

Alterações na arquitetura de raiz em resposta à disponibilidade de fósforo e nitrogênio

Root architecture modification in response to phosphorus and nitrogen availability

Adriano Alves da Silva¹, Carla Andréa Delatorre²

Recebido em 20/08/2008; aprovado em 23/09/2009.

RESUMO

A baixa disponibilidade de nutrientes é situação comum que restringe o crescimento e desenvolvimento das plantas. Estas desenvolveram mecanismos para conviver com este tipo de estresse, que incluem modificações na arquitetura do sistema radicular. As alterações na arquitetura das raízes modificam a capacidade de exploração do solo e, portanto, o potencial para extração dos nutrientes. Essas alterações relacionam-se não apenas à disponibilidade, mas também à mobilidade no solo do nutriente limitante. A limitação de fósforo, nutriente pouco móvel no solo, gera alterações que objetivam aumentar o volume de solo explorado e a superficialidade do sistema radicular. A limitação de nitrogênio, nutriente com alta mobilidade no solo, não altera o crescimento da raiz principal, mas as raízes laterais respondem significativamente à presença de N em áreas específicas do solo. O conhecimento dos sensores e da rota de transdução destes sinais é limitado e há evidências da interação com a disponibilidade de outros nutrientes. O entendimento do processo de aclimação e resgate da deficiência considerando a interação entre nutrientes, a sobreposição de rotas e priorização destas é essencial para adequada modelagem do crescimento das plantas e previsão de comportamento. A obtenção de aumento da eficiência de captação e uso desses nutrientes reduzirá custos e promoverá melhor aproveitamento dos recursos naturais, tornando a agricultura mais sustentável.

PALAVRAS-CHAVE: sistema radicular, deficiência de nutrientes, interação de nutrientes.

SUMMARY

Nutrient availability is a common soil restriction for plant growth and development. Plants have evolved mechanisms to cope with this kind of stress, such as root architecture remodeling. Changes in root architecture may cause differential soil exploration ability, affecting nutrient uptake. Root architecture might be affected not only by nutrient availability but also by its soil mobility. Phosphorus limitation, a non-mobile nutrient, produces a shallow and branched root system, increasing the volume of exploited soil. Nitrogen limitation, a high-mobile nutrient, does not affect primary root growth. However, high nitrogen patches increase local lateral root initiation and elongation. The knowledge about sensors and transduction pathways is still scarce. There are emerging evidences for crosstalk between nutrient signaling pathways. Understanding the acclimation responses to nutrient availability, considering the interactive and hierarchical regulation of signaling pathways, is essential for adequate growth modeling and output prediction. Increased in the efficiency of nutrient uptake and use may reduce costs and promote better resources allocation, improving agriculture sustainability.

KEY WORDS: root system, nutrient deficiency, nutrient crosstalk.

¹ Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS. Porto Alegre, RS, Brasil. Bolsista do CNPq.

² Departamento de Plantas de Lavoura, Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS, Caixa Postal 1 1510, 90001-970, Porto Alegre-RS. E-mail: cadtorre@ufrgs.br.

INTRODUÇÃO

A distribuição de nutrientes nos solos em sistemas agrícolas e ambientes naturais é bastante variável, sendo comum a baixa disponibilidade dos mesmos às plantas. Para superar esse problema, as plantas desenvolveram mecanismos de adaptação que possibilitam alterar aspectos de utilização e aquisição de nutrientes maximizando a captação dos recursos escassos. Em decorrência das funções essenciais do sistema radicular, qualquer alteração na arquitetura deste pode modificar a captação e alocação de recursos e o crescimento da planta. Existem quatro processos responsáveis pela determinação da arquitetura de raiz: divisão celular no meristema apical, responsável pelo crescimento indeterminado da raiz pela adição de novas células; alongamento celular, principal processo responsável pelo crescimento; formação de raízes laterais, que aumentam a capacidade de exploração do solo e formação de pelos radiculares, que incrementam a superfície de contato solo-planta (LÓPEZ-BUCIO et al., 2003). Modificação em qualquer desses processos pode causar expressivas alterações na arquitetura radicular e, conseqüentemente, modificar as relações da planta com o solo. As respostas arquitetônicas das raízes também dependem de características do nutriente limitante, como a sua mobilidade no solo (HODGE, 2004). Alguns nutrientes, como fósforo (P), possuem mobilidade muito baixa no solo, concentrando-se nas camadas superficiais. Outros nutrientes, como nitrogênio (N), apresentam grande mobilidade, sendo facilmente lixiviados.

Conforme se torna onerosa e limitada a adubação, aumenta a importância de obter conhecimento para idealizar plantas que se desenvolvam eficientemente em ambientes deficientes nutricionalmente. Estes conhecimentos auxiliarão no desenvolvimento de modelos de crescimento funcional-estrutural, que integram processos biológicos a condições ambientais gerando plantas virtuais em três dimensões (FOURCAUD et al., 2008). Na presente revisão, destacam-se as respostas de raízes a dois nutrientes: P e N. Esses nutrientes foram escolhidos por suas importâncias no desenvolvimento das plantas e pelo comportamento diferenciado dos mesmos no solo. Inicialmente, são

discutidas as alterações de arquitetura de raiz em resposta à disponibilidade desses nutrientes no solo e a sinalização da deficiência. Depois se relacionam as alterações com as características dos nutrientes no solo e, por fim se destaca a interação desses macronutrientes.

DESENVOLVIMENTO

Sistema de resgate da limitação de fósforo

O P é um dos nutrientes mais limitantes ao crescimento e ao desenvolvimento das plantas, especialmente em solos ácidos das regiões tropicais e subtropicais. Estima-se que 5,7 bilhões de hectares no mundo apresentam teores baixos de P disponível para a produção da maioria das culturas (BATJES, 1997), além dos solos possuírem elevada capacidade de fixação desse nutriente, o que resulta em baixa eficiência da adubação fosfatada (HOLFORD, 1997). O P é um dos elementos mais críticos para a produção agrícola devido, também, à falta de reposição natural e à progressiva escassez das fontes naturais. Estima-se que as fontes de P sejam consumidas no próximo século. As plantas absorvem P predominantemente na forma de ortofosfato ($H_2PO_4^{-1}$, Pi) que se encontra em baixa concentração na solução do solo, devido à adsorção aos colóides do solo (VANCE et al., 2003). Em sistemas de produção são utilizadas fontes inorgânicas de P, mas parte deste P não é aproveitada em curto prazo, uma vez que até 80% pode ser adsorvido ou complexado nas frações orgânica e inorgânica do solo. Esses aspectos fazem com que o P seja pouco móvel no solo, tornando dificultada a sua absorção pelas plantas.

O P é o único ânion capaz de realizar ligações diester, característica que lhe confere singular importância, estando envolvido em processos essenciais às plantas como respiração, fotossíntese e regulação protéica (MARSCHNER, 1995). Devido a esta importância no metabolismo, é esperado que sua limitação afete o desenvolvimento, principalmente do sistema radicular. Parte dessas modificações serve como sistema de resgate, buscando aumentar a captação para suprir as necessidades de Pi e manter o crescimento e o desenvolvimento das plantas em níveis adequados. As respostas à disponibilidade de

Pi nas plantas englobam dois sistemas de sinalização. Um sistema que integra os teores de Pi na planta como um todo, considerando a capacidade de reciclagem e re-alocação e, outro sistema que considera apenas a disponibilidade externa ou local (WILLIAMSON et al., 2001).

A limitação de Pi altera a alocação de carbono favorecendo a raiz, havendo aumento nos teores de açúcares (WANKE et al., 1998), na partição de Pi (DELATORRE et al., 2004) e, conseqüentemente, na relação raiz/parte aérea. Apesar do crescimento do sistema radicular ser menos afetado que o da parte aérea pela limitação de Pi, comumente observa-se redução severa do comprimento da raiz principal, quando comparado a condições de suficiência em magnoliopsidas (CHEN et al., 2000; LINKOHR et al., 2002). O menor crescimento da raiz principal decorre da redução do tamanho final das células diferenciadas da raiz e do número de células que entram em divisão celular. A redução da divisão celular é devida aos teores locais de Pi e não ao teor de Pi da planta (DELATORRE et al., 2004), podendo ser percebida após três dias de contato do meristema radicular com o ambiente deficiente em Pi (DELATORRE, 2002). O efeito do Pi sobre a divisão celular é tão significativo que o número de células em divisão, na raiz principal da planta *Arabidopsis thaliana*, reduz-se a zero após 10 dias sem Pi no meio (SANCHEZ-CALDERON et al., 2005).

A redução da divisão celular no meristema da raiz principal deve alterar o balanço hormonal, reduzindo a dominância apical e favorecendo a iniciação de raízes laterais. Há aumento da densidade de raízes laterais nas plantas que são crescidas sob deficiência de P. Quando se soma ao comprimento da raiz primária, o comprimento das raízes laterais de plantas crescidas sob limitação de Pi, obtém-se valor similar ao alcançado pela raiz primária sob suficiência de Pi (Figura 1A a C), sugerindo modificação na estratégia de ocupação e exploração do solo. Raízes laterais além de explorarem maior volume de solo, competem menos entre si devido ao posicionamento distante entre as mesmas.

Outra característica alterada em raízes sob deficiência de P é o número de pelos radiculares. Em estádios bastante precoces é possível verificar um

número bem maior de células diferenciadas para tricodermas em plantas crescidas sob deficiência de P (MA et al. 2001). Em *Arabidopsis*, o número de pelos radiculares por mm^{-1} de raiz cai de 60 nas plantas crescidas com $1 \mu\text{mol L}^{-1}$ de P para 10 nas plantas crescidas com $2000 \mu\text{mol L}^{-1}$ (MA et al., 2001). Comportamento similar foi observado em tremoço - *Lupinus albus* (VANCE et al, 2003), uma espécie bastante utilizada em estudos da deficiência de P, por apresentar alterações de arquitetura drásticas, formando "clusters" de raízes.

As plantas ainda aumentam a atividade do sistema de absorção de P de alta afinidade na membrana plasmática (RAGHOTHAMA e KARTHIKEYAN, 2005) e, dessa forma, a velocidade de absorção pode aumentar de duas a quatro vezes, dependendo da espécie (KERBAUY, 2004). Outras estratégias bioquímicas são utilizadas no resgate de Pi, mas fogem ao escopo desta revisão e podem ser encontradas em outras revisões (ABEL et al., 2002; VANCE et al., 2003; YUAN e LIU, 2008). O sistema radicular mais superficial e ramificado aumenta significativamente o volume de solo explorado e a probabilidade de encontrar Pi. A superficialidade do sistema radicular permite acesso à camada superficial do solo, a qual apresenta maior teor de Pi tanto em solos agrícolas, devido à adubação fosfatada, quanto em sistemas naturais, em decorrência da decomposição de tecidos vegetais. Acessos de feijoeiro (YAN et al., 1995) e *Arabidopsis* com maior capacidade de extração de P apresentam as modificações de arquitetura antes mencionadas.

A partir dessa caracterização, duas teorias surgem para explicar como o P causa alterações na arquitetura do sistema radicular. A primeira relaciona as alterações à falta do P para formação de componentes estruturais e para produção de energia. A outra teoria estabelece que as alterações na arquitetura da raiz devem-se unicamente à sinalização, ou seja, a planta percebe a falta do nutriente e envia sinais gerando as modificações características com objetivo de aumentar a absorção. Os mutantes LPI1 e LPI2 dão suporte à teoria da sinalização, pois mesmo sob severa limitação de Pi, conseguem desenvolver normalmente seu sistema radicular (SANCHEZ-CALDERON et al., 2006). Esses mutantes não apresentam redução nem na taxa de alongamento nem

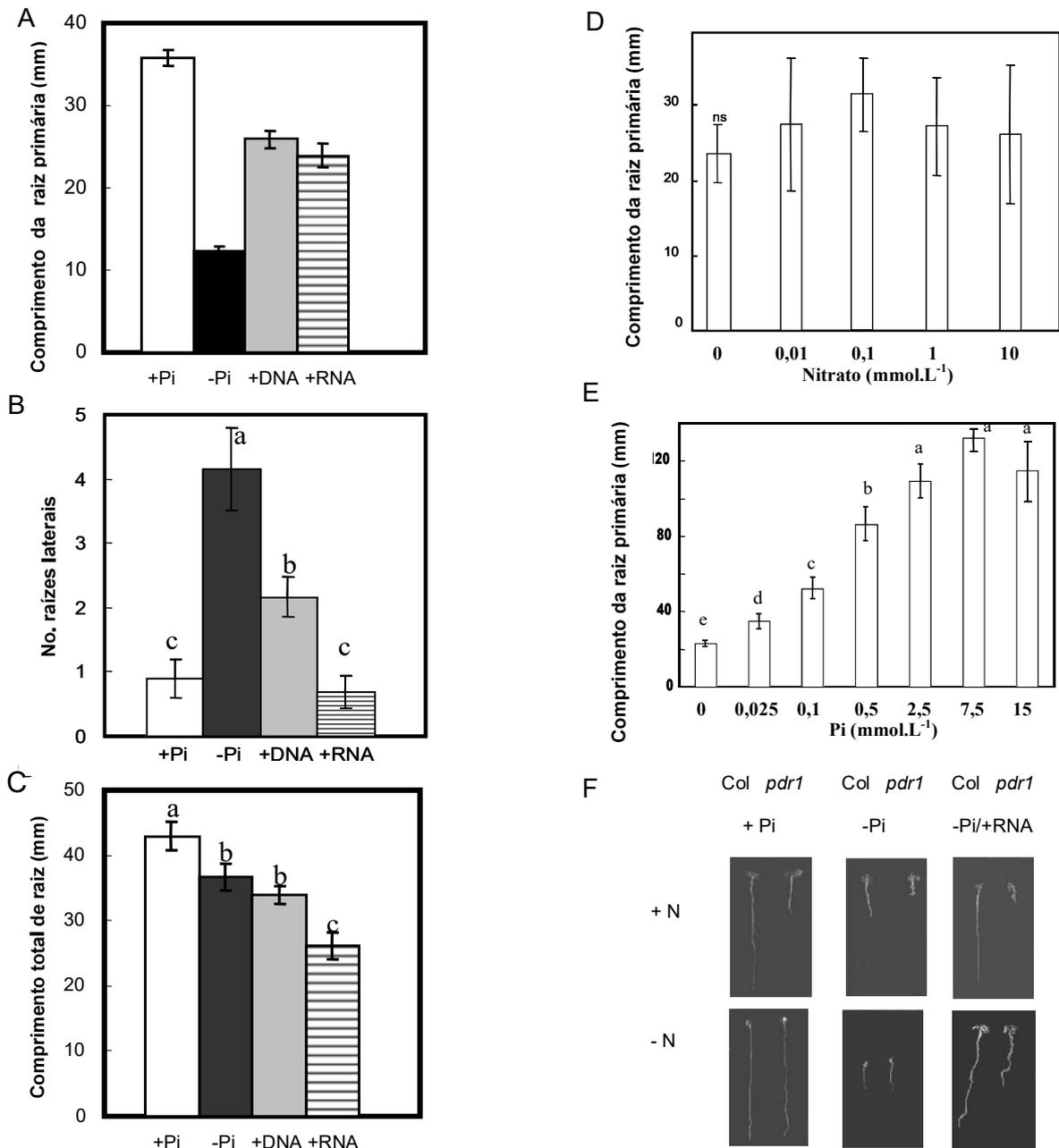


Figura 1 - Arquitetura do sistema radicular de *Arabidopsis thaliana* ecótipo Columbia em resposta à disponibilidade de fósforo e nitrogênio (A, B e C). Plantas crescidas por sete dias em placas verticais contendo meio sólido completo com 0,5% de sacarose e com 2,5 mmol L⁻¹ KH₂PO₄ (+Pi), sem fósforo (-Pi) ou com fósforo na forma orgânica 0,6 g L⁻¹ de ácido deoxiribonucleico (+DNA) ou de ácido ribonucleico (+RNA); (D) com concentrações crescentes de nitrato; (E) plantas crescidas por 14 dias em concentrações crescentes de fósforo inorgânico; (F) ecótipo Columbia e mutante *pdr1* crescidas em combinações de fósforo e nitrogênio (+N = 8 mmol L⁻¹ KNO₃). (Médias ± SD, Tukey p<0,05, n= 15-30 plantas).

na divisão celular. No entanto, apresentam aumento intermediário na densidade de raízes laterais sob deficiência de Pi. A resposta diferenciada entre a divisão celular e a densidade radicular sugere que a sinalização que conduz à indução de raízes laterais não se relaciona exclusivamente à taxa de divisão celular no ápice da raiz primária. O comportamento dos mutantes indica que a menor divisão celular no meristema apical é uma resposta não dependente do teor de P na planta, mas sim da sinalização local.

A sinalização local é comprovada através do mutante hipersensível à deficiência de Pi, PDR2. As raízes deste mutante, quando expostas a meios divididos respondem alterando sua arquitetura de acordo com os teores de Pi no meio em contato com o meristema de cada raiz (principal ou lateral) (DELATORRE et al., 2004).

López-Bucio et al. (2002) sugerem que a sinalização pode ocorrer pela produção e transporte de auxina. A aplicação exógena de auxinas estimula a formação de raízes laterais, de forma similar ao que ocorre na limitação de P (BLAKELY et al., 1988), e inibidores de transportadores de auxina inibem a formação de raízes laterais (REED et al., 1998). Por outro lado, mutantes insensíveis a auxinas (*aux1*, *axr1* e *axr4*) apresentam reduzida formação de raízes laterais, mas incrementam significativamente a sua formação em resposta à limitação de P (LÓPEZ-BUCIO et al., 2002; WILLIAMSON et al., 2001), sugerindo o não envolvimento de auxina na sinalização. Contudo, em tremoço, concentrações 10 a 100 vezes maiores de auxinas são requeridas para inibir o crescimento da raiz primária e induzir o desenvolvimento de raízes laterais em alto Pi (1 mmol L⁻¹) em comparação com baixo Pi (1 μmol L⁻¹), indicando alteração da sensibilidade à auxina (LÓPEZ-BUCIO et al., 2002). Citocininas também são sugeridas como sinalizadoras, uma vez que sua aplicação exógena reduz a expressão de genes responsivos à limitação de Pi (MARTIN et al., 2000) e modula o nível de atividade do ciclo celular meristemático (LAI et al., 2007). O receptor de citocinina CRE1 está envolvido na repressão dos genes relacionados à deficiência de Pi (SCHACHTMAN e SHIN, 2007). Recentemente, o envolvimento de giberelinas foi identificado na alteração parcial da arquitetura em resposta à

limitação de Pi (JIANG et al., 2007), quando se sugeriu que as respostas são determinadas, em parte, pelo acúmulo de proteínas DELLA (as quais fazem parte de uma família de repressores de crescimento nuclear), devido à redução dos níveis de giberelinas (JIANG et al., 2007). No entanto, até o momento nenhum regulador de crescimento foi capaz de resgatar o fenótipo sob limitação de Pi. Em termos de sinalização, PHR1, um fator de transcrição do tipo Myb, responde por parte das respostas à limitação de Pi, sendo regulado pela ligação a SIZ1, o qual funciona como SUMO (*small ubiquitin-like modifier*) E3 ligase (MIURA et al., 2005). O mutante SIZ1 é hipersensível ao baixo Pi, porém o mutante PHR1 não apresenta alterações no sistema radicular (RUBIO et al., 2001), portanto, apesar de SIZ1 estar envolvido na alteração da arquitetura de raiz, não o faz via PHR1. Pelo exposto, o conhecimento dos processos de percepção e transdução do sinal de Pi continua bastante limitado.

As alterações da arquitetura da raiz responderem a um sinal local sugere resposta individual de cada meristema. Este controle local permite que o crescimento do sistema radicular responda, de forma mais adequada, à desuniformidade do solo em relação à disponibilidade de Pi. Haveria, portanto, redução do crescimento das raízes em nichos sob limitação de P, induzindo a formação de raízes laterais e manutenção do crescimento daquelas localizadas em nichos com maior disponibilidade de Pi.

Recentemente, foi sugerido que a redução do crescimento da raiz principal sob limitação de Pi seja resultado de inibição do meristema apical por excesso de ferro (Fe) (WARD et al., 2008). Esses dois íons interagem no solo reduzindo a disponibilidade de ambos. A redução de Pi no solo aumentaria, por consequência, a disponibilidade de Fe na solução de solo. Uma visão completa do sistema de resgate à limitação de P só será obtida quando todas as possíveis interações forem consideradas. A heterogeneidade e a dinâmica temporal e espacial do solo tornam esta tarefa ainda mais complexa.

Sistema de resgate da limitação de Nitrogênio

O N é o nutriente requerido em maior quantidade pelas plantas. Apesar de ser abundante no planeta, sua deficiência é considerada o principal

fator limitante ao desenvolvimento e rendimento das plantas, depois da deficiência hídrica. As plantas são capazes de perceber o teor de N, tanto interna como externamente, e modificar seu metabolismo (SAKAKIBARA, 2006). Algumas das respostas ao N são locais, restritas apenas às raízes diretamente expostas ao sinal nutricional, enquanto outras são sistêmicas, implicando em intrincadas rotas de percepção e sinalização de N (FORDE, 2002).

Quatro adaptações morfológicas relacionadas à disponibilidade de N foram caracterizadas em magnoliopsidas (ZHANG et al., 2007): o efeito estimulatório local do N sobre o alongamento de raízes laterais; o efeito sistêmico inibitório de altas concentrações de N sobre a ativação de meristemas laterais de raiz; a supressão da iniciação de raízes laterais por alta razão C:N (carbono: nitrogênio) da planta e a inibição do crescimento da raiz primária e estímulo a produção de raízes laterais por teores externos de L-glutamato (L-Glu).

Diferente do que ocorre em deficiência de Pi, as plantas não apresentam grandes variações no comprimento da raiz principal sob deficiência de N (Figura 1 D e E) e, alterações na densidade de raízes laterais variam com a espécie em estudo (LINKOHR et al., 2002; ZHANG et al., 1999; ZHANG e FORDE, 1998). Por outro lado, há grande variação no comprimento das raízes laterais. Zhang e Forde (1998) observaram aumento de 300 % no crescimento das raízes laterais de *Arabidopsis* quando reduziram a concentração de NO_3^- de 1 para 0,01 mmol L^{-1} . O aumento do alongamento e do número de raízes laterais e da densidade de pelos radiculares sob deficiência de N pode incrementar significativamente o peso seco de raízes, como observado por Anandacoomaraswamy et al. (2002) em plantas de chá (*Camellia sinenses*). No entanto, o maior aumento em número e comprimento de raízes laterais e pelos radiculares ocorre quando a raiz sob limitação encontra regiões do solo ricas em N. Efeito este causado diretamente pelo íon nitrato, uma vez que mutantes deficientes em nitrato redutase apresentam mesmo comportamento (ZHANG e FORDE, 2000).

O transportador de nitrato de dupla afinidade NRT1.1 é proposto como sensor de N ou facilitador do acesso de N ao sensor de ponta de raiz na resposta

a nichos ricos em N (REMANS et al., 2006). Esse transportador parece regular, de forma ainda não conhecida, a abundância de transcritos de ANR1, um fator de transcrição do tipo *MADS box*. ANR1 parece ser requerido para o efeito estimulatório localizado do N. Outros sete genes *MADS box* expressos em raízes apresentam padrão de resposta a N similar a ANR1 (GAN et al., 2005). Desses, três codificam proteínas que interagem com ANR1 em sistemas artificiais (DE FOLTER et al., 2005). No entanto, o papel desses genes na resposta à presença localizada de N não foi ainda estabelecida.

De certa maneira, o comportamento das raízes quando encontram uma zona rica em N é similar ao que ocorre em plantas da família *Proteaceae* em resposta a presença de P. Essas espécies desenvolveram-se em ambientes extremamente pobres em P e incrementam o número e o comprimento de raízes laterais e de pelos radiculares formando raízes do tipo "clusters", quando há certeza da obtenção de Pi na zona do solo (LAMBERS et al., 2006). Possivelmente esta resposta considera a relação custo-benefício da alocação de carbono e outros nutrientes para o desenvolvimento de raízes na zona rica em fósforo.

Curiosamente, alto teor de N no solo (não localizado) causa inibição do desenvolvimento de raízes laterais (ZHANG e FORDE, 2000). A ocorrência de respostas opostas ao mesmo nutriente indica a complexidade do mecanismo necessário para as plantas adaptarem-se à disponibilidade do nutriente e otimizarem seus sistemas radiculares a um ambiente em constante mudança. A inibição do desenvolvimento é reversível e induzida pelo teor de nitrato nos tecidos (ZHANG et al., 1999). Essa seria uma regulação à distância, buscando estimular a alocação de recursos na parte aérea em detrimento ao sistema radicular, uma vez que N suficiente seria obtido via fluxo de massa. Tem sido demonstrado através dos mutantes deficientes em ácido abscísico (*aba1-1*, *aba2-3*, *aba2-4* e *aba3-2*), os quais apresentam a inibição por N reduzida, que o principal regulador de crescimento envolvido na inibição é o ABA (SIGNORA et al., 2001).

A supressão da iniciação de raízes laterais por alta razão C:N da planta pode se dever ao esgotamento do N devido à indução da assimilação

deste por elevados teores de sacarose, sendo, portanto o nitrato novamente o sinalizador. Através de análises do mutante LIN1, foi demonstrado que o transportador de nitrato de alta afinidade (NRT2.1) reprime a iniciação de raízes laterais, alterando o desenvolvimento do sistema radicular (LITTLE et al., 2005). Porém, NRT2.1 tem sua transcrição regulada tanto por N como por C, podendo agir com integrador de ambos sinais na regulação da iniciação das raízes laterais (LITTLE et al., 2005). Considera-se que NRT2.1 atua reprimindo a iniciação, porém mutações em NRT2.1 causam redução do número de raízes laterais sob limitação de N (REMANS et al., 2006), oposto ao esperado. Ainda não é compreendido como a eliminação de NRT2.1 pode reduzir o número de raízes laterais, se esta proteína atua como inibidor de iniciação de raízes, ou seja, teria-se uma mesma proteína com papéis opostos no mesmo processo.

Além do nitrato, formas orgânicas de N no solo podem afetar a arquitetura de raiz. A presença de L-Glu em concentrações relativamente baixas ($0,05 - 0,5 \text{ mmol L}^{-1}$) causam inibição do crescimento da raiz primária e estimulam a iniciação e o crescimento de raízes laterais (WALCH-LIU et al., 2006), produzindo um fenótipo muito similar ao observado em resposta à limitação de P. Esse fenótipo pode ser revertido pela presença de nitrato ($0,5 - 5 \text{ mmol L}^{-1}$) e é devido a sinalização local, no ápice da raiz, sendo independente da absorção do L-Glu (WALCH-LIU e FORDE, 2008). Essa relação antagônica entre L-Glu e nitrato parece envolver o transportador de nitrato NTR1.1, porém não através da regulação de ANR1 (diferente do visto na resposta a nichos de solo ricos em N), já que o mutante ANR1 responde de forma similar à planta silvestre. Walch-Liu e Forde (2008) sugerem que a fosforilação da treonina 101 de NTR1.1 iniba a rota induzida por L-Glu. A significância ecológica e fisiológica dessa alteração arquitetônica não é compreendida. Glu é um dos aminoácidos mais abundantes no solo e as concentrações que causam redução do crescimento da raiz primária podem ser obtidas em nichos ricos em N orgânico (WALCH-LIU et al., 2006). Ainda não é claro de que forma o desenvolvimento de um sistema radicular mais raso e ramificado em resposta a L-Glu traria benefícios à planta. Considerando que L-Glu é uma fonte de N, que similar ao P, é pouco

móvel e se concentra na camada superficial do solo, a alteração da arquitetura passa a ter significância ecológica, podendo ser a única forma de obter N em solos pobres e com baixa taxa de mineralização.

Há evidências que a sinalização de N em longa distância se dê principalmente via citocininas, pois ocorre alta correlação entre conteúdo de citocininas e disponibilidade de N em diversas espécies (TAKEI et al., 2001; WAGNER e BECK, 1993). Recentemente, o ácido giberélico (GA) foi associado às mudanças de partição devidas à relação C:N da planta. O GA interagiria com as rotas respiratórias e a taxa amino/nitrato para regular a partição de biomassa entre raiz e parte aérea (PELLNY et al., 2008). É possível que mais de um sistema de sinalização seja utilizado, considerando as diversas respostas à disponibilidade de N e a interação deste com o carbono.

Diferente do obtido por diversos autores, onde o crescimento da raiz principal não é afetado pelos teores de N no solo Walch-Liu e Forde (2008), obtiveram aumento no comprimento da raiz principal com a adição de nitrato na área próxima ao ápice radicular. Cabe ressaltar que o efeito é específico a nitrato, não ocorrendo com amônio e, significativo apenas no ecótipo No-0 dos seis ecótipos avaliados. Estudos mais detalhados com este ecótipo e com populações oriundas do cruzamento deste com outros ecótipos não responsivos, podem permitir identificar a causa desta variação de resposta.

Mobilidade do nutriente no solo e arquitetura das raízes

A resposta da arquitetura do sistema radicular varia de acordo com o elemento que se encontra em deficiência. No caso do P, as plantas tendem a concentrar as raízes nas camadas superficiais. Para isso, reduzem o crescimento da raiz principal e alocam seus recursos para aumento da densidade de raízes laterais e de pelos radiculares. A movimentação do Pi no solo ocorre principalmente por difusão, sendo de poucos centímetros por ano, lentamente na direção das áreas de depleção ao redor da raiz. Há, portanto, necessidade do Pi estar localizado próximo ao sistema radicular para ser captado e absorvido. Em outras palavras, é preciso que a planta busque o Pi onde este estiver disponível (LAMBERS et al., 2008;

VANCE et al., 2003).

Já no caso do N, com grande mobilidade no solo e, portanto, com facilidade de ser perdido ao longo do perfil do solo, o crescimento da raiz primária é mantido, uma vez que esta pode alcançar o N que tenha descido no perfil no solo. Em concentrações de nitrato acima de 7 mmol L^{-1} , o fluxo de massa transporta N suficiente para o sistema radicular, sendo a taxa de absorção dependente unicamente da taxa de transporte da superfície da raiz (ENGELS e MARSCHNER, 1995). Em concentrações menores, a importância da taxa de difusão torna-se maior, sendo limitantes concentrações abaixo de $0,4 \text{ mmol L}^{-1}$ (ENGELS e MARSCHNER, 1995). A arquitetura de raiz começa, então, a ter uma maior importância, já que a superfície de absorção, juntamente com o conteúdo de água no solo, influencia significativamente a taxa de difusão (ROBINSON, 1996; 2001). Ocorre alongamento das raízes laterais, sem alteração no comprimento da raiz principal, a fim de localizar no solo regiões com maior concentração de N e, nesses locais, as plantas emitem raízes secundárias, terciárias, quaternárias e pelos radiculares. Essa proliferação de raízes em áreas ricas em N, à primeira vista, parece não trazer benefícios, uma vez que o N encontra-se em alta concentração e, portanto com alta disponibilidade. Porém, considerando um ambiente competitivo, a proliferação de raízes fornece maior capacidade de captação de N àquele indivíduo (ROBINSON, 2001). A planta, portanto, apenas altera a arquitetura incrementando o número de raízes laterais quando há condições reais de maior captação do N.

A resposta das raízes à deficiência de nutrientes parece estar relacionada, pelo menos em parte, à mobilidade desses no solo. Segundo Ma et al. (2001), as maiores respostas ao aumento na densidade de pelos radiculares são observadas em plantas crescidas com ausência de P e ou de manganês (Mn), com maior efeito para o P. Por outro lado, os nutrientes que causam menor efeito são o N, especialmente, e o potássio (K). Quando se analisa a mobilidade desses nutrientes no solo, observa-se que os íons H_2PO_4^- , Mn^{+2} , NO_3^- , K^+ apresentam mobilidades próximas a 10^{-14} , 10^{-9} , 10^{-7} e $10^{-6} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$, respectivamente (HODGE, 2004; RAUSCH e BUCHER, 2002). As plantas crescidas sob ausência de P e N demonstram

o menor e o maior comprimento da raiz principal, respectivamente (Figura 2), quando comparado com ausência de outros nutrientes (SÁNCHEZ-CALDERÓN et al. 2005), sugerindo, mais uma vez, que a resposta das raízes à limitação de nutrientes está relacionada à mobilidade destes no solo. Outra evidência vem da arquitetura de raiz completamente diferente em resposta à limitação de nitrato quando associada à presença de L-Glu (baixa mobilidade). É interessante observar que quando submetida à limitação de ambos os nutrientes (P e N), a arquitetura de raiz comporta-se de forma similar àquela observada sob deficiência exclusiva de P (Figura 1F), sugerindo a busca do nutriente menos móvel.

Interação fósforo e nitrogênio

Tanto a sinalização de N como de P é afetada por citocininas (TAKEI et al., 2002). Estas afetam a expressão de transportadores de nitrato, amônio, sulfato e fosfato (SAKAKIBARA et al., 2006). O metabolismo de citocininas também é afetado por P e N, sendo aumentado pela presença de nitrato e reduzido pela deficiência de P (MARTIN et al., 2000). A expressão do gene AAR6, um regulador de resposta à citocinina, é induzida pela deficiência de N, P e K (SCHACHTMAN e SHIN, 2007). Analisando microarranjos Wang et al., (2002) reportaram que a adição de nitrato às plantas induziu a expressão de transportadores de nitrato, amônio, P e K e, a limitação de P ou K aumentou a expressão de dois transportadores de nitrato, sugerindo interação entre as rotas de sinalização e resposta a estes nutrientes.

É interessante notar o fenótipo similar ao de deficiência de P gerado pela presença de L-Glu. Seria necessário investigar se o fenótipo é resultado do compartilhamento de rotas, ou mesmo se há alterações nos níveis de citocininas, regulador de crescimento com síntese reduzida tanto pela limitação de N como de P. O fenótipo do mutante PDR1 (originalmente P18, em CHEN et al., 2000) sugere interação desses nutrientes. Esse mutante apresenta o crescimento da raiz primária reduzido sob concentrações de nitrato superiores a 0.1 mmol L^{-1} (DELATORRE, 2002), bem como quando P é oferecido unicamente na forma de fosfato orgânico (Figura 1F). A atividade de enzimas envolvidas no resgate da limitação de Pi, como fosfatases ácidas e nucleases, também se

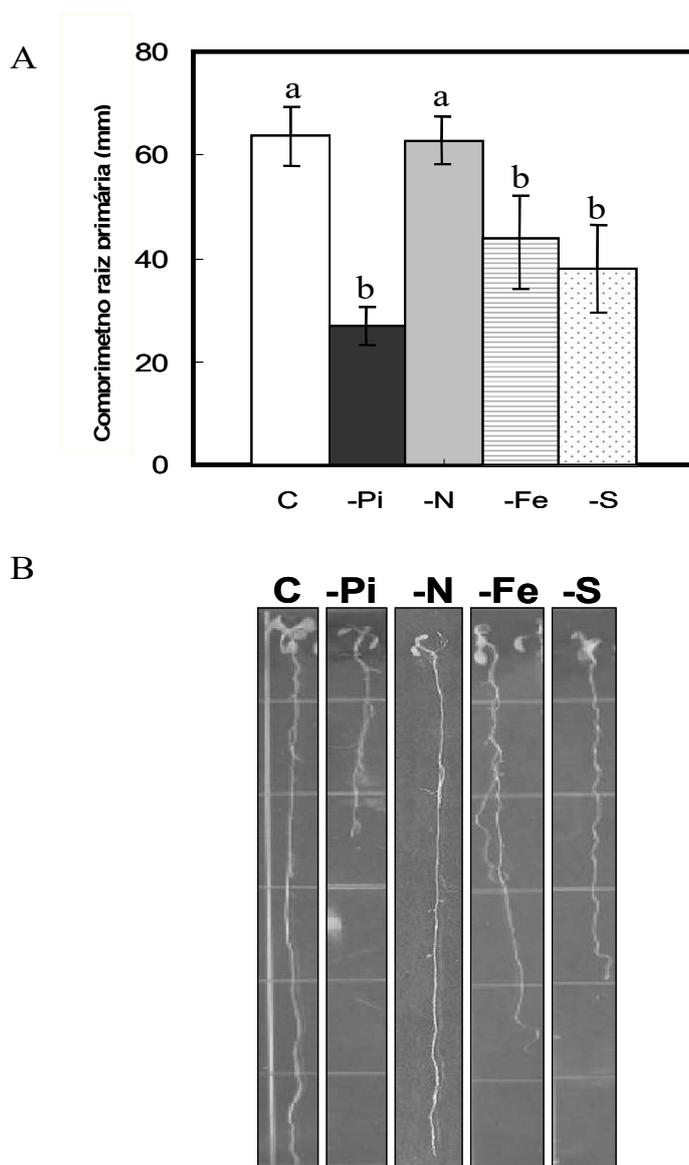


Figura 2 - Sistema radicular de *Arabidopsis thaliana* ecótipo Columbia sob ausência de diferentes nutrientes. Plantas crescidas por 10 dias em placas verticais contendo meio sólido completo com 0,5% de sacarose (C), na ausência de fósforo (-Pi), nitrogênio (-N), ferro (-Fe) ou enxofre (-S). (A) Média e desvio padrão do comprimento da raiz primária (n=15), (Tukey $p < 0,01$), (B) indivíduo representativo da arquitetura do sistema radicular.

mostra reduzida neste mutante (CHEN et al., 2000). Esse fenótipo sugere que PDR1 apresenta mutação em gene capaz de afetar as respostas da sinalização dos dois nutrientes, N e P. A elucidação do gene mutado em PDR1 deve auxiliar no esclarecimento de como ocorre a interação das sinalizações de disponibilidade destes nutrientes.

CONCLUSÕES

A variação na disponibilidade de nutrientes no solo causa grandes modificações na arquitetura do sistema radicular das plantas, sendo estas relacionadas à mobilidade do nutriente no solo. No entanto, a importância ecológica e fisiológica dessas alterações na captação desses recursos ainda é discutível. O desenvolvimento mais superficial do sistema radicular em resposta à deficiência de P, por

exemplo, pode comprometer o acesso à água em condições de estresse hídrico, o que limitaria também a taxa de absorção do íon. Problema similar pode ocorrer em solos de baixa fertilidade, quando o N se encontra principalmente na forma orgânica. Seria interessante avaliar o efeito da adubação orgânica sobre a arquitetura do sistema radicular, particularmente naqueles ambientes mais frios, onde a taxa de mineralização é baixa.

Apesar das diferentes respostas arquitetônicas à deficiência de P e N, há evidências da interação destas. Informações sobre os pontos de sobreposição dessas rotas ainda são incipientes. Da mesma forma, o conhecimento dos processos de percepção e de transdução dos sinais de disponibilidade desses nutrientes é esparsos e limitado.

O entendimento do processo de aclimação e resgate da deficiência considerando a interação dos nutrientes, a sobreposição de rotas e sua priorização, associado à significância ecológica, é essencial para permitir adequada modelagem do crescimento das plantas e previsão de possíveis *outputs*. Muita pesquisa é ainda requerida na escala individual para que se possa integrar a plasticidade morfológica e fisiológica na resposta às condições ambientais. Somente após esta compreensão será possível simular as respostas em nível de população.

Maiores informações sobre a sinalização permitirão adequada manipulação genética das plantas buscando novas estratégias para obtenção de aumento da eficiência de captação e uso desses nutrientes. Esse aumento reduzirá custos e causará melhor aproveitamento dos recursos naturais, tornando a agricultura mais sustentável.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Prof. Paulo Régis Ferreira da Silva e ao MSc. Mércio Luis Strieder, pelas frutíferas discussões. Os autores agradecem também, ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Rio Grande do Sul (FAPERGS), pelo apoio financeiro às suas pesquisas envolvendo sinalização de fósforo e pela bolsa de doutorado (CNPq) do primeiro autor.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABEL, S.; TICCONI, C. A.; DELATORRE, C. A. Phosphate sensing in higher plants. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 115, n.1, p. 1-8, 2002.
- ANANDACOOMARASWAMY, A. et al. The physiological basis of increased biomass partitioning to roots upon nitrogen deprivation in young clonal tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntz). **Plant and Soil**, Netherlands, v. 238, n.1, p. 1-9, 2002.
- BATJES, N. H. A world data set of derived soil properties by FAO-UNESCO soil unit or global modeling. **Soil Use Manage**, v. 13, p. 9-16, 1997.
- BLAKELY, L. M. et al. Experimental studies on lateral root-formation in radish seedling roots, 2. Analysis of the dose-response to exogenous auxin. **Plant Physiology**, Rockville, v. 87, n.2, p. 414-419, 1988.
- CHEN, D. L. et al. Conditional identification of phosphate-starvation-response mutants in *Arabidopsis thaliana*. **Planta**, Berlin, v. 211, n.1, p. 13-22, 2000.
- DE FOLTER, S.; IMMINK, R. G. H.; KIEFFER, M. Comprehensive interaction map of the arabidopsis mads box transcription factors. **The Plant Cell**, v. 17, p. 1424-1433, 2005.
- DELATORRE, C.A. Phosphate-deficiency response: understanding the signaling pathway. 2002. 158p. Tese (Ph.D. in Plant Biology). Plant Biology Graduate Group, University of California: Davis, USA.
- ENGELS, C.; MARSCHNER, H. Plant uptake and utilization of nitrogen. In: BACON, P. E. (ed) Nitrogen fertilization in the environment. New York: Marcel Dekker, 1995. p. 41-81.
- FORDE, B. G. Local and long-range signaling pathways regulating plant responses to nitrate. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 53, p. 203-224, 2002.
- FOURCAUD, T. et al. Plant growth modelling and applications: The increasing importance of plant architecture in growth models. **Annals of Botany**, v. 101, n.8, p. 1053-1063, 2008.
- GAN, Y. et al. Nutritional regulation of *anr1* and other root-expressed mads-box genes in *Arabidopsis thaliana*. **Planta**, Berlin, v. 222, p. 730-742, 2005.
- HODGE, A. The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients. **New Phytologist**, Cambridge, v. 162, n.1, p. 9-24, 2004.

- HOLFORD, I. C. R. Soil phosphorus: Its measurement, and its uptake by plants. **Australian Journal of Soil Research**, Melbourne, v. 35, p. 227-239, 1997.
- JIANG, C. et al. Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by the gibberellin-della signaling pathway in arabidopsis. **Plant Physiology**, Rockville, v. 145, p. 1460-1470, 2007.
- LAI, F.; LI, Y.; DOERNER, P. Cell division activity determines the magnitude of phosphate starvation responses in arabidopsis. **Plant Journal**, v. 50, p. 545-556, 2007.
- LAMBERS, H. et al. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 23, n.2, p. 95-103, 2008.
- LAMBERS, H. et al. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: Matching morphological and physiological traits. **Annals of Botany**, v. 98, n.4, p.81-104, 2006.
- LINKOHR, B. I. et al. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of arabidopsis. **Plant Journal**, v. 29, n.6, p. 751-760, 2002.
- LITTLE, D. Y. et al. The putative high-affinity nitrate transporter nrt2.1 represses lateral root initiation in response to nutritional cues. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, New York, v. 102, n.38, p. 13693-13698, 2005.
- LÓPEZ-BUCIO, J.; CRUZ-RAMIREZ, A.; HERRERA-ESTRELLA, L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 6, p. 280-287, 2003.
- LÓPEZ-BUCIO, J. et al. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the arabidopsis root system. **Plant Physiology**, v. 129, p. 244-256, 2002.
- MA, Z. et al. Regulation of root hair density by phosphorus availability in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell and Environment**, v. 24, n.4, p. 459-467, 2001.
- MARSCHNER, H. **Functional of mineral nutrients:Macronutrients**. London.Academic Press, 1995. 330 p.
- MARTIN, A. C. et al. Influence of cytokinins on the expression of phosphate starvation responsive genes in arabidopsis. **Plant Journal**, v. 24, n.5, p. 559-567, 2000.
- MIURA, K. et al. The arabidopsis sumo E3 ligase siz1 controls phosphate deficiency responses. **Proceedings of the National Academy of Sciences, USA**, v. 102, p. 7760-7765, 2005.
- PELLNY, T. K. et al. Mitochondrial respiratory pathways modulate nitrate sensing and nitrogen-dependent regulation of plant architecture in *Nicotiana glauca*. **The Plant Journal**, v. 54, p. 976-992, 2008.
- RAGHOTHAMA, K. G.; KARTHIKEYAN, A. S. Phosphate acquisition. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 274, n.1/2, p. 37-49, 2005.
- RAUSCH, C.; BUCHER, M. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. **Planta**, Berlin, v. 216, n.1, p. 23-37, 2002.
- REED, R. C.; BRADY, S. R.; MUDAY, G. K. Inhibition of auxin movement from the shoot into the root inhibits lateral root development in arabidopsis. **Plant Physiology**, Rockville, v. 118, n.4, p. 1369-1378, 1998.
- REMANS, T. et al. The arabidopsis nrt1.1 transporter participates in the signaling pathway triggering root colonization of nitrate-rich patches. **Proceedings of the National Academy of Sciences, USA**, v. 103, p. 19206-19211, 2006.
- ROBINSON, D. Resource capture by localized root proliferation: Why do plants bother? **Annals of Botany**, v. 77, p. 179-185, 1996.
- ROBINSON, D. Root proliferation, nitrate inflow and their carbon costs during nitrogen capture by competing plants in patchy soil. **Plant and Soil**, v. 232, p. 41-50, 2001.
- RUBIO, V. et al. A conserved myb transcription factor involved in phosphate starvation signalling both in vascular plants and in unicellular algae. **Genes Development**, v. 15, p. 2122-2133, 2001.
- SAKAKIBARA, H. Cytokinins: Activity, biosynthesis, and translocation. **Annual Review of Plant Biology**, v. 57, p. 431-449, 2006.
- SANCHEZ-CALDERON, L. et al. Phosphate starvation induces a determinate developmental program in the roots of *Arabidopsis thaliana*. **Plant and Cell Physiology**, v. 46, n.1, p.81-104, 2005.
- SANCHEZ-CALDERON, L. et al. Characterization

- of low phosphorus insensitive mutants reveals a crosstalk between low phosphorus-induced determinate root development and the activation of genes involved in the adaptation of arabidopsis to phosphorus deficiency. **Plant Physiology**, Rockville, v. 140, n.3, p. 879-889, 2006.
- SCHACHTMAN, D. P.; SHIN, R. Nutrient sensing and signaling: NPKS. **Annual Review in Plant Biology**, v. 58, p. 47-69, 2007.
- SIGNORA, L. et al. ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in arabidopsis. **The Plant Journal**, v. 28, p. 655-662, 2001.
- TAKEI, K. et al. Nitrogen-dependent accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf: Implication of cytokinin species that induces gene expression of maize response regulator. **Plant and Cell Physiology**, v. 42, n.1, p. 85-93, 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**, Cambridge, v. 157, p. 423-447, 2003.
- WAGNER, B. M.; BECK, E. Cytokinins in the perennial herb *Urtica-dioica* L. as influenced by its nitrogen status. **Planta**, Berlin, v. 190, n.4, p. 511-518, 1993.
- WALCH-LIU, P.; FORDE, B. G. Nitrate signalling mediated by the nrt1.1 nitrate transporter antagonises l-glutamate-induced changes in root architecture. **The Plant Journal**, v. 54, p. 820-828, 2008.
- WALCH-LIU, P. et al. Evidence that l-glutamate can act as an exogenous signal to modulate root growth and branching in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell Physiology**, v. 47, p. 1045-1057, 2006.
- WANG, X. B. et al. Identification of a new small gtp-binding protein gene osrab5a, genomic organization, and expression pattern analysis during nitrate supply and early nutrient starvation in rice (*Oryza sativa* L.) root. **Plant Science**, v. 163, n.2, p. 273-280, 2002.
- WANKE, M. et al. Response to phosphate deficiency in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) roots. Respiratory metabolism, sugar localization and changes in ultrastructure of bean root cells. **Annals of Botany**, v. 82, n.6, p. 809-819, 1998.
- WARD, J.T. et al. The effect of iron on the primary root elongation of arabidopsis during phosphate deficiency. **Plant Physiology**, Rockville, v. 147, p. 1181-1191, 2008.
- WILLIAMSON, L. C. et al. Phosphate availability regulates root system architecture in arabidopsis. **Plant Physiology**, Rockville, v. 126, n.2, p. 875-882, 2001.
- YAN, X. L.; LYNCH, J. P.; BEEBE, S. E. Genetic-variation for phosphorus efficiency of common bean in contrasting soil types .1. Vegetative response. **Crop Science**, v. 35, n.4, p. 1086-1093, 1995.
- YUAN, H.; LIU, D. Signaling components involved in plant responses to phosphate starvation. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 50, n.7, p. 849-859, 2008.
- ZHANG, H. et al. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate. **Proceedings of the National Academy of Sciences, USA**, v. 96, p. 6529-6534, 1999.
- ZHANG, H.; RONG, H.; PILBEAM, D. Signalling mechanisms underlying the morphological responses of the root system to nitrogen in *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Experimental Botany**, London, v.58, p. 2329-2338, 2007.
- ZHANG, H. M.; FORDE, B. G. An arabidopsis mads box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. **Science**, v. 279, p. 407-409, 1998.
- ZHANG, H. M.; FORDE, B. G. Regulation of arabidopsis root development by nitrate availability. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 51, n.342, p. 51-59, 2000.