; ROTTA, L. R.; VILELA, L. A.; PAULINO, H. B. Decomposição de diferentes resíduos orgânicos e efeito na atividade microbiana em um latossolo vermelho de cerrado. **Global Science and Technology**, v. 5, n. 3, 2012.

BERG, G.; SMALLA, K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 68, n. 1, p. 1–13, 2009.

BITENCOURT, G. de A; CHIARI, L.; VALLE, C. B. do; LAURA, V. A.; MORO, J. R. **Avaliação de diferentes métodos para extração de RNA total de folhas e raízes de braquiária**. Campo Grande: Embrapa Gado de Corte, 2011. p. 22.

BLAIR, G. Nutrient efficiency — what do we really mean? In: RANDALL, P. J.; DELHAIZE, E.; RICHARDS, R.A.; MUNNS, R. (Eds.). **Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition: The Fourth International Symposium on Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition, 30 September – 4 October 1991, Canberra, Australia**. Developments in Plant and Soil Sciences. Dordrecht: Springer Netherlands, 1993. p. 205–213.

BRACHMANN, A.; PARNISKE, M. The most widespread symbiosis on Earth. **PLoS Biology**, v. 4, n. 7, p. e239, 2006.

BRAY, R. H. A nutrient mobility concept of soil-plant relationships. **Soil Science**, v. 78, n.1, p. 9–22, 1954.

BROUWER, J. B. Crop Physiological Approaches to Increased Productivity in Oats. In: LAWES, D. A.; THOMAS, H. (Eds.). **Proceedings of the Second International Oats Conference: The University College of Wales, Welsh Plant Breeding Station, Aberystwyth, U.K. July 15–18, 1985**. World Crops: Production, Utilization, Description. Dordrecht: Springer Netherlands, 1986. p. 149–159.

BROWMAN, M. G.; TABATABAI, M. A. Phosphodiesterase Activity of Soils. **Soil Science Society of America Journal**, v. 42, n. 2, p. 284–290, 1978.

BUCHER, M. Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. **The New Phytologist**, v. 173, n. 1, p. 11–26, 2007.

BUCHER, M.; RAUSCH, C.; DARAM, P. Molecular and biochemical mechanisms of phosphorus uptake into plants. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 164, n. 2, p. 209–217, 2001.

CAREY, P. D.; FITTER, A. H.; WATKINSON, A. R. A field study using the fungicide benomyl to investigate the effect of mycorrhizal fungi on plant fitness. **Oecologia**, v. 90, n. 4, p. 550–555, 1992.

CATARECHA, P. et al. A mutant of the Arabidopsis phosphate transporter PHT1;1 displays enhanced arsenic accumulation. **The Plant Cell**, v. 19, n. 3, p. 1123–1133, 2007.

CAVALCANTE, U. M. T.; GOTO, B. T.; MAIA, L. C. Aspectos da simbiose micorrízica arbuscular. **Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica**, Recife, 2008-2009. v. 5 e 6, p.180-208.

CBPA - COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA. **Indicações técnicas para a cultura da aveia**. Passo Fundo: UPF, 2014. p. 13-136.

CEBALLOS, I.; RUIZ, M.; FERNANDEZ, C.; PEÑA, R.; RODRIGUEZ, A.; SANDERS, I. R. The in vitro mass-produced model mycorrhizal fungus, *Rhizophagus irregularis*, significantly increases yields of the globally important food security crop cassava. **PLoS One**, v. 8, n. 8, p. e70633, 2013.

CECCON, G.; GRASSI FILHO, H.; BICUDO, S. J. Rendimento de grãos de aveia branca (*Avena sativa* L.) em densidades de plantas e doses de nitrogênio. **Ciência Rural**, v. 34, n. 6, p. 1723–1729, 2004.

CHEN, Q. X.; ZHENG, W. Z.; LIN, J. Y.; SHI, Y.; XIE, W. Z.; ZHOU, H. M. Effect of metal ions on the activity of green crab (*Scylla serrata*) alkaline phosphatase. **The International Journal of Biochemistry & Cell Biology**, v. 32, n. 8, p. 879–885, 2000.

CIERESZKO, I.; SZCZYGLA, A.; ŻEBROWSKA, E. Phosphate Deficiency Affects Acid Phosphatase Activity and Growth of Two Wheat Varieties. **Journal of Plant Nutrition**, v. 34, n. 6, p. 815–829, 2011.

CLARKSON, D. T.; GRIGNON, C. The phosphate transport system and its regulation in roots. In: C. Johansen et al., editors, Phosphorus nutrition of grain legumes in the semi-arid tropics. **ICRISAT**, Patancheru, India. p. 49–61. 1991.

CLOSE, T. J.; WANAMAKER, S.; CALDO, R. A.; TURNER, S. M.; ASHLOCK, D. A.; DICKERSON, J. A.; WING, R. A.; MUEHLBAUER, G. J.; KLEINHOF, A.; WISE, R. P. A. A new resource for cereal genomics: 22K barley GeneChip comes of age. **Plant Physiology**, v. 134, n. 3, p. 960–968, 2004.

CQFS-RS/SC - COMISSÃO DE QUÍMICA E FERTILIDADE DO SOLO - RS/SC - Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. **Manual de calagem e adubação para os estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina**. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo – Núcleo Regional Sul, 2016, p. 375.

CORDELL, D.; DRANGERT, J.-O.; WHITE, S. The story of phosphorus: Global food security and food for thought. **Global Environmental Change**, Traditional Peoples and Climate Change. v. 19, n. 2, p. 292–305, 2009.

DAVIES, T. G. E.; YING, J.; XU, Q.; LI, Z. S.; LI, J.; GORDON-WEEKS, R. Expression analysis of putative high-affinity phosphate transporters in Chinese winter wheats. **Plant, Cell & Environment**, v. 25, n. 10, p. 1325–1339, 2002.

DENG, S. Q.; KE, T.; LI, L. T.; CAI, S. W.; ZHOU Y. Y.; LIU, Y.; GUO, L.; CHEN, L.; ZHANG, D. Impacts of environmental factors on the whole microbial communities in the rhizosphere of a metal-tolerant plant: *Elsholtzia haichowensis* Sun. **Environmental Pollution**, v. 237, p. 1088–1097, 2018.

EIVAZI, F.; TABATABAI, M. A. Phosphatases in soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 9, n. 3, p. 167–172, 1977.

ELLIOTT, G. C.; LÄUCHLI, A. Phosphorus Efficiency and Phosphate–Iron Interaction in Maize1. **Agronomy Journal**, v. 77, n. 3, p. 399–403, 1985.

EMBRAPA – EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISAS E AGROPECUÁRIA. **Ecologia da rizosfera e filosfera**. 2012. Disponível em: <<http://www.cnpma.embrapa.br/unidade/index.php?id=228&func=unid>> Acesso em: 9 de agosto de 2019.

ENTRY, J. A.; RYGIIEWICZB, P. T.; WATRUDB, L. S.; DONNELLYC, P. K. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of Arbuscular mycorrhizas. **Advances in Environmental Research**, v. 7, p. 123–138, 2002.

EVELIN, H.; GIRI, B.; KAPOOR, R. Contribution of *Glomus intraradices* inoculation to nutrient acquisition and mitigation of ionic imbalance in NaCl-stressed *Trigonella foenum-graecum*. **Mycorrhiza**, v. 22, n. 3, p. 203–217, 2012.

FAGERIA, N. K. Otimização da eficiência nutricional na produção das culturas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 2, n. 1, p. 6–16, 1998.

FAGERIA, N. K.; BALIGAR, V. C. Phosphorus-use efficiency by corn genotypes. **Journal of Plant Nutrition**, v. 20, n. 10, p. 1267–1277, 1997.

FAO - FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **Sistema FAOSTAT**. 2019. Disponível em: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/RFN>. Acesso em: fev. 2020.

FAO - FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **Sistema FAOSTAT**. 2017. Disponível em: <http://faostat.fao.org.br/site/339/default.aspx>. Acesso em: jun. 2019.

FEHR, W. R.; CAVINESS, C. E. **Stages of soybean development**. Ames: Iowa State University, 1977.

FINATTO, T.; SILVA, J. A. G. da.; CRESTANI, M.; CARVALHO, F. I. F. de.; OLIVEIRA, A. C.; CARBONERA, R.; REIS, C. E. S. dos.; LUCHE, H. S. L. Caracterização de genótipos de aveia branca em diferentes concentrações de manganês em solução nutritiva. **Revista Brasileira de Agrociência**, v. 14, n 4-4, p. 52-59, 2008.

FITA, A.; NUEZ, F.; PICÓ, B. Diversity in root architecture and response to P deficiency in seedlings of Cucumis melo L. **Euphytica**, v. 181, n. 3, p. 323–339, 2011.

FIXEN, P. E. Reservas mundiais dos nutrientes de fertilizantes. **Informações Agronômicas**. n. 126, p. 8-14, 2009.

FLEMING, B. **Mais rentável que o trigo, produção de aveia cresce 110,6% na safra 15/16**. 2016. Disponível em: <https://sfagro.uol.com.br/cultivo-aveia/>. Acesso em: 13 agosto. 2019.

FLOSS, E. L. **Desafios e potencialidades da cultura da aveia para os sistemas de produção do Brasil no século XXI**. Passo Fundo. 2011. Palestra realizada na XXI Reunião anual da Comissão brasileira de Pesquisa de Aveia/ UPF, 2011.

FLOSS, E. L.; VERAS, A. L.; FORCELLINI, A.; GOELNER C.; GUTKOSKI, L. C.; GRANDO, M. F.; BOLLER, W. **Programa de pesquisa de aveia da UPF “30 anos de atividades – 1977- 2007”**. Passo Fundo, Revista Plantio Direto, 2007. Disponível em: www.plantiodireto.com.br/?body=cont_inteid=785. Acesso em: 27 jun. 2019.

FONTANELI, R.S. **Valor nutritivo das aveias para produção animal**. Passo Fundo. Palestra realizada na XXII Reunião anual da Comissão brasileira de Pesquisa de Aveia/ EMBRAPA. 2012.

FRASER, T. Linking alkaline phosphatase activity with bacterial phoD gene abundance in soil from a long-term management trial. **Geoderma**, v. 257–258, p. 115–122, 2015.

FUJITA, K.; KUNITO, T.; MORO, H.; TODA, H.; OTSUKA, S.; NAGAOKA, K. Microbial resource allocation for phosphatase synthesis reflects the availability of inorganic phosphorus across various soils. **Biogeochemistry**, v. 136, n. 3, p. 325–339, 2017.

GARCÉS-RUIZ, M.; CALONNE-SALMON, M.; PLOUZNIKOFF, K; MISSON, C.; NAVARRETE-MIER, M.; CRANENBROUCK S.; DELERCK, S. Dynamics of short-term phosphorus uptake by intact mycorrhizal and non-mycorrhizal maize plants grown in a circulatory semi-hydroponic cultivation system. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1471, 2017.

GIANFREDA, L. Enzymes of importance to rhizosphere processes. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 15, n. 2, p. 283–306, 2015.

GIANFREDA, L.; RUGGIERO, P. Enzyme activities in soil. In: NANNIPIERI, P.; SMALLA, K. (Eds.). **Nucleic Acids and Proteins in Soil**. Soil Biology. Berlin, Heidelberg: Springer, 2006. p. 257–311.

GLASSOP, D.; SMITH, S. E.; SMITH, F. W. Cereal phosphate transporters associated with the mycorrhizal pathway of phosphate uptake into roots. **Planta**, v. 222, n. 4, p. 688–698, 2005.

GOMES, F. J. "Fósforo, a próxima guerra? Depois da água, claro! In: **EcoDebate**, 2016. Disponível em: <https://www.ecodebate.com.br/2016/02/18/fosforo-a-proxima-guerra-depois-da-agua-claro-artigo-de-fabio-jose-gomes/>. Acesso em: jul. 2017.

GONDIM, A. R. de O.; PRADO, R. M.; ALVES, A. U.; FONSECA, I. M. Eficiência nutricional do milho cv. BRS 1030 submetido à omissão de macronutrientes em solução nutritiva. **Revista Ceres**, v. 57, n. 4, p. 539–544, 2010.

GRACE, E. J.; COTSAFTIS, O.; TESTER, M.; SMITH, F. A.; SMITH, S. E. Arbuscular mycorrhizal inhibition of growth in barley cannot be attributed to extent of colonization, fungal phosphorus uptake or effects on expression of plant phosphate transporter genes. **The New Phytologist**, v. 181, n. 4, p. 938–949, 2009.

GRÜN, A.; BUCHNER, P.; BROADLEY, M. R.; HAWKESFORD, M. J. Identification and expression profiling of Pht1 phosphate transporters in wheat in controlled environments and in the field. **Plant Biology (Stuttgart, Germany)**, v. 20, n. 2, p. 374–389, 2018.

GUO, B.; JIN, Y.; WUSSLER, C.; BLANCAFLOR, E. B.; MOTES, C. M.; VERSAW, W. K. Functional analysis of the Arabidopsis PHT4 family of intracellular phosphate transporters. **The New Phytologist**, v. 177, n. 4, p. 889–898, 2008.

HARRISON, A. F. Relationship between intensity of phosphatase activity and physico-chemical properties in woodland soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 15, n. 1, p. 93–99, 1983.

HARTWIG, I. J. A. G.; SILVA, F. I. F.; CARVALHO, A. C.; OLIVEIRA, I.; BERTAN, I. P.; VALÉRIO, G. O.; SILVA, G.; RIBEIRO, T.; FINATTO, T.; SILVEIRA, G. Variabilidade fenotípica de caracteres adaptativos da aveia branca (*Avena sativa* L.) em cruzamentos dialélicos. **Ciência Rural**, v. 37, n. 2, p. 337–345, 2007.

HILL, J. O.; SIMPSON, R. J.; RYAN, M. J.; CHAPMAN, D. Root hair morphology and mycorrhizal colonization of pasture species in response to phosphorus and nitrogen nutrition. **Crop and Pasture Science**, v. 61, n. 2, p. 122–131, 2010.

HINKLE, D. E.; WIERSMA, W.; JURIS, S. G. **Applied Statistics for the Behavioral Sciences**. 5 th ed., Boston, MA: Houghton Mifflin Company, 2003.

HUANG, C. Y.; ROESSNER, U.; EICKMEIER, I.; GENC, Y.; CALLAHAN, D. L.; SHIRLEY, N. Metabolite profiling reveals distinct changes in carbon and nitrogen metabolism in phosphate-deficient barley plants (*Hordeum vulgare* L.). **Plant & Cell Physiology**, v. 49, n. 5, p. 691–703, 2008.

HUANG, C. Y.; SHIRLEY, N.; GENC, Y.; SHI, B.; LANGRIDGE, P. Phosphate utilization efficiency correlates with expression of low-affinity phosphate transporters and noncoding RNA, *IPS1*, in barley. **Plant Physiology**, v. 156, n. 3, p. 1217–1229, 2011.

HYSEK, J.; SARAPATKA, B. Relationship between phosphatase active bacteria and phosphatase activities in forest soils. **Biology and Fertility of Soils**, v. 26, n. 2, p. 112–115, 1997.

JAROŠOVÁ, J.; KUNDU, J. K. Validation of reference genes as internal control for studying viral infections in cereals by quantitative real-time RT-PCR. **BMC Plant Biology**, v. 10, n. 1, p. 146, 2010.

JEFFERY, R. P.; SIMPSON, R. J.; LAMBERS, H.; KIDD, D. R.; RYAN, M. H. Root morphology acclimation to phosphorus supply by six cultivars of *Trifolium subterraneum* L. **Plant and Soil**, v. 412, n. 1, p. 21–34, 2017.

JIN, H.; GERMIDA, J. J.; WALLEY, F. L. Suppressive effects of seed-applied fungicides on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) differ with fungicide mode of action and AMF species. **Applied Soil Ecology**, v. 72, p. 22–30, 2013.

JUMA, N. G.; TABATABAI, M. A. Effects of trace elements on phosphatase activity in soils. **Soil Science Society of America Journal**, v. 41, n. 2, p. 343–346, 1977.

KANG, J.; AMOOZEGAR, A.; HESTERBERG, D.; OSMOND, D. L. Phosphorus leaching in a sandy soil as affected by organic and inorganic fertilizer sources. **Geoderma**, v. 161, n. 3, p. 194–201, 2011.

KAVKA, M.; POLLE, A. Phosphate uptake kinetics and tissue-specific transporter expression profiles in poplar (*Populus × canescens*) at different phosphorus availabilities. **BMC plant biology**, v. 16, n. 1, p. 206, 2016.

KIBA, T.; KRAPP, A. Plant Nitrogen Acquisition Under Low Availability: Regulation of Uptake and Root Architecture. **Plant & Cell Physiology**, v. 57, n. 4, p. 707–714, 2016.

KLEIN, V. A. **Física do Solo**. 2 ed., Passo fundo: UPF, 2012, p. 240.

KOOP, M. M.; LUZ, V. K; MAIA, L. C.; SOUSA, R. O.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C. Avaliação dos genótipos da aveia branca sob estresse de ácidos orgânicos. **Bragantia**, v.68, p 329-338, 2009.

KUINCHTNER, A.; BURIOL, G. A. Clima do estado do rio grande do sul segundo a classificação climática de köppen e thornthwaite. **Disciplinarum Scientia | Naturais e Tecnológicas**, v. 2, n. 1, p. 171–182, 2001.

LAMBERS, H.; RAVEN, J. A.; SHAVER G. R.; SMITH, S. E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 2, p. 95–103, 2008.

LAMBERS, H.; MARTINOIA, E.; RENTON, M. Plant adaptations to severely phosphorus-impooverished soils. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 25, p. 23–31, 2015.

LAMBERS, H.; TESTE, F. P. Interactions between arbuscular mycorrhizal and non-mycorrhizal plants: do non-mycorrhizal species at both extremes of nutrient availability play the same game? **Plant, Cell & Environment**, v. 36, n. 11, p. 1911–1915, 2013.

LANA, R. DE P. Uso racional de recursos naturais não-renováveis: aspectos biológicos, econômicos e ambientais. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 38, n. SPE, p. 330–340, 2009.

LÂNGARO, N. C.; CARVALHO, I. Q. de. **Indicações técnicas para a cultura da aveia**. Passo Fundo: Universidade de Passo Fundo, 2014, p 136

- LAPIS-GAZA, H. R.; JOST, R.; FINNEGAN, P. M. Arabidopsis PHOSPHATE TRANSPORTER1 genes PHT1;8 and PHT1;9 are involved in root-to-shoot translocation of orthophosphate. **BMC Plant Biology**, v. 14, n. 1, p. 334, 2014.
- LI, Y. T.; ZHANG, J.; ZHANG, X.; FAN, H. M.; GU, M.; QU, H. Y. Phosphate transporter OsPht1;8 in rice plays an important role in phosphorus redistribution from source to sink organs and allocation between embryo and endosperm of seeds. **Plant Science: An International Journal of Experimental Plant Biology**, v. 230, p. 23–32, 2015.
- LIU, T.; LI, L.; ZHANG, Y.; XU, C.; LI, X.; XING, Y. Comparison of quantitative trait loci for rice yield, panicle length and spikelet density across three connected populations. **Journal of Genetics**, v. 90, n. 2, p. 377–382, 2011.
- LÓPEZ-ARREDONDO, D. L.; LEYVA-GONZALEZ, M. A.; GONZALEZ-MORALES, S. I.; LOPEZ-BUCIO, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate nutrition: improving low-phosphate tolerance in crops. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, p. 95–123, 2014.
- LYNCH, J. Root Architecture and Plant Productivity. **Plant Physiology**, v. 109, n. 1, p. 7–13, 1995.
- LYNCH, J. P. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. **Plant Physiology**, v. 156, n. 3, p. 1041–1049, 2011.
- LYNCH, J. P.; HO, M. D.; PHOSPHORUS, L. Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and Soil**, v. 269, n. 1, p. 45–56, 2005.
- MÄDER, P.; EDENHOFER, S.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A.; NIGGLI, U. Arbuscular mycorrhizae in a long-term field trial comparing low-input (organic, biological) and high-input (conventional) farming systems in a crop rotation. **Biology and Fertility of Soils**, v. 31, n. 2, p. 150–156, 2000.
- MALHOTRA, N. **Pesquisa de marketing: uma orientação aplicada** (3ª ed.) Porto Alegre: Bookman, 2001.
- MÂNICA, J. **Eficiência nutricional ao fósforo de cultivares de aveia-branca, 2017**. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Programa de Pós-graduação em Agronomia, Universidade de Passo Fundo, 2017.
- MANSKE, G. G. B.; ORTIZ-MONASTERIO, J. I.; VAN GINKEL, M.; GONZÁLEZ, R. M.; FISCHER, R. A.; RAJARAM, S.; VLEK, P. L. G. Importance of P uptake efficiency versus P utilization for wheat yield in acid and calcareous soils in Mexico. **European Journal of Agronomy**, v. 14, n. 4, p. 261–274, 2001.
-

MARGALEF, O.; SARDANS, J.; FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M.; MOLOWNY-HORAS, R.; JANSSENS, I. A.; CIAIS, P.; GOLL, D.; RICHTER, A.; OBERSTEINER, M.; ASENSIO, D.; PENUELAS, J. Global patterns of phosphatase activity in natural soils. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1337, 2017.

MASEKO, S. T.; DAKORA, F. D. Rhizosphere acid and alkaline phosphatase activity as a marker of P nutrition in nodulated *Cyclopia* and *Aspalathus* species in the Cape fynbos of South Africa. **South African Journal of Botany**, Towards a New Classification System for Legumes. v. 89, p. 289–295, 2013.

MATSUOKA, M.; MENDES, I. C.; LOUREIRO, M. F. Biomassa microbiana e atividade enzimática em solos sob vegetação nativa e sistemas agrícolas anuais e perenes na região de Primavera do Leste (MT). **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 27, n. 3, p. 425–433, 2003.

MEI, R.; HUBBELL, E.; BEKIRANOV, S.; MITTMANN, M.; CHRISTIANS, F. C.; SHEN, M. M.; LU, G.; FANG, J.; LIU, W. M.; RYDER, T. Probe selection for high-density oligonucleotide arrays. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 100, n. 20, p. 11237–11242, 2003.

MENDES, I. C.; VIVALDI, L. Dinâmica da biomassa e atividade microbiana em uma área sob mata de galeria na região do DF. In: RIBEIRO, J. F.; FONSECA, C. E. L. da; SOUSA, J. C. S. (Ed.). **Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria**. Planaltina: Embrapa-CPAC, 2001, p. 664-687.

MIGUEL, M. A.; POSTMA, J. A.; LYNCH, J. P. Phene Synergism between Root Hair Length and Basal Root Growth Angle for Phosphorus Acquisition1[OPEN]. **Plant Physiology**, v. 167, n. 4, p. 1430–1439, 2015.

MISSION, J.; THIBAUD, M. C.; BECHTOLD, N.; RAGHOTHAMA, K.; NUSSAUME, L. Transcriptional regulation and functional properties of Arabidopsis Pht1;4, a high affinity transporter contributing greatly to phosphate uptake in phosphate deprived plants. **Plant Molecular Biology**, v. 55, n. 5, p. 727–741, 2004

MITRA, R. D.; SHENDURE, J.; OLEJNIK, J.; EDYTA, K. O.; CHURCH, G. M. Fluorescent in situ sequencing on polymerase colonies. **Analytical Biochemistry**, v. 320, n. 1, p. 55–65, 2003.

MIYASAKA, S. C.; HABTE, M. Plant mechanisms and mycorrhizal symbioses to increase phosphorus uptake efficiency. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 32, n. 7–8, p. 1101–1147, 2001.

MORI, A.; FUKUDA, T.; VEJCHASARN, P.; NESTLER, J.; PARIASCA-TANAKA, J.; WISSUWA, M. The role of root size versus root efficiency in phosphorus acquisition in rice. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 4, p. 1179–1189, 2016.

MORI, C. de. **A cultura da aveia: cenário internacional e brasileiro**. Palestra realizada na XXII Reunião anual da Comissão brasileira de Pesquisa de Aveia/ Embrapa Trigo em 03 abril de 2012.

MUDGE, S. R.; RAE, A. L.; DIATLOFF, E.; SMITH, F. W. Expression analysis suggests novel roles for members of the Pht1 family of phosphate transporters in Arabidopsis. **The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology**, v. 31, n. 3, p. 341–353, 2002.

NADIAN, H.; SMITH, S. E.; ALSTON, A. M.; MURRAY, R. S. Effects of soil compaction on plant growth, phosphorus uptake and morphological characteristics of vesicular–arbuscular mycorrhizal colonization of *Trifolium subterraneum*. **The New Phytologist**, v. 135, n. 2, p. 303–311, 1997.

NAGARAJAN, V. K. et al. Arabidopsis Pht1;5 mobilizes phosphate between source and sink organs and influences the interaction between phosphate homeostasis and ethylene signaling. **Plant Physiology**, v. 156, n. 3, p. 1149–1163, 2011.

NAHAS, E. Microrganismos do solo produtores de fosfatases em diferentes sistemas agrícolas. **Bragantia**, v. 61, n. 3, p. 267–275, 2002.

NEWSHAM, K. K.; FITTER, A. H.; WATKINSON, A. R. Root pathogenic and arbuscular mycorrhizal fungi determine fecundity of asymptomatic plants in the field. **Journal of Ecology**, v. 82, n.4, p. 805-814, 1994.

NGUYEN, V. L.; STANGOULIS, J. Variation in root system architecture and morphology of two wheat genotypes is a predictor of their tolerance to phosphorus deficiency. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 41, n. 7, p. 109, 2019.

NIU, Y. F.; CHAI, R. S.; JIN, G. L.; WANG, H.; TANG, C. X.; ZHANG, Y. S. Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. **Annals of Botany**, v. 112, n. 2, p. 391–408, 2013.

NURUZZAMAN, M.; LAMBERS, H.; BOLLAND, M. D. A. Distribution of carboxylates and acid phosphatase and depletion of different phosphorus fractions in the rhizosphere of a cereal and three grain legumes. **Plant and Soil**, v. 281, n. 1, p. 109–120, 2006.

- NUSSAUME, L.; KANNO, S.; JAVOT, H.; MARIN, E.; POCHON, N.; AYADI, A. Phosphate import in plants: focus on the PHT1 transporters. **Frontiers in Plant Science**, v. 2, p. 83, 2011.
- OSBORNE, L. D.; RENGEL, Z. Screening cereals for genotypic variation in efficiency of phosphorus uptake and utilization. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 53, n. 3, p. 295–303, 2002.
- PANTANO, G.; GROSSELI, G. M.; MOZETO, A. A.; FADINI, P. S. Sustentabilidade no uso do fósforo: uma questão de segurança hídrica e alimentar. **Química Nova**, v. 39, n. 6, p. 732–740, 2016.
- PARFITT, R. L. Phosphate reactions with natural allophane, ferrihydrite and goethite. **Journal of Soil Science**, v. 40, n. 2, p. 359–369, 1989.
- PARRA-ALMUNA, L.; PONTIGO, S.; LARAMA, G.; CUMMING, J. R.; PÉREZ-TIENDA, J.; FERROL, N.; DE LA LUZ MORA, M. Expression analysis and functional characterization of two PHT1 family phosphate transporters in ryegrass. **Planta**, v. 251, n. 1, p. 6, 2019.
- PHILLIPS, J. M.; HAYMAN, D. S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. **Transactions of the British Mycological Society**, v. 55, n. 1, p. 158-IN18, 1970.
- PIOTROWSKA-DLUGOSZ, A.; WILCZEWSKI, E. Soil phosphatase activity and phosphorus content as influenced by catch crops cultivated as green manure. **Polish Journal of Environmental Studies**, v. 23, n. 1, 2014.
- PREUSS, C. P.; HUANG, C. Y.; TYERMAN, S. D. Proton-coupled high-affinity phosphate transport revealed from heterologous characterization in *Xenopus* of barley-root plasma membrane transporter, HvPHT1;1. **Plant, Cell & Environment**, v. 34, n. 4, p. 681–689, 2011.
- RAE, A. L.; CYBINSKI, D. H.; JARMEY, J. M.; SMITH, F. W. Characterization of two phosphate transporters from barley; evidence for diverse function and kinetic properties among members of the Pht1 family. **Plant Molecular Biology**, v. 53, n. 1–2, p. 27–36, 2003.
- RAGHOTHAMA, K. G.; KARTHIKEYAN, A. S. Phosphate Acquisition. **Plant and Soil**, v. 274, n. 1, p. 37, 2005.
- RAMAEKERS, L.; REMANS, R.; RAO, I. M.; BLAIR, M. W.; VANDERLEYDEN, J. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. **Field Crops Research**, v. 117, n. 2, p. 169–176, 2010.
-

- RANATHUNGE, K.; STEUDLE, E.; LAFITTE, R. Control of water uptake by rice (*Oryza sativa* L.): role of the outer part of the root. **Planta**, v. 217, n. 2, p. 193–205, 2003.
- RAUSCH, C.; ZIMMERMANN, P.; AMRHEIN, N.; BUCHER, M. Expression analysis suggests novel roles for the plastidic phosphate transporter Pht2;1 in auto- and heterotrophic tissues in potato and *Arabidopsis*. **The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology**, v. 39, n. 1, p. 13–28, 2004.
- RAZAVI, B. S.; HOANG, D. T. T.; BLAGODATSKAYA, E.; KUZYAKOV, Y. Mapping the footprint of nematodes in the rhizosphere: Cluster root formation and spatial distribution of enzyme activities. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 115, p. 213–220, 2017.
- SALES, L. R.; SILVA, G. N. de; SIQUEIRA, R. H. da S.; CARNEIRO, M. A. C.; FAQUIN, V. Arbuscular mycorrhizal fungi on the biomass and nutrition of *Urochloa decumbens* at different soil densities. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 53, n. 8, p. 943–951, 2018.
- SANTOS, D. R. DOS; GATIBONI, L. C.; KAMINSKI, J. Fatores que afetam a disponibilidade do fósforo e o manejo da adubação fosfatada em solos sob sistema plantio direto. **Ciência Rural**, v. 38, n. 2, p. 576–586, 2008.
- SANTOS, H. P.; LHAMBY, J. C. B. Rendimento de grãos de aveia branca em sistemas de manejo de solo. **Pesquisa Agropecuária Gaúcha**, v.7, n. 2, p.227-235, 2001.
- SARDANS, J.; PEÑUELAS, J. Increasing drought decreases phosphorus availability in an evergreen Mediterranean forest. **Plant and Soil**, v. 267, n. 1, p. 367–377, 2004.
- SATBHAI, S. B.; RISTOVA, D.; BUSCH, W. Underground tuning: quantitative regulation of root growth. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 4, p. 1099–1112, 2015.
- SCHENCK, N. C.; SMITH, G. S. Responses of six species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their effects on soybean at four soil temperatures. **New Phytologist**, v. 92, n. 2, p. 193–201, 1982.
- SCHMUNDT, H. **Especialistas alertam sobre a iminente crise de escassez de fósforo**. 2010. Disponível em: <https://noticias.bol.uol.com.br/internacional/2010/04/26/especialistas-alertam-sobre-a-iminente-crise-de-escassez-de-fosforo.jhtm>. Acesso em: jun. 2017.
- SCHROEDER, J. I.; DELHAIZE, E.; FROMMER, W. B.; GUERINOT, M. L.; HARRISON, M. J.; HERRERA-ESTRELLA, L.; HORIE, T.; KOCHIAN, L. V.;

MUNNS, R.; NISHIZAWA, N. K.; TSAY, Y. F.; SANDERS, D. Using membrane transporters to improve crops for sustainable food production. **Nature**, v. 497, n. 7447, p. 60–66, 2013.

SHARMA, S. B.; SAYYED, R. Z.; TRIVEDI, M. H.; GOBI, T. A. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. **SpringerPlus**, v. 2, p. 587, 2013.

SHIN, H.; SHIN, H. S.; DEWBRE, G. R.; HARRISON, M. J. Phosphate transport in Arabidopsis: Pht1;1 and Pht1;4 play a major role in phosphate acquisition from both low- and high-phosphate environments. **The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology**, v. 39, n. 4, p. 629–642, 2004.

SIDDIQI, M. Y.; GLASS, A. D. M. Utilization index: A modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. **Journal of Plant Nutrition**, v. 4, n. 3, p. 289–302, 1981.

SIEVERDING, E. **Vesicular–arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems**. Eschborn:GTZ, 1991, p. 371.

SILVA, T. O. da.; NETO, A. E. F.; CARNEIRO, L. F.; PALUDO, V. Plantas de cobertura submetidas a diferentes fontes de fósforo em solos distintos. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 32, n. 4, p. 1315-1326, 2011.

SMITH, F. W.; MUDGE, S. R.; RAE, A. L.; GLASSOP, D. Phosphate transport in plants. **Plant and Soil**, v. 248, n. 1, p. 71–83, 2003.

SMITH, F. W.; CYBINSKI, D. H.; RAE, A. L. Regulation of Expression of Genes Encoding Phosphate Transporters in Barley Roots. In: GISSEL-NIELSEN, G.; JENSEN, A. Eds.) **Plant Nutrition - Molecular Biology and Genetics**. Dordrecht: Springer Netherlands, 1999

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal Symbiosis**. San Diego: Academic Press, 1997, p.607.

SOUZILOVSKAIA, N. A.; DOUMA, J.C.; AKHMETZHANOVA, A. A.; VAN BODEGOM, P. M.; CORNWELL, W. K.; MOENS, E. J.; TRESEDER, K. K.; TIBBETT, M.; WANG, Y.; CORNELISSEN J. H. C. Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 3, p. 371–382, 2015.

SOUZA, F. R de.; BARBOSA, E. S.; CORRÊA, G. S.; BERBARA, R. L. L.; FREIRE, L. R. **Acidez do solo e densidade de esporos de fungos micorrizicos arbusculares**

em uma área cultivada com adubos verdes. In: Congresso brasileiro de ciência do solo, NATAL-RN, 2015.

STEWART, W. M.; HAMMOND, L. L.; KAUWENBERGH, S. J. V. Phosphorus as a Natural Resource. In: SIMS J. T.; SHARPLEY A. N. (Eds.) **Phosphorus: Agriculture and the Environment.** John Wiley & Sons, Ltd, 2015. p. 1–22.

STRECK, E. V.; KÄMPF, N.; DALMOLIN, R. S. D.; KLAMT, E.; NASCIMENTO, P. C.; GIASSON, E.; PINTO, L. F. S. **Solos do Rio Grande do Sul.** Porto Alegre: Emater/RS, 2008. 222p

SUN, S. B.; GU, M. A.; CAO, Y.; HUANG, X. P.; ZHANG, X.; AI, P. H. A constitutive expressed phosphate transporter, OsPht1;1, modulates phosphate uptake and translocation in phosphate-replete rice. **Plant Physiology**, v. 159, n. 4, p. 1571–1581, 2012.

SUN, Z.; SONG, J.; XIN, X.; XIE, X.; ZHAO, B. Arbuscular mycorrhizal fungal 14-3-3 proteins are involved in arbuscule formation and responses to abiotic stresses during AM symbiosis. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p. 91, 2018.

SWIADER, J. M.; CHYAN, Y.; FREIJI, F. G. Genotypic differences in nitrate uptake and utilization efficiency in pumpkin hybrids. **Journal of Plant Nutrition**, v. 17, n. 10, p. 1687–1699, 1994.

TABATABAI, M. A. Soil enzymes. In: WEAVER, R.W.; ANGLE, S.; BOTTOMLEY, P.; BEZDICEK, D.; TABATABAI, A.; WOLLUM, A. (Orgs). **Methods of soil Analysis.** Part.2: Microbiological and Biochemical properties. Madison, 1994, p. 775-833.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal.** 3d. Porto Alegre: Artmed, 2014, p. 719.

TARAFDAR, J. C.; JUNGK, A. Phosphatase activity in the rhizosphere and its relation to the depletion of soil organic phosphorus. **Biology and Fertility of Soils**, v. 3, n. 4, p. 199–204, 1987.

TARAFDAR, J. C.; RATHORE, I. Partition of enzyme contribution by plants and microorganisms under different soil organic matter level. **International Journal of applied biology and pharmaceutical technology**, v.7, n. 4, p. 136-148, 2016.

TEDESCO, M. J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C. A.; BOHNEN, H.; VOLKWEISS, S. J. **Análise de solo, plantas e outros materiais.** Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1995. p. 174 (Boletim técnico, 5).

- TENG, W.; DENG, Y.; CHEN, X. P.; XU, X. F.; CHEN, R. Y.; LV, Y. Characterization of root response to phosphorus supply from morphology to gene analysis in field-grown wheat. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 5, p. 1403–1411, 2013.
- TENG, W.; ZHAO, Y. Y.; ZHAO, X. Q.; HE, X.; MA, W. Y.; DENG, Y.; TONG, Y. P. Genome-wide identification, characterization, and expression analysis of PHT1 phosphate transporters in wheat. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 543, 2017.
- TRESEDER, K. K. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. **New Phytologist**, v. 164, n. 2, p. 347–355, 2004.
- TRINDADE, R. DOS S.; ARAÚJO, A. P. Variability of root traits in common bean genotypes at different levels of phosphorus supply and ontogenetic stages. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 38, n. 4, p. 1170–1180, 2014.
- TROUVELOT, A.; KOUGH, J. L.; GIANINAZZI-PEARSON, V. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. In: GIANINAZZI, S.; GIANINAZZI-PEARSON, V. (Ed.). **Mycorrhizes: physiologie et génétique**. Dijon: Institut National de la Recherche Agronomique, 1986. p. 217-220.
- TURNER, B. L.; LAMBERS, H.; CONDRON, L. M.; CRAMER, M. D.; LEAKE, J. R.; RICHARDSON, A. E.; SMITH, S. E. Soil microbial biomass and the fate of phosphorus during long-term ecosystem development. **Plant and Soil**, v. 367, n. 1, p. 225–234, 2013.
- VANCE, C. P. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. Plant nutrition in a world of declining renewable resources. **Plant Physiology**, v. 127, n. 2, p. 390–397, 2001.
- VANCE, C. P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D. L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, v. 157, n. 3, p. 423–447, 2003.
- VERBRUGGEN, E.; KIERS, E. T. Evolutionary ecology of mycorrhizal functional diversity in agricultural systems. **Evolutionary Applications**, v. 3, n. 5–6, p. 547–560, 2010.
- VERSAW, W. K.; HARRISON, M. J. A chloroplast phosphate transporter, PHT2;1, influences allocation of phosphate within the plant and phosphate-starvation responses. **The Plant Cell**, v. 14, n. 8, p. 1751–1766, 2002.

VIEIRA, V. C. B.; FONTOURA, S. M. V.; BAYER, C.; MORAES, R. P. de.; CARNIEL, E. Adubação fosfatada para alta produtividade de soja, milho e cereais de inverno cultivados em rotação em latossolos em plantio direto no Centro-Sul do Paraná. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 39, n. 3, p. 794–808, 2015.

WALDROP, M. P.; BALSER, T. C.; FIRESTONE, M. K. Linking microbial community composition to function in a tropical soil. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 32, n. 13, p. 1837–1846, 2000.

WANG, X.; SHEN, J.; LIAO, H. Acquisition or utilization, which is more critical for enhancing phosphorus efficiency in modern crops? **Plant Science**, v. 179, n. 4, p. 302–306, 2010.

WANG, X.; ZHAO, S.; BÜCKING, H. Arbuscular mycorrhizal growth responses are fungal specific but do not differ between soybean genotypes with different phosphate efficiency. **Annals of Botany**, v. 118, n. 1, p. 11–21, 2016.

WANG, Y.L.; ALMVIK, M.; CLARKE, N.; EICH-GREATOREX, S.; ØGAARD, A. F.; KROGSTAD, T.; LAMBERS, H.; CLARKE, J. L. Contrasting responses of root morphology and root-exuded organic acids to low phosphorus availability in three important food crops with divergent root traits. **AoB PLANTS**, v.7, n.1, 2015.

WEI, X.; GE, T.; ZHU, Z.; HU, Y.; LIU, S.; LI, Y.; WU, J.; RAZAVI, B. S. Expansion of rice enzymatic rhizosphere: temporal dynamics in response to phosphorus and cellulose application. **Plant and Soil**, v. 445, n. 1, p. 169–181, 2019.

WEST, H. M.; FITTER, A. H.; WATKINSON, A. R. The influence of three biocides on the fungal associates of the roots of *vulpia ciliata* ssp. *ambigua* under natural conditions. **The Journal of Ecology**, v. 81, n. 2, p. 345, 1993.

WHITE, P. J.; HAMMOND, J. P. **The ecophysiology of plant-phosphorus interactions**. *Plant Ecophysiology*, 2008, p. 285.

WITHERS, P. J. A.; RODRIGUES, M.; SOLTANGHEISI, A.; CARVALHO, T. S. de; BENITES, V. de M.; GATIBONI, L. C.; SOUSA, D. M. G. de; RAFAEL DE S. NUNES, R. de S.; ROSOLEM, C. A.; ANDREOTE, F. D.; ADILSON DE OLIVEIRA JR A. de.; COUTINHO, E. L. M.; PAVINATO, P. S. Transitions to sustainable management of phosphorus in Brazilian agriculture. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 2537, 2018.

WOHLENBERG, M. D.; OLEGÁRIO, M. B.; SBERSE, V. L.; MAZURKIEVICZ, G.; SILVA, A. J.; SILVA, J. A. G. **O potencial genético de linhagens de aveia branca buscando o lançamento de cultivares ajustadas para região noroeste do Rio Grande do Sul**. In: SALÃO DO CONHECIMENTO/UNIJUÍ, 2013.

WOLSCHICK, N. H.; BARBOSA, F. T.; BERTOL I.; SANTOS, K. F.; WERNER, R. S.; BAGIO, B. Cobertura do solo, produção de biomassa e acúmulo de nutrientes por plantas de cobertura. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, v. 15, n. 2, p. 134–143, 2016.

XIN-BIN, Z.; HUANG JIAN-GUO, H.; YONG-XIANG, Z.; WEI-MING, S. The mechanism on rhizosphere phosphorus activation of two wheat genotypes with different phosphorus efficiency. **African Journal of Biotechnology**, v. 11, n. 7, p. 1579–1591, 2012.

YE, D.; ZHANG, X.; LI, T.; XU, J.; CHEN, G. Phosphorus-acquisition characteristics and rhizosphere properties of wild barley in relation to genotypic differences as dependent on soil phosphorus availability. **Plant and Soil**, v. 423, n. 1, p. 503–516, 2018.

YE, Y.; YUAN, J.; CHANG, X.; YANG, M.; ZHANG, L.; LU, K. The Phosphate Transporter Gene OsPht1;4 Is Involved in Phosphate Homeostasis in Rice. **PloS One**, v. 10, n. 5, p. e0126186, 2015.

ZADOKS, J. C.; CHANG, T. T.; KONZAK, C. F. A decimal code for the growth stages of cereals. **Weed Research**, v. 14, n. 6, p. 415–421, 1974.

ZHANG, Y.; HU, L.; YU, D.; XU, K.; ZHANG, J.; LI, X.; LI, C. Integrative Analysis of the Wheat PHT1 Gene Family Reveals A Novel Member Involved in Arbuscular Mycorrhizal Phosphate Transport and Immunity. **Cells**, v. 8, n. 5, 2019.

ZHOU, T.; DU, Y.; AHMED, S.; LIU, T.; REN, M.; LIU, W.; YANG, W. Genotypic Differences in phosphorus efficiency and the performance of physiological characteristics in response to low phosphorus stress of soybean in southwest of China. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 1776, 2016.

ZHU, F.; QU, L.; HONG, X.; SUN, X. Isolation and characterization of a phosphate-solubilizing halophilic bacterium kushneria sp. ycwa18 from Daqiao Saltern on the Coast of Yellow Sea of China. **Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine**, v. 2011, n.1 p.1-6, 2011.

ZHU, X. C.; SONG, F. B.; XU, H. W. Arbuscular mycorrhizae improve low temperature stress in maize via alterations in host water status and photosynthesis. **Plant Soil**, v.331, n.1, p.129–137, 2010.

APÊNDICES

Apêndice I - Genes e pares de iniciadores selecionados com suas respectivas temperaturas de anelamento e tamanho em pares de bases esperados do intervalo do primer, para a validação de genes ligados com o transporte transmembrana de P em aveia-branca.

Cultura	Nome Gene	Primers testados	Sequências dos primers (5'-3')	Temperatura (°C)	Amplicon ¹ (pb)
Trigo	TAPHT 1.2	TAPHT 1.2 - F	TGAGACCGGCTACTCACGG	58,9	158
		TAPHT 1.2 - R	AATGGAGTCATCGTCGCCAA	56,8	
	TAPHT 1.6	TAPHT 1.6 - F	TTTTTTATGGTCGGAGAGCGTT	54,8	78
		TAPHT 1.6 - R	CAGCCCTAATTAACCTGGACAACCT	56,8	
	TAPHT 1.10	TAPHT 1.10 - F	GCGTTCGGGTTCTGTATGC	58,8	208
		TAPHT 1.10 - R	CAGTCGGAGCAATGGTGTCGT	59,8	
Arroz	OsPT 1	OsPT 1 – F	TCTGACTTTCCTCGCACC	58	288
		OsPT 1 – R	AGAACCGGAAGAAGCAGAGC	57,3	
	OsPT 2	OsPT 2 – F	AGCTGTTGGGTCGCCTTTACTACA	60,3	187
		OsPT 2 – R	ACGACCATGAGGATGAGCGTGAAT	60,3	
	OsPT 6	OsPT 6 – F	ACGCTCTCAGGGCAATCTTTCTTT	60,5	81
		OsPT 6 – R	TGAGCATGAGGGTGATGCCATAGA	59,9	
Cevada	HvPT 1	HvPT 1 – F	CGATGATGGCATCGATGCTTA	55,2	197
		HvPT 1 – R	GCACCATCAGAAAATTGCAATCTC	55,2	
	HvPT 2	HvPT 2 – F	GAGCTCTCCAAGGAGAACGTTG	57,5	148
		HvPT 2 – R	AATTACAGCAACAAAACAAGCCG	55	
	HORvuPht 1;1	HORvuPht 1;1 - F	GGCATCGATGCTTAGGCTGG	58,6	200
		HORvuPht 1;1 – R	CGAATACAGAGCACCATCAG	53	
	HORvuPht 1;2	HORvuPht 1;2 – F	AACTGGTGTCTAAGACATGC	52,4	150
		HORvuPht 1;2 – R	AAGCATTACATTGTCACGGC	53,8	
	HORvuPht 1;6	HORvuPht 1;6 – F	TGGGATGTCACGTCACCTTA	55,7	80
		HORvuPht 1;6 – R	TGTTCCGATTTTGTGGTGA	52,5	
Aveia	GAPDH	GAPDH – F	TGTCCATGCCATGACTGCAA	57,4	105
		GAPDH – R	CCAGTGCTGCTTGAATGATG	56,7	

Fonte: Dados do autor.

¹ Amplicon: pedaço de RNA ou DNA, que é fonte ou produto de uma amplificação.

Apêndice II - Resultados originais das variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de perfilhamento das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo – 2018

Amostra	Fosfatase	Raiz					Parte aérea						PA/R	ER	EAP	ETP	EUP
		CM	Diâmetro	ASE	N° de pontas	Volume	MS	%P	mg P	MS	%P	mg P					
T-D0-1	7,76	50	1,12	15,2	179,0	0,44	11,4	0,22	25,6	26,32	0,30	79,4	2,31	0,25	9,20	0,76	1,28
T-D0-2	8,64	60	0,94	23,6	473,3	0,56	6,88	0,25	17,1	25,36	0,24	60,3	3,69	0,07	11,25	0,78	0,87
T-D0-3	7,09	80	1,55	45,4	287,7	0,65	5,36	0,20	10,7	22,88	0,25	57,9	4,27	0,10	12,80	0,84	1,72
T-D0-4	6,00	30	1,07	32,5	813,3	0,95	11,56	0,17	19,9	24,16	0,27	65,0	2,09	0,22	7,34	0,77	0,93
F-D0-1	9,35	40	0,85	13,9	150,7	0,30	9,32	0,22	20,7	31	0,39	121,8	3,33	0,16	15,29	0,86	1,72
F-D0-2	8,66	10	0,91	22,5	445,0	0,52	5,92	0,27	16,0	16,8	0,27	45,4	2,84	0,09	10,37	0,74	0,69
F-D0-3	10,01	30	1,14	33,8	939,3	0,97	19,36	0,25	48,7	20,41	0,28	58,1	1,05	0,82	5,52	0,54	0,83
F-D0-4	12,02	10	0,76	16,5	1050,3	0,30	4,2	0,23	9,5	13,44	0,32	43,3	3,20	0,03	12,57	0,82	0,31
T-D60-1	8,75	20	1,15	12,8	196,3	0,39	6,88	0,14	9,5	19,84	0,33	64,7	2,88	0,07	10,79	0,87	0,57
T-D60-2	9,98	20	1,30	27,1	226,7	0,88	17,36	0,23	40,7	42,24	0,28	116,9	2,43	0,63	9,08	0,74	3,46
T-D60-3	10,15	60	1,41	33,1	370,7	1,46	13,32	0,22	28,6	21,4	0,24	51,4	1,61	0,37	6,01	0,64	0,91
T-D60-4	9,63	40	1,36	24,3	387,3	0,84	30,36	0,24	73,3	65,32	0,28	185,9	2,15	0,97	8,54	0,72	4,15
F-D60-1	9,89	20	0,85	33,2	864,0	0,74	14,92	0,22	33,1	33,6	0,30	102,2	2,25	0,41	9,07	0,76	1,98
F-D60-2	7,87	70	0,86	18,0	607,3	0,40	9,6	0,18	17,3	21,36	0,29	61,6	2,23	0,16	8,22	0,78	0,79
F-D60-3	9,20	60	0,84	31,8	1238,7	0,68	6,32	0,22	14,0	23,52	0,34	79,5	3,72	0,08	14,80	0,85	1,10
F-D60-4	6,98	20	0,85	47,1	903,3	1,00	8,24	0,15	12,4	15,6	0,28	44,0	1,89	0,11	6,84	0,78	0,39
T-D120-1	8,82	60	0,81	13,8	132,0	0,30	17	0,16	26,8	32,44	0,36	116,0	1,91	0,60	8,40	0,81	2,08
T-D120-2	7,42	40	1,14	24,7	332,0	0,69	16,96	0,12	19,8	38,76	0,34	130,5	2,29	0,45	8,86	0,87	2,29
T-D120-3	12,02	30	1,13	22,9	524,7	0,68	10,32	0,27	27,5	24,2	0,28	68,2	2,34	0,15	9,27	0,71	0,78
T-D120-4	6,82	30	1,04	28,3	559,7	0,74	21,12	0,17	35,4	27,48	0,38	103,3	1,30	0,83	6,57	0,74	1,31
F-D120-1	7,00	40	0,86	18,1	131,7	0,38	17,12	0,22	37,9	32,04	0,26	84,5	1,87	0,50	7,15	0,69	1,64
F-D120-2	5,86	40	1,10	22,9	171,0	0,65	10,36	0,14	14,7	23,52	0,13	31,6	2,27	0,17	4,47	0,68	0,88
F-D120-3	9,04	40	1,15	37,8	644,3	0,69	10,36	0,20	20,9	23,12	0,33	77,3	2,23	0,17	9,48	0,79	0,80
F-D120-4	8,16	20	1,08	29,9	156,9	1,10	23,68	0,20	47,8	39,24	0,30	116,3	1,66	0,92	6,93	0,71	2,34

Fonte: Dados do autor.

¹ Fosfatase: atividade de fosfatase ácida (mg/h/g solo); CM: percentagem de colonização micorrízica na raiz por planta; Diâmetro: diâmetro de raiz (mm/planta); ASE: área superficial específica de raiz (cm²/planta); N° pontas: número de pontas de raízes (N° pontas/planta); Volume: volume de raiz (cm³/planta); MS: massa seca de raiz ou da parte aérea (g/m²); % P: teor de P da raiz ou da parte aérea; mg P: quantidade de P na raiz ou parte aérea (mg/m²); PA/R: proporção MS da parte aérea/ MS raiz; ER: eficiência de enraizamento; EAP: eficiência de aquisição de P; ETP: eficiência de translocação de P; EUP: eficiência de uso de P.

Apêndice III - Resultados originais das variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de antese das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo – 2019

Amostra	Fosfatase	Raiz						Parte aérea						PA/R	P total	ER	EAP	ETP	EUP
		CM	Diâmetro	ASE	N° de pontas	Volume	MS	%P	mg P	MS	%P	mg P							
T-D0-1	7,98	50	1,21	48,09	933,33	1,43	37,2	0,11	42,4	26,32	0,24	62,9	2,39	105,33	2,77	2,83	0,60	6,58	
T-D0-2	7,69	30	1,21	51,48	811,00	1,55	70,12	0,09	59,9	25,36	0,28	72,1	2,84	132,02	6,72	1,88	0,55	4,87	
T-D0-3	8,37	40	1,57	60,25	1067,33	2,46	61,16	0,10	62,3	22,88	0,24	54,0	2,36	116,36	12,92	1,90	0,46	4,50	
T-D0-4	10,13	40	1,26	49,50	519,67	1,61	68,4	0,08	54,7	24,16	0,31	74,1	3,07	128,84	7,58	1,88	0,58	4,53	
F-D0-1	6,47	40	1,42	58,50	310,00	2,07	91,6	0,12	110,4	31	0,22	69,0	2,23	179,43	17,34	1,96	0,38	5,36	
F-D0-2	6,82	60	1,12	42,94	599,33	2,07	40,48	0,10	42,1	16,8	0,34	57,3	3,41	99,50	4,06	2,46	0,58	2,84	
F-D0-3	11,61	70	1,13	49,45	1203,33	1,41	70,92	0,10	68,4	20,41	0,22	45,7	2,24	114,14	11,36	1,61	0,40	3,65	
F-D0-4	7,14	30	1,18	47,84	359,33	1,37	40,4	0,08	31,0	13,44	0,32	43,2	3,22	74,25	2,83	1,84	0,58	2,43	
T-D60-1	7,78	70	1,36	51,17	652,33	1,75	85,64	0,13	111,7	19,84	0,22	43,3	2,18	154,96	11,10	1,81	0,28	2,54	
T-D60-2	7,48	50	1,06	25,47	306,33	1,64	93,48	0,10	96,3	42,24	0,24	101,6	2,41	197,94	19,02	2,12	0,51	9,01	
T-D60-3	7,04	80	1,16	38,34	813,00	1,20	47,48	0,11	52,0	21,4	0,27	57,9	2,71	109,96	4,68	2,32	0,53	4,16	
T-D60-4	7,43	50	1,38	40,97	442,00	1,42	57,96	0,10	59,1	65,32	0,27	173,9	2,66	232,93	3,56	4,02	0,75	18,32	
F-D60-1	6,07	50	1,17	56,42	1131,67	1,72	87,52	0,09	78,7	33,6	0,22	73,8	2,20	152,43	15,04	1,74	0,48	7,41	
F-D60-2	5,63	40	1,63	70,04	518,00	2,88	66,64	0,10	65,7	21,36	0,24	50,7	2,38	116,48	8,05	1,75	0,44	3,92	
F-D60-3	6,74	40	0,92	51,74	442,00	1,40	55,84	0,07	39,8	23,52	0,20	47,7	2,03	87,53	6,82	1,57	0,55	6,32	
F-D60-4	9,25	30	1,02	40,11	538,67	1,00	46,08	0,11	49,5	15,6	0,21	33,3	2,14	82,81	3,54	1,80	0,40	2,94	
T-D120-1	3,63	70	1,66	66,86	269,67	2,77	75,32	0,09	69,3	32,44	0,25	81,0	2,50	150,32	12,78	2,00	0,54	7,00	
T-D120-2	5,81	70	1,18	45,16	320,00	1,33	97,36	0,09	89,6	38,76	0,14	53,0	1,37	142,68	16,97	1,47	0,37	10,53	
T-D120-3	7,33	70	1,28	52,61	729,33	1,68	78,08	0,10	74,5	24,2	0,22	53,5	2,21	127,95	8,57	1,64	0,42	4,58	
T-D120-4	5,91	60	1,01	39,06	1140,00	0,98	60,92	0,11	64,1	27,48	0,21	56,6	2,06	120,71	7,52	1,98	0,47	6,26	
F-D120-1	6,90	80	1,41	50,00	726,67	1,74	105,4	0,10	109,7	32,04	0,18	56,9	1,77	166,60	19,81	1,58	0,34	6,16	
F-D120-2	9,24	60	1,42	48,76	387,67	1,75	53,08	0,08	43,1	23,52	0,25	58,7	2,50	101,76	4,39	1,92	0,58	5,44	
F-D120-3	6,22	70	0,91	27,49	173,67	0,68	62,72	0,12	74,2	23,12	0,23	52,1	2,26	126,39	6,35	2,02	0,41	4,23	
F-D120-4	3,88	50	1,30	34,70	489,98	1,49	39,28	0,10	40,0	39,24	0,13	52,5	1,34	92,55	2,83	2,36	0,57	16,64	

Fonte: Dados do autor.

¹ Fosfatase: atividade de fosfatase ácida (mg/h/g solo); CM: percentagem de colonização micorrízica na raiz por planta; Diâmetro: diâmetro de raiz (mm/planta); ASE: área superficial específica de raiz (cm²/planta); N° pontas: número de pontas de raízes (N° pontas/planta); Volume: volume de raiz (cm³/planta); MS: massa seca de raiz ou da parte aérea (g/m²); % P: teor

de P da raiz ou da parte aérea; mg P: quantidade de P na raiz ou parte aérea (mg/m^2); PA/R: proporção MS da parte aérea/ MS raiz; P total: soma da quantidade de P da raiz, parte aérea e grão (mg/m^2); ER: eficiência de enraizamento; EAP: eficiência de aquisição de P; ETP: eficiência de translocação de P; EUP: eficiência de uso de P.

Apêndice IV - Resultados originais das variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de maturação fisiológica das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo – 2018

Amostra	Raiz			Parte aérea			Grão			PA/R	P total	ER	EAP	ETP	EUP
	MS	%P	mg P	MS	%P	mg P	MS	%P	mg P						
T-D0-1	28	0,14	38,7	172,00	0,24	411,2	149,20	0,29	437,2	6,14	887	0,92	31,68	0,46	25,09
T-D0-2	72	0,11	79,1	268,00	0,28	761,7	150,60	0,44	659,6	3,72	1.500	3,65	20,84	0,51	15,12
T-D0-3	60	0,10	62,6	272,00	0,24	642,1	158,00	0,15	235,4	4,53	940	4,10	15,67	0,68	26,55
T-D0-4	68	0,14	98,5	228,00	0,31	699,4	160,20	0,34	543,1	3,35	1.341	3,72	19,72	0,52	19,14
F-D0-1	40	0,12	48,3	236,00	0,22	525,2	155,40	0,27	414,9	5,90	988	1,70	24,71	0,53	24,43
F-D0-2	88	0,10	88,9	324,00	0,34	1105,9	202,60	0,17	346,4	3,68	1.541	5,33	17,51	0,72	26,63
F-D0-3	64	0,13	80,8	376,00	0,22	842,4	204,60	0,19	396,9	5,88	1.320	3,30	20,63	0,64	31,71
F-D0-4	52	0,16	81,0	312,00	0,32	1004,0	234,80	0,23	533,0	6,00	1.618	1,76	31,12	0,62	34,07
T-D60-1	68	0,13	86,6	349,33	0,22	761,7	196,00	0,32	617,4	5,14	1.466	3,35	21,55	0,52	26,21
T-D60-2	72	0,11	81,4	372,00	0,24	895,0	198,80	0,18	357,8	5,17	1.334	4,14	18,53	0,67	29,62
T-D60-3	36	0,16	58,5	400,00	0,27	1082,7	209,80	0,20	423,8	11,11	1.565	0,86	43,47	0,69	28,13
T-D60-4	68	0,11	72,4	276,00	0,27	734,6	244,00	0,32	768,6	4,06	1.576	3,08	23,17	0,47	37,79
F-D60-1	76	0,15	117,6	272,00	0,22	597,2	148,60	0,29	435,4	3,58	1.150	5,59	15,13	0,52	19,20
F-D60-2	80	0,13	101,9	212,00	0,24	503,7	162,00	0,31	500,6	2,65	1.106	6,37	13,83	0,46	23,73
F-D60-3	72	0,13	96,4	276,00	0,20	560,3	169,80	0,24	409,2	3,83	1.066	5,35	14,80	0,53	27,05
F-D60-4	60	0,13	75,8	280,00	0,21	597,9	189,40	0,30	566,3	4,67	1.240	3,09	20,67	0,48	28,93
T-D120-1	160	0,11	182,7	296,00	0,25	738,9	147,60	0,25	363,1	1,85	1.285	23,23	8,03	0,58	16,96
T-D120-2	84	0,12	103,3	488,00	0,14	667,8	171,40	0,30	505,6	5,81	1.277	6,01	15,20	0,52	23,01
T-D120-3	88	0,10	84,1	344,00	0,22	760,4	174,40	0,38	657,5	3,91	1.502	5,46	17,07	0,51	20,25
T-D120-4	48	0,15	70,1	280,00	0,21	576,8	196,80	0,22	436,9	5,83	1.084	2,27	22,58	0,53	35,74
F-D120-1	48	0,15	70,6	344,00	0,18	610,4	145,20	0,35	503,8	7,17	1.185	2,07	24,68	0,52	17,79
F-D120-2	32	0,13	41,5	376,00	0,25	938,6	162,40	0,36	583,0	11,75	1.563	0,67	48,84	0,60	16,87
F-D120-3	84	0,10	87,6	342,67	0,23	772,9	177,40	0,32	567,7	4,08	1.428	5,26	17,00	0,54	22,03
F-D120-4	40	0,10	38,2	308,00	0,13	412,2	178,80	0,28	493,5	7,70	944	1,77	23,60	0,44	33,87

Fonte: Dados do autor.

¹ MS: massa seca de raiz ou da parte aérea ou de grão (g/m²); % P: teor de P da raiz ou da parte aérea ou de grão; mg P: quantidade de P na raiz ou parte aérea ou de grão (mg/m²); PA/R: proporção MS da parte aérea/ MS raiz; P total: soma da quantidade de P da raiz, parte aérea e grão (mg/m²); ER: eficiência de enraizamento; EAP: eficiência de aquisição de P; ETP: eficiência de translocação de P; EUP: eficiência de uso de P.

Apêndice V - Matriz de correlação de Pearson de variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de perfilhamento das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo – 2018

Variável ²	Coeficiente de correlação ¹											
	Fosfatase	Diâmetro	ASE	Nº Pontas	Volume	MS raiz	% P raiz	mg P raiz	CM (%)	MS PA	PA/R	% P PA
Diâmetro	-0,0362	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ASE	-0,1855	0,3631	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nº Pontas	0,2653	-0,3446	0,4301	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Volume	-0,0065	0,5119	0,6819	0,1796	-	-	-	-	-	-	-	-
MS raiz	-0,0347	0,2705	-0,0020	-0,2620	0,3759	-	-	-	-	-	-	-
%P raiz	0,6130	0,0241	-0,0297	0,1667	0,0371	0,0043	-	-	-	-	-	-
mg P raiz	0,1856	0,3032	0,0119	-0,1730	0,3795	0,9263	0,3487	-	-	-	-	-
CM (%)	-0,2316	0,2487	0,0619	-0,1730	-0,0813	-0,1226	-0,0938	-0,1451	-	-	-	-
MS PA	0,0272	0,3080	-0,1202	-0,3800	0,1400	0,8073	0,0705	0,7818	0,0210	-	-	-
PA/R	0,1059	-0,0176	-0,0560	0,0474	-0,4491	-0,6639	0,1694	-0,5512	0,3036	-0,1712	-	-
%P PA	0,2543	-0,3231	-0,2113	0,1373	-0,3109	0,1090	-0,0784	0,0277	-0,1117	0,1031	0,0014	-
mg P PA	0,0970	0,1453	-0,1880	-0,307	0,0071	0,7557	0,0060	0,6883	-0,0071	0,9218	-0,1580	0,4747

Fonte: Dados do autor.

¹ Probabilidade de erro < 5%.

² Fosfatase: atividade de fosfatase ácida (mg/h/g solo); Diâmetro: diâmetro de raiz (mm/planta); ASE: área superficial específica de raiz (cm²/planta); Nº pontas: número de pontas de raízes (Nº pontas/planta); Volume: volume de raiz (cm³/planta); MS: massa seca de raiz ou da parte aérea (g/m²); % P: teor de P da raiz ou da parte aérea; mg P: quantidade de P na raiz ou parte aérea (mg/m²); CM: percentual de colonização micorrízica; PA/R: proporção MS da parte aérea/ MS raiz.

Apêndice VI - Matriz de correlação de Pearson de variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de antese das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo, 2018

Variável ²	Coeficiente de correlação ¹											
	Fosfatase	Diâmetro	ASE	N° Pontas	Volume	MS raiz	% P raiz	mg P raiz	CM (%)	MS PA	PA/R	% P PA
Fosfatase	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Diâmetro raiz	-0,1913	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ASE	-0,0715	0,7073	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
N° Pontas	0,3343	-0,0573	0,1787	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Volume raiz	-0,2398	0,8376	0,7767	-0,0446	-	-	-	-	-	-	-	-
MS raiz	-0,0754	0,2076	0,2117	-0,0443	0,2175	-	-	-	-	-	-	-
%P raiz	-0,0969	0,0404	-0,2344	0,0682	-0,0775	0,1210	-	-	-	-	-	-
mg P raiz	-0,0964	0,2067	0,1012	-0,0454	0,1658	0,9118	0,5038	-	-	-	-	-
CM (%)	-0,1369	0,0291	-0,1671	0,0875	-0,0943	0,3214	0,3398	0,3900	-	-	-	-
MS PA	-0,3016	0,1715	-0,2102	-0,1953	-0,0115	0,2978	0,0494	0,2513	0,0935	-	-	-
PA/R	-0,2694	0,0584	-0,3346	-0,1118	-0,1548	-0,4091	0,0463	-0,3577	-0,0857	0,7221	-	-
%P PA	0,3208	0,0219	0,0832	-0,0278	0,1651	-0,3745	-0,2085	-0,3880	-0,2816	-0,2981	-0,1330	-
mg P PA	-0,0678	0,1905	-0,1361	-0,1711	0,0698	0,1250	-0,0166	0,0855	-0,0538	0,8505	0,6339	0,2179

Fonte: Dados do autor.

¹ Probabilidade de erro < 5%.

² Fosfatase: atividade de fosfatase ácida (mg/h/g solo); Diâmetro: diâmetro de raiz (mm/planta); ASE: área superficial específica de raiz (cm²/planta); N° pontas: número de pontas de raízes (N° pontas/planta); Volume: volume de raiz (cm³/planta); MS: massa seca de raiz ou da parte aérea (g/m²); % P: teor de P da raiz ou da parte aérea; mg P: quantidade de P na raiz ou parte aérea (mg/m²); CM: percentual de colonização micorrízica; PA/R: proporção MS da parte aérea/ MS raiz.

Apêndice VII - Matriz de correlação de Pearson de variáveis analisadas em aveia-branca no estágio de maturação fisiológica das cultivares Farroupilha e Taura, cultivadas em diferentes teores de P com três doses de adubação de P. Passo Fundo, 2018

Variável ²	Coeficientes de correlação ¹													
	MS Raiz	%P Raiz	mg P Raiz	MS PA	PA/R	%P PA	P PA	MS Grão	%P Grão	mg P Grão	P total	EUP	ER	EA
%P Raiz	-0,3600	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
mg P Raiz	0,9264	-0,0011	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MS PA	0,0947	-0,0541	0,0577	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PA/R	-0,7134	0,3355	-0,6675	0,4289	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
%P PA	0,1109	0,1160	0,1184	-0,2739	-0,1623	-	-	-	-	-	-	-	-	-
mg P PA	0,1303	0,0558	0,0995	0,5435	0,2570	0,6393	-	-	-	-	-	-	-	-
MS Grão	-0,1356	0,0168	-0,1604	0,2982	0,1503	0,3046	0,5283	-	-	-	-	-	-	-
%P Grão	-0,0120	-0,0679	-0,0288	-0,1196	-0,0466	-0,1196	-0,2490	-0,3712	-	-	-	-	-	-
P Grão	-0,0731	-0,1048	-0,1177	0,0364	0,0108	0,0193	0,0103	0,2396	0,8037	-	-	-	-	-
P total	0,1920	-0,0085	0,1527	0,4795	0,1322	0,5583	0,8517	0,5445	0,2093	0,5164	-	-	-	-
EUP	-0,3235	-0,0044	-0,3388	0,0083	0,1186	-0,0420	0,0158	0,8001	-0,5579	-0,0520	-0,0585	-	-	-
ER	0,9304	-0,2458	0,8904	-0,0031	-0,5711	0,0304	0,0016	-0,2748	-0,0792	-0,2234	0,0014	-0,3458	-	-
EA	-0,7376	0,4123	-0,6763	0,1612	0,9005	0,1820	0,3350	0,2216	0,0880	0,1902	0,2899	0,0921	-0,6126	-
ETP	0,0602	0,0581	0,0391	0,4139	0,2358	0,4797	0,7793	0,2897	-0,6862	-0,5810	0,3505	0,0762	0,0368	0,1852

Fonte: Dados do autor.

¹ Probabilidade de erro < 5%.

² MS: massa seca de raiz ou da parte aérea ou do grão (g/m²); % P: teor de P da raiz ou da parte aérea ou do grão; mg P: quantidade de P na raiz ou parte aérea ou do grão (mg/m²); PA/R: proporção MS da parte aérea/ MS raiz; P total: quantidade total de P (mg/m²); EUP: eficiência de uso de P; EAP: eficiência de aquisição de P; ETP: eficiência de translocação de P.



PPGAgro

Programa de Pós-Graduação em Agronomia

Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária - FAMV