

UFRRJ

INSTITUTO DE AGRONOMIA

CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

CIÊNCIA DO SOLO

DISSERTAÇÃO

**Diversidade de Caracteres Radiculares em Feijoeiro
em dois Estádios de Crescimento**

Roberto dos Santos Trindade

2007



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE AGRONOMIA
CURSO DE PÓS – GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA
CIÊNCIA DO SOLO**

**DIVERSIDADE DE CARACTERES RADICULARES EM FEIJOEIRO
EM DOIS ESTÁDIOS DE CRESCIMENTO**

ROBERTO DOS SANTOS TRINDADE

Sob a Orientação do Professor
Adelson Paulo de Araújo

e Co-orientação do Pesquisador
Marcelo Grandi Teixeira

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, no Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Área de Concentração em Ciência do Solo.

Seropédica, RJ
Fevereiro de 2007

635.652

T833d

T

Trindade, Roberto dos Santos, 1979-

Diversidade de caracteres radiculares em feijoeiro em dois estádios de crescimento / Roberto dos Santos Trindade. – 2007.

79 f. : il.

Orientador: Adelson Paulo de Araújo.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Instituto de Agronomia.

Bibliografia: f. 70-79.

1. Feijão – Cultivo - Teses. 2. Feijão – Cultivo – Rendimento - Teses. 3 Feijão – Melhoramento genético – Teses. 4. Solos – Teor de fósforo - Teses. I. Araújo, Adelson Paulo de, 1963- II. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Instituto de Agronomia. III. Título.

É permitida a cópia parcial ou total desta Dissertação, desde que seja citada a fonte

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE AGRONOMIA
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA - CIÊNCIA DO SOLO**

ROBERTO DOS SANTOS TRINDADE

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ciências no Curso de Pós-Graduação em Agronomia, área de Concentração em Ciência do Solo.

DISSERTAÇÃO APROVADA EM 08/02/2007

Marcelo Grandi Teixeira. Ph.D. Embrapa Agrobiologia.
Co - orientador

Everaldo Zonta. Dr. UFRRJ

Gerardo Rubio. Ph.D. UBA – Argentina

DEDICATÓRIA

*Ao Deus Pai Todo-Poderoso
E ao povo brasileiro
Dedico*

AGRADECIMENTOS

Ao Deus Pai todo poderoso pela vitória, a Jesus soberano pelo amor dedicado a mim e ao Deus Espírito Santo pelo consolo nas horas de dificuldade.

A Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro e seu corpo de professores e funcionários, pelos 7 anos de formação, aprendizado e crescimento intelectual, moral e social.

Ao Departamento de Solos e ao Curso de Pós-graduação em Agronomia-Ciência do Solo da UFRRJ. Agradeço a troca de conhecimentos, a convivência em um ótimo ambiente de trabalho e o auxílio prestado por professores, funcionários e a coordenação do CPGA – CS, principalmente ao apoio prestado pelos professores Nelson Moura e Lúcia Helena na fase final de elaboração da dissertação e definição da banca.

Ao Centro Nacional de Pesquisa em Agrobiologia (Embrapa Agrobiologia), pela estrutura oferecida e apoio nas atividades de montagem, execução e análise de experimentos. Sem o apoio de seu corpo de funcionários e pesquisadores este trabalho nunca teria saído do papel.

A CAPES, pelo auxílio financeiro concedido durante o curso e por ter promovido o programa de intercâmbio entre centros de Pós-graduação do Brasil e da Argentina, do qual participei em 2006.

Ao meu orientador Adelson Paulo Araújo, pela amizade, presença nos momentos difíceis, pela troca de experiências e auxílio em todas as fases deste trabalho. Obrigado por sua paciência e a forma humana com que me orientou neste trabalho.

A Marcelo Grandi Teixeira, meu co-orientador, que me demonstrou de forma vivencial e ética o que é ser pesquisador e os caminhos para o sucesso nesta profissão.

Aos amigos que colaboraram com o experimento de tese – Franco Cosme, Antônio Custódio de Andrade Neto e Fillipo Moraes Povill. Sem esta ajuda este projeto não se tornaria realidade.

Aos professores e estudantes de graduação e pós-graduação da Cátedra de Fertilidade do Solo e Fertilizantes da Faculdade de Agronomia de Buenos Aires, por dois meses de convivência, hospitalidade, troca de experiências e amizade. Agradeço sobretudo ao professor Gerardo Rubio e seu grupo de estudantes, Valeria, Hernán, Mariana e Maria Júlia, pela experiências de trabalhar com vocês.

Aos muitos amigos feitos durante estes 7 anos de graduação e pós-graduação na UFRRJ. Não quero citar nomes para não ser injusto com ninguém, porém todos foram importantes no processo de crescimento como pessoa e profissional.

A Gláucio Genúncio e seu grupo de estagiários – Edvar, Marcos, Renata, Núbia, Guilherme e Anderson, pelo auxílio na fase mais difícil do experimento.

A minha família, meus parentes, meus amigos e minha namorada, pela compreensão nos momentos de ausência e apoio incondicional.

A meu pai, que involuntariamente, ao sugerir que me tornasse técnico em agropecuária me direcionou rumo à realização profissional, científica e pessoal.

Ao agricultor brasileiro, motivador deste trabalho e ao povo deste imenso país chamado Brasil. Se de alguma forma o conhecimento contido nestas páginas servir o mínimo que seja para mitigar a fome, aumentar a renda e distribuir a riqueza nesta nação, todo o trabalho aqui dispendido será rico de significado.

BIOGRAFIA

Roberto dos Santos Trindade, filho de Roberto Trindade e Odete dos Santos Trindade, nasceu no Estado do Rio de Janeiro, na cidade do Rio de Janeiro em 1º de abril de 1979. No ano de 1995, ingressou no Curso Técnico em Agropecuária, no Colégio Agrícola Nilo Peçanha - UFF, onde concluiu seu 2º grau.

Ingressou no curso de Engenharia Agrônômica da UFRRJ no ano de 2000, tendo sido bolsista do SINTEEG durante a maior parte de sua graduação e monitor da disciplina IA 320 – Pedologia, entre os anos de 2003 e 2005. Concluiu o curso de Engenharia Agrônômica no ano de 2005 e ingressou no Mestrado em Agronomia – Ciência do Solo em março de 2005, sendo orientado pelo Professor Adelson Paulo Araújo e co-orientado pelo Pesquisador Marcelo Grandi Teixeira.

Durante seu curso de Mestrado, participou do Programa de Centros Associados Brasil/Argentina, tendo realizado estágio entre maio e julho de 2006 na cátedra de Fertilidade do Solo e Fertilizantes da Faculdade de Agronomia de Buenos Aires (FAUBA), sob a orientação do professor Gerardo Rubio.

RESUMO

TRINDADE, Roberto dos Santos: **Diversidade de caracteres radiculares em feijoeiro em dois estádios de crescimento**. 2007. 79f. Dissertação (Mestrado em Agronomia - Ciência do Solo). Instituto de Agronomia, Departamento de Solos, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2007.

Estudos indicam que os genótipos de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) com maior crescimento sob condições de baixa disponibilidade de P no solo são aqueles que possuem maior biomassa radicular. Assim, a obtenção de cultivares de feijoeiro com maior desenvolvimento radicular seria uma estratégia para aumentar o rendimento da cultura nos solos brasileiros. Entretanto, a idade da planta do feijoeiro tem efeito significativo na morfologia radicular, o que pode comprometer o uso de caracteres radiculares como critério de seleção em programas de melhoramento. Este trabalho propõe-se a estudar a diversidade de caracteres radiculares em genótipos de feijoeiro em dois estádios de crescimento. Foi conduzido um experimento em vasos com 4 kg de horizonte A de Argissolo Vermelho - Amarelo, em delineamento blocos ao acaso com 4 repetições, em esquema fatorial 24x2x2 composto por 24 genótipos de feijoeiro, duas doses de P aplicado ao solo (20 e 80 mg P kg⁻¹) e duas épocas de coleta (estádio R7 - formação das vagens e estágio R8 – início do enchimento das vagens, 11 dias após R7). Nas coletas, foi mensurada a massa seca de caule, folha e vagem e a área foliar, e os sistemas radiculares foram recuperados por lavagem e peneiramento. Amostras do sistema radicular foram digitalizadas, e sua área e comprimento radicular determinados por análise digital de imagens. As raízes foram separadas em raiz pivotante, raízes laterais e basais e nódulos, os nódulos foram contados e cada porção foi seca em estufa e pesada. Foram determinados os teores e o conteúdo de N e P na parte aérea. Os caracteres radiculares de maior variação sob P limitante foram a massa de raízes laterais e basais, área radicular, comprimento radicular, área radicular específica e a razão raiz/parte aérea. Os órgãos que apresentaram maior plasticidade para alocação de biomassa sob baixo P foram as folhas e as raízes laterais e basais. Foi observada uma limitação do acúmulo de N na dose mais baixa de P. Os dados obtidos apontaram para uma maior variabilidade genotípica na parte aérea e em raízes na segunda coleta (estádio R8 – início do enchimento de vagens), que foi maior na dose mais alta de P. A avaliação de caracteres radiculares em feijoeiro para maior eficiência na aquisição de P deve ser feita em estádios posteriores à floração, onde seria maior a expressão da variabilidade genotípica.

Palavras chave: *Phaseolus vulgaris*. Fósforo. Sistema radicular. Nutrição Mineral de Plantas.

ABSTRACT

TRINDADE, Roberto dos Santos. **Diversity of root traits in common bean in two growth stages.** 2007. 79p. Dissertation (Master Science in Agronomy, Soil Science) Instituto de Agronomia, Departamento de Solos, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2007.

Studies indicate that the genotypes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) with high growth in low soil P availability were those with high root mass. Hence, high root development might be a strategy for increase the yield of beans cropping in tropical soils. However, bean growth stage has significant effects on root morphology, which may compromise the use of root traits as selection criteria for plant breeding. This study aimed to study the diversity of root traits in common bean genotypes in two development states. An experiment was carried in pots with 4 kg of soil from the A horizon of an Yellow – Red Ultisol, in an 24x2x2 factorial randomly block design with four replicates, with 24 common bean genotypes, two soil P levels (20 and 80 mg P kg⁻¹) and two times of harvest (R7 - pod setting, and R8 – pod filling, 11 days after R8). At harvesting, dry mass of stems, leaves and pods, and leaf area were evaluated, and the roots systems were recovered by washing and sieving. Samples of root system were digitalized, and its root area and root length were determinate through digital image analysis. The roots were separated in taproot, lateral and basal roots and nodules, and the nodules were counted and each portion of root system were dried and weighed. The N and P concentrations were determinate in shoots. The mass of lateral and basal roots, the root area, root length, specific root area, and root/shoot rate were the root traits with wider variability in low P. The leaves and the laterals and basal roots were the organs with greater variability in the proportion of allocated biomass. Limitations for N accumulation were observed in low P. The results indicated a higher genotypic variability in the shoots and roots at the second harvested (R8 stage – pod filling), that was greater at the highest P level. The evaluation of root traits in common bean to increase efficiency of P acquisition should be carried out in stages after the flowering, when the expression of genotypic variability would be greater.

Keywords: *Phaseolus vulgaris*. Phosphorus. Root system. Mineral Plant Nutrition.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Hábito de crescimento, peso de 100 sementes, épocas da 1ª e 2ª coletas em dias após a emergência (DAE), e teores de N e P nas sementes dos 24 genótipos de <i>Phaseolus vulgaris</i> avaliados.	15
Tabela 2: Características químicas e físicas do solo utilizado no experimento antes e após adubação, conforme Embrapa (1997).	15
Tabela 3: Exemplo de quadro completo de análise de variância para os dados de	18
Tabela 4: Valores de quadrado médio obtidos pela análise de variância dos caracteres de parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8), com a decomposição da soma dos quadrados de genótipo dentro de cada dose de P e de cada coleta.	21
Tabela 5: Coeficientes de variação de genótipos dos dados de parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8).	22
Tabela 6: Número e massa de folhas de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).	24
Tabela 7: Área foliar, área foliar unitária e área foliar específica de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).	26
Tabela 8: Massa seca de caule, vagens e razão folha caule de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).	27
Tabela 9: Valores de quadrado médio obtidos pela análise de variância das taxas de crescimento de 24 genótipos de feijoeiro sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8), com a decomposição da soma dos quadrados de genótipo dentro de cada dose de P.	30
Tabela 10: Valores de quadrado médio obtidos pela análise de variância de caracteres radiculares de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8), com a decomposição da soma dos quadrados de genótipo dentro de cada dose de P e de cada coleta. (Continua).	38
Tabela 11: Coeficientes de variação genotípicos dos dados de sistema radicular de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).	41
Tabela 12: Número de nódulos, massa de 1 nódulo e massa de nódulos de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).	42
Tabela 13: Massa de raiz pivotante e de raízes laterais e basais de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).	44

Tabela 14: Razões nódulo/ raiz, pivotante/ raiz total e razão raiz/parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).....	47
Tabela 15: Área radicular específica, comprimento radicular específico e raio radicular de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).....	52
Tabela 16: Valores de quadrado médio obtidos pela análise de variância dos dados de partição de biomassa de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8), com a decomposição da soma dos quadrados de genótipo dentro de cada dose de P e de cada coleta..	55
Tabela 17: Proporção de biomassa alocada em folhas, caule e vagens de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).....	58
Tabela 18: Proporção de biomassa alocada na raiz pivotante, nas raízes laterais e em nódulos de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).....	60
Tabela 19: Valores de quadrado médio obtidos pela análise de variância do teor e conteúdo de N e P da parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8), com a decomposição da soma dos quadrados de genótipo dentro de cada dose de P e de cada coleta.	64
Tabela 20: Coeficientes de variação genotípicos do teor e conteúdo de N e P na Parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).....	65
Tabela 21: Teor e conteúdo de N na parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).	66
Tabela 22: Teor e conteúdo de P na parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).	67

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Massa de parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro sob duas doses de P no solo e em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8). * Diferença significativa entre doses de P ao nível de 5%.	29
Figura 2: Taxa de crescimento absoluto de 24 genótipos de feijoeiro em duas doses de P no solo, calculada entre os estádios R7 e R8.	32
Figura 3: Taxa de crescimento relativo de 24 genótipos de feijoeiro em duas doses de P no solo, calculada entre os estádios R7 e R8.	33
Figura 4: Taxa de assimilação líquida de 24 genótipos de feijoeiro em duas doses de P no solo, calculada entre os estádios R7 e R8.	35
Figura 5: Massa radicular de 24 genótipos de feijoeiro sob duas doses de P no solo e em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8). * Diferença significativa entre doses de P ao nível de 5%.	46
Figura 6: Área radicular de 24 genótipos de feijoeiro sob duas doses de P no solo e em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8). * Diferença significativa entre doses de P ao nível de 5%.	49
Figura 7: Comprimento radicular de 24 genótipos de feijoeiro sob duas doses de P no solo e em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8). * Diferença significativa entre doses de P ao nível de 5%.	50
Figura 8: Percentuais da partição de massa seca entre diferentes órgãos da parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2, respectivamente 20 e 80 mg P kg ⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).....	62

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	3
2.1 - Aspectos Gerais da Produção de Feijão no Brasil	3
2.2 - Dinâmica do Fósforo no Sistema Solo – Planta Para a Cultura do Feijoeiro	4
2.2.1 - O Fósforo no solo	4
2.2.2 - Sistema radicular	5
2.2.3 - Aquisição de fósforo.....	6
2.2.4 - O Fósforo na planta	8
2.3 - Variabilidade Genética.....	9
2.4 - Ontogenia.....	12
3. MATERIAIS E MÉTODOS.....	14
3.1 - Condições Experimentais.....	14
3.2 - Metodologia de Coleta e Determinações Efetuadas	16
3.3 - Análises Estatísticas.....	17
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	20
4.1 - Parte Aérea.....	20
4.2 - Sistema Radicular	36
4.3 – Partição de Biomassa	53
4.4 - Nitrogênio e Fósforo na Parte Aérea	63
5. CONCLUSÕES.....	69
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70

1. INTRODUÇÃO

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é um alimento de grande importância na América Latina, constituindo fonte de energia, proteínas, ferro e outros nutrientes para populações de baixo poder aquisitivo e fonte de renda para pequenos e médios agricultores. O Brasil foi o maior consumidor e o 2º maior produtor mundial de feijão no ano de 2004 (FAO, 2004), sendo que em 2005, o feijão ocupou a 5ª maior área de cultivo no país, com 3.748.461 ha plantados e uma produção de 3.012.158 Mg (IBGE, 2005). Entretanto, a produtividade de feijão no Brasil se encontra no patamar de 850 kg ha⁻¹ (IBGE, 2005), muito abaixo do potencial da cultura, que estaria acima de 3500 kg ha⁻¹ (Oliveira et al., 1987). Este fato está ligado ao cultivo em regiões de solos de baixa fertilidade, ao baixo nível tecnológico característico da produção de feijão e ao uso de variedades não adaptadas às condições edafoclimáticas, o que acarreta problemas tanto de ordem fitossanitária como de ordem fisiológica e nutricional (Vieira et al., 1999).

O paradigma dominante de modificar o ambiente para atender às necessidades das culturas através do uso contínuo de insumos tem sido contraposto atualmente pela opção de se adaptar a planta ao ambiente, o que é de fundamental importância no desenvolvimento de sistemas agrícolas sustentáveis (Clark & Duncan, 1991). De acordo com Golley et al. (1992, citado por Vance, 2001), a sustentabilidade de um sistema agrícola está ligada a um manejo dos recursos naturais que vise maximizar sua eficiência e promover sua conservação, mantendo sempre que possível os processos naturais de fluxo de energia e o desenvolvimento de todas as espécies presentes no ambiente. É reconhecido que o uso de leguminosas na agricultura, além de fornecer proteína de baixo custo e alta qualidade, contribui para a adição de N ao solo; beneficia sistemas de rotação de culturas; promove a ciclagem de nutrientes; auxilia na manutenção da fertilidade do solo e nos processos de sequestro de carbono (Vance, 2001).

A identificação da variação genética no crescimento vegetal em solos com déficit em nutrientes e o uso de caracteres nutricionais no melhoramento vêm sendo propostos como estratégias para aumentar a eficiência de uso dos fertilizantes, o que seria vital para a obtenção de maior produtividade em solos de baixa fertilidade ou em condições de pequena disponibilidade de insumos (Clark & Duncan, 1991). Os fatores determinantes das diferenças genéticas na nutrição mineral de plantas estão relacionados com a morfologia radicular, as reações que ocorrem na interface solo-raiz, a dinâmica de absorção radicular, o transporte e a partição do nutriente e a sua utilização para produção de biomassa (Furlani & Machado, 2002).

Dentre os nutrientes necessários à cultura do feijoeiro, o fósforo constitui o nutriente para o qual a cultura apresenta maior resposta tanto em termos de crescimento e desenvolvimento quanto no aspecto da produtividade (Oliveira et al., 1996). Como a dinâmica do fósforo no solo é caracterizada pela sua baixa mobilidade e por reações de adsorção e complexação com a fração mineral, para a absorção de P, a difusão do elemento na solução do solo seria mais limitante que a velocidade de absorção radicular (Araújo, 2000). Desta forma, uma maior produção de área e biomassa radicular seria um fator determinante para uma maior eficiência na aquisição de P pelo feijoeiro (Fohse et al., 1991). Entretanto, o feijoeiro apresenta um sistema radicular pouco desenvolvido, onde 80% das raízes podem se concentrar nos primeiros 20 cm do perfil do solo (Inforzato & Miyasaka, 1963), e a seleção de genótipos com maior desenvolvimento radicular através do melhoramento vegetal pode contribuir para elevar sua eficiência de aquisição de P (Lynch & van Beem, 1993).

Contudo, as respostas de uma planta a condições de estresse nutricional são controladas por uma elevada gama de genes, cuja expressão pode variar conforme o estágio ontogenético (Lynch & van Beem, 1993; Lynch, 1995; Araújo, 2000; Furlani & Machado, 2002; Araújo et al., 2005). Este fato leva a formulação da hipótese de que a ontogenia da planta de feijoeiro é marcada por alterações na morfologia radicular que podem variar em função do genótipo utilizado e dos teores de fósforo no solo. Neste contexto, é de suma importância estudos que indiquem a magnitude do efeito da ontogenia no desenvolvimento do sistema radicular e em que estádios ontogenéticos a morfologia radicular apresentaria maior expressão de sua variabilidade genotípica, visando se estabelecer bases fisiológicas para a utilização de caracteres radiculares como critério de seleção de plantas adaptadas a P limitante.

Dentro deste enfoque, os objetivos deste trabalho foram a avaliação de caracteres associados à morfologia radicular e à absorção de P em diferentes genótipos de feijoeiro sob dois níveis de P no solo e em dois estádios de desenvolvimento, e determinar a influência da idade da planta e do suprimento do P na magnitude da variabilidade genotípica de caracteres radiculares e na absorção de P do feijoeiro.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 - Aspectos Gerais da Produção de Feijão no Brasil

O feijão é um componente básico da cultura alimentar brasileira, consumido em todo território nacional. O gênero *Phaseolus* apresenta quatro espécies cultivadas, derivadas de um ancestral comum (Zimmermann & Teixeira, 1996). São elas *P. vulgaris*, *P. lunatos*, *P. acutifolis* e *P. coccineus*, sendo que a espécie *P. vulgaris*, do ponto de vista alimentar, é a mais importante no mundo todo (Zimmermann & Teixeira, 1996). Existe uma grande variação na morfologia da planta dentro da espécie *P. vulgaris*, entretanto, é possível identificar quatro hábitos distintos de crescimento em função principalmente da orientação de suas ramificações (Vilhordo et al., 1996): Tipo I – determinado arbustivo, com ramificação ereta e fechada; Tipo II – indeterminado, com ramificação ereta e fechada; Tipo III – indeterminado, com ramificação aberta; Tipo IV – indeterminado, prostrado ou trepador.

O Brasil é o 2º maior produtor mundial de feijão (FAO, 2004). Em 2005, o feijão ocupou a 5ª maior área de cultivo do país, com cerca de 3.748.461 hectares explorados e uma produção de 3.012.158 Mg (IBGE, 2005). Contudo, o Brasil também é importador de feijão de países como Chile, Bolívia e Argentina (Yokoyama, 2002). No período de 1990 a 2002, o feijão correspondeu a 5,2% da renda agrícola total, ocupando a oitava posição em volume de comercialização e produzindo um PIB médio de 4,2 milhões de reais, equivalente a 0,39% do PIB nacional (Ferreira et al., 2002). A cultura do feijão possui 3 épocas de semeadura: a safra das águas, cujo plantio é feito entre setembro e outubro; a safra da seca, cujo plantio é feito entre fevereiro e março; e a safra de inverno, cujo plantio é feito entre maio e junho. Nestas 3 safras o intervalo entre o plantio e a colheita varia entre 70 a 90 dias, o que possibilita a produção de feijão durante todo o ano; no entanto, o somatório das médias de produtividade das 3 safras não chega a 1 Mg ha⁻¹.

O sistema de comercialização de feijão no Brasil é o mais variado possível, muito instável e sujeito a interferências de atravessadores no processo de distribuição, sendo altamente ligado à época de produção, uma vez que o produto deve ser comercializado no máximo até dois meses após a colheita devido ao rápido escurecimento do tegumento com o envelhecimento do grão (Yokoyama, 2002). Além das dificuldades na comercialização do produto, os riscos inerentes à produção de feijão, os baixos rendimentos e a instabilidade dos preços, aliados à dificuldade de mecanização, levam o produtor a optar pelo plantio de culturas com maior possibilidade de exportação (Ferreira et al., 2002), o que contribui para que a produção de feijão se concentre nas pequenas propriedades rurais. De acordo com o Censo Agropecuário de 1995 (FIBGE, 2000), 85 % das propriedades rurais no Brasil se constituíam de exploração familiar (4,14 milhões de propriedades), onde se obtinham 67 % da produção nacional de feijão. Esta produção em pequenas propriedades geralmente implica em uso contínuo da terra, o que exige a aplicação de insumos nem sempre disponíveis aos pequenos produtores. Entre as propriedades rurais que tinham o feijão como seu principal cultivo, apenas 20 % usava algum tipo de fertilizante químico ou calcário na cultura (FIBGE, 2000). Este cenário, de baixa aplicação de tecnologia e cultivo em áreas marginais, contribui para que a produtividade de feijão no Brasil se encontre no patamar de 850 kg ha⁻¹ (IBGE, 2005), muito abaixo do potencial real da cultura, que estaria acima de 3500 kg ha⁻¹ (Oliveira et al., 1987; Ferreira et al., 2002).

Embora as características socioeconômicas dos mercados agrícolas e o baixo poder aquisitivo do consumidor preferencial do produto imponham ao feijão o estigma de cultura de subsistência, nos últimos anos grandes produtores têm se inserido no mercado de produção de feijão, obtendo níveis de produtividade de 2000 a 3500 kg ha⁻¹, através do uso de insumos, irrigação e alta tecnologia (Yokoyama, 2002). Em contrapartida, para manter a competitividade na produção, o agricultor é obrigado a investir um maior volume de capital e a fazer uso de mão de obra mais qualificada, o que gera uma dependência das oscilações dos mercados agrícolas com as quais o pequeno agricultor não tem como arcar, o que o exclui da cadeia produtiva (Yokoyama, 2002).

O feijoeiro é uma planta dicotiledônea de porte arbustivo, apresentando ciclo curto, pequena área foliar se comparada a outras leguminosas de grão, e um sistema radicular limitado, que não ultrapassa os 30 cm iniciais do solo (Lynch, 1995). Desta forma a sua arquitetura é um fator limitante tanto à fotossíntese quanto para a aquisição de água e nutrientes, o que torna a cultura do feijão altamente responsiva a modificações no agroecossistema. Todavia, o paradigma de alteração o ambiente para a implantação dos cultivos tem sido contraposto à opção de se adaptar a planta ao estresse por meio de seleção e melhoramento (Clark & Duncan, 1991). Dentro desta proposta, se torna necessário a identificação de fatores limitantes a cultura, o estudo dos mecanismos que governam a resposta da planta a um determinado estresse e a avaliação de cultivares que sejam adaptadas para produção em condições adversas ao seu desenvolvimento (Araújo, 2000).

Na cultura do feijoeiro, o fósforo é tido como o elemento que mais freqüentemente limita a produtividade (Lynch & Van Beem, 1993; Lynch, 1995; Araújo, 2000; Ho et al., 2004). Em geral a eficiência da adubação fosfatada no Brasil é baixa, devido à acidez natural, ao alto grau de intemperismo e aos baixos teores de matéria orgânica dos solos tropicais (Oliveira et al., 1982). Neste contexto a seleção e uso de cultivares mais eficientes na aquisição e uso do fósforo, podem constituir uma alternativa para aumentar a produtividade da cultura do feijoeiro em solos com baixa disponibilidade de P.

2.2 - Dinâmica do Fósforo no Sistema Solo – Planta Para a Cultura do Feijoeiro

2.2.1 - O Fósforo no solo

Dentre os fatores de produção agrícola, o ambiente edáfico é o componente mais alterado por ações humanas com o intuito de se mitigar limitações à produtividade. Os solos de ambientes tropicais possuem características próprias inerentes a seu processo de formação, apresentando geralmente elevado grau de intemperização, alta acidez, e baixa fertilidade natural, com problemas de toxidez por alumínio, fixação de fósforo, erosão e deriva de nutrientes por reações de lixiviação (Oliveira et al., 1987). Além disso, a própria variabilidade espacial e temporal do solo leva a formação de um ambiente onde gradientes acentuados de temperatura, O₂, umidade, pH, densidade e fertilidade ocorrem em escala de centímetros (Lynch, 1995).

O baixo teor de P disponível no solo é uma das maiores limitações a produção agrícola nos trópicos, onde a adubação fosfatada apresenta baixa eficiência em virtude do fato de grande parte do fósforo adicionado tornar-se imóvel ou não disponível devido à reações de adsorção em colóides minerais do solo, como óxidos de Fe e Al; precipitação por reações com cátions presentes no complexo sortivo, como Ca, Al e Fe; ou conversão em formas orgânicas (Holford, 1997). A solubilidade do P no solo e a biodisponibilidade para absorção pelas plantas são fortemente influenciadas pelo pH, existindo uma relação direta entre pH e a aquisição de P pelas plantas (Ahmad et al., 2001; Araújo & Machado, 2006). Embora a

solubilidade do P no solo dependa em parte da espécie de íon fosfato que controle a solução, é considerado que em valores de pH na faixa de 5,5 a 6,8 se encontra a maior disponibilidade de P na solução do solo, uma vez que nesta faixa é maior a solubilidade de fosfatos de Al, Fe e Ca (Raij, 1991). Contudo, os compostos fosfatados formados nesta faixa de pH estão em fase meta-estável, e com o passar do tempo a solubilidade dos fosfatos vai diminuindo e os mesmos passam gradativamente a formas com ligações químicas mais estáveis (Marschner, 1995).

O P no solo pode ser dividido em 4 grupos: P na forma iônica e em compostos na solução do solo; P adsorvido na superfície de colóides do solo; P na fração mineral, incluso ou não em rochas; e P constituinte da matéria orgânica (Barber, 1984, citado por Araújo, 2000). As concentrações de P na solução do solo são baixas, variando entre 0,01 e 1 mg L⁻¹, e em pH abaixo de 6 predominam as formas de H₂PO₄ e HPO₄⁻² (Vance et al., 2003). Os teores de P orgânico nos solos podem variar desde zero até mais de 0,2% e a sua liberação é controlada pela mineralização da matéria orgânica e pela atividade microbiana (Barber, 1984, citado por Araújo, 2000). O ciclo do fósforo na natureza consiste em um processo no qual o P, após a intemperização da rocha matriz, circula do solo para as plantas e animais, e os mesmos retornam este P em formas orgânicas, como resíduos e dejetos que são mineralizados e reintegrados ao ciclo, sendo que as entradas por deposição atmosférica e precipitações e as saídas por lixiviação são de uma magnitude sem interesse agrônômico (< 1 kg P ha⁻¹ ano⁻¹) (Stevenson & Cole, 1999, citados por Araújo & Machado, 2006; Álvarez & Steinbach, 2006).

O P é um elemento limitante em mais de 30% dos solos agricultáveis no mundo, e algumas estimativas apontam para uma crise mundial na produção deste fertilizante devido a depleção de jazidas de rocha fosfatada até o ano de 2050 (Vance et al., 2003). Em sistemas de agricultura intensiva com produtividade em torno de 2 Mg ha⁻¹ os requerimentos de adição de P no solo estão em torno de 90 a 120 kg ha⁻¹ (Vance, 2001; Vance et al., 2003). É estimado que em níveis de produtividade próximos a 3 Mg ha⁻¹ leguminosas de grão como o feijoeiro exportem entre 15 a 20 kg P ha⁻¹ no grão, o que pode corresponder a até 70% do fósforo absorvido pela cultura (Marschner, 1995; Araújo & Teixeira, 2003). Entretanto, mesmo com um manejo adequado da fertilização fosfatada, apenas uma porção em torno de 20 % do P aplicado é retirada pelas plantas durante o ciclo produtivo devido à fixação de fosfatos no solo (Oliveira et al., 1982), o que demonstra a necessidade de compreensão dos mecanismos utilizados pelas plantas na aquisição de P em condições de estresse (Vance et al., 2003).

2.2.2 - Sistema radicular

O desenvolvimento radicular é um fator de forte controle genético em vegetais, podendo ser modificado em resposta a estímulos ambientais como gravidade, luz, distribuição de nutrientes ou ataques de patógenos (Lynch, 1995). As alterações no desenvolvimento radicular frequentemente envolvem processos bioquímicos e fisiológicos como transdução de sinais, modificações na atividade de proteínas e processos celulares de divisão, expansão e diferenciação (Aeschbacher et al., 1994).

A importância da plasticidade radicular para a nutrição vegetal reside no fato de que os recursos do solo são distribuídos de maneira aleatória ao longo do perfil, e alterações do sistema radicular, como aumento da atividade meristemática nos ápices radiculares e a ativação de transportadores específicos, podem induzir a uma maior eficiência da planta em adquirir estes recursos (Lynch, 1995; Ge et al., 1999). De acordo com Barber (1984, citado por Araújo, 2000), a absorção de fósforo estaria ligada a três características inerentes ao sistema radicular: a velocidade do movimento do elemento, por difusão, até a superfície da raiz; a velocidade de absorção por unidade de superfície de raiz em relação à concentração de P na rizosfera; e o comprimento, a geometria da raiz e o seu aumento com o tempo.

O sistema radicular do feijão é típico de dicotiledôneas de ciclo curto. É constituído por uma raiz pivotante, raízes basais surgindo do início da raiz principal, raízes adventícias surgindo de partes subterrâneas do caule (no caso do feijão, do hipocótilo), e raízes laterais emergindo destas classes de raízes (Lynch & Brown, 2001), sendo considerado bastante superficial e com pequeno desenvolvimento ao longo de seu ciclo. O desenvolvimento radicular do feijoeiro é limitado por estresses diversos, principalmente hídricos e nutricionais, demonstrando ainda vários níveis de resposta com a variação de genótipos cultivados (Araújo et al., 1998). Raízes de linhas de feijoeiro tolerantes à seca atingiram profundidade de 1,3 m, enquanto as de linhas sensíveis atingiram apenas 0,8 m, diferenças estas associadas ao crescimento e produção de grãos (Sponchiado et al., 1989). Inforzato & Miyasaka (1963) demonstraram que em algumas cultivares de feijoeiro, cerca de 70% da biomassa radicular pode se concentrar nos 10 cm superficiais do solo no período de floração

Existem evidências de maior crescimento de raízes de feijoeiro em solos que receberam adubação fosfatada e aumento da biomassa radicular à medida que se aumenta a profundidade de aplicação do fertilizante (Chaib et al., 1984). Contudo, os baixos teores de P presentes em algumas classes de solos favoreceriam o estabelecimento de vegetais com mecanismos mais evoluídos para sua aquisição (Araújo et al., 1997; Raghothama & Karthikeyan, 2005). Dependendo da espécie e do estágio ontogênico, aproximadamente 25 a 50% dos fotoassimilados são alocados em crescimento radicular, ou em funções como aquisição de nutrientes e respiração radicular (Vance et al., 2003). Estudos indicam que os cultivares de feijoeiro mais eficientes na aquisição de P apresentariam crescimento lento e contínua renovação do sistema radicular (Lynch & Beebe, 1995). Araújo et al. (1998), trabalhando com genótipos selvagens e cultivares de feijoeiro sob dois níveis de fósforo no solo, observaram que genótipos com menor área radicular demonstraram maior razão de eficiência radicular (razão entre conteúdo total de P e área de raízes) em baixa dose de P, e que genótipos com baixa eficiência radicular sob baixo P apresentavam um mecanismo compensatório de aumento da área radicular. Devido a seu pequeno raio e seu posicionamento perpendicular ao eixo radicular, a formação de pêlos radiculares através da diferenciação de células na epiderme das raízes contribui com a aquisição de fósforo, aumentando a área de exploração radicular e o influxo de nutrientes (Fohse et al., 1991). Em feijoeiro sob baixo suprimento de P, são verificados aumento na densidade e no comprimento de pêlos radiculares, uma vez que os mesmos constituem uma alternativa de baixo custo metabólico para a planta em estresse (Aeschbacher et al., 1994; Vance et al., 2003).

Como a difusão de P no solo seria mais limitante do que a velocidade de absorção radicular, a eficiência no processo de aquisição de P sofreria incrementos em função de aumentos produção de área radicular, e não do influxo de P (Araújo, 2000). Entretanto, mesmo que a densidade radicular (massa de raízes por volume de solo) e a presença de pêlos radiculares sejam fatores importantes no mecanismo de difusão, não há uma relação linear entre a densidade radicular e eficiência na aquisição de nutrientes. Em condições de alta densidade radicular, a taxa de absorção de nutrientes por unidade de raiz pode diminuir em decorrência da formação de zonas de depleção de nutrientes na superfície radicular que causariam uma competição intra-específica entre raízes, sobretudo nas camadas superficiais do perfil, devido a condições físico – químicas mais favoráveis (Marschner, 1995; Ge et al., 1999; Rubio et al., 2001, 2003b).

2.2.3 - Aquisição de fósforo

De acordo com Marschner (1995), o processo de absorção de nutrientes em vegetais apresenta duas etapas distintas. Na primeira etapa, de absorção rápida, solutos de baixo peso

molecular (íons, ácidos orgânicos, etc.) penetram livremente no espaço livre aparente das células das raízes, num processo passivo, não metabólico, não seletivo e reversível. Neste processo o movimento do íon se dá a favor de um gradiente de concentração, indo de uma região de maior concentração (solução do solo) para uma região de menor concentração (espaço livre aparente). O caminho que os íons seguem nesta fase de absorção passiva via apoplasto é limitado por estruturas presentes na superfície das células radiculares chamadas estrias de Caspary (Marschner, 1995).

Na segunda etapa, de absorção lenta, os íons são transportados através da membrana celular através de dois processos distintos de absorção de nutrientes: um processo que depende indiretamente da energia da respiração, que ocorre através do uso de canais iônicos e a favor de um gradiente eletroquímico; e um outro processo de absorção ativa de nutrientes feito por carreadores, que aproveita o gradiente eletroquímico gerado no interior da célula pela ação das H⁺ATPases (Marschner, 1995). Nesta fase existe uma seletividade iônica, sendo que as taxas de absorção aumentam com o crescimento da concentração de íons na solução externa até ocorrer saturação (Anghinoni & Meurer, 1999). Estes dois processos de absorção de nutrientes são descritos de forma quantitativa pela equação de cinética de Michaelis–Menten, onde o primeiro processo constitui o mecanismo I, relativo a absorção de íons em baixas concentrações na solução externa através de transportadores com alta afinidade pelo íon; e o segundo processo representa o mecanismo II, que atua em altas concentrações de íons utilizando transportadores de baixa afinidade iônica (Marschner, 1995). As concentrações de P encontradas na solução do solo e o fato de ser absorvido em formas aniônicas levam a crer que a cinética de aquisição de fósforo pelos cultivos se daria conforme o modelo do mecanismo I, com o uso de transportadores de alta afinidade. (Anghinoni & Meurer, 1999; Vance et al., 2003; Raghothama & Karthikeyan, 2005).

O principal mecanismo para absorção de fósforo pelos vegetais é o de difusão, no qual a absorção do nutriente pelo sistema radicular cria um gradiente de potencial eletroquímico entre os colóides, a solução do solo e a superfície da raiz, gerando a movimentação de íons do local de maior para o de menor concentração (Barber, 1984, citado por Araújo, 2000; Marschner, 1995). Estudos demonstram que a transcrição de genes durante o estresse de P é responsável em parte por incrementos na absorção de P e em acréscimos na V_{max} em plantas privadas de adubação fosfatada (Liu et al., 2001; Raghothama & Karthikeyan, 2005). A recepção e transcrição de sinais externos por grupos de genes específicos para esta função, ativariam a ação de carreadores de alta afinidade localizados na membrana plasmática das células das raízes e dos pêlos radiculares, que também estariam presentes em outros órgãos vegetais (Aeschbacher et al., 1994). Em adição a estes mecanismos, a planta regularia seu desenvolvimento de forma espacial e temporal, através da compartimentalização de fotoassimilados nas raízes e do decréscimo de sua velocidade de crescimento (Aeschbacher et al., 1994; Araújo et al., 2000; Liu et al., 2001; Vance et al., 2003; Raghothama & Karthikeyan, 2005).

Vários fatores relativos à raiz e ao solo governam o processo de absorção de P em plantas, como arquitetura e morfologia radicular; difusão dos íons da solução do solo até a raiz; velocidade de absorção dos íons pela raiz em relação à concentração iônica em solução; demanda vegetal criada pelo crescimento e competição por P entre plantas (Clarkson, 1985). Como a concentração de P na solução é baixa e o fosfato é facilmente adsorvido nos colóides do solo, o poder tampão do fosfato é usualmente maior do que dos outros íons, sendo muito baixo seu coeficiente de difusão (Barber, 1984, citado por Araújo, 2000). Desta forma, nas faixas usuais de resposta da planta à concentração de P no solo, a absorção do nutriente pelo feijoeiro seria controlada pela velocidade de difusão do fosfato, e não pela velocidade de absorção da raiz (Araújo, 2000). Caradus (1980) verificou que o influxo de P foi maior em leguminosas do que em gramíneas, mas o crescimento radicular mais lento nas leguminosas

causou depleção mais rápida do P disponível na rizosfera, tornando as gramíneas mais competitivas no crescimento sob baixo P. Este fato foi relacionado com caracteres distintivos do sistema radicular das gramíneas, como maior comprimento radicular, raízes mais finas e maiores pêlos radiculares (Caradus, 1980), e a seleção de genótipos de feijoeiro visando o incremento destas características poderia aumentar a absorção de P do solo em situações de deficiência.

2.2.4 - O Fósforo na planta

O fósforo é um dos nutrientes minerais mais absorvidos pelos vegetais, e sua concentração em plantas varia entre 0,05 e 0,50% da massa seca total (Vance et al., 2003). Este elemento desempenha um papel fundamental em vários processos bioquímicos, onde se incluem geração de energia; síntese e constituição de ácidos nucléicos; fotossíntese; glicólise; respiração; síntese, estabilização e composição de membranas; ativação e inativação enzimática; reações de oxirredução; participação no processo de transdução de sinais; metabolismo de carboidratos; além de desempenhar um papel fundamental no processo de fixação biológica de nitrogênio (Raghothama & Karthikeyan, 2005).

Para a manutenção de níveis adequados de P no interior das células, as plantas buscam maximizar a absorção e translocação de Pi, essencialmente durante o período reprodutivo (Haag et al, 1967). A translocação de P no interior da planta é altamente complexa e a sua mobilidade indica o uso de múltiplos transportadores, tanto de alta como de baixa afinidade (Raghothama & Karthikeyan, 2005). Estudos indicam a existência de carreadores específicos para fosfato em células vegetais, que seriam proteínas integrantes da membrana plástica que fariam a aquisição de P na rizosfera, seu transporte por simporte com cátions para diferentes tecidos e órgãos e a sua retranslocação em situações de estresse, transportando os íons fosfatos de forma ativa, aproveitando gradientes eletroquímicos gerados pelas bombas de ATP (Pao et al., 1998; Raghothama e Karthikeyan, 2005). A ação destes transportadores acompanharia uma série de eventos em cascata provocados pela expressão de genes envolvidos na remobilização interna de P, que incluiriam a ativação de enzimas como fosfatases, RNases e nucleases, e a exudação de ácidos orgânicos (Aeschbacher et al., 1994; Ahmad et al., 2001; Raghothama & Karthikeyan, 2005).

Diferente de outros nutrientes, o fosfato não é reduzido pelas plantas, mas é utilizado em sua forma oxidada. Após sua absorção pela planta, nas formas de H_2PO_4^- e HPO_4^{2-} , o P é oxidado a fosfato inorgânico (Pi), podendo ser armazenado no vacúolo em grandes quantidades (até 85 % do P total, em plantas bem supridas de fósforo); se ligar a um grupamento hidroxila de uma cadeia carbônica formando ésteres de fosfato; ou ainda ser utilizado para formar ligações de fosfato de alta energia, como ATP, GTP, pirofosfatos, etc. (Marschner, 1995). De acordo com Bialeski (1973), os principais compostos de P em plantas são agrupados e classificados em 5 grupos: ácido desoxiribonucleico (DNA); ácido ribonucleico (RNA); P-lipídeos; ésteres de P e fosfatos inorgânicos. Em grãos de leguminosas, como o feijoeiro, a maior parte do fósforo (60-70 %) se encontra acumulado na forma de fitatos (Portes, 1998).

Além de ser um elemento de grande importância na produção vegetal, é notável a interação do P com a absorção e o metabolismo de outros nutrientes. No caso do nitrogênio, o déficit de P afeta não somente a absorção e a translocação de N, devido à redução da atividade das H^+ -ATPases, responsáveis pela criação do gradiente de prótons para a absorção de nitrato, mas também a conversão do NO_3^- a NH_4^+ e sua incorporação em esqueletos de carbono para a formação de aminoácidos, uma vez que esta reação é dependente de energia gerada pela oxidação de moléculas de ATP (Marschner, 1995; Fernandes & Rossiello, 1995).

Outra interação entre a nutrição nitrogenada e a aquisição de P está relacionada ao processo de fixação biológica de N. O déficit de fósforo inibe tanto o processo de fotossíntese, o que reduz a translocação de fotoassimilados para os nódulos, como também a atividade da enzima nitrogenase, responsável pela redução do N₂ atmosférico, a qual tem sua atividade mediada pela liberação de energia oriunda da oxidação de 8 moléculas de ATP por molécula de NH⁴⁺ fixada (Araújo & Machado, 2006). Segundo Hungria et al. (1997), a ontogenia do processo de nodulação também é afetada pelo estresse de fósforo em dois estádios: no início do processo vegetativo da planta, ocorre um período de “fome de N” quando são esgotadas as reservas dos cotilédones, que induz a formação de nódulos, a qual pode ser comprometida pelo P limitante. A fase reprodutiva seria um segundo estágio ontogenético onde ocorre um efeito deletério a nodulação, na qual pode ocorrer uma senescência de nódulos que é tanto mais precoce e acentuada quanto menores forem os teores de fósforo no solo (Hungria et al. 1997).

2.3 - Variabilidade Genética

A domesticação do feijoeiro, focada na produtividade e em caracteres morfológicos que facilitassem o manejo da cultura, como tamanho da semente, deiscência de vagem e hábito de crescimento, resultou na perda de muitos genes e estreitamento da variabilidade genética (Pereira, 1990). Entretanto, este mesmo processo de seleção visando à produtividade favoreceu a seleção de genótipos que apresentam caracteres como maior investimento em biomassa radicular, além de aumentar a herdabilidade, o controle genético e a expressão genotípica destas características nas cultivares modernas (Fawole et al., 1982; Araújo et al., 1997; Rubio et al., 2003b; Araújo et al., 2005).

O processo de nutrição mineral pode apresentar alta variabilidade genotípica dentro de uma mesma espécie de planta (Lynch & van Beem; 1993). Existe um complexo sistema genético envolvido na aquisição e utilização de nutrientes que pode induzir a alterações morfológicas em caracteres radiculares como raio radicular, comprimento radicular, massa, relação raiz parte aérea e em aspectos fisiológicos da cinética da nutrição vegetal, como I_{max}, K_m e C_{min} (Elliott & Läuchli, 1985; Marschner, 1995; Vance et al., 2003; Raghothama & Karthikeyan, 2005).

Uma variedade de planta considerada eficiente em condições de P limitante seria aquela capaz de adquirir fósforo da solução do solo através das raízes e/ou incorporar, utilizar, ou retranslocar este nutriente para regiões de intensa atividade metabólica, como folhas, caules, frutos e grãos, de forma a manter os requerimentos internos em órgãos e tecidos (Ahmad et al., 2001). Esta capacidade da planta sobreviver em condições de estresse em P pode ser vista tanto do ponto de vista da eficiência agrônômica como do ponto de vista da eficiência fisiológica. Do ponto de vista agrônômico, a cultura mais eficiente no uso de P seria aquela que apresentasse maior biomassa de parte colhida ou máxima produtividade conforme a quantidade de nutriente absorvido (Caradus, 1990; Marschner, 1995). Este conceito se relaciona diretamente à idéia de produtividade máxima econômica por unidade de nutriente aplicado, que seria medida por curvas de resposta a aplicação de nutrientes ou pela produtividade por unidade de nutriente aplicado. Por outro lado, a eficiência fisiológica está relacionada à biomassa total produzida por unidade de nutriente absorvido pela planta (Caradus, 1990; Marschner, 1995). Esta eficiência é medida em biomassa acumulada por unidade de nutriente absorvido, e é usada para determinar o requerimento interno de nutrientes para diferentes genótipos e espécies vegetais.

A eficiência fisiológica vegetal de nutrição fosfatada se divide em duas linhas: a eficiência de utilização, que é definida como a capacidade que a planta possui de produzir biomassa por unidade de P assimilado; e a eficiência de aquisição, que é definida como a

capacidade que o sistema radicular possui de extrair fósforo do solo, medida em total de P absorvido por unidade de raiz (Elliott & Läuchli, 1985; Marschner, 1995; Araújo, 2000; Ahmad et al., 2001; Vance et al., 2003). Estratégias utilizadas pelas plantas para otimizar sua eficiência de utilização de P envolvem processos como redução de taxa de crescimento, aumento do crescimento por unidade de P adquirido, remobilização interna de fósforo, modificações no metabolismo de carbono; rotas alternativas de respiração; modificações na fenologia e aumentos na reserva de P na semente (Araújo, 2000; Ahmad et al., 2001; Vance et al., 2003; Raghothama & Karthikeyan, 2005). Estratégias para aumentar a eficiência na aquisição de P se relacionam com processos de produção e secreção de fosfatases; exudação de ácidos orgânicos; crescimento e modificações do sistema radicular como alterações da morfologia e da distribuição de raízes; expansão da superfície radicular; surgimento de pêlos radiculares; modificações na atividade de transportadores de P presentes no sistema radicular e simbiose micorrízica (Marschner, 1995; Araújo, 2000; Ahmad et al., 2001; Vance et al., 2003).

A adaptação genotípica à baixa disponibilidade de P depende da resposta do crescimento radicular ao estresse de P, em adição a caracteres radiculares que são expressos na ausência de estresse (Lynch & Van Beem, 1993). Na cultura do feijoeiro, pesquisas têm demonstrado que a maior produtividade em condições de estresse de P é determinada principalmente por uma maior eficiência em sua aquisição, através de estratégias como maior crescimento radicular e alterações na morfologia radicular (Nielsen et al., 1994; Yan et al., 1995a; Araújo et al., 1998; Ge et al., 1999).

Evidências na literatura indicam a existência de considerável variação genotípica em caracteres relacionados ao sistema radicular do feijoeiro e à absorção de P. Segundo Yan et al. (1995a), os genótipos de feijoeiro mais eficientes no crescimento sob baixo P no solo – indicados por maior biomassa de parte aérea ou acumulação de P – foram aqueles que apresentam maior biomassa radicular, comprimento radicular e razão raiz/parte aérea. O genótipo de feijoeiro identificado como o de maior eficiência nutricional apresentaria um sistema radicular ramificado com numerosas raízes basais, enquanto que no genótipo ineficiente, o sistema radicular seria menor e menos ramificado (Lynch & Van Beem, 1993). Genótipos de feijoeiro eficientes na absorção de fósforo sob limitação de P exibiriam um sistema radicular vigoroso e ramificado, com abundância de pêlos radiculares, e alterariam sua curvatura gravitropica em resposta à baixa disponibilidade de P, via alterações de raízes basais, em vez de modificações da rizosfera por exudação de compostos orgânicos ou estabelecimento de simbioses micorrízicas (Lynch & Beebe, 1995; Yan et al., 1995b; Nielsen et al., 1994; 1998).

A obtenção de cultivares de feijoeiro com maior desenvolvimento do sistema radicular seria uma estratégia para aumentar a absorção de P nos solos tropicais. Existem evidências de que o crescimento radicular do feijoeiro é uma característica genética herdável e que é possível à obtenção de progênies com maior sistema radicular. Em trabalho com seis cruzamentos de feijoeiro, Fawole et al. (1982) observaram que as estimativas de herdabilidade no sentido amplo para a massa seca de raiz variaram entre 69 e 90%, e a amplitude de variação na população F2 nos retrocruzamentos sugeriram que relativamente poucos genes estavam envolvidos na variação da massa seca radicular, e que a segregação transgressiva operava em ambas as direções. Entretanto, deve-se ressaltar que neste trabalho foram avaliadas apenas 10 plantas de cada retrocruzamento e 15 plantas de F2, um número muito pequeno para estudos genéticos, particularmente de genes quantitativos (Ramalho et al., 1993). Araújo et al. (2005), em dois experimentos visando à determinação da herdabilidade de caracteres radiculares em feijoeiro sob suprimento limitado de P, encontraram estimativas de herdabilidade no sentido amplo entre 0,55 e 0,51 para área radicular, entre 0,50 e 0,47 para comprimento de raízes, entre 0,51 e 0,61 para a massa radicular, e entre 0,51 e 0,43 para o

conteúdo de P, com predomínio da variância de caráter aditivo, o que indica a possibilidade de seleção genética de linhas de feijoeiro com maior biomassa de raízes.

Contudo, ainda são escassos os estudos sobre o desenvolvimento radicular em leguminosas, o que dificulta o aproveitamento deste carácter em programas de melhoramento (Lynch & van Beem, 1993; Yan et al., 1995b; Lynch, 1995; Araújo et al., 1998; Araújo et al., 2005). A avaliação do sistema radicular é uma tarefa laboriosa, o que dificulta sua inserção em programas de melhoramento, apesar de novos métodos diminuírem um pouco o trabalho de mensuração (Crestana et al., 1994; Rossiello et al., 1995; Bengough et al., 2000; Trindade et al., 2003; Araújo et al., 2004; Lima et al., 2006). O ambiente edáfico é um meio opaco, no qual as raízes não podem ser observadas ou extraídas sem introdução de artefatos ou destruição da morfologia radicular original, o que impossibilita a análise subsequente do mesmo indivíduo (Lynch, 1995; Bengough et al., 2000; Brasil, 2001; Trindade et al., 2003), o que torna escassos os estudos genéticos sobre o sistema radicular de espécies dicotiledôneas (O'Toole & Bland, 1997; Araújo et al., 2005).

As dificuldades de avaliação do sistema radicular poderiam tornar atrativo o uso de modelos de simulação do crescimento vegetal, que, contudo teriam principalmente um valor heurístico (Nielsen et al., 1994; Sinclair & Seligman, 1996; Ge et al., 1999), devendo os mesmos ser calibrados em situações de campo, ou em condições controladas. A eficiência de absorção de P do feijoeiro estimada por um modelo de simulação foi inicialmente elevada, mas declinou quando se iniciou a formação de raízes laterais e basais devido à competição entre raízes (Nielsen et al., 1994). Assim, em virtude da plasticidade fenotípica do sistema radicular, modelos de simulação e seleções rápidas devem ser encarados com ceticismo, e o sucesso do melhoramento genético para o sistema radicular requer que o impacto do ambiente edáfico na expressão do genótipo seja conhecido, uma vez que a amplitude do sistema radicular varia segundo as condições físicas e químicas do solo, como estrutura, aeração, umidade, temperatura, teores de nutrientes e outras características (O'Toole & Bland, 1987; Nielsen et al., 1994; Araújo, 2000; Araújo & Teixeira, 2000).

A utilização de germoplasma selvagem e não melhorado constitui uma alternativa para ampliar a base genética e inserir genes para adaptação a condições de P limitante. Entretanto, em um experimento para avaliação da eficiência na aquisição e utilização de fósforo de genótipos silvestres e cultivares de feijoeiro, em dois níveis de P no solo, foi verificada uma baixa eficiência na absorção e utilização de P em genótipos selvagens, caracterizada por uma alta concentração de P na parte aérea que não gerou incrementos de massa de parte aérea e uma menor massa de raiz (Araújo et al., 1997), o que levou os autores a concluir que embora genótipos silvestres representem importante fonte de variabilidade genotípica, os mesmos não seriam adaptados para baixo P. Em contrapartida, o melhoramento focado em incrementos na produção de grãos e massa de parte aérea pode ter incrementado a biomassa radicular e a eficiência de aquisição de P de cultivares modernas de feijoeiro (Araújo et al., 1997).

Araújo et al. (1998) observaram que, sob P limitante, genótipos de menor área radicular demonstravam maior eficiência radicular (razão entre conteúdo total de P e área de raiz), e que genótipos com baixa eficiência radicular apresentavam um mecanismo compensatório de aumento da área radicular. Neste mesmo experimento foi observada uma forte correlação entre a razão de eficiência radicular e a razão raiz parte aérea, o que demonstra um controle sensível do crescimento vegetal, baseado no controle da partição de fotoassimilados e na redução das taxas de crescimento, em função do fósforo disponível no solo. No entanto este experimento não considerou a proporção elevada de massa da raiz pivotante em relação ao resto do sistema radicular. Ao avaliar de forma conjunta a raiz pivotante e o restante do sistema radicular, se compara a superfície de uma região de grande acúmulo de biomassa, mas de baixa absorção de nutrientes (raiz pivotante), com regiões de

altíssima absorção de nutrientes que apresentam uma grande superfície específica (raízes basais, laterais e adventícias e pêlos radiculares) (Araújo et al., 2004). Além disso, neste experimento a aferição de caracteres radiculares foi feita pelo uso de um medidor fotoelétrico, um método que embora apresente relativa precisão em comparação com outras metodologias (Rossiello et al., 1995), caiu em desuso por apresentar menor acurácia e praticidade que a avaliação de caracteres radiculares por análise digital de imagens (Crestana, 1994; Brasil, 2001; Araújo et al., 2004).

Um programa de melhoramento para o sistema radicular dos cultivos deve contemplar: a definição precisa do problema a ser abordado em suas atividades; a avaliação dos parâmetros do sistema radicular; a determinação da existência, do nível e da natureza da variação genética; a hibridação e seleção; a avaliação no campo dos genótipos resultantes (O'Toole & Bland, 1987; Lynch & van Beem, 1993; Lynch, 1995; Araújo et al., 2005). Apesar de evidências demonstrando a variação genotípica em caracteres morfológicos e fisiológicos associados à absorção e utilização de P no feijoeiro, ainda são necessários estudos sobre o controle genético dos caracteres envolvidos e a caracterização e quantificação do desenvolvimento radicular ao longo do ciclo da cultura, o que permitiria o aproveitamento da variabilidade genotípica do crescimento radicular no melhoramento (Vose, 1983; Araújo, 2000).

2.4 - Ontogenia

Existem diferenças intrínsecas nas exigências nutricionais de plantas cultivadas ao longo de sua ontogenia (Aeschbacher et al., 1994; Rubio et al., 2003a). Fatores inerentes à própria planta, como idade da raiz e idade da planta, e fatores de natureza química e física, como interações ou antagonismo entre íons, teor de O₂ na rizosfera, e temperatura, entre outros fatores, podem afetar significativamente a absorção de íons pelo sistema radicular (Lynch, 1995; Araújo, 2000).

A eficiência de utilização implica que diferentes variedades de uma mesma cultura podem possuir exigências distintas para um mesmo nutriente (Yan et al., 1995a; Snapp & Lynch, 1996; Nielsen et al., 2001), o que no caso do fósforo, depende dos requerimentos de P em diferentes tecidos e órgãos em cada estágio ontogenético da planta (Snapp & Lynch, 1996; Araújo et al., 1998; Araújo & Teixeira, 2000; Araújo et al., 2000). Em plantas de milho em solo com baixos teores de P, foi observada uma elevada atividade radicular, com manutenção de altas taxa de absorção de nutrientes mesmo após a emergência de flores (Elliott & Läuchli, 1985). Foram encontradas variações na translocação de P das raízes para a parte aérea em genótipos de feijoeiro, com aumento de teores de P em folhas senescentes com o avanço da ontogenia (Snapp & Lynch, 1996; Del Pin, 2004).

Entretanto, as taxas de absorção de nutrientes tendem a decrescer com o avanço da ontogenia da planta (Anghinoni & Barber, 1980). O sistema radicular é um órgão de intensa atividade meristemática, onde o tempo que um segmento radicular permanece ativo para a absorção varia entre 5 a 8 dias (Barber, 1995, citado por Anghinoni & Meurer, 1999). Entretanto, mesmo esta pequena variação no período de atividade absorptiva de um segmento radicular pode afetar o influxo dos íons (Anghinoni & Meurer, 1999). Plantas jovens são mais eficientes na absorção de nutrientes, e mesmo as raízes jovens que se formam em uma planta velha não absorvem os nutrientes na mesma velocidade que raízes novas em uma planta jovem (Lynch, 1995; Anghinoni & Meurer, 1999; Bengough et al., 2000).

Para um programa de melhoramento, a seleção massal de caracteres radiculares pode ser facilitada se a característica de interesse: é expressa em um estágio de plântula; é estável no tempo; pode ser estimada em uma amostra do sistema radicular; apresenta substancial variação genotípica e pequena interação com o ambiente (Lynch & van Beem, 1993; Araújo,

2000; Araújo et al., 2005). Entretanto, mesmo havendo uma menor diferenciação morfológica no sistema radicular em comparação à morfologia da parte aérea com o passar do tempo, é possível se encontrar padrões distintos de distribuição do sistema radicular, devido não somente a variações edáficas, mas também a variações genótípicas manifestadas em condições de estresse (Lynch, 1995), o que pode dificultar o processo de seleção no melhoramento. A dinâmica de crescimento e diferenciação da planta pode induzir a alterações no sistema radicular que seriam mais intensas com o avanço da ontogenia, o que exigiria a avaliação do desenvolvimento radicular em diferentes estádios de crescimento (Lynch & van Beem, 1993; Lynch, 1995; Araújo, 2000; Araújo & Teixeira, 2000; Furlani & Machado, 2002).

Foram observadas em feijoeiro variações genótípicas na massa de raízes basais e pivotantes, sendo que as interações entre genótipo e estágio foram significativas para alguns caracteres (Stoffella et al., 1979), o que indica que existe uma variabilidade intrínseca no desenvolvimento radicular em feijoeiro que pode se ampliar com a ontogenia, promovendo modificações na eficiência de aquisição de fósforo. Araújo & Teixeira (2000) verificaram que alguns genótipos de feijoeiro, sob condições limitantes de P, aumentavam sua área radicular após a floração utilizando estratégias como aumento de biomassa de raízes ou redução de raio radicular. Entretanto, no mesmo experimento, alguns cultivares que não modificaram sua área radicular após a floração, apresentaram alto influxo de fósforo, sobretudo em condições de P limitante, enquanto plantas que aumentaram sua área radicular não apresentaram alterações em seu influxo de P.

Araújo et al. (2005) verificaram uma alta correlação genética entre a massa radicular e a área de raízes de feijoeiro, o que justificaria a seleção de genótipos baseada somente na massa radicular. As elevadas correlações genéticas observadas entre a biomassa de raiz e de parte aérea indicaram que a seleção de plantas de feijoeiro para crescimento sob suprimento limitado de P baseadas em massa de parte aérea pode resultar em incrementos na biomassa radicular e no acúmulo de P (Araújo et al., 2005). Com base nestes resultados, Araújo et al. (2005) propuseram que a seleção de genótipos de feijoeiro visando o melhoramento de caracteres radiculares para condições de P limitante deve incluir o levantamento de características genótípicas favoráveis a uma maior eficiência na aquisição de P; a seleção dos genótipos que apresentem tais características; a avaliação da herdabilidade destes caracteres ao longo do processo de seleção e melhoramento; a seleção dos genótipos resultantes pelo crescimento da parte aérea; e a avaliação de linhagens promissoras através de caracteres como biomassa radicular, eficiência na aquisição de nutrientes e eficiência agrônômica. Dentro deste enfoque, se fazem necessários estudos que apontem variações em características do sistema radicular do feijoeiro em condições de P limitante; os estádios em que tais diferenças seriam mais evidentes para sua seleção; quais mecanismos fisiológicos regulam tais alterações e a relação destas alterações com a eficiência na aquisição de fósforo e a produtividade.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 - Condições Experimentais

O experimento foi instalado nas dependências do Centro Nacional de Pesquisa em Agrobiologia (Embrapa Agrobiologia), entre os meses de maio e julho de 2005. O delineamento experimental adotado foi o de blocos ao acaso com 4 repetições, em esquema fatorial 24 x 2 x 2, totalizando 384 vasos. O esquema fatorial foi constituído por 24 genótipos de feijoeiro, dois níveis de fósforo aplicado ao solo (20 e 80 mg P kg⁻¹) e duas épocas de coleta, que foram efetuadas no início da formação de vagens, que corresponde ao estágio R7, e 11 dias após a 1ª coleta que no início do enchimento de vagens, que corresponde ao estágio R8 (Fernandez et al., 1986). A temperatura média no período variou entre 18 e 23 graus °C, com umidade relativa do ar em torno de 65 % e insolação média em torno de 7,35 horas dia⁻¹.

Os 24 genótipos de feijoeiro avaliados compreenderam os quatro hábitos de crescimento conhecidos em *Phaseolus vulgaris*. As sementes utilizadas no experimento foram provenientes da coleção de germoplasma de feijão da Embrapa Agrobiologia. As sementes utilizadas corresponderam a: 18 cultivares, sendo três do tipo I (de crescimento determinado ereto), 8 do tipo II (crescimento indeterminado ereto) e 7 do tipo III (crescimento indeterminado prostrado); duas linhagens crioulas oriundas do Rio Grande do Sul de crescimento determinado; duas variedades do tipo IV, que são seleções de cultivares obtidas no CNPAF, em Goiânia (GO); e duas variedades silvestres do tipo IV (crescimento indeterminado trepador), avaliadas por Araújo et al. (1998). A semeadura dos genótipos se deu no dia 19 de maio de 2005. Os materiais utilizados no experimento se encontram descritos na Tabela 1.

Cada vaso recebeu como substrato 4 kg de solo do horizonte A de um Argissolo vermelho - amarelo, passado em peneira de malha de 6 mm e analisado quanto às suas características físicas e de fertilidade (Embrapa, 1997) (Tabela 2). Em cada vaso foram colocados 2 g de carbonato de cálcio para neutralização do Al tóxico e fornecimento de Ca as plantas, por meio de revolvimento do solo em sacos plásticos para homogeneização do solo com o CaCO₃. Após a adição de calcário, os vasos foram mantidos em casa de vegetação, e o substrato foi mantido na capacidade de campo para catalisação da reação de calagem.

Oito dias após a calagem, o solo de cada vaso foi adubado com produtos químicos p.a., diluídos em água e distribuídos lentamente. As seguintes doses foram aplicadas (em mg kg⁻¹ solo): 10 Mg (como MgSO₄.7H₂O), 2 Cu (como CuSO₄.5H₂O), 1 Zn (como ZnSO₄.7H₂O), 0,1 B (como H₂BO₃), 0,2 Mo (como Na₂MoO₄.2H₂O), e as doses de P de cada tratamento, 20 e 80 mg P kg⁻¹ como KH₂PO₄, sendo também aplicada uma dose de 75 mg K kg⁻¹ (como KCl) nos vasos com baixo P para homogeneizar a adubação potássica em todos os vasos, ao nível de 100 mg K kg⁻¹. Posteriormente todos os vasos foram homogeneizados por revolvimento do solo em sacos plásticos. As características químicas do solo após adubação estão na tabela 2, onde é possível observar que a adubação com 20 e 80 mg P kg⁻¹ elevou os teores de fósforo no solo para 12 e 52 mg dm⁻³ nos dois tratamentos respectivamente, com um rendimento da adubação fosfatada de cerca de 40%.

Tabela 1: Hábito de crescimento, peso de 100 sementes, épocas da 1ª e 2ª coletas em dias após a emergência (DAE), e teores de N e P nas sementes dos 24 genótipos de *Phaseolus vulgaris* avaliados.

Nome	Hábito de crescimento	Peso de 100 sementes (g)	Época de coleta (DAE)		Teor de N (mg g ⁻¹)	Teor de P (mg g ⁻¹)
			1ª Coleta	2ª Coleta		
Constanza	I	55,9	31	42	39,6	3,2
Goiano Precoce	I	36,6	31	42	44,3	2,9
Irai	I	43,5	32	43	31,0	2,9
Pop 59	I	52,5	33	44	42,7	2,8
Pop 71	I	44,9	30	41	38,6	3,1
BAT 477	II	20,5	39	50	41,8	3,7
Guapo Brilhante	II	20,9	38	49	42,9	3,2
ICA Pijao	II	22,9	39	50	47,3	3,3
Manteigão PC	II	51,1	31	42	40,4	3,0
Rico 23	II	21,9	34	45	42,5	3,3
Rio Tibagi	II	20,8	38	49	47,6	3,2
Safira	II	22,2	36	47	47,7	4,0
Xodó	II	24,1	34	45	43,2	3,4
Aporé	III	23,6	39	50	37,2	3,0
Capixaba Precoce	III	24,4	31	42	45,6	4,0
Carioca	III	25,4	38	49	43,2	3,3
Flor de Mayo	III	27,1	34	45	34,2	3,3
Jalo EEP 558	III	53,3	34	45	44,9	3,4
Ouro Negro	III	28,9	35	46	42,4	3,2
Puebla 152	III	28,7	38	49	44,3	3,2
G 12896	IV	27,1	38	49	29,6	4,2
G 12930	IV	28,2	38	49	34,8	4,4
Seleção CF 840694	IV	13,6	35	46	32,2	3,9
Seleção CF 840704	IV	14,5	35	46	33,4	4,0

Hábito de crescimento: I determinado, II indeterminado ereto, III indeterminado prostrado, IV indeterminado trepador (Vilhordo et al., 1996).

Tabela 2: Características químicas e físicas do solo utilizado no experimento antes e após adubação, conforme Embrapa (1997).

Atributo	Unidade	Antes da adubação	Após adubação	
			20 mg P kg ⁻¹	80 mg P kg ⁻¹
pH	cmolc dm ⁻³	5,1	5,9	5,9
Al	cmolc dm ⁻³	0,4	0,0	0,0
Ca	cmolc dm ⁻³	1,0	2,5	2,5
Mg	cmolc dm ⁻³	0,8	1,1	1,1
P	mg dm ⁻³	2,0	12	52
K	mg dm ⁻³	24,0	150	150
Argila Natural	g kg ⁻¹	170		
Argila Total	g kg ⁻¹	300		
Areia Total	g kg ⁻¹	600		
Silte	g kg ⁻¹	100		
Grau de floculação	%	44		

Foram semeadas quatro sementes por vaso, com posterior desbaste para duas plantas por vaso. Nas sementes foi aplicado 1 ml de inoculante líquido contendo as estirpes CIAT 899

e PRF 81 de *Rhizobium* spp. da coleção da Embrapa Agrobiologia. Os vasos foram mantidos em casa de vegetação até a emergência das plântulas. Logo após a emergência das plântulas, os vasos foram dispostos ao ar livre, sobre telhas em uma área gramada. Foram aplicados 80 mg de N por vaso em cobertura, com uma solução de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ p.a., 25 dias após a emergência das plantas, visando suprir possíveis deficiências de nitrogênio.

3.2 - Metodologia de Coleta e Determinações Efetuadas

As primeiras coletas foram efetuadas no estágio R7 (início da formação das vagens), e as segundas coletas foram efetuadas 11 dias após as primeiras coletas (início do estágio R8 - enchimento das vagens) nas datas apresentadas na tabela 1. Nas coletas, a parte aérea de cada planta foi separada em caule, folhas e vagens (quando presentes). As folhas foram contadas, determinando-se a área foliar por medidor fotoelétrico (Li-Cor 3100). Logo após, as folhas, caules e vagens foram acondicionados em sacos de papel e levados para estufa de ventilação forçada a 65°C, para posterior pesagem. As raízes foram recuperadas por lavagem em peneira de malha de 2,0 mm para eliminar partículas de solo, sendo evitada a separação do sistema radicular das duas plantas, visando manter a integridade do sistema radicular. Após lavagem, as raízes de cada vaso foram acondicionadas em frascos com uma solução de formaldeído 2%.

Para a digitalização das raízes, as mesmas foram retiradas da solução e lavadas. Foram retiradas amostras de eixos de raízes basais com as raízes laterais, que foram cuidadosamente espalhadas com o uso de agulhas em folhas de acetato transparentes com dimensões de 20 x 30 cm. Para cada vaso foram utilizadas 4 folhas de acetato (ou subamostras). Logo após os segmentos radiculares serem espalhados e individualizados na folha de acetato, a mesma era coberta por outra folha de acetato transparente e colocada em scanner de mesa HP 3200, onde a imagem era digitalizada em 256 tons de cinza, com resolução de 200 dpi. Após digitalização, as subamostras foram retiradas das folhas de acetato, secas em estufa a 65 °C e pesadas em balança com precisão de 4 casas decimais, para determinação de sua massa seca. As subamostras das raízes laterais digitalizadas corresponderam a 14,0±5,6 % (massa ± desvio padrão) da massa seca total de raízes laterais (descontando-se a massa de raiz pivotante e nódulos). Esta porcentagem de massa radicular utilizada para a avaliação de caracteres radiculares por análise digital de imagens está de acordo com o recomendado por Araújo et al. (2004), que propuseram uma amostra de 15% da massa de raízes laterais em feijoeiro, garantindo-se assim uma adequada precisão dos dados obtidos pela análise de imagens.

Posteriormente, cada sistema radicular foi separado manualmente em raízes pivotantes, raízes basais e laterais e nódulos. Os nódulos foram contados e levados para estufa para determinação de sua massa seca. As amostras de raiz pivotante foram secas em estufa e pesadas. Nas imagens digitalizadas, a área e o comprimento radicular foram estimados pelo programa SIARCS[®] (Sistema Integrado para Análise de Raízes e Cobertura do solo. Pedido de patente ao INPI nº. 004276 - EMBRAPA-CNPDI) (Crestana et al, 1994). A análise da imagem digital pelo software segue uma seqüência na qual os segmentos radiculares são selecionados por uma filtragem que separa os diferentes tons de cinza, correspondentes aos segmentos radiculares, do resto da imagem conforme o grau de distinção entre tonalidades de cinza estipulado pelo operador. Em seguida, o programa gera uma imagem binária com projeções dos segmentos radiculares selecionados na etapa anterior, na qual é mensurada a área radicular. Logo após este processo, a imagem binarizada é reduzida a uma linha central (esqueletonização) para mensuração do comprimento radicular. Assumindo que as raízes possuem um formato próximo ao cilíndrico, o valor de área radicular obtido pela leitura das 4 subamostras foi multiplicado por π (3,1416), para obtenção do valor de área correspondente a superfície radicular da sub-amostra. Usando a relação entre a massa seca da amostra

digitalizada e a massa seca total de raízes, excluindo-se a raiz pivotante e os nódulos, foram estimados à área e o comprimento radicular total de cada planta.

A parte aérea (folhas, caule e vagens) e o sistema radicular (raiz pivotante, raízes laterais e nódulos) foram moídos separadamente, e foram determinados os teores de N na parte aérea pelo método de Kjeldahl e os teores de P na parte aérea por digestão nitro-perclórica e dosagem colorimétrica com molibdato de amônio (Malavolta et al, 1989).

Com base nos dados obtidos, foram calculados para cada planta a área foliar específica (razão entre área foliar e massa de folha), a razão folha/caule (razão entre massa de folha e massa de caule), o comprimento radicular específico (razão entre comprimento radicular e massa total de raízes, excluindo a raiz pivotante e os nódulos), a área radicular específica (razão entre área radicular e massa total de raízes, excluindo a raiz pivotante e os nódulos); e a relação raiz / parte aérea (razão entre massa de raiz e massa de parte aérea). Além destes caracteres, foram calculadas pelo método clássico de análise de crescimento, as seguintes taxas de crescimento, para cada repetição experimental (Evans, 1972):

Taxa de crescimento absoluto (TCA):

$$TCA = \frac{W2 - W1}{T2 - T1}$$

Taxa de crescimento relativo (TCR):

$$TCR = \frac{\ln W2 - \ln W1}{T2 - T1}$$

Taxa de assimilação líquida (TAL):

$$TAL = \frac{W2 - W1}{Af2 - Af1} \times \frac{\ln Af2 - \ln Af1}{T2 - T1}$$

Onde W é a massa total, Af é a área foliar total, T é a época de coleta, sendo 1 relativo a 1ª coleta e 2 relativo a 2ª coleta

3.3 - Análises Estatísticas

A análise estatística foi realizada por análise de variância seguindo um modelo em blocos ao acaso, avaliando-se o efeito das fontes de variação (época de coleta, dose de P e genótipo) e suas interações através do teste F. Posteriormente foi efetuada uma decomposição da soma dos quadrados, de forma a obter uma estimativa do efeito de genótipo em cada época de coleta e dose de P, conforme o exemplo detalhado com os dados da Tabela 3.

Tabela 3: Exemplo de quadro completo de análise de variância para os dados de massa de raiz lateral (dados em g planta⁻¹)

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado Médio	Teste F
Repetição	3	0,244	0,081	3,06*
Coleta	1	2,541	2,541	95,65***
P	1	2,481	2,481	93,37***
Coleta x P	1	0,078	0,078	2,92
Genótipo	23	4,892	0,213	8,01***
Coleta x Gen	23	2,866	0,125	4,69***
P x Genótipo	23	1,580	0,069	2,59***
Col x P x Gen	23	0,838	0,036	1,37
Gen d/Col1 P1	23	1,554	0,068	2,54***
Gen d/Col1 P2	23	1,645	0,072	2,69***
Gen d/Col2 P1	23	3,614	0,157	5,91***
Gen d/Col2 P2	23	3,363	0,146	5,50***
Erro	285	7,572	0,027	
Total	383	23,092		
CV (%)		21,46		

Cabe registrar a equivalência da decomposição da soma dos quadrados (SQ) e dos respectivos graus de liberdade:

$$SQ \text{ Gen} + SQ \text{ Col} \times \text{Gen} + SQ \text{ P} \times \text{Gen} + SQ \text{ Col} \times \text{P} \times \text{Gen} = SQ \text{ Gen d/Col1 P1} + SQ \text{ Gen d/Col1 P2} + SQ \text{ Gen d/Col2 P1} + SQ \text{ Gen d/Col2 P2}$$

Onde : SQ = soma dos quadrados, Gen = Genótipo, Col = Coleta, P1 = baixo fósforo, P2 =alto fósforo.

Posteriormente foi efetuada outra decomposição da soma dos quadrados, de forma a efetuar um contraste entre doses de P dentro de cada cultivar e de cada coleta, com um teste F com um grau de liberdade. Por exemplo, para a massa da raiz lateral da cultivar Carioca (genótipo 14), tem-se:

Coleta	P	Total das repetições	Soma dos quadrados
1	1	1,565	2,449
1	2	3,176	10,087

Soma dos quadrados do contraste P d/G14 C1:

$$SQ = \frac{(2,449 + 10,087)}{4} - \frac{[(1,565 + 3,176)^2]}{8} = 0,324$$

Para 1 Grau de Liberdade, com QM = 0,324, testado contra o QM do erro de 0,027, tem-se um F de 12,21, significativo a 0,01%. Os cálculos das somas dos quadrados e os respectivos testes F foram efetuados em planilha elaborada no software Excel.

De forma a obter uma estimativa da magnitude da variabilidade genotípica dentro de cada situação estudada (dose de P e época de coleta), foi proposto o coeficiente de variação de genótipo, correspondente à raiz do quadrado médio (ou seja, uma estimativa da variância) dividido pela média respectiva de cada situação estudada. Como exemplo, para a massa de raiz lateral, onde as médias foram de respectivamente 0,584, 0,773, 0,775 e 0,907 g planta⁻¹ em P1C1, P1C2, P2C1 e P2C2, os coeficientes de variação de genótipo foram de, respectivamente, 44,53, 34,60, 51,16 e 42,15 %. Sendo assim, pretende-se obter uma medida da variação devida aos genótipos, em relação à média, dentro de cada situação (coleta e dose de P).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 - Parte Aérea

Os dados na Tabela 4 apresenta os valores de quadrado médio obtidos pela análise de variância dos dados de parte aérea em função das fontes de variação, suas interações e desdobramentos. A ausência de efeito da repetição para os caracteres avaliados demonstra que os 4 blocos estiveram expostos de maneira uniforme às variações do ambiente. Os coeficientes de variação foram baixos, não ultrapassando 20%, o que demonstra um adequado controle na instalação, condução e coleta do experimento. Foram observados efeitos significativos para coleta, nível de fósforo e genótipo para todos os caracteres avaliados (Tabela 4). A significância encontrada para genótipo demonstra a alta variabilidade genética do material estudado, relativa não somente à variação entre os hábitos de crescimento, mas também a diferenças genotípicas inerentes a materiais de mesmo hábito de crescimento, mas com diferentes padrões de acumulação de biomassa e que apresentam diferenças morfológicas na formação de tecidos e órgãos (Yan et al., 1995a; Nielsen et al., 2001). A interação entre coleta e nível de P não foi significativa para o número de folhas, a área foliar unitária, a área foliar específica e para a razão folha/caule (Tabela 4). Isto demonstra que a formação de novas folhas e a modificação da área foliar depende primeiramente da expressão da carga genética da planta ao longo de sua ontogenia, e que a adubação fosfatada atua como um fator de aumento na produção de folhas, mas não de inibição da produção, quando em ausência (Oliveira et al.; 1996; Snapp & Lynch, 1996).

Não foi encontrada significância estatística na interação entre P e genótipo para a área foliar unitária e a área foliar específica (Tabela 4). A arquitetura foliar do feijoeiro denota uma planta de folhas curtas com pouca expansão ao longo do seu ciclo (Vilhordo et al., 1996), sendo que a expansão foliar é um fator de forte controle genético por parte da planta (Lynch et al., 1991; Nielsen et al.; 2001). Este fato demonstra que os aumentos de área foliar total entre coletas podem estar ligados a emissão de novas folhas e não ao aumento da área foliar por folha. Os valores de quadrado médio encontrados para a interação coleta x genótipo (Col x Gen – Tabela 4) podem indicar que ocorre uma maior expressão da variabilidade genotípica no material avaliado ao longo da ontogenia, ou que a ontogenia implica em uma variação na expressão genotípica da planta.

A interação tripla entre coleta, genótipo e P não apresentou significância para a maioria dos fatores avaliados, exceto para a massa de caule e a razão massa de folha/massa de caule (Tabela 4). Contudo, a decomposição da soma dos quadrados avaliando o efeito da variabilidade genotípica dentro de cada coleta e cada nível de P (Gen d/C P), demonstra que este efeito pode ter ocorrido devido a um menor desenvolvimento da parte aérea na primeira coleta em baixo P (Gen d /C1P1), em decorrência de possíveis reduções na taxa de crescimento para diminuir a demanda por nutrientes e fotoassimilados. Já no desdobramento de genótipo dentro da 2ª coleta em baixo P (Gen d/ C2P1), é possível observar aumento dos valores de quadrado médio para a maioria dos caracteres avaliados, com níveis de significância estatística de até 0,1%, demonstrando que a avaliação de genótipos de feijoeiro no início do período reprodutivo (estádio R7) pode subestimar o potencial genético de crescimento da cultura em P limitante. O controle da partição de fotoassimilados entre processos metabólicos, como adição de biomassa, respiração e a própria fotossíntese depende da eficiência da planta na utilização de carbono, a qual pode variar em função do estágio ontogênico, de modificações ambientais e do status nutricional (Nielsen et al., 2001).

Tabela 4: Valores de quadrado médio obtidos pela análise de variância dos caracteres de parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8), com a decomposição da soma dos quadrados de genótipo dentro de cada dose de P e de cada coleta.

Fonte de variação	Graus de Liberdade	Número de folhas	Área foliar	Área foliar unitária	Área foliar específica	Massa de folhas	Massa de caule	Massa de parte aérea	Razão folha:caule
Repetição	3	3,9	7376	99,4	881	0,43	0,085*	1,01	0,112
Coleta	1	734,3***	502717**	420,8***	40693***	29,39***	9,927***	275,20***	2,742***
P	1	2132,9***	5877136**	8816,7***	12731***	134,10***	23,158***	426,81***	2,917***
Genótipo	23	162,3***	45255**	1140,3***	16166***	2,72**	0,741***	4,19***	2,630***
Col x P	1	0,0	33900**	21,1	82	1,26**	0,271**	34,90***	0,034
P x gen	23	27,5***	14542**	31,7	534	0,51***	0,187***	1,54***	0,400***
Col x gen	23	7,5**	14989**	56,0***	2567***	0,59***	0,115***	0,66***	0,349***
Col x P x gen	23	4,2	6605	28,7	338	0,18	0,049**	0,42	0,137*
Gen d/C1P1	23	11,7***	6008	283,4***	6769***	0,20	0,072***	0,43	0,711***
Gen d/C1P2	23	77,4***	17728**	364,0***	6419***	1,13***	0,361***	2,60***	0,526***
Gen d/C2P1	23	31,3***	15584**	242,3***	2899***	0,74***	0,121***	0,68**	1,325***
Gen d/C2P2	23	81,2***	42072**	366,9***	3519***	1,94***	0,539***	3,11***	0,954***
Erro	285	3,4	4930	20,8	371	0,15	0,025	0,33	0,087
CV (%)		16,85	19,32	13,14	9,60	20,81	17,89	18,18	13,66

*, **, *** Significativo aos níveis de 5, 1, e 0,1 % pelo teste F

Estes dados indicam que a seleção de genótipos de feijoeiro em condições de P limitante, em termos de caracteres associados à biomassa de parte aérea, deve ser feita em estádios posteriores a R7, onde seria maior a expressão da variabilidade genotípica, o que permitiria evitar subestimativas da variação genética dentro da espécie. Estes dados concordam com o observado por Araújo & Teixeira (2000) onde a expressão da variabilidade genética encontrada entre genótipos de feijoeiro foi maior no estágio de enchimento das vagens, o que indica que são necessárias coletas em vários estádios de crescimento para determinar em qual estágio é mais intensa a variabilidade genotípica (Lynch & Van Beem, 1993; Araújo, 2000; Araújo & Teixeira, 2000). No tratamento com alto P, foram encontrados valores significativos para a decomposição da soma dos quadrados para todos os caracteres avaliados, com aumento do quadrado médio entre coletas, exceto para a área foliar específica, que pode ser devido a um aumento no número e na massa de folhas em estádios posteriores (Tabela 4). Os efeitos significativos de genótipo dentro de coleta para as duas doses de P (Gen d/ C1 e C2 dentro de P2), comprovam que o suprimento de P do solo interfere na expressão do potencial genético em feijoeiro (Oliveira et al., 1987; Oliveira et al., 1996).

Na Tabela 5 são apresentados os coeficientes de variação devidos à variabilidade genotípica existente no material avaliado. O coeficiente de variação de genótipo esta sendo proposto como um índice que permite avaliar em que estágio ontogênico é maior a magnitude da variação genotípica para um determinado caracter em um determinado ambiente. Os dados da tabela 5 demonstram que a variabilidade genética na massa de folhas e na área foliar sob baixo P foi maior na segunda coleta (C2P1), o que confirma os dados apresentados na decomposição da soma de quadrados de coleta na dose mais baixa de P (Gen d/ C2P1- Tabela 1), que demonstram um maior efeito da variabilidade genotípica para estes dois caracteres na 2ª coleta.

Tabela 5: Coeficientes de variação de genótipos dos dados de parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8).

Tratamento	Número de folhas	Área foliar	Área foliar por folha	Área foliar específica
	-----%-----			
C1P1	47,84	36,39	54,00	40,01
C1P2	74,11	30,15	47,35	37,05
C2P1	56,38	46,83	54,39	29,24
C2P2	61,61	38,50	49,54	30,18
	Massa de folha	Massa de caule	Massa de parte aérea	Razão folha:caule
	-----%-----			
C1P1	41,59	52,93	41,61	38,81
C1P2	49,81	63,46	52,37	31,14
C2P1	57,33	44,76	30,98	58,00
C2P2	49,68	55,60	32,80	44,85

A demanda por uma quantidade cada vez mais elevada de fotoassimilados pela planta com o avanço da ontogenia, e o fato da massa e a área de folhas serem características vegetais de forte controle genético (Lynch et al., 1991; Portes, 1996; Nielsen et al., 2001) explicam a alta variabilidade genotípica expressas por estes caracteres na 2ª coleta, em R8. Em condições de estresse nutricional, é observada uma grande variabilidade genética no acúmulo de biomassa aérea, onde a planta de feijoeiro busca utilizar a estratégia de menor custo metabólico para elevação de sua taxa fotossintética (Lynch et al., 1991; Yan et al., 1995a;

Portes, 1996). Isto demonstra que a avaliação do desenvolvimento foliar em genótipos de feijoeiro em um único estágio de crescimento pode subestimar a expressão genética deste caracter devido à variação genotípica que o mesmo pode apresentar ao longo de sua ontogenia.

Entretanto, para a massa de parte aérea, o coeficiente de variação de genótipo foi maior na primeira coleta (Tabela 5), onde não ocorreu significância estatística no desdobramento de genótipo dentro de coleta na dose mais baixa de P (Gen d/ C1P1). (Tabela 4). A massa de parte aérea constitui um caracter dependente do somatório da ontogenia de vários órgãos da planta, os quais apresentam um crescimento diferenciado, mas sob um forte controle genético (Lynch et al., 1991; Portes, 1996; Snapp & Lynch, 1996). Porém, o crescimento da parte aérea pode apresentar grande variabilidade em função não só da diversidade genotípica entre diferentes materiais, mas também do status nutricional da planta. Sendo assim, o baixo efeito da variabilidade genotípica do material avaliado na decomposição da soma de quadrados de genótipo dentro da 1ª coleta em P1 (Gen/ C1P1 – Tabela 4) pode ter origem em um efeito de escala, no qual os valores de massa de parte aérea apresentariam grande variabilidade genotípica, mas valores reduzidos por conta da menor dose de P, o que diminuiria sua significância estatística. Além disso, as diferenças morfológicas presentes no material avaliado induziriam a uma maior heterogeneidade das variâncias obtidas, que seria maior na menor dose de P, uma vez que em baixos níveis de P no solo a velocidade de acúmulo de biomassa pela planta de feijoeiro pode variar em função do potencial genético da planta para adaptação ao estresse (Lynch & van Beem, 1993; Yan et al., 1995a; Portes, 1996; Nielsen et al., 2001). Desta forma, a magnitude dos valores absolutos do caracter avaliado pode interferir na avaliação conjunta de genótipos de feijoeiro para desenvolvimento em solos com baixos teores de P.

Na Tabela 6 estão os valores médios obtidos em cada coleta para o número e massa de folhas dos genótipos avaliados, com avaliação das diferenças entre as duas doses de P pelo teste F. Nos genótipos com hábito de crescimento determinado (Tipo I), não foi possível observar diferenças significativas entre níveis de P na 1ª coleta para o número de folhas e para massa de folhas, com exceção dos genótipos Iraí e Pop 59 (Tabela 6). Este fato reforça a idéia de que a formação de folhas é um fator de forte controle genético na planta, influenciado muito mais pelo hábito de crescimento da planta do que pelo teor de P no solo (Portes, 1996), embora ocorra sempre uma maior formação de folhas no tratamento com 80 mg P kg⁻¹.

Entretanto, os genótipos Capixaba Precoce e Manteigão PC também apresentaram um comportamento diferenciado. Enquanto o cultivar Manteigão PC apresentou um comportamento similar aos genótipos de tipo I, apresentando diferenças estatísticas entre doses de P somente na 2ª coleta, o genótipo Capixaba Precoce apresentou um comportamento distinto dos demais materiais apresentando diferenças significativas entre doses de P para o número de folhas e a massa foliar somente na 1ª coleta (Tabela 6). Como estes dois genótipos têm em comum a precocidade, pode-se deduzir que a formação e abscisão de folhas são dependentes da velocidade de crescimento e da ontogenia da planta, podendo ser estimulada pela entrada no período reprodutivo, devido a uma maior necessidade de translocação de fotoassimilados para enchimento das vagens.

Tabela 6: Número e massa de folhas de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Genótipos	Número de folhas (planta ⁻¹)				Massa de folha (g planta ⁻¹)			
	1ª coleta		2ª coleta		1ª coleta		2ª coleta	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
-----Tipo I-----								
Constanza	7,5	9,3	7,9	12,3*	1,08	1,60	1,13	2,43*
Goiano	4,9	6,1	6,4	8,5	0,70	0,94	0,90	1,52*
Irai	6,0	8,3	7,4	9,6	0,84	1,50*	0,84	1,87*
Pop 59	6,4	8,5	6,9	9,8*	0,90	1,63*	0,95	1,76*
Pop 71	5,1	7,1	5,5	9,0*	0,93	1,42	1,08	2,18*
Média	6,0	7,9	6,8	9,8	0,89	1,42	0,98	1,95
-----Tipo II-----								
BAT 477	6,9	9,5*	11,8	15,8*	1,22	2,02*	2,19	3,44*
Guapo	6,8	11,6*	10,4	15,8*	1,02	1,83*	1,78	2,93*
Ica Pijao	6,3	11,0*	10,3	15,8*	1,14	2,68*	1,98	3,39*
Manteigão	5,3	6,4	5,8	8,4*	0,86	1,35	1,13	2,25*
Rico 23	8,6	12,8*	11,1	15,0*	1,55	2,53*	2,03	3,00*
Rio Tibagi	7,0	11,0*	11,3	14,6*	1,20	2,50*	1,93	3,00*
Safira	9,5	14,8*	13,4	17,1*	1,40	2,43*	1,56	3,06*
Xodó	6,0	9,8*	8,5	16,0*	1,21	2,17*	1,70	4,01*
Média	7,3	11,0	10,0	14,2	1,24	2,20	1,67	3,06
-----Tipo III-----								
Aporé	6,1	12,6*	8,8	14,9*	0,93	2,85*	1,66	3,20*
Capixaba	5,1	9,3*	7,5	9,3	0,79	1,73*	1,27	1,78
Carioca	6,3	9,9*	10,6	15,6*	0,98	2,08*	1,96	3,65*
Flor	11,8	19,6*	16,4	19,6*	1,01	2,79*	1,21	2,72*
Jalo EEP	6,9	10,8*	7,9	11,9*	1,18	2,15*	1,25	2,54*
Ouro Negro	6,1	9,8*	9,0	13,1*	0,97	2,14*	1,44	2,57*
Puebla 152	8,8	17,3*	12,3	20,6*	1,58	2,86*	2,07	3,72*
Média	7,3	12,8	10,4	15,0	1,06	2,37	1,55	2,88
-----Tipo IV-----								
CF 840694	8,0	12,3*	10,5	16,8*	1,00	2,40*	2,12	3,99*
CF 840704	7,5	15,3*	12,0	16,4*	0,99	2,61*	1,63	2,87*
G 12896	9,6	24,1*	13,9	27,9*	0,92	2,52*	1,01	2,65*
G 12930	9,3	18,1*	13,0	17,5*	1,22	2,49*	1,33	2,73*
Média	8,6	17,5	12,4	19,7	1,03	2,51	1,52	3,06
Média Geral	7,1	11,9*	9,9	14,6*	1,07	2,13*	1,51	2,80*

* Diferença significativa entre doses de P, dentro de cada coleta, pelo teste F a 5%.

A menor formação de folhas em baixo P reflete uma resposta da planta de feijoeiro ao estresse nutricional (Lynch et al., 1991). Mas este dado também pode representar um processo de abscisão de folhas basais, que visa ou a eliminação de drenos, já que as mesmas tendem a apresentar uma menor atividade fotossintética devido ao sombreamento, ou a retranslocação de fotoassimilados e ciclagem de nutrientes para mitigar efeitos do estresse de P (Youngdahl, 1990). Os demais genótipos apresentaram um comportamento similar à média geral, com um maior número e massa de folhas em altos níveis de P e na 2ª coleta (Tabela 6). Como estes caracteres se relacionam com a ontogenia natural da planta, este aumento entre coletas representa uma tendência natural de formação de novas folhas e aumento de biomassa.

Na Tabela 7 são apresentados os dados de área foliar total, área foliar unitária e a área foliar específica. Para estes três caracteres, foram encontradas diferenças significativas entre doses de P pelo teste F, com predomínio de maiores valores de área foliar total, unitária e específica na dose mais alta de P. A redução da área foliar total na dose mais baixa de P (20 mg P kg^{-1}) pode estar relacionada tanto a limitações na produção de folhas, como a uma intensificação da abscisão foliar visando diminuir o sombreamento de folhas basais e favorecer a ciclagem de nutrientes e realocação de fotoassimilados nos órgãos reprodutivos (Youngdahl, 1990; Snapp & Lynch, 1996; Del Pin, 2004; Trindade et al., 2005). Estes dados estão de acordo com o observado por Lynch et al. (1991), que estudando o desenvolvimento de plantas de feijoeiro em 3 níveis de P encontraram limitações ao aumento da área foliar em baixos teores de P no substrato.

A ausência de diferenças estatística entre as doses de P para os dados de área foliar específica (Tabela 7) indica que os aumentos na área foliar e na área foliar unitária em P2 ocorreram em função de uma maior formação de folhas e que a alongação representada pelo aumento na área foliar unitária ocorreu juntamente com um espessamento das folhas pré-existentes. Este fato demonstra que a principal estratégia da planta de feijoeiro para a elevação de sua atividade fotossintética seria a formação de novas folhas (Portes, 1996). Para dicotiledôneas com arquitetura semelhante a do feijoeiro, a ampliação da área fotossintética é mais favorecida por um aumento em quantidade de folhas que pela expansão foliar, devido ao ângulo de inserção foliar, tamanho reduzido de folhas e seu curto ciclo vegetativo (Evans, 1972; Lynch et al., 1991).

Contudo, os dados da Tabela 7 demonstram que os baixos teores de P no solo podem levar a uma redução na produção de novas folhas, o que pode reduzir a taxa fotossintética da planta, refletindo diretamente em seu crescimento e na produtividade da cultura em estádios posteriores (Araújo et al., 1997; 2000). De acordo com Jones (1971), em *Phaseolus vulgaris*, o índice de área foliar na floração tem influência direta sobre a produção de matéria seca total e o rendimento de grãos.

Embora houvesse um aumento da área foliar unitária decorrente de uma maior dose de P (Tabela 7), o que representaria uma pequena alongação de folhas, esta alongação não permitiu que fossem encontradas diferenças significativas entre doses de P para a área foliar específica, exceto para os genótipos Goiano Precoce, Guapo Brilhante, Xodó e Carioca na 1ª coleta, e nos materiais Puebla, CF 840704 e G 12896 nas duas coletas (Tabela 7). É considerado que quanto maior for o valor da área foliar específica, que expressaria uma maior produção de área foliar por unidade de C alocado em folhas, menor terá sido a demanda de esqueletos de carbono para expansão foliar, o que representa uma maior eficiência de utilização de fotoassimilados por parte da planta (Evans, 1972). Dessa forma, a maior área foliar encontrada nestes genótipos em condição de alto P demonstra uma maior plasticidade no crescimento foliar, que pode variar em função do estágio ontogênico. Contudo, as plantas com crescimento determinado (Tipo I) apresentaram valores de área foliar específica superiores aos materiais de porte indeterminado, com crescimento contínuo e maior alongação de folhas no estágio de enchimento de vagens. Este fato demonstra que em materiais de crescimento determinado (Tipo I), uma menor emissão de folhas pode ser compensada pela formação de folhas de maior tamanho, mais finas e com um ângulo de inserção que vise maximizar a captação de luz e radiação solar.

Tabela 7: Área foliar, área foliar unitária e área foliar específica de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Genótipo	Área foliar (cm ² planta ⁻¹)				Área foliar unitária (cm ²)				Área foliar específica (cm ² g ⁻¹)			
	1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta		1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta		1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
-----Tipo I-----												
Constanza	253	391*	230	527*	34	43*	30	42*	237	244	212	221
Goiano	204	308*	198	347*	42	51*	31	42*	300	335*	221	230
Irai	227	401*	182	439*	38	48*	25	46*	269	269	219	237
Pop 59	249	413*	207	405*	40	49*	31	42*	280	256	218	232
Pop 71	257	407*	227	496*	51	57*	43	55*	281	290	211	228
Média	238	384	209	443	41	50	32	45	273	279	216	230
-----Tipo II-----												
BAT 477	251	403*	393	634*	36	43	34	40*	208	205	182	185
Guapo	179	385*	270	525*	26	33*	26	34*	178	209*	153	179
Ica Pijao	205	521*	364	660*	33	47*	36	42*	182	193	186	198
Manteigão	202	320*	240	523*	40	50*	42	63*	236	242	214	234
Rico 23	301	539*	391	632*	35	41	35	42*	195	210	194	211
Rio Tibagi	224	476*	328	540*	32	43*	29	37*	186	191	172	185
Safira	247	450*	286	521*	26	31	22	31*	177	186	188	171
Xodó	215	454*	289	704*	35	47*	34	44*	179	210*	170	176
Média	238	448	307	584	34	42	32	43	195	208	188	195
-----Tipo III-----												
Aporé	177	544*	267	540*	29	43*	31	36	192	191	162	172
Capixaba	146	358*	240	374*	28	39*	32	41*	185	207	191	211
Carioca	189	460*	321	631*	31	46*	30	40*	195	225*	164	174
Flor de Mayo	172	499*	187	395*	15	26*	12	20*	170	180	156	147
Jalo EEP	258	452*	244	546*	36	42	31	46*	219	211	196	216
Ouro negro	214	482*	300	550*	35	50*	33	42*	218	226	222	216
Puebla 152	244	528*	331	722*	28	31	27	35*	154	185*	162	198*
Média	200	475	270	537	29	40	28	37	190	204	179	191
-----Tipo IV-----												
CF 840694	191	406*	260	555*	23	33*	25	33*	193	171	123	140
CF 840704	154	462*	247	518*	20	31*	21	32*	161	178	155	185*
G 12896	167	532*	194	609*	18	22	14	22*	182	213*	195	228*
G 12930	191	412*	205	397*	20	23	16	23*	162	166	157	146
Média	176	453	227	520	20	27	19	28	175	182	158	175
Média Geral	213	442*	267	533*	31	40*	29	39*	206	216*	184	197*

* Diferença significativa entre doses de P, dentro de cada coleta, pelo teste F a 5%.

A tabela 8 é referente aos valores médios de massa de caule, vagens e a razão entre a massa de folhas e a massa de caule dos genótipos estudados. O material crescido em alto P foi estatisticamente superior ao material crescido sob P limitante em ambas as coletas para os 3 caracteres avaliados (Tabela 8). Os materiais de tipo I apresentaram uma menor massa de caule independente da dose de P aplicada ao solo, o que está ligado provavelmente ao hábito de crescimento determinado (Vilhordo et al., 1996). Ocorreu uma maior massa de vagens nos genótipos sob alto P, o que serve de indício de um possível aumento da produtividade em resposta a adubação fosfatada. Além disto, é possível observar que a maioria dos materiais cuja massa de vagens superou o valor de 1g planta⁻¹ em P2 apresentaram valores de área foliar específica superiores a 200 cm² g⁻¹ (Tabela 7), o que além de indicar uma relação entre

uma maior área foliar específica e a produtividade em decorrência de uma maior atividade fotossintética, indica também uma maior eficiência no uso destes fotoassimilados, que pode estar ocorrendo não somente em seu sítio de absorção (folhas), mas também em outros órgãos da planta. (Evans, 1972; Nielsen et al., 2001).

Os maiores valores de massa de caule em P2 indicam um maior investimento de biomassa em caule decorrente não só de um maior crescimento da planta, mas também de uma maior necessidade de sustentação. Os dados observados para massa de caule e vagens na dose P1 (Tabela 8) demonstra que a resposta da planta a um determinado estresse pode variar em função do estágio de crescimento, de seu potencial genético e das condições do ambiente (Furlani & Machado, 2002).

Tabela 8: Massa seca de caule, vagens e razão folha caule de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Genótipo	Massa de caule (g planta ⁻¹)				Massa de vagem (g planta ⁻¹)		Razão folha: caule (g g ⁻¹)			
	1 ^a Coleta		2 ^a Coleta		2 ^a Coleta		1 ^a Coleta		2 ^a Coleta	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
-----Tipo I-----										
Constanza	0,48	0,71*	0,79	1,24*	0,30	1,04*	7,5	9,3	7,9	12,3*
Goiano	0,33	0,47	0,56	0,70	0,62	1,49*	4,9	6,1	6,4	8,5
Irai	0,44	0,66	0,66	0,94*	0,67	1,89*	6,0	8,3	7,4	9,6
Pop 59	0,49	0,68	0,68	1,01*	0,67	1,09	6,4	8,5	6,9	9,8*
Pop 71	0,50	0,67	0,76	1,04*	0,85	1,05	5,1	7,1	5,5	9,0*
Média	0,45	0,64	0,69	0,99	0,62	1,31	5,98	7,86	6,82	9,84
-----Tipo II-----										
BAT 477	0,40	0,71*	0,73	1,17*	0,05	0,75*	6,9	9,5*	11,8	15,8*
Guapo	0,48	0,76*	0,71	1,23*	0,13	0,86*	6,8	11,6*	10,4	15,8*
Ica Pijao	0,59	1,37*	1,02	1,82*	0,18	0,80*	6,3	11,0*	10,3	15,8*
Manteigão	0,47	0,62	0,72	1,15*	0,38	1,34*	5,3	6,4	5,8	8,4*
Rico 23	0,64	1,10*	1,06	1,63*	0,32	0,98*	8,6	12,8*	11,1	15,0*
Rio Tibagi	0,50	0,93*	0,83	1,21*	0,39	0,37	7,0	11,0*	11,3	14,6*
Safira	0,76	1,27*	1,03	1,77*	0,23	0,92*	9,5	14,8*	13,4	17,1*
Xodó	0,53	0,92*	0,87	1,74*	0,27	0,69	6,0	9,8*	8,5	16,0*
Média	0,55	0,96	0,87	1,47	0,24	0,84	7,05	10,86	10,33	14,81
-----Tipo III-----										
Aporé	0,56	1,41*	0,91	1,93*	0,28	1,23*	6,1	12,6*	8,8	14,9*
Capixaba	0,35	0,90*	0,70	1,11*	0,46	1,97*	5,1	9,3*	7,5	9,3
Carioca	0,53	0,81*	0,93	1,99*	0,34	0,89*	6,3	9,9*	10,6	15,6*
Flor de Mayo	0,78	1,47*	0,92	1,30*	0,20	0,77*	11,8	19,6*	16,4	19,6*
Jalo EEP	0,66	1,03*	0,98	1,33*	0,72	1,78*	6,9	10,8*	7,9	11,9*
Ouro negro	0,40	0,80*	0,65	1,04*	0,41	1,39*	6,1	9,8*	9,0	13,1*
Puebla 152	0,77	1,59*	0,97	1,98*	0,20	1,16*	8,8	17,3*	12,3	20,6*
Média	0,58	1,14	0,87	1,53	0,37	1,31	7,30	12,76	10,36	15,00
-----Tipo IV-----										
CF 840694	0,42	0,72*	0,67	1,05*	0,13	1,24*	8,0	12,3*	10,5	16,8*
CF 840704	0,37	1,13*	0,52	1,03*	0,30	1,62*	7,5	15,3*	12,0	16,4*
G 12896	0,31	1,04*	0,45	1,20*	0,50	2,34*	9,6	24,1*	13,9	27,9*
G 12930	0,46	0,97*	0,55	1,10*	0,67	2,51*	9,3	18,1*	13,0	17,5*
Média	0,39	0,97	0,55	1,10	0,40	1,93	8,60	17,45	12,35	19,65
Média Geral	0,51	0,95	0,78	1,32	0,38	1,26	7,10	11,90	9,90	14,60

* Diferença significativa entre doses de P, dentro de cada coleta, pelo teste F a 5%.

Para a razão folha/caule, foram observados aumentos significativos na maior dose de P em ambas as coletas (tabela 8), com exceção do genótipo Capixaba Precoce, que só apresentou diferenças significativas na 1ª coleta; dos genótipos Constanza, Pop 59, Pop 71 e Manteigão PC que somente apresentaram diferenças entre doses de P na 2ª coleta; e dos genótipos Goiano Precoce e Irai, que não apresentaram diferenças significativas nas duas coletas (Tabela 8). Todos estes genótipos têm em comum o início precoce da floração, em torno de 30 dias, o que leva a crer que a resposta a adubação fosfatada pode ser modificada em função do ciclo da cultura. A taxa de crescimento de uma planta sofre variação em função da disponibilidade do nutriente e da variação de seus teores em solução (Oliveira & Silva, 1990; Marschner, 1995; Anghinoni & Meurer, 1999). Para o caso de um nutriente como fósforo, com baixos coeficientes de difusão e baixa mobilidade na solução do solo (Araújo, 2000; Vance et al., 2003), um ciclo mais precoce pode determinar uma demanda por nutrientes maior que os disponíveis em solução, o que pode levar a um menor crescimento e uma menor formação de folhas, com conseqüente redução da razão folha / caule mesmo em altos teores de P no solo. Contudo, a relação entre a massa de folhas e a massa de caule é um fator controlado geneticamente e alta herdabilidade na planta, mantido em equilíbrio para manutenção de sua arquitetura (Fernández et al., 1986; Rodrigues et al., 2002). O aumento no número de folhas ocorre sempre em conjunto com a alongação do caule, sobretudo em cultivares de hábito indeterminado, uma vez que a formação de folhas ocorre em conjunto com o crescimento do caule (Portes, 1988; Lynch et al., 1991; Oliveira & Silva, 1990).

A figura 1 apresenta os dados de massa de parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro em duas épocas de coleta e dois níveis de P no solo, que permite avaliar a grande variabilidade genotípica do material estudado. Ocorre um aumento da massa de parte aérea na maior dose de P nas duas coletas. Contudo, na 1ª coleta os genótipos Constanza, Goiano Precoce, Pop 71 e Manteigão não apresentaram diferenças estatísticas entre os dois níveis de P, o que demonstra que um ciclo curto e um crescimento determinado pode influenciar na magnitude da resposta a adubação fosfatada.

O maior crescimento de parte aérea no tratamento com 80 mg P kg⁻¹ foi alcançado pela cultivar Puebla 152 (6,85 g na 2ª coleta), e o menor crescimento de parte aérea em alto P foi apresentado pelo genótipo Goiano Precoce (3,71 g na 2ª coleta) (Figura 1), resultados semelhantes aos encontrados por Araújo & Teixeira (2000). Comparando estes dois genótipos é possível perceber que o ciclo da cultura e o hábito de crescimento são determinantes na resposta a adubação em condições de maior disponibilidade de nutrientes (Araújo & Teixeira, 2000). Este fato tem conseqüências diretas sobre a produção vegetal em condições de alta oferta de insumos. Uma vez que o acúmulo de biomassa pelo vegetal tem correlação positiva com a translocação de fotoassimilados para os grãos no período reprodutivo e a produtividade da cultura (Jones, 1971; Oliveira et al., 1987; Oliveira & Silva, 1990; Araújo & Teixeira, 2003), mesmo que um ciclo curto permita uma maior flexibilidade do agricultor na venda do produto (Yokoyama, 2002), por outro lado, um ciclo mais curto em feijoeiro pode implicar em um menor acúmulo de biomassa e em uma menor translocação de nutrientes e fotoassimilados para os órgãos reprodutivos, o que leva a uma redução da produtividade da cultura (Portes, 1996).

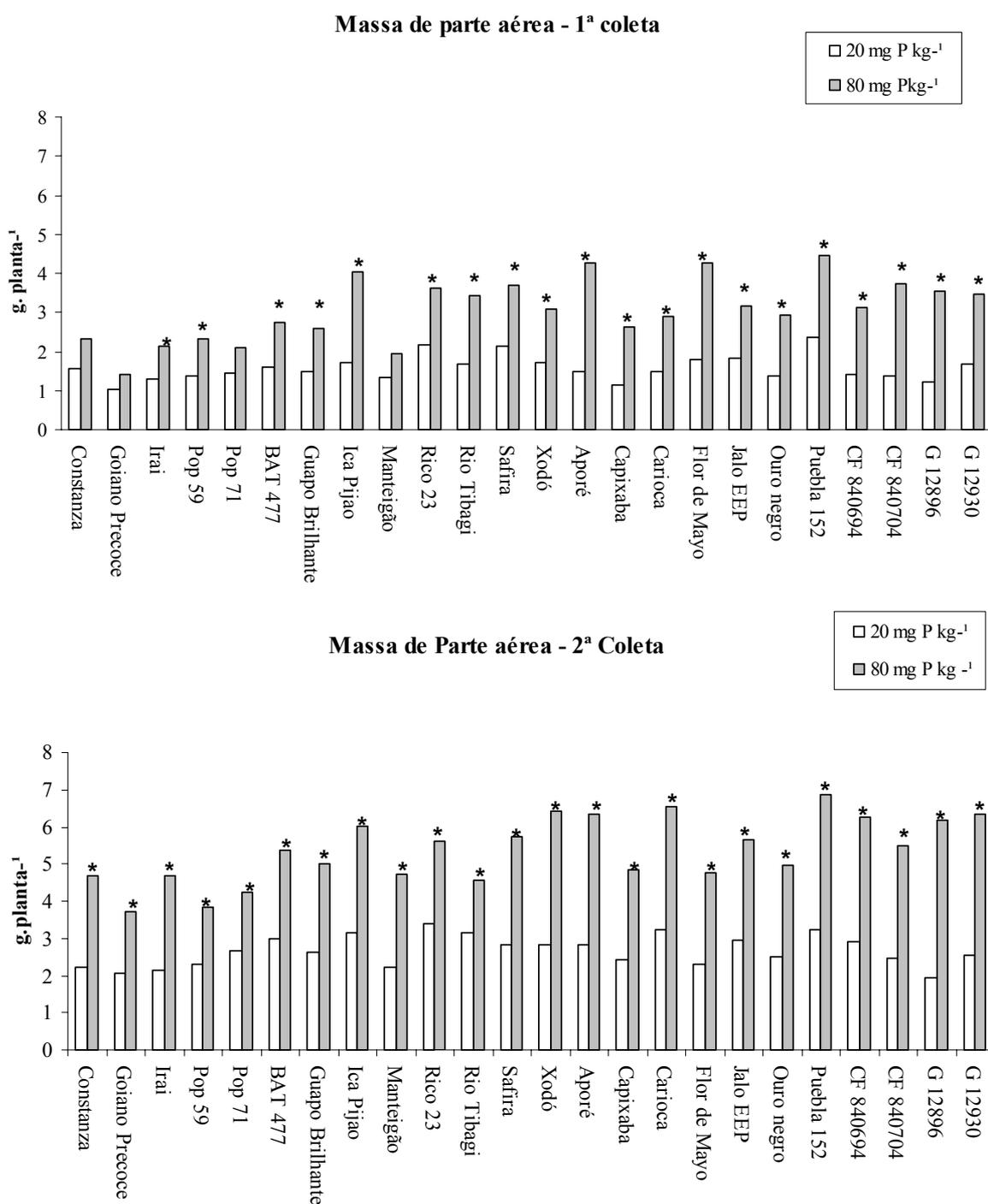


Figura 1: Massa de parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro sob duas doses de P no solo e em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8). * Diferença significativa entre doses de P ao nível de 5%.

Em baixo P, foi encontrada uma maior produção de biomassa em genótipos de Tipo II e III, e uma menor produção de biomassa por parte dos genótipos silvestres (G 12896 e G 12930) e das variedades locais (Pop 71 e Pop 59) (Figura 1). Em baixo P, os cultivares Puebla 152 e Carioca apresentaram a maior produção de massa de parte aérea (3,23 g em ambos os genótipos) e o genótipo G 12896 apresentou a menor massa de parte aérea (1,95 g) (Figura 1). A eficiência de utilização de P do cultivar Carioca em condições de P limitante é reportada em vários estudos de eficiência de aquisição e uso de P (Oliveira et al., 1987; Lynch et al., 1991; Lynch, 1995; Ge et al., 1999; Araújo et al., 1998; 2000; 2005). Estes dados concordam com o observado por Araújo et al. (1997), que avaliando genótipos selvagens e cultivados de feijoeiro demonstraram que embora genótipos não melhorados representem uma importante fonte de variabilidade genética, apresentam uma menor tolerância ao suprimento limitado de P no solo. Isto indicaria que o processo de seleção e melhoramento das cultivares modernas, ao visar um maior crescimento da parte aérea e produtividade, determinou uma maior eficiência de uso de P, uma vez que há uma resposta direta da adubação fosfatada na produção de biomassa (Araújo et al., 1997).

Os dados da tabela 9 reportam os valores de quadrado médio resultantes da análise de variância das taxas de crescimento absoluto (TCA), taxa de crescimento relativo (TCR) e taxa de assimilação líquida (TAL) dos 24 genótipos de feijoeiro avaliados no experimento. A análise de variância indica que não houve efeito de bloco para estes dados, demonstrando que todos os genótipos avaliados foram expostos as mesmas variações do ambiente. Porém os coeficientes de variação encontrados para as taxas calculadas foram elevados. Este é um problema inerente ao método clássico de análise de crescimento, que ocorre devido à variabilidade inerente ao acúmulo contínuo de biomassa pelo vegetal ao longo de sua ontogenia, que causa uma heterogeneidade derivada dos diferentes valores de massa seca obtidos em diferentes estádios de crescimento (Evans, 1972; Araújo, 2003). É observado um efeito significativo de P na TCA (Tabela 9), indicando que o P tem um efeito de elevação nos valores desta taxa que não ocorre na TCR e na TAL (Araújo, 1996). Porém, existiu um forte efeito de genótipo para as três taxas de crescimento, indicando que a variabilidade genotípica do material avaliado implicou em diferentes padrões de crescimento e acúmulo de biomassa, concordando com o observado por Araújo et al. (2000).

Tabela 9: Valores de quadrado médio obtidos pela análise de variância das taxas de crescimento de 24 genótipos de feijoeiro sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8), com a decomposição da soma dos quadrados de genótipo dentro de cada dose de P.

Fonte de variação	Graus de Liberdade	Taxa de Crescimento Absoluto	Taxa de Crescimento Relativo	Taxa de Assimilação Líquida
Repetição	3	2496	330	1,92
P	1	526243***	41	15,97
Genótipo	23	19350***	1303***	16,59**
P x gen	23	6986	417	5,81
G d/P1	23	8830	938**	14,10**
G d/P2	23	17507***	782*	8,29
Erro	141	6661	444	7,06
CV (%)		45,07	47,26	50,50

*, **, *** Significativo aos níveis de 5, 1, e 0,1 % pelo teste F

Não foi observado efeitos de interação P x genótipo para as três taxas de crescimento (Tabela 9). Mas a decomposição da soma de quadrados de genótipo dentro de dose de P demonstra um efeito significativo de genótipos dentro da dose de P (Gd/ P) para a TAL em P1, para a TCA em P2 e para TCR em ambas as doses de P. A TCA representa o acúmulo de biomassa de uma planta em um período de tempo (Evans, 1972), que no caso deste experimento vai do estágio R7 até o estágio R8. Uma vez que foi observado um maior acúmulo de biomassa na maior dose de P (Figura 1), é esperado um maior efeito da variabilidade genotípica do material avaliado para a taxa de crescimento absoluto na dose P2. A TAL avalia a biomassa acumulada pela planta ao longo do tempo em função da área foliar disponível para aquisição de carbono por fotossíntese (Evans, 1972). Os resultados obtidos da decomposição dos valores de quadrado médio de genótipo dentro da dose P1 para a TAL indicam que apesar da dose de P não implicar em uma maior TAL, existe uma variação desta taxa entre os genótipos avaliados. (Evans; 1972, Hunt, 1982; Araújo, 2003).

A decomposição da soma de quadrados do efeito de genótipo dentro da dose de P para a TCR resultou em valores significativos de quadrado médio nas duas doses de P, com maiores valores de quadrado médio na dose P1 (Tabela 6). A TCR indica o quanto a planta pode adquirir de biomassa em função da massa pré-existente em um espaço de tempo, funcionando como uma função de “juros compostos” (Evans, 1972; Hunt, 1982). Como os dados da figura 1 indicam uma menor biomassa na menor dose de P, é esperado que os genótipos crescidos neste tratamento expressem maiores estratégias de acúmulo de biomassa sob estresse, como um ciclo mais lento e um maior crescimento por unidade de nutriente acumulada, o que é apontado pelos valores de quadrado médio da decomposição do efeito da variabilidade genotípica do material avaliado nas duas doses de P.

A figura 2 apresenta os valores obtidos para a Taxa de crescimento absoluto (TCA) dos 24 genótipos de feijoeiro avaliados no experimento, calculada pelo método clássico de análise de crescimento vegetal, utilizando os dados de massa total da planta. Foram encontradas diferenças significativas entre doses de P em 10 genótipos. Pode-se observar que existe uma maior TCA nos genótipos crescidos em alto P, com exceção do genótipo Rio Tibagi, o que demonstra que a adubação fosfatada promove um maior acúmulo de biomassa com o avanço da ontogenia do material (Oliveira et al., 1982; Oliveira et al., 1987; Araújo & Teixeira, 2000).

No entanto, não foram encontradas diferenças estatísticas significativas para dose de P em todos os genótipos avaliados, o que ocorre em função dos altos coeficientes de variação das taxas calculadas pelo método clássico de análise de crescimento vegetal (Evans, 1972; Araújo, 2003). O padrão distinto de acúmulo de biomassa no genótipo Rio Tibagi pode estar relacionado tanto a um pequeno crescimento da planta, como a um crescimento rápido em estádios anteriores a formação de vagens na dose mais alta de P, que diminuiria durante o enchimento de vagens devido ao fato da planta estar próxima de seu porte máximo e para favorecer a formação de grãos. Em contrapartida no tratamento com baixo P, este genótipo apresentaria um crescimento mais lento, mas contínuo, que compensaria a menor aquisição de biomassa com uma melhor utilização de nutrientes e fotoassimilados (Evans, 1972).

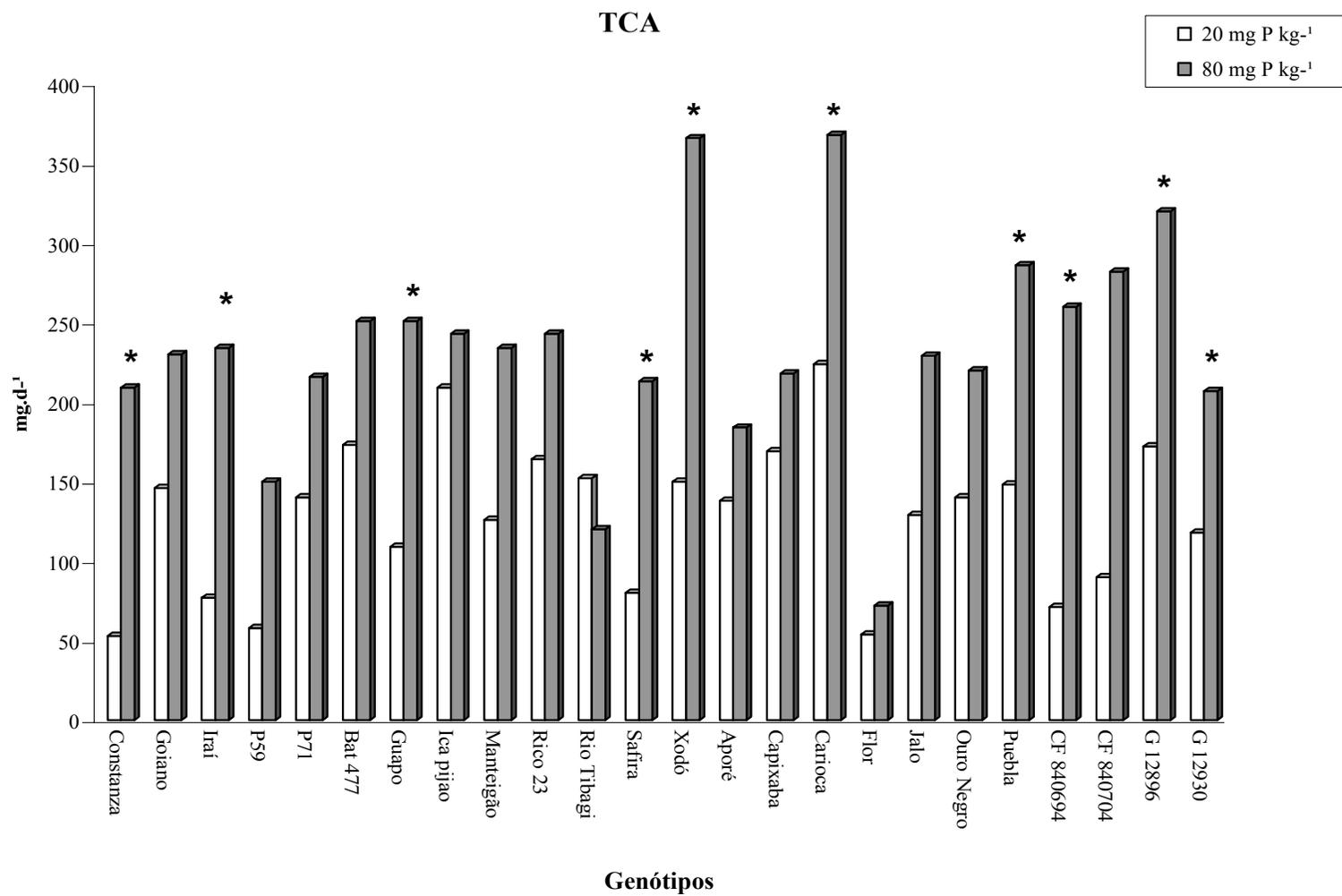


Figura 2: Taxa de crescimento absoluto de 24 genótipos de feijoeiro em duas doses de P no solo, calculada entre os estádios R7 e R8.

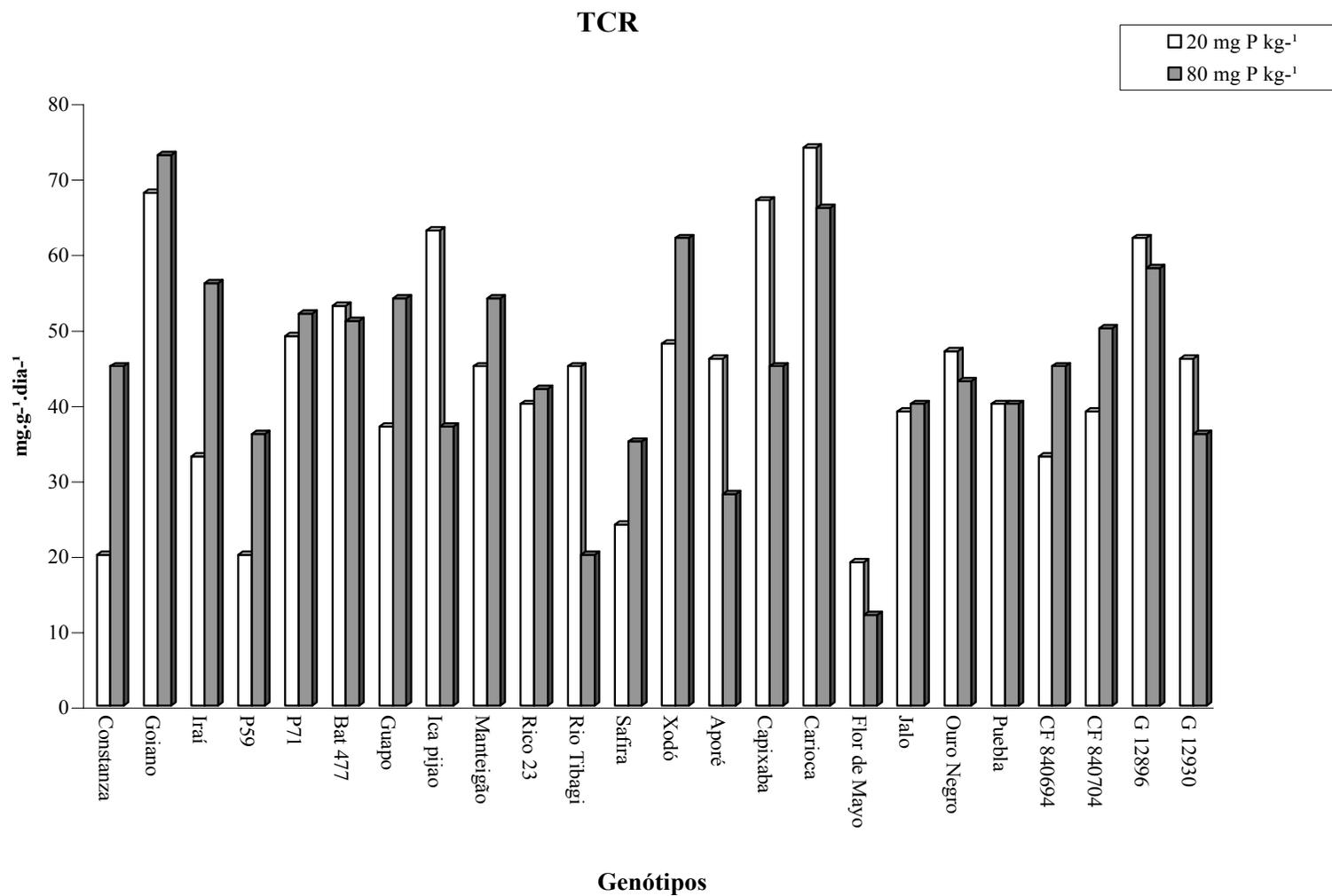


Figura 3: Taxa de crescimento relativo de 24 genótipos de feijoeiro em duas doses de P no solo, calculada entre os estádios R7 e R8.

A figura 3 apresenta os dados de taxa de crescimento relativo (TCR) dos genótipos de feijoeiro nas duas doses de P no solo. A TCR apresentou um comportamento distinto da TCA. A princípio, pode-se perceber que na maior parte dos genótipos de crescimento indeterminado (Tipos II, III e IV) não há diferenças no crescimento relativo entre doses de fósforo, embora o acúmulo de biomassa tenha sido maior na maior dose de P no solo (Figura 1). Isto pode indicar que a velocidade de crescimento na dose mais baixa de P seria reduzida para adaptar a ontogenia da planta aos teores de P do solo. Em contrapartida, no tratamento com 80 mg P kg⁻¹, estes genótipos acumulariam uma maior biomassa nos estádios iniciais de crescimento, reduzindo este acúmulo na formação de vagens para favorecer o enchimento dos grãos.

Desta forma, é possível identificar dois padrões de TCR nos genótipos avaliados. Em alto P, a planta apresentaria um crescimento inicial mais rápido e reduziria este acúmulo de biomassa para alocar nutrientes e fotoassimilados em vagens e grãos no período reprodutivo, enquanto que sob P limitante, a planta apresentaria um menor crescimento inicial, com um possível retardo de seu ciclo, visando reduzir as expensas da planta por fotoassimilados e nutrientes para sincronizar o período de maior demanda de recursos com o período de enchimento de vagens e grãos. A produção de folhas e raízes durante o período reprodutivo representa uma adaptação ao estresse nutricional, uma maior eficiência na partição de fotoassimilados e uma melhor utilização de P (Jones, 1971; Oliveira et al., 1987; Oliveira & Silva, 1990; Araújo & Teixeira, 2000).

A figura 4 representa a Taxa de assimilação líquida (TAL) dos genótipos de feijoeiro estudados, que representa uma relação da biomassa adquirida ao longo do tempo com a área foliar. O teste F não apontou diferenças estatísticas significativas entre as doses de P. Isto pode ser devido não somente aos altos coeficientes de variação encontrados nas taxas de crescimento vegetal, mas também devido ao fato de que quanto menor a área foliar, mais significativo é o aumento em biomassa obtido por unidade desta área foliar.

Contudo, a taxa de assimilação líquida apresentada por estes materiais em baixo P pode estar relacionada a uma maior formação e retenção de folhas pré-existentes nos estádios posteriores a floração, para favorecer o enchimento de vagens. Deve ser levado em consideração que plantas que apresentam alta abscisão foliar entre duas coletas tendem a ser favorecidas no cálculo da taxa de assimilação líquida (Evans, 1972), sendo que sob deficiência de nutrientes, é comum a estratégia de descarte de folhas para redução de drenos e ciclagem de nutrientes (Snapp & Lynch, 1996; Araújo et al., 1997; 2000; Trindade et al., 2005). Os dados apresentados concordam com o encontrado por Araújo & Teixeira (2000), que demonstraram que o baixo suprimento de P para o feijoeiro inibe a formação de novas folhas, mas não modifica a taxa de assimilação líquida.

Os resultados decorrentes dos dados de parte aérea apresentados demonstram uma grande expressão da variabilidade genotípica no material avaliado com o avanço da ontogenia e a elevação dos teores de P no solo. Isto comprova que a seleção de genótipos de feijoeiro com potencial genético para crescimento em baixos níveis de P corre menos risco de subestimativas se conduzida em estádios posteriores a R7.

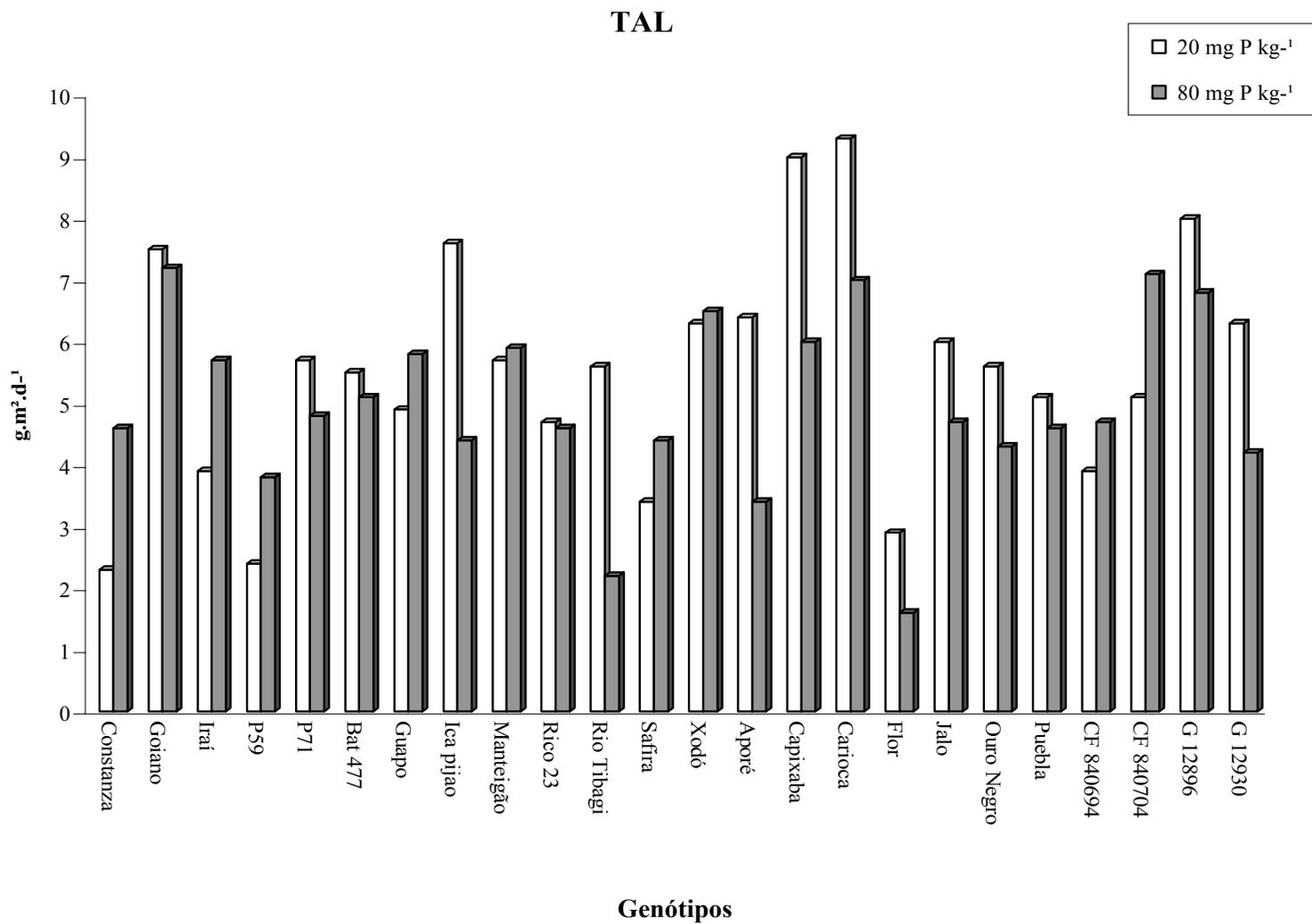


Figura 4: Taxa de assimilação líquida de 24 genótipos de feijoeiro em duas doses de P no solo, calculada entre os estádios R7 e R8.

4.2 - Sistema Radicular

Na Tabela 10 estão os valores de quadrado médio resultantes da análise de variância dos dados de sistema radicular. Houve efeito de repetição para alguns dos caracteres avaliados (Tabela 10), o que significa que o delineamento experimental em blocos permitiu isolar variações oriundas do ambiente e da metodologia de trabalho. Em experimentos de avaliação do sistema radicular, coeficientes de variação em torno de 50% denotam um bom controle local em virtude da anisotropia, fenologia e comportamento variado de crescimento do sistema radicular em interação com o ambiente edáfico (Bengough et al., 2000; Brasil, 2001; Zonta et al., 2006), o que permite considerar que os coeficientes de variação e o erro amostral encontrado no experimento foram reduzidos.

Todos os caracteres radiculares estudados apresentaram efeitos significativos para coleta, com exceção da área radicular específica e do raio radicular (Tabela 10). Este fato comprova que o sistema radicular do feijoeiro pode sofrer modificações, mesmo em estádios posteriores à floração, quando teoricamente a planta investiria maiores quantidades de nutrientes e fotoassimilados em órgãos reprodutivos (Pimentel, 1998). Embora o sistema radicular seja um órgão de intensa atividade meristemática no qual ocorre uma contínua renovação de segmentos de raízes mortos e inativos (Barber, 1995, citado por Anghinoni & Meurer, 1999), um aumento do sistema radicular em massa, área e comprimento entre as duas épocas de amostragem pode constituir uma estratégia para suprir a elevação de demandas nutricionais por conta da entrada no período reprodutivo (Araújo et al., 1998; Araújo, 2000).

Para a fonte de variação P do solo, foram encontrados valores significativos em todos os caracteres avaliados, exceto o comprimento radicular específico e raio radicular (Tabela 10). Como a difusão de P no solo é mais limitante do que a velocidade de absorção radicular (Araújo, 2000), o acúmulo de biomassa, a distribuição e a ramificação do sistema radicular podem estar variando conforme o suprimento de P (Chaib et al., 1984; Ho et al., 2004; Moreira, 2004). Foram encontrados efeitos significativos de genótipo para todos os caracteres avaliados, exceto para a massa de 1 nódulo e a área radicular específica (Tabela 10), comprovando que existe uma grande variabilidade genotípica no desenvolvimento do sistema radicular em feijoeiro. O fato da massa de 1 nódulo não ter apresentado diferenças significativas para genótipo mostra que as variações genotípicas na nodulação são devidas à quantidade de nódulos formados, e não à variação no tamanho de cada nódulo individualmente (Vance & Heichel, 1991; Hungria et al., 1997; Franco et al., 2002). A ausência de efeito de genótipo para área radicular específica indicaria que este é um caracter de baixa variabilidade genotípica, porém, como este caracter constitui uma relação entre a área radicular e a massa radicular, deve ser considerada a possibilidade da metodologia adotada não captar variações neste caracter, uma vez que a área radicular e a massa radicular apresentaram grande variação genotípica.

A interação entre coleta e dose de P (Col x P) foi significativa somente para a massa de 1 nódulo e para a razão nódulo /raiz (Tabela 10). O crescimento de uma planta é um processo contínuo de acúmulo de biomassa e diferenciação celular que visa à formação de sementes viáveis para garantir uma próxima geração e a continuidade da espécie (Evans, 1972; Hunt, 1982; Vance, 2001). Neste processo, a planta busca uma melhor adaptação e interação com o ambiente com o intuito de sobreviver independente dos níveis de fertilidade do solo. A inexistência de interação entre coleta e P neste experimento significa que o ritmo de crescimento radicular dos genótipos não foi alterado pela dose de P no solo, contudo o P pode interferir na quantidade de biomassa acumulada (Yan et al., 1995a; Nielsen et al., 2001). Entretanto, a formação dos nódulos e a atividade da enzima nitrogenase, responsável pela redução do N atmosférico no processo de fixação biológica de nitrogênio, dependem do status

nutricional da planta, o que pode ter sido determinante para os efeitos apresentados na interação entre coleta e P para a massa de 1 nódulo e a razão nódulo/raiz.

A interação entre coleta e genótipo foi significativa em quase todos os caracteres avaliados (Tabela 10), com exceção da área radicular específica, do número de nódulos e da massa de nódulos, o que significa que há uma variabilidade ontogenética em caracteres radiculares de feijoeiro mesmo no período reprodutivo. Este comportamento pode ter origem no ciclo dos diferentes genótipos avaliados (Fernández et al., 1986). Isto indica que a época de coleta pode interferir na seleção de caracteres radiculares em feijoeiro para crescimento sob P limitante. Contudo, a ausência de variação da área radicular específica entre coletas nos diferentes genótipos ressalta que este caracter não varia com a ontogenia da planta e o genótipo utilizado.

A interação P x genótipo (P x Gen) foi significativa para todos os caracteres avaliados, com exceção do comprimento radicular específico e do raio radicular (Tabela 10). Este resultado sugere uma sinergia entre a variabilidade genotípica e os teores de P no solo, comprovando que há uma resposta diferenciada e uma maior variação morfológica do sistema radicular em função do teor de P no solo (Araújo et al., 1997; 2000).

A interação tripla entre coleta, genótipo e fósforo não foi significativa para os caracteres massa de 1 nódulo, massa de raiz pivotante, massa de raízes laterais e basais, comprimento radicular específico, raio radicular e as razões nódulo/raiz total e raiz pivotante/raiz total (Tabela 10). Entretanto a decomposição da soma de quadrados do efeito de genótipo dentro das duas épocas de coleta e das duas doses de P permite observar que ocorre um aumento dos valores de quadrado médio da 1ª para a 2ª coleta para a maioria dos caracteres radiculares avaliados, que é maior com o aumento da dose de P.

Este aumento dos valores de quadrado médio da biomassa radicular após a floração concorda com o observado por Araújo & Teixeira (2000), que encontraram uma maior variabilidade genotípica em estádios posteriores à floração em feijoeiro, o que demonstra que a magnitude da variabilidade genotípica de caracteres radiculares em feijoeiros aumenta com o avanço de sua ontogenia. Esta maior expressão da variabilidade genotípica de área, comprimento e massa de raízes na 2ª coleta (Tabela 10) representa o uso de estratégias por genótipos de feijoeiro com maior eficiência na aquisição de P em estádios posteriores à floração para suprir os órgãos reprodutivos (Lynch & van Beem, 1993; Lynch, 1995; Araújo et al., 1998; Pimentel, 1998; Boutraa & Sanders, 2001). Desta forma, a seleção de genótipos para crescimento em P limitante por meio de caracteres radiculares pode ser feita com maior precisão em estádios posteriores à floração (Boutraa & Sanders, 2001; Nielsen et al, 2001).

Os dados das razões raiz pivotante/raiz total e raiz/parte aérea apresentaram uma redução da variabilidade genotípica conforme o avanço da ontogenia, sobretudo nas maior dose de P (Tabela 10). Uma vez que a razão raiz/parte aérea reflete a variação na partição de biomassa entre raízes e parte aérea (Evans, 1972; Hunt, 1978), esta redução no efeito da variabilidade genotípica com a ontogenia pode estar relacionada com uma redução da alocação de biomassa em raízes em função do enchimento de vagens, o que induziria a um maior crescimento e alocação de recursos na parte aérea (Nielsen et al, 1994; 2001; Araújo et al., 1998; Araújo & Teixeira, 2000).

Tabela 10: Valores de quadrado médio obtidos pela análise de variância de caracteres radiculares de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8), com a decomposição da soma dos quadrados de genótipo dentro de cada dose de P e de cada coleta. (Continua).

Fonte de variação	Graus de Liberdade	Número de nódulos ⁽¹⁾	Massa de nódulos	Massa de 1 nódulo	Massa de raiz pivotante	Massa de raízes laterais e basais	Massa radicular total	Razão raiz/parte aérea
Repetição	3	0,37	5166	247908**	12421***	81227*	145082*	15957
Coleta	1	433,54***	438548***	6531788***	450593***	2541341***	8567553***	1080671***
P	1	3902,14***	1641305***	5520484***	667334***	2480855***	13491002***	1169644***
Genótipo	23	64,65***	10738***	182424	71509***	212705***	574727***	58798***
Col x P	1	59,20*	99	1239194***	1	77549	71450	45697
Col x Gen	23	33,96***	11337***	73674***	7866***	124589***	229317***	34374***
P x Gen	23	16,19*	3216	116763***	11621***	68701***	117288***	11378*
Col x P x Gen	23	16,26*	4725**	63619	1779	36453	65781*	23123***
Gen d/C1P1	23	27,28***	1243	50669	6744***	67569***	117911***	48224***
Gen d/C1P2	23	36,30***	7087***	145225***	20950***	71519***	161078***	43794***
Gen d/C2P1	23	35,24***	8835***	118277***	14227***	157144***	300387***	25256***
Gen d/C2P2	23	32,24***	12850***	122308***	50854***	146216***	407736***	10400
Erro	285	10,04	2190	50639	2030	26569	40641	6609
CV (%)		24,24	37,24	35,64	23,27	21,46	18,69	21,11

*, **, *** Significativo aos níveis de 5, 1, e 0,1 % pelo teste F. ⁽¹⁾ Dados transformados em $x^{1/2}$ na análise de variância.

Tabela 10: Continuação

Fonte de variação	Graus de Liberdade	Área radicular	Comprimento radicular	Área radicular específica	Comprimento radicular específico	Raio radicular	Razão nódulo: raiz total	Razão raiz pivotante: raiz total
Repetição	3	9151**	5823**	30404***	4506**	45877***	10,5	6,12***
Coleta	1	133430***	117352***	1507	5544*	2599	1378,0***	20,06***
P	1	64776***	65336***	7631*	976	1949	7660,2***	11,10***
Genótipo	23	8604***	5896***	1387	1867**	1571*	32,1***	19,92***
Col x P	1	0	54	3507	1028	530	217,9***	0,30
Col x Gen	23	7212***	4996***	2156	2039**	2106***	43,9***	2,27**
P x Gen	23	3248*	2253**	2367*	1262	1017	39,4***	2,65***
Col x P x Gen	23	2142	1809*	2261*	1503	1080	17,8	0,99
Gen d/C1P1	23	3121*	2271**	2510*	1864**	1405*	12,7	14,36***
Gen d/C1P2	23	3040*	2209**	938	715	1770**	38,1***	5,90***
Gen d/C2P1	23	7428***	4830***	1804	1800*	969	40,1***	7,00***
Gen d/C2P2	23	7617***	5644***	2919*	2290***	1630*	42,2***	4,08***
Erro	285	1819	1147	1403	968	891	12,2	8,85
CV (%)		28,34	25,42	18,81	17,67	22,47	33,26	18,50

*, **, *** Significativo aos níveis de 5, 1, e 0,1 % pelo teste F

Os valores de quadrado médio da decomposição da soma de quadrados do efeito de genótipo dentro das duas coletas e nos dois níveis de P para número de nódulos, massa de nódulos, massa de 1 nódulo e razão nódulo/raiz confirmam a forte dependência do suprimento de P no solo para a expressão de variabilidade genotípica na nodulação e na fixação biológica de nitrogênio (FBN) em feijoeiro (Tabela 10) (Araújo et al., 1998). Não foi observado efeito significativo de genótipo na primeira coleta em P1 em todos os caracteres relacionados à nodulação, com exceção do número de nódulos, o que pode estar relacionado com a transformação dos dados deste caracter em raiz quadrada. O aumento do quadrado médio da decomposição da soma de quadrados na 2ª coleta em P1 pode indicar uma variabilidade ontogenética para o início da senescência dos nódulos em condições de P limitante, que iria se refletir nos caracteres ligados à nodulação (Hungria et al., 1997). Como a FBN representa um processo de alta demanda energética para a planta, sobretudo em condições de estresse de P, esta variabilidade genotípica seria um indício de que a adubação com 20 mg N kg⁻¹ pode não ter suprido todas as demandas da plantas por N, principalmente no período após a floração. Isto acarretaria uma manutenção da nodulação por um maior período de tempo, o que seria uma característica de grande valor para seleção de plantas de feijoeiro mais eficientes na FBN (Hungria et al., 1997). Contudo, a variabilidade genética na nodulação foi mais elevada em P2, e na 2ª coleta (Tabela 10), o que reforça o efeito do P para o início e uma maior manutenção da nodulação (Vance & Heichel, 1991; Araújo et al., 1998; 2000; Vance, 2001; Jebara et al., 2005).

Na Tabela 11 estão os coeficientes de variação de genótipos dos caracteres radiculares relativos à cada coleta e cada dose de P. Os valores dos coeficientes de variação de genótipos demonstram que os estádios onde os caracteres radiculares apresentaram maior variabilidade genotípica são os mesmos estádios onde foi encontrado um maior efeito de genótipo dentro de coleta e dose de P na decomposição da soma de quadrados da interação Col x Gen x P (Tabela 10), o que configura uma grande sensibilidade do sistema radicular às variações genotípicas, que já pode ser observada na 1ª coleta (Tabela 10). Isto pode ser uma consequência do próprio processo de formação do sistema radicular do feijoeiro, no qual a planta investiria primeiramente na formação das raízes para atender suas necessidades nutricionais, distribuindo biomassa em diferentes compartimentos do sistema radicular conforme os níveis de fertilidade do solo, e somente depois deste processo se iniciaria um crescimento mais intenso da parte aérea (Firn & Digby, 1997, citado por Rubio et al., 2003a; Lynch & Brown, 2001; Boutraa & Sanders, 2001). Isto demonstra que o sistema radicular apresenta uma grande confiabilidade como indicador de variações genéticas em condições de baixa fertilidade, podendo ser utilizado na seleção de cultivares para produção em solos com baixos teores de fósforo.

Os dados relativos à nodulação (massa e número de nódulos, massa de 1 nódulo, razão massa de nódulos/massa de raízes e número de nódulos) apresentaram os maiores valores de coeficiente de variação de genótipos na 1ª coleta nas duas doses de P, indicando uma maior variabilidade genotípica em P1, com coeficientes de variação de genótipos acima de 60%, chegando a valores de até 130% para a massa de nódulos (Tabela 11).

Tabela 11: Coeficientes de variação genotípicos dos dados de sistema radicular de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Tratamento	Número de nódulos ⁽¹⁾	Massa de nódulos	Massa de 1 nódulo	Massa de raiz Pivotante	Massa de raízes laterais e basais	Massa radicular total	Área radicular
-----%-----							
C1P1	61,99	130,69	69,43	69,76	44,53	47,15	46,92
C1P2	38,66	53,72	56,24	72,01	34,60	35,50	38,06
C2P1	52,37	100,47	49,22	64,08	51,16	51,98	55,18
C2P2	33,55	50,31	42,40	83,64	42,15	45,55	47,95
	Comprimento radicular	Área radicular específica	Comprimento radicular específico	Raio radicular	Razão nódulo: raiz total	Razão raiz pivotante: raiz total	Razão raiz: parte aérea
-----%-----							
C1P1	46,57	24,47	24,59	19,79	105,36	48,78	45,51
C1P2	36,39	16,14	15,81	23,05	44,69	49,21	53,13
C2P1	50,35	20,95	23,59	17,12	73,03	36,79	39,91
C2P2	45,98	27,04	26,59	22,47	40,32	51,50	38,34

⁽¹⁾ Dados transformados em $x^{1/2}$ na análise de variância

É possível observar pelos dados da Tabela 11 que a maior variabilidade genotípica na nodulação é encontrada em P1, nas duas coletas. Entretanto, a decomposição da soma de quadrados do efeito de genótipo dentro das coletas e das doses de P (Tabela 10) não refletiu esta maior variabilidade genética. Pelo contrário, não foram encontrados efeitos de genótipo na primeira coleta em P1, e os efeitos da decomposição da interação tripla foram maiores em P2 e na 2ª coleta. Este fato se relaciona com um efeito de escala devido aos valores diminutos de massa de nódulos, número de nódulos e massa de 1 nódulo encontrados na 1ª coleta sob baixo P, os quais apresentaram grande variabilidade genética em relação à média geral, mas que possuem valores absolutos tão diminutos que a análise de variância efetuada com todo o conjunto de dados experimentais não conseguiu captar esta variação genotípica. O efeito de escala apresentado pelos caracteres relacionados à nodulação corroboram que baixos níveis de P disponível no solo podem limitar a expressão do potencial genético da cultura para a formação de nódulos (Hungria et al., 1997; Vadez et al., 1999; Araújo et al., 2000; Vance, 2001; Jebara et al., 2005).

A Tabela 12 apresenta as médias dos valores de números de nódulos, da massa de 1 nódulo e da massa total de nódulos para cada genótipo, comparando o efeito das doses de P dentro de cada coleta. A média geral indica um aumento no número de nódulos na dose mais alta de P (Tabela 12), o que corrobora a alta dependência de fósforo no processo de fixação biológica de nitrogênio (Jebara et al., 2005). Entretanto, alguns genótipos não apresentaram diferenças significativas para número de nódulos entre doses de P, como é o caso dos genótipos Irai, Rico 23 e Ouro Negro na 1ª coleta e os genótipos Constanza, Pop 71, BAT 477, Manteigão, Aporé, Capixaba e Puebla 152 na segunda coleta, sendo destacado o fato do cultivar Rico 23 apresentar praticamente o mesmo número de nódulos que em P1 na 1ª coleta (Tabela 12).

Tabela 12: Número de nódulos, massa de 1 nódulo e massa de nódulos de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Genótipo	Número de nódulos (planta ⁻¹) ⁽¹⁾				Massa de nódulos (mg planta ⁻¹)				Massa de 1 nódulo (µg)			
	1ª Coleta		2ª Coleta		1ª Coleta		2ª Coleta		1ª Coleta		2ª Coleta	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
-----Tipo I-----												
Constanza	168	420*	94	189	41	216*	58	94	243	546	623	616
Goiano	27	193*	37	183*	7	99*	14	110*	235	582*	410	690
Irai	80	165	75	330*	26	158*	45	216*	343	1002*	618	727
Pop 59	60	186*	32	299*	22	146*	20	206*	382	793*	609	752
Pop 71	116	413*	172	276	23	207*	70	176*	195	539*	392	698
Média	90	275	82	255	24	165	41	160	280	692	530	697
-----Tipo II-----												
BAT 477	121	221*	225	330	42	151*	169	223	349	674*	780	756
Guapo	82	323*	113	347*	22	145*	83	254*	287	565	870	768
Ica Pijao	48	291*	162	358*	23	170*	144	271*	584	640	953	847
Manteigão	119	256*	105	126	36	233*	71	130	319	970*	690	1052*
Rico 23	135	130	224	390*	75	67	196	319*	555	571	932	804
Rio Tibagi	76	219*	226	391*	41	194*	164	263*	526	1000*	745	683
Safira	100	267*	111	439*	37	138*	93	259*	371	555	751	689
Xodó	68	320*	116	379*	16	136*	98	286*	321	408	885	835
Média	94	253	160	345	37	154	127	251	414	673	826	804
-----Tipo III-----												
Aporé	107	272*	137	198	43	162*	110	196*	408	643	830	1008
Capixaba	45	204*	113	191	8	167*	72	194*	172	839*	694	1045*
Carioca	29	300*	176	436*	8	149*	142	209*	280	546	816	502*
Flor de Mayo	49	303*	72	183*	15	165*	54	218*	260	598*	693	1199*
Jalo EEP	172	513*	185	389*	54	244*	90	242*	318	492	528	663
Ouro negro	137	190	162	390*	44	153*	112	274*	290	825*	753	828
Puebla 152	59	306*	327	308	28	183*	149	310*	414	645	495	1109*
Média	85	298	167	299	29	175	104	235	306	655	687	908
-----Tipo IV-----												
CF 840694	63	161*	139	273*	13	124*	79	235*	214	780*	607	870
CF 840704	72	319*	173	387*	13	138*	98	292*	155	452	586	819
G 12896	48	232*	139	318*	11	126*	61	247*	262	510	479	748
G 12930	2	88*	57	191*	1	93*	56	208*	300	1091*	1034	1090
Média	46	200	127	292	10	120	74	246	233	708	677	882
Média Geral	83	262*	140	304*	27	157*	94	225*	324	678*	699	825*

Diferença significativa entre doses de P, dentro de cada coleta, pelo teste F a 5%. ⁽¹⁾ Média dos dados originais, que foram transformados em $x^{1/2}$ na análise de variância.

Os genótipos que não apresentaram diferenças entre doses de P em uma das coletas podem apresentar uma maior capacidade de nodulação sob estresse de P (Araújo et al., 1998; 2000). Porém, estes dados exigem avaliações de eficiência de nodulação e de atividade da enzima nitrogenase, uma vez que a ausência de diferenças entre doses de P pode denotar também uma baixa capacidade de nodulação e um reduzido emprego do P absorvido em nodulação (Vance & Heichel, 1991; Olivera et al., 2004). Um fator para que a planta consiga superar as necessidades de N até o enchimento dos grãos é uma queda mais lenta na atividade da nitrogenase e uma maior nodulação nas raízes secundárias (Hungria et al., 2003).

Os dados de massa de nódulos indicam um maior acúmulo de biomassa em nódulos no tratamento P2 (Tabela 12). Somente o genótipo Rico 23 na 1ª coleta, e os genótipos Constanza e Manteigão na 2ª coleta não apresentaram diferenças estatísticas entre doses de P,

o que pode estar ligado a diferenças ontogenéticas para o início da nodulação e para o início da senescência de nódulos (Vance & Heichel, 1991; Araújo & Teixeira, 2000; Jebara et al., 2005; Kubota, 2006).

A FBN constitui um processo de alto custo metabólico para a planta, uma vez que o mesmo exige o gasto de 16 moléculas de ATP para reduzir cada molécula de N₂ a NH₃, denotando uma elevada demanda de P (Vance & Heichel, 1991; Hungria et al., 1997; Reis et al., 2006). Em leguminosas, a relação entre conteúdo de N na parte aérea e presença de P no substrato indica que o funcionamento do nódulo gera uma maior demanda de P do que a necessária para outras espécies (Ribet & Drevon, 1996; Teixeira et al., 1999; Vance, 2001). São encontrados altas concentrações de enzimas GS e GOGAT e uma grande demandas por esqueletos de carbono nas células radiculares infectadas por rizóbios, o que torna o nódulo um dreno de recursos que pode vir a ser descartado pela planta no início do período reprodutivo (Oliveira et al., 1996; Hungria et al., 1997; Olivera et al., 2004). Estes fatores determinariam uma grande dependência de P para a formação do nódulo e a sua manutenção, o que explica a menor nodulação em condições de baixo fósforo.

A massa de 1 nódulo apresentou valores mais elevados na maior dose de P em ambas as coletas (Tabela 12). Entretanto, na 1ª coleta, somente a metade dos genótipos avaliados apresentou diferenças significativas para este caracter em P2, sendo que na 2ª coleta, somente os genótipos Manteigão, Capixaba Precoce, Carioca e Puebla 152 apresentaram diferenças estatística em P2 (Tabela 12). O fato dos genótipos Manteigão, Capixaba Precoce e Puebla 152 não terem apresentado diferenças para número de nódulos entre as doses de P na 1ª coleta pode ser o fator determinante da grande massa de 1 nódulo apresentada por estes genótipos em P2. Sob uma maior dose de P, estes genótipos compensariam um menor número de nódulos com nódulos de maior massa e com maior atividade de FBN (Hungria et al., 1997; Teixeira et al., 1999; Franco et al., 2002). Contudo, este caracter exige estudos adicionais para a avaliação da correlação entre o número e a massa de 1 nódulo e entre a massa de 1 nódulo e a atividade da enzima nitrogenase.

Numa avaliação da ontogenia da nodulação, o número de nódulos foi o fator de maior confiabilidade e menor variação em diferentes estádios de crescimento em feijoeiro (Araújo, 1996). O número e a massa de nódulos foram indicadores sensíveis de diferenças estatísticas na nodulação de 3 cultivares de feijoeiro oriundas de sementes com alto e baixos teores de Mo e P (Kubota, 2006). Em plantas oriundas de sementes com altos teores de P e submetidas a doses crescentes de P no solo, o aumento do número de nódulos acompanhou o aumento na massa de nódulos e apresentou a mesma sensibilidade na diferenciação da nodulação entre genótipos de feijoeiro (Teixeira, 1994). Os dados destes experimentos demonstram que os caracteres de nodulação podem variar com o genótipo, com o estágio de crescimento da planta e com seu status nutricional, havendo uma necessidade de se avaliar e comparar todos os indicadores morfológicos e fisiológicos possíveis na seleção de genótipos eficientes para FBN em baixo fósforo (Pereira & Bliss, 1987; Oliveira et al., 1996; Hungria et al., 1997; Teixeira et al., 1999; Olivera et al., 2004; Reis et al., 2006).

A Tabela 13 apresenta as médias de massa de raiz pivotantes e de raízes laterais e basais de 24 genótipos de feijoeiro. Os dados de massa de raiz pivotante indicam uma tendência geral de maior acúmulo de massa radicular em P2, nas duas coletas. Foram encontradas diferenças significativas nas médias de massa de raiz pivotante entre as doses de P em 16 genótipos na 1ª coleta e 12 genótipos na 2ª coleta (Tabela 13). Como a principal função da raiz pivotante é a sustentação da planta (Zonta et al., 2006) o maior investimento em raiz pivotante em P2 demonstra uma maior necessidade de sustentação da parte aérea decorrente do maior crescimento na dose mais alta de P.

Tabela 13: Massa de raiz pivotante e de raízes laterais e basais de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Genótipo	Massa de raiz pivotante (mg planta ⁻¹)				Massa de raízes laterais e basais (mg planta ⁻¹)			
	1ª. Coleta		2ª. Coleta		1ª. Coleta		2ª. Coleta	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
-----Tipo I-----								
Constanza	167	240*	200	252	704	746	590	769
Goiano	68	125	150	126	397	461	867	664
Irai	88	129	112	146	522	636	455	592
Pop 59	147	212*	140	256*	804	805	537	804*
Pop 71	110	178*	167	193	538	604	721	822
Média	116	177	154	195	593	650	634	730
-----Tipo II-----								
BAT 477	109	179*	203	298*	655	875	967	811
Guapo	151	247*	215	405*	696	630	651	699
Ica Pijao	165	373*	321	566*	367	883*	944	1302*
Manteigão	133	191	207	225	601	885*	983	752*
Rico 23	163	246*	281	361*	816	964	1163	1323
Rio Tibagi	152	283*	233	338*	674	839	695	886
Safira	175	298*	258	417*	695	950*	781	995
Xodó	100	181*	181	334*	620	734	1010	1108
Média	144	250	237	368	641	845	899	985
-----Tipo III-----								
Aporé	114	250*	186	275*	688	943*	709	816
Capixaba	88	182*	155	189	500	759*	934	904
Carioca	94	188*	247	317*	391	794*	837	1005
Flor de Mayo	120	200*	145	244*	556	795*	542	965*
Jalo EEP	210	251	240	279	724	953*	979	979
Ouro negro	105	163	175	218	611	740	882	927
Puebla 152	107	292*	222	437*	421	758*	931	1243*
Média	120	218	196	280	556	820	831	977
-----Tipo IV-----								
CF 840694	84	150*	128	173	504	665	789	884
CF 840704	66	114	124	172	623	629	698	916
G 12896	63	85	91	153	442	891*	428	928*
G 12930	50	69	90	98	466	615	510	682
Média	66	105	108	149	509	700	606	853
Média	118	201*	186	270*	584	773*	775	907*

* Diferença significativa entre doses de P, dentro de cada coleta, pelo teste F a 5%.

As médias gerais da massa de raízes laterais e basais indicam uma maior massa em P2 nas duas épocas de coleta (Tabela 13). Entretanto, somente foram encontradas diferenças significativas entre médias de massa de raízes laterais e basais em 10 genótipos na 1ª coleta e nos genótipos Pop 59, Ica Pijao, Manteigão, Flor de Mayo, Puebla 152 e G 12896 na 2ª coleta (Tabela 13). Embora a massa radicular total seja maior nos tratamentos com alto P (Figura 5), é possível observar que ocorre um maior investimento em raízes laterais e basais em P1, que por apresentarem menor diâmetro, teriam uma maior eficiência na aquisição de nutrientes (Lynch, 1995; Araújo, 2000). Este comportamento reflete dois padrões distintos na formação do sistema radicular: em P1, o baixo P levou a planta a um maior investimento de biomassa em raízes laterais, o que fez com que a massa de raízes laterais de P1 se aproximasse dos

valores encontrados em P2; já no tratamento P2, a planta investiria menos recursos em raízes, alocando uma maior quantidade de biomassa e fotoassimilados na parte aérea, em função da maior disponibilidade de P do solo. Isto reforça indícios da existência de variabilidade genética para o crescimento radicular em feijoeiro, com diferentes graus de alteração morfológica conforme os teores de P no solo (Araújo et al., 1997; 1998; 2000; 2005; Araújo & Teixeira, 2000; Ge et al., 1999; Rubio et al., 2003a; Nielsen et al., 2001; Lynch & Brown, 2001).

A figura 5 apresenta os dados de massa radicular total dos 24 genótipos de feijoeiro avaliados no experimento, nas duas doses de P. Observa-se que a massa radicular total é maior nas plantas crescidas na maior dose de P (80 mg P kg^{-1}), o que confirma o efeito do P do solo como condicionante do ambiente edáfico (Chaib et al., 1984; Vance et al., 2003). Na 1ª coleta foi possível observar uma superioridade de acúmulo de biomassa radicular nas cultivares com hábito de crescimento tipo II e III, na dose de 80 mg P kg^{-1} .

Contudo, no tratamento com 20 mg P kg^{-1} não foi possível encontrar um padrão na distribuição de biomassa entre os hábitos de crescimento dos genótipos. Observando os dados da 1ª coleta (Figura 5), verificam-se maiores valores de massa radicular nos genótipos Constanza, Pop 59, Rio Tibagi e Jalo EEP, que correspondem a uma cultivar e uma variedade local com hábito de crescimento tipo I, uma cultivar do tipo II e outra do tipo III respectivamente. Deve-se observar que, na 1ª coleta estes menos genótipos também apresentaram grande massa radicular na dose de 80 mg P kg^{-1} (Figura 5), demonstrando que estes genótipos apresentam um vigoroso crescimento radicular no início do ciclo da cultura independente da dose de P aplicada, mas que é incrementado com a adição de P no solo. A maior alocação de biomassa em raízes nos estádios anteriores à formação das vagens pode representar uma estratégia da planta para formar um sistema radicular capaz de fornecer nutrientes para o desenvolvimento dos órgãos reprodutivos sem competir por nutrientes e fotoassimilados com as vagens e os grãos (Boutraa & Sanders, 2001).

Na 2ª coleta, os valores de massa radicular ainda indicam uma superioridade do tratamento com 80 mg P kg^{-1} , embora seja observada uma menor diferença entre doses de P que na 1ª coleta (Figura 5). De fato, os genótipos Constanza, Pop 71, BAT 477, Manteigão, Capixaba Precoce e Jalo EEP não apresentaram diferenças estatísticas entre doses de P. Este fato pode estar relacionado a um menor crescimento radicular na dose mais alta de P após o estágio R7 devido a mudanças na relação fonte/dreno para favorecer a formação de órgãos reprodutivos, enquanto que na dose mais baixa de P, o crescimento do sistema radicular continuaria acontecendo.

Os dados de quadrado médio do desdobramento de genótipo dentro de coleta e dose de P e os coeficientes de variação genotípicos indicam uma maior variabilidade genotípica para os dados de massa radicular na 2ª coleta nas duas doses de P (Tabelas 10 e 11). O crescimento radicular após a floração em baixos teores de P no solo denota uma maior eficiência na partição de fotoassimilados sob condição de estresse, visando aumentar a aquisição de nutrientes com vistas ao enchimento das vagens (Snapp & Lynch, 1996; Nielsen et al., 2001). Deve ser ressaltado também que o genótipo Rico 23 na 1ª coleta, e Manteigão e Constanza na 2ª coleta, que não apresentaram diferenças estatísticas de massa radicular entre as doses de P tiveram o mesmo comportamento para número e massa de nódulos (Tabela 12). Isto pode ter relação com um maior uso de fotoassimilados na formação de raízes, o que resultaria num maior influxo de N, induzindo a planta a uma baixa nodulação.

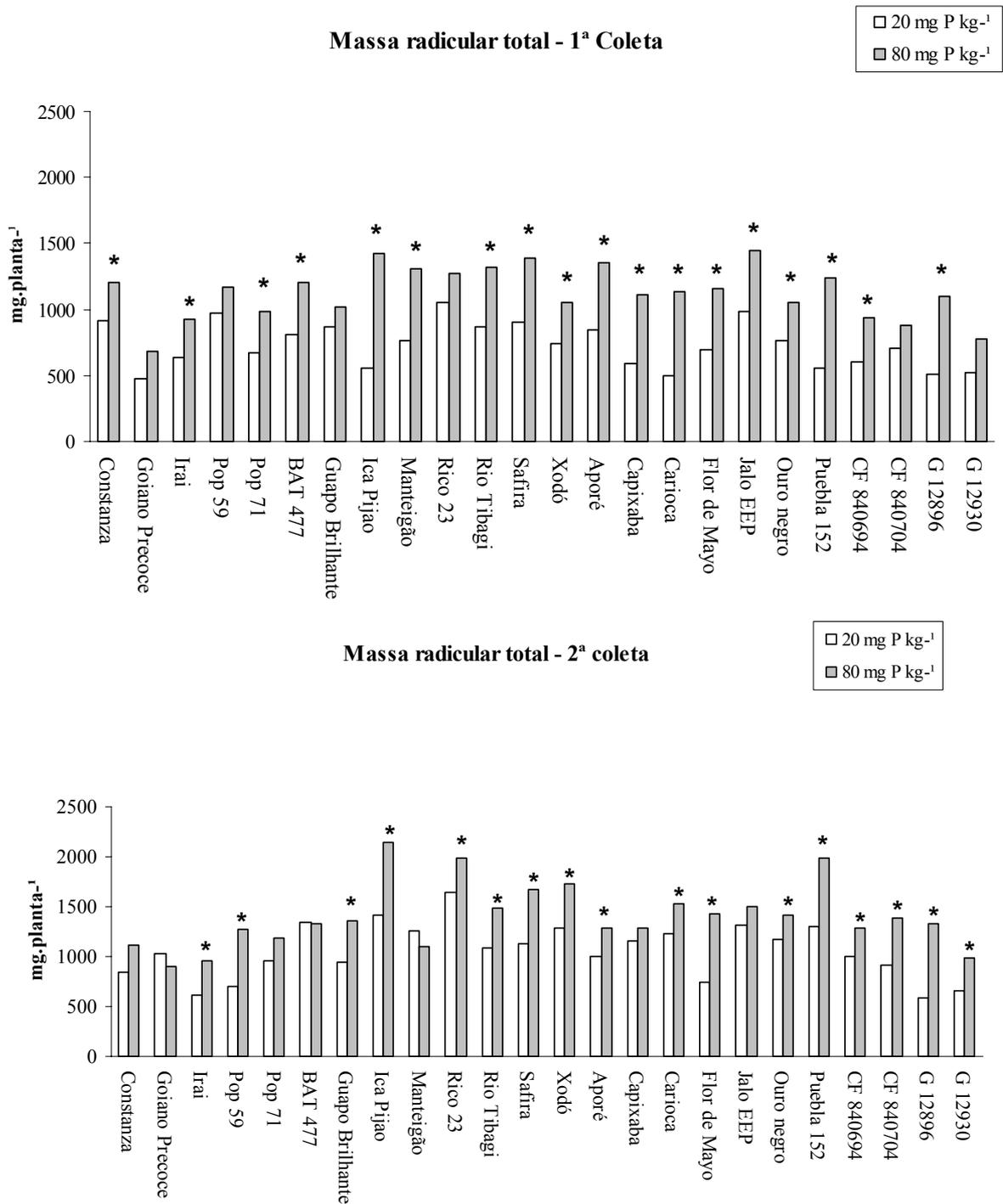


Figura 5: Massa radicular de 24 genótipos de feijoeiro sob duas doses de P no solo e em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8). * Diferença significativa entre doses de P ao nível de 5%.

Na Tabela 14 estão os valores médios das razões alométricas entre a massa de nódulos e a massa radicular total, entre a massa de raiz pivotante e a massa radicular total e a razão raiz/parte aérea. A razão nódulo/raiz apresenta uma superioridade estatística do tratamento P2 sobre o P1, com diferenças entre doses de P para quase todos os genótipos avaliados, com exceção de Rico 23 nas duas coletas, e Constanza, BAT 477, Ica Pijao, Rio Tibagi, Aporé, Carioca e Puebla 152 na 2ª coleta (Tabela 14). A redução da diferença entre doses de P na 2ª coleta pode estar ligada a um crescimento radicular entre coletas juntamente com uma senescência dos nódulos, o que ocasionaria a queda dos valores da razão nódulo/raiz. A média geral dos tratamentos indica um investimento de massa radicular em nódulos de 3,4% na 1ª coleta e 8,7 % na 2ª coleta no tratamento P1, contra 13,8 % na 1ª coleta e 16,1% na 2ª coleta no tratamento P2.

Tabela 14: Razões nódulo/ raiz, pivotante/ raiz total e razão raiz/parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Genótipos	Nódulo / raiz total (%)				Pivotante / raiz total (%)				Raiz / parte aérea (mg g ⁻¹)			
	1ª. Coleta		2ª. Coleta		1ª. Coleta		2ª. Coleta		1ª. Coleta		2ª. Coleta	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
-----Tipo I-----												
Constanza	4,4	18,0*	6,8	8,4	18,3	20,1	23,5	22,3	587	520	385	241*
Goiano	1,3	13,7*	1,4	10,6*	14,2	18,1	14,6	14,9	486	498	504	251*
Irai	3,9	17,0*	7,8	22,3*	14,0	14,0	19,4	15,5	505	426	286	207
Pop 59	2,3	12,5*	2,8	16,4*	15,0	18,2	20,2	20,3	712	516*	299	330
Pop 71	3,5	21,1*	7,1	14,8*	16,7	18,1	17,9	16,2	478	481	358	281
Média	3	16	5	15	16	18	19	18	554	488	366	262
-----Tipo II-----												
BAT 477	5,1	12,4*	13,2	16,7	13,7	15,1	15,5	22,5*	514	470	451	250*
Guapo	2,5	14,5*	8,6	18,7*	17,2	24,1*	22,5	29,7*	593	411*	369	275
Ica Pijao	3,8	11,7*	10,3	13,0	29,0	26,1	22,8	26,3	330	352	452	360
Manteigão	4,6	17,7*	5,9	11,8*	17,4	14,6	17,7	20,7	579	682	585	239*
Rico 23	7,8	5,4	12,2	14,4	16,0	20,2	17,3	18,4	481	389	480	355*
Rio Tibagi	4,6	14,7*	15,1	17,8	17,7	21,5	21,6	22,5	521	385*	358	337
Safira	3,7	9,8*	7,4	15,5*	19,4	21,5	23,0	24,8	421	377	412	292*
Xodó	2,3	12,6*	7,7	16,6*	13,7	17,3	13,9	19,3*	438	346	456	269*
Média	4	12	10	16	18	20	19	23	485	427	445	297
-----Tipo III-----												
Aporé	5,2	12,0*	11,3	15,2	13,6	18,4*	18,8	21,5	572	320*	357	205*
Capixaba	1,3	15,1*	6,2	16,0*	15,5	16,5	13,7	14,8	521	424	483	266*
Carioca	1,6	13,8*	11,6	14,0	19,4	17,1	20,4	21,2	333	396	384	233*
Flor de Mayo	2,0	14,1*	6,6	15,7*	17,4	17,4	19,0	17,4	391	273*	317	318
Jalo EEP	5,2	16,6*	6,8	16,2*	21,4	17,3	18,4	18,5	568	467	446	267*
Ouro negro	5,4	14,4*	9,7	19,3*	14,3	15,4	15,2	15,4	554	362*	485	286*
Puebla 152	4,5	14,8*	11,7	15,3	18,9	23,8*	17,0	22,0*	235	279	406	296
Média	4	14	9	16	17	18	18	19	453	360	411	267
-----Tipo IV-----												
CF 840694	2,1	13,1*	7,7	18,4*	14,7	16,2	13,0	13,5	447	308*	348	207*
CF 840704	1,7	13,7*	10,6	21,1*	9,5	12,5	13,5	12,5	587	238*	376	255*
G 12896	2,1	10,9*	10,8	17,4*	12,3	7,8	16,4	11,6*	421	314	308	211
G 12930	0,1	12,2*	9,1	20,9*	10,2	9,2	14,3	10,0	309	224	258	156
Média	2	12	10	19	12	11	14	12	441	271	323	207
Média Geral	3,4	13,8*	8,7	16,1*	16,2	17,5*	17,9	18,8*	482	394*	398	266*

* Diferença significativa entre doses de P, dentro de cada coleta, pelo teste F a 5%.

A razão raiz pivotante/raiz total apresentou maiores valores em P2, embora a maioria dos genótipos não apresente diferenças estatísticas significativas entre doses de P, nas duas coletas (Tabela 14). O genótipo Guapo Brillhante teve o maior valor de razão pivotante/raiz total em P2, com 24,1 e 29,7 % de investimento em raiz pivotante, na 1ª e na 2ª coleta respectivamente. Como a raiz pivotante é uma estrutura para sustentação da planta, com grande massa e pequena superfície específica, é normal que ocorra um maior investimento de massa neste órgão em P2, onde é maior a biomassa de parte aérea. A média geral do experimento aponta para investimentos de aproximadamente 17% da massa radicular em raiz pivotante, que tenderam a aumentar na maior dose de P.

Contudo, os genótipos do tipo IV apresentaram baixos valores de razão pivotante / raiz total (Tabela 14), sendo possível encontrar maiores valores desta relação em P1 que em P2, como foi o caso do genótipo CF 840704 na 1ª coleta. Este fato pode estar ligado ao hábito de crescimento trepador (Tipo IV), que constitui uma estratégia para elevação de área fotossintética em ambientes de baixa insolação (Zimmermann & Teixeira, 1996; Araújo, 1996). A necessidade de tutoramento de plantas com este hábito de crescimento pode ter ocasionado uma pressão de seleção para redução da massa da raiz pivotante, devido à sustentação externa (Zimmermann & Teixeira, 1996).

Os dados da Tabela 14 apontam maiores valores de razão raiz/parte aérea em P1. Observando os valores médios das duas coletas, vemos que no tratamento P1, para cada grama de massa alocada na parte aérea são alocados 0,48 e 0,40 gramas de massa em raízes na 1ª e na 2ª coleta respectivamente, enquanto que em P2, esta proporção de massa alocada em raízes cai para 0,40 e 0,26 gramas na 1ª e na 2ª coleta. Porém, nem todos os genótipos apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre doses de P, sendo encontradas diferenças entre doses de P em apenas 8 genótipos na 1ª coleta e 14 genótipos na 2ª coleta (Tabela 14). A maior amplitude da diferença entre o tratamento P1 e o tratamento P2 na 2ª coleta se deve à maior massa da parte aérea em P2 e um crescimento radicular posterior ao estágio R7 na menor dose de P, o que pode indicar uma maior eficiência na aquisição de P (Araújo, 2000; Araújo & Teixeira, 2000).

A Figura 6 representa os valores de área radicular dos 24 genótipos avaliados nas duas doses de P. Na 1ª coleta, sob 80 mg P kg⁻¹, foi observada uma maior área radicular em genótipos do tipo II e III, embora somente tenham sido observadas diferenças estatísticas entre doses de P nos genótipos Ica Pijao e Puebla 152 (Figura 6). Na 2ª coleta somente foram encontradas diferenças estatísticas entre doses de P para os genótipos Irai, Puebla 152 e G 12896, sendo possível se observar uma maior dispersão dos dados de área radicular sob 20 mg P kg⁻¹, confirmando a variabilidade apontada pelos coeficientes de variação genotípicos (Tabela 11).

A grande massa e área radicular do cultivar Puebla 152 na dose mais alta de P (Figuras 5 e 6) pode explicar porque esta cultivar apresentou a maior massa de parte aérea neste experimento (Figura 1). A seleção de genótipos de feijoeiro focada na produtividade e no crescimento de parte aérea pode ter favorecido a seleção de genótipos que apresentam características como maior investimento em biomassa radicular com predomínio de alocação de massa em raízes basais e laterais, um sistema radicular mais ramificado e uma maior formação de raízes adventícias e de pelos radiculares. (Fawole et al., 1982; Araújo et al., 1997; 2005).

Como os coeficientes de variação do experimento indicam um baixo erro amostral na obtenção e na análise digital das imagens do sistema radicular (Tabela 10), a ausência de diferenças estatísticas entre doses de P nos dados de área radicular da maioria dos genótipos avaliados pode indicar uma maior ramificação do sistema radicular em baixo fósforo, com emissão de raízes mais finas, com maior superfície específica para aumentar a absorção de P, o que configura uma estratégia de modificação da morfologia radicular para elevação da

aquisição de fósforo. Estes dados concordam com o observado por Araújo et al. (1998), avaliando cultivares e variedades locais de feijoeiro.

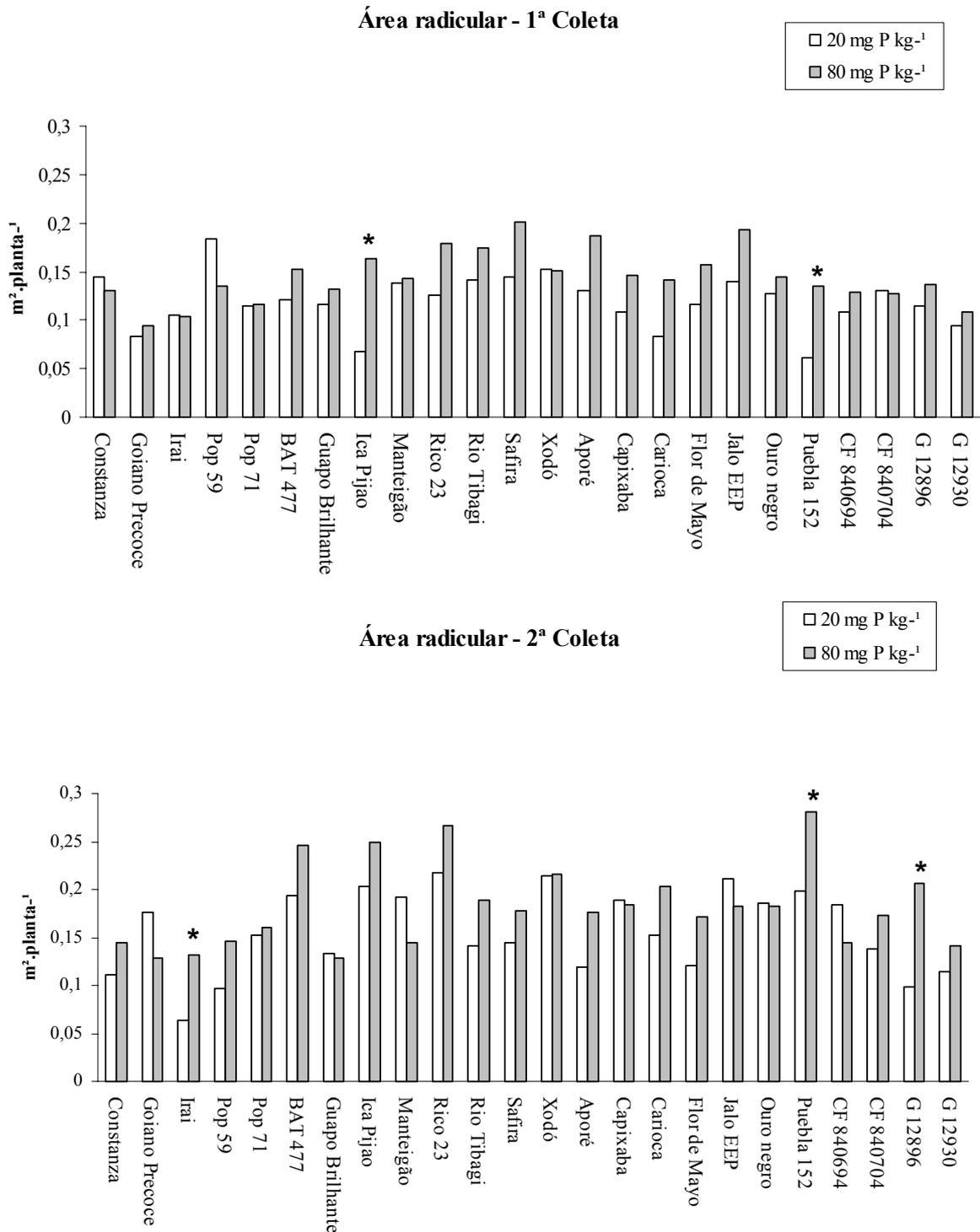


Figura 6: Área radicular de 24 genótipos de feijoeiro sob duas doses de P no solo e em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8). * Diferença significativa entre doses de P ao nível de 5%.

Embora tenham sido encontrados maiores valores de área radicular em P2 na maioria dos genótipos avaliados (Figura 6), a ausência de diferenças estatísticas significativas entre doses de P denota que na dose de 20 mg P kg⁻¹, ocorreu uma maior modificação na morfologia radicular para ampliar a superfície de absorção de nutrientes, demonstrando que tanto a área radicular quanto a massa radicular podem sofrer alterações para adaptação ao baixo P.

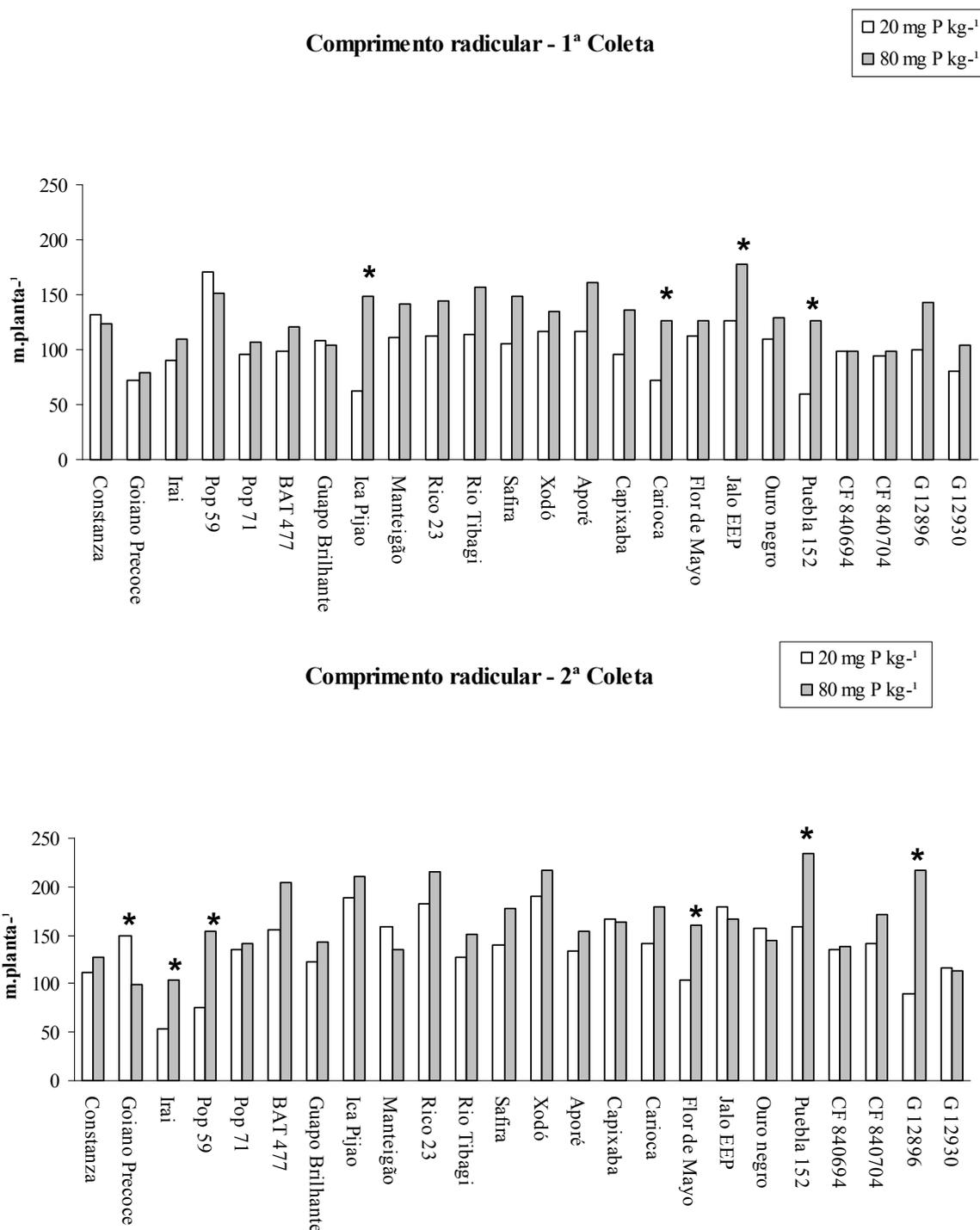


Figura 7: Comprimento radicular de 24 genótipos de feijoeiro sob duas doses de P no solo e em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8). * Diferença significativa entre doses de P ao nível de 5%.

A Figura 7 apresenta os valores médios de comprimento radicular encontrados para os 24 genótipos de feijoeiro avaliados no experimento, nas duas doses de P. Foi encontrada uma maior alongação radicular no tratamento com 80 mg P kg⁻¹ de solo, o que confirma a ação do P como promotor do crescimento radicular (Chaib et al., 1984; Oliveira et al., 1996; Vance et al., 2003). Entretanto, foram observadas diferenças estatísticas entre doses de P para comprimento radicular somente nos genótipos Ica Pijao, Carioca, Jalo EEP e Puebla 152 na 1^a coleta, e nos genótipos Goiano Precoce, Pop 59, Irai, Flor de Mayo, Puebla 152 e G 12896 na 2^a coleta (Figura 7). O aumento do comprimento radicular deriva de uma maior ramificação do sistema radicular e uma maior atividade meristemática para alongação dos segmentos radiculares pré-existentes, o que ocasiona um maior investimento em raízes finas (Lynch & van Beem, 1993; Araújo, 2000; Vance et al., 2003). Dados de outros experimentos confirmam a alteração da área e do comprimento radicular em condições de P limitante (Araújo et al., 1998; Araújo & Teixeira, 2000).

Entretanto, não é possível dizer que somente modificações de área e comprimento radicular seriam o maior determinante de uma maior eficiência na aquisição de P. A Tabela 15 apresenta os dados de área radicular específica, comprimento radicular específico e raio radicular dos 24 genótipos de feijoeiro avaliados no experimento. O raio radicular não apresentou diferenças estatísticas entre doses de P, embora a literatura aponte a redução do raio radicular como uma resposta a baixos teores de P no solo (Fawole et al., 1982; Aeschbecher et al., 1994). Embora o raio radicular tenha se mantido em torno de 184 µm em todos os tratamentos e em ambas as coletas (Tabela 15), a média geral indica uma tendência de queda do raio radicular na maior dose de P, o que pode ser consequência da maior massa e maior ramificação do sistema radicular neste tratamento.

O teste F somente encontrou diferenças significativas entre doses de P para os dados de área radicular específica nos genótipos Pop 59, Manteigão e G12896 na 1^a coleta, e os genótipos Flor de Mayo e CF 840694 (Tabela 15). A maioria dos genótipos apresentou maiores valores de área radicular específica em P1 que em P2 nas duas coletas. As exceções foram os genótipos Irai e BAT 477, que apresentaram maior área radicular específica em P2, na 2^a coleta, e o genótipo Rico 23, que apresentou maiores valores de área radicular específica em P2, nas duas coletas, demonstrando que seu baixo investimento em nodulação (Tabela 12) pode ser decorrente de uma prioridade de alocação de massa em raízes, com consequente elevação dos influxos de N. As médias gerais dos dados de área radicular específica mostram que cada grama de raiz apresenta uma superfície específica em torno de 0,2 m² de área (Tabela 15). Contudo, na 1^a coleta a área radicular específica apresentou maiores valores em P1, o que pode denotar uma estratégia de adaptação ao P limitante engendrada nos estádios iniciais de crescimento.

Se a baixa diferença entre doses de P para a área radicular específica representar um comportamento comum em *Phaseolus vulgaris*, e considerando a ausência de efeito significativo de genótipo para este caracter (Tabela 10), como a área radicular específica expressa uma relação entre superfície para absorção de nutrientes e a massa radicular (Evans, 1972; Hunt, 1983), genótipos com uma maior massa radicular em condições de P limitante teriam uma maior área de absorção de nutrientes, o que permitiria o uso da massa radicular como critério de seleção de genótipos de feijoeiro para crescimento em P limitante (Araújo et al., 2005). Porém, as médias gerais de área radicular específicas evidenciam um aumento deste caracter entre a 1^a e a 2^a coleta em P2, enquanto que em P1, a média da área radicular específica não se modificou entre as duas coletas (Tabela 15), o que indica que a maior dose de P favoreceu a ramificação do sistema radicular no estágio de enchimento de vagens (R8), o que confirma o observado por Araújo & Teixeira (2000).

Tabela 15: Área radicular específica, comprimento radicular específico e raio radicular de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Genótipo	Área radicular específica (m ² g ⁻¹)				Comprimento radicular específico (m g ⁻¹)				Raio radicular (µm)			
	1ª Coleta		2ª Coleta		1ª Coleta		2ª Coleta		1ª Coleta		2ª Coleta	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
-----Tipo I-----												
Constanza	0,204	0,176	0,191	0,188	186	168	193	162	176	166	158	194
Goiano	0,212	0,208	0,204	0,192	180	174	173	144	191	192	190	219
Irai	0,206	0,168	0,148	0,214*	171	173	124	171*	193	155	192	201
Pop 59	0,234	0,167*	0,178	0,180	214	192	141	194*	172	141	200	150
Pop 71	0,212	0,195	0,206	0,192	180	179	188	173	188	173	177	177
Média	0,214	0,183	0,185	0,193	186	177	164	169	184	165	183	188
-----Tipo II-----												
BAT 477	0,187	0,174	0,197	0,306*	149	140	162	253*	211	199	192	187
Guapo	0,167	0,208	0,205	0,186	157	164	189	206	170	201	173	144
Ica Pijao	0,181	0,186	0,214	0,194	171	169	197	163	169	176	175	184
Manteigão	0,235	0,166*	0,208	0,190	184	170	163	183	206	163	200	168
Rico 23	0,159	0,182	0,188	0,206	137	151	161	163	193	192	189	202
Rio Tibagi	0,209	0,207	0,205	0,213	166	191	185	170	206	185	177	200
Safira	0,205	0,212	0,188	0,178	145	157	180	179	233	224	167	158
Xodó	0,242	0,207	0,217	0,195	191	185	190	196	203	182	181	158
Média	0,198	0,193	0,203	0,209	163	166	178	189	199	190	182	175
-----Tipo III-----												
Aporé	0,189	0,199	0,165	0,216	170	170	182	187	180	187	147	187
Capixaba	0,223	0,192	0,198	0,194	193	180	183	172	186	173	181	178
Carioca	0,210	0,181	0,182	0,195	184	161	170	175	187	179	172	179
Flor de Mayo	0,209	0,206	0,228	0,176*	203	166	188	178	168	198	196	169
Jalo EEP	0,196	0,203	0,216	0,186	175	186	184	170	178	174	187	173
Ouro negro	0,210	0,193	0,213	0,197	178	175	180	156	187	181	193	208
Puebla 152	0,149	0,181	0,215	0,225	145	163	174	190	164	183	197	191
Média	0,198	0,194	0,202	0,198	178	172	180	175	179	182	182	184
-----Tipo IV-----												
CF 840694	0,216	0,196	0,233	0,163*	194	147*	172	153	180	215	216	179
CF 840704	0,211	0,203	0,203	0,188	150	152	201	187	236	225	163	161
G 12896	0,256	0,168*	0,229	0,215	221	172*	209	229	186	151	177	148
G 12930	0,195	0,181	0,237	0,210	168	173	228	168*	185	168	168	200
Média	0,220	0,187	0,226	0,194	183	161	203	184	197	190	181	172
Média Geral	0,205	0,190*	0,203	0,200	176	169	180	180	189	183	182	180

* Diferença significativa entre doses de P, dentro de cada coleta, pelo teste F a 5%.

Os dados de comprimento radicular específico demonstram não haver diferenças entre doses de P para este caracter nas duas épocas de coleta (Tabela 15). Os maiores valores de comprimento radicular específico observados em P1 confirmam que a maior ramificação do sistema radicular em baixo fósforo, resultando em uma maior emissão de raízes finas e de maior superfície específica para aumentar a absorção de P, o que representa uma estratégia de modificação da morfologia radicular para elevação da aquisição de fósforo.

Os dados obtidos denotam que para cada grama de massa investida em raízes, o corre uma elongação média de 180 m no comprimento radicular (Tabela 15). Foram observadas diferenças significativas entre doses de P nos genótipos CF 840694 e G12896 na 1ª coleta, e no genótipo G12930 na 2ª coleta com superioridade do tratamento P1 sobre o P2. Os

genótipos Iraí, Pop 59, e BAT 477 apresentam valores estatisticamente maiores em P2 do que em P1 na 2ª coleta. Estes dados concordam com o observado por Araújo et al. (1998), avaliando cultivares e variedades locais de feijoeiro.

Os dados apresentados denotam que as principais alterações morfológicas do sistema radicular de plantas de feijoeiro quando em estresse de P são a alocação de uma maior proporção de biomassa em raízes, o que é expresso pela razão raiz parte aérea (Tabela 14); maiores proporções de massa alocadas em raízes laterais e basais, evidenciada pela menor razão raiz pivotante/raiz total (Tabela 14); e modificações de sua morfologia, com a transformação desta maior massa acumulada em raízes de maior área radicular específica antes da formação das vagens (Tabela 15), visando elevar a superfície específica de aquisição de nutrientes e a exploração do solo, o que reflete uma maior eficiência na partição de carbono no sistema radicular. Estas modificações variam ao longo da ontogenia, sendo que neste experimento, apresentaram maior variabilidade genotípica no início do enchimento das vagens (estádio R8).

Desta forma, a seleção de genótipos de feijoeiro com maior eficiência na aquisição de P deve priorizar critérios como uma maior razão raiz/parte aérea, grande alocação de massa radicular em raízes laterais e basais; maior área e comprimento radicular e maior área radicular específica, sobretudo nos estádios anteriores à formação de vagens. Dentro deste enfoque, a discriminação do sistema radicular em classes de diâmetro, a diferenciação morfológica do sistema radicular e a quantificação da biomassa alocada em raízes laterais, basais e adventícias pode ser essencial no melhoramento de genótipos de feijoeiro para baixos níveis de P (Lynch, 1995; Araújo, 2000; Araújo et al., 2005).

Contudo, genótipos que não apresentem modificações intensas em sua morfologia e topologia radicular podem compensar a menor exploração do solo por um maior influxo de nutrientes e uma maior eficiência de utilização de nutrientes, determinada por menores teores de nutrientes nos tecidos por unidade de massa produzida. Araújo et al. (1998) identificaram um mecanismo compensatório em plantas sob baixo suprimento de P, no qual plantas de feijoeiro com menor biomassa radicular sob baixo P apresentaram alta razão de eficiência radicular (conteúdo de P acumulado por unidade de área de raiz) e alta eficiência de utilização de P nos tecidos. Além destes fatores, o aumento na emissão de raízes adventícias e basais, a mudança no ângulo de inserção de raízes e alterações no gravitropismo radicular podem contribuir para uma maior eficiência na aquisição de P em feijoeiro (Lynch, 1995; Firm & Digby, 1997, citado por Rubio et al., 2003a; Ge et al., 1999; Lynch & Brown, 2001; Rubio et al., 2003a; Ho et al., 2004; Vance et al., 2003; Raghothama & Karthikeyan, 2005). Assim, os caracteres morfológicos do sistema radicular, a arquitetura radicular, os influxos de P e a eficiência de utilização de fósforo da planta devem ser considerados na seleção de genótipos para produção em níveis limitantes de fósforo, sendo necessária a avaliação das variações ontogenéticas na expressão destes caracteres (Lynch, 1995; Grant & Robertson, 1997; Araújo & Teixeira, 2000; Araújo, 2000; Nielsen et al., 2001; Vance et al., 2003).

4.3 – Partição de Biomassa

A tabela 16 apresenta os valores de quadrado médio resultantes da análise de variância dos dados de partição de biomassa dos 24 genótipos de feijoeiro avaliados. Os quadrados médios de repetição apontam para um efeito significativo de bloco para a proporção de biomassa alocada nos nódulos e na raiz lateral, demonstrando que o delineamento experimental adotado permitiu isolar variações inerentes a metodologia utilizada e ao ambiente. Os coeficientes de variação indicam uma dispersão máxima de cerca de 35% (Tabela 16), o que denota um adequado controle local na instalação, condução e coleta dos dados experimentais.

Os quadrados médios encontrados para o efeito da época de coleta (Tabela 16) demonstram que mesmo com uma diferença de apenas 11 dias entre as duas coletas durante o período reprodutivo ocorreu uma grande variabilidade na partição de biomassa em todos os órgãos avaliados. Isto evidencia uma plasticidade no crescimento da parte aérea inerente ao ciclo de cada genótipo, aos diferentes hábitos de crescimento dos materiais avaliados e a variações nos padrões de alocação de biomassa de materiais com o mesmo hábito de crescimento (Fernández et al., 1986). Estes dados concordam com o observado por Araújo & Teixeira (2000), que encontraram variações no acúmulo de biomassa de plantas de feijoeiro em função de seu estágio ontogênico. Os maiores valores de quadrado médio de proporção de biomassa para esta fonte de variação foram encontradas nas folhas e nas raízes laterais e basais, o que indica uma grande plasticidade ontogênica para alocação de biomassa nestes dois compartimentos.

Foi observado efeito de P para a partição de biomassa em todas as partes da planta avaliadas (Tabela 16). Em plantas de feijoeiro sob alta disponibilidade de P, é observado um aumento de biomassa, um elevado influxo de fósforo e um maior acúmulo de P nos tecidos durante o período vegetativo para suprir o enchimento dos grãos e prolongar a duração de folhas e aumentar a atividade fotossintética no período reprodutivo (Portes, 1996; Boutraa & Sanders, 2001).

A interação entre coleta e P foi significativa em todos os compartimentos avaliados, exceto na proporção de biomassa alocada em raízes laterais e basais (Tabela 16). Isto permite concluir que embora tanto a ontogenia como a disponibilidade de P promovam o crescimento radicular, cada uma destas fontes de variação age de forma diferente neste acúmulo de biomassa, o que não permitiu que se encontrasse interação entre estes dois componentes. Existem duas teorias que buscam explicar o processo de partição de biomassa entre diferentes órgãos de um vegetal ao longo de seu ciclo. A teoria do “equilíbrio funcional” de Brouwer (1983, citado por Nielsen et al, 2001) sugere que a alocação de carbono entre os diferentes órgãos da planta é determinada de forma dinâmica pela disponibilidade de recursos no ambiente. De acordo com esta teoria, quando o solo apresenta maiores concentrações de nutrientes, mais fotoassimilados seriam alocados na parte aérea, o que resultaria num aumento do aparato fotossintético e conseqüente elevação da assimilação de carbono. Caso os recursos do solo sejam escassos, a maior parte de carbono adquirido pela parte aérea seria alocado no sistema radicular, visando incrementar seu crescimento para elevar aquisição de nutrientes.

A teoria do “Coeficiente alométrico”, ou do “fator K” de Hunt (1975) enfatiza as relações alométricas existentes entre os diferentes órgãos da planta. De acordo com esta teoria as proporções existentes entre diferentes partes da planta seriam governadas por uma função característica de cada espécie e genótipo, chamada de Coeficiente alométrico ou fator K, que determinaria a variação da partição de biomassa ao longo da ontogenia da plantas. Segundo esta teoria, o crescimento de um vegetal é iniciado com uma maior elongação radicular para um posterior investimento em caule e folhas. Neste processo, a relativa dominância do sistema radicular sobre a parte aérea diminuiria gradativamente de acordo com o crescimento da planta. Sob condições de estresse, ocorreria uma maior alocação de biomassa em raízes e, conseqüentemente uma maior razão raiz/parte aérea. Uma maior variabilidade genotípica no fator K, através de mecanismos internos de controle de crescimento como a ação de hormônios, as relações fonte/dreno e outras formas de controle do crescimento determinariam uma maior ou menor habilidade de sobrevivência em situação de estresse, e uma maior plasticidade na alocação de fotoassimilados entre diferentes órgãos ao longo do ciclo.

Tabela 16: Valores de quadrado médio obtidos pela análise de variância dos dados de partição de biomassa de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8), com a decomposição da soma dos quadrados de genótipo dentro de cada dose de P e de cada coleta..

Fonte de variação	Graus de Liberdade	Proporção nas folhas	Proporção no caule	Proporção em nódulos	Proporção na raiz pivotante	Proporção em raízes laterais e basais.	Proporção em vagens
Repetição	3	0,010	0,061	0,015***	0,039	0,380*	0,338
Coleta	1	56,895***	3,475***	0,138***	0,248***	26,492***	
P	1	6,225***	0,579***	3,326***	0,360***	46,733***	29,602***
Col x P	1	2,111***	0,762***	0,865***	0,153***	0,043	
Genótipo	23	3,278***	1,075***	0,034***	0,224***	0,820***	4,554***
Col x gen	23	1,094***	0,243***	0,053***	0,020**	0,507***	
P x gen	23	0,361**	0,196***	0,036***	0,019*	0,258**	0,599**
G d/P1	23						2,095***
G d/P2	23						3,058***
Col x P x gen	23	0,396**	0,138***	0,023***	0,009	0,340***	
G d/C1P1	23	0,798***	0,467***	0,015*	0,064***	0,814***	
G d/C1P2	23	0,774***	0,295***	0,076***	0,086***	0,458***	
G d/C2P1	23	2,081***	0,474***	0,035***	0,047***	0,496***	
G d/C2P2	23	1,477***	0,416***	0,019***	0,076***	0,155	
Erro	285	0,187	0,041	0,008	0,010	0,128	
Erro (Proporção em vagens)	141						0,270
CV (%)		9,74	9,53	33,25	21,24	18,12	34,66

*, **, *** Significativo aos níveis de 5, 1, e 0,1 % pelo teste F.

Houve efeito significativo de genótipo para a proporção de massa alocada em todos os órgãos avaliados (Tabela 16). A variação na partição de massa de parte aérea entre os genótipos avaliados demonstra que é possível a alteração da arquitetura da planta, por meio de seleção de materiais com maior formação e melhor distribuição de folhas, porte mais elevado com maior altura de inserção da primeira vagem e um sistema radicular mais profundo e ramificado, o que contribuiria para aumentos de produtividade em *Phaseolus vulgaris* (Zimmermann et al, 1996).

Foram encontrados efeitos significativos de interação coleta x genótipo na proporção de biomassa em todos os órgãos avaliados, o que evidencia uma elevada variabilidade genotípica nos materiais avaliados quanto a alocação de carbono no período reprodutivo (Tabela 16). O desenvolvimento de uma planta é diretamente ligado ao metabolismo do carbono na fotossíntese e ao controle interno da partição de recursos para crescimento, diferenciação celular e respiração, sendo que estas demandas variam em função da ontogenia, do ritmo de crescimento e das condições do ambiente (Lynch et al., 1991; Halsted & Lynch, 1996; Pimentel, 1998).

A interação entre doses de P e genótipo teve efeito significativo na alocação de biomassa em cada órgão da planta (Tabela 16), demonstrando que a partição de biomassa na parte aérea de genótipos de feijoeiro pode variar em função dos teores de P do solo (Araújo et al., 2000; Araújo & Teixeira, 2003). A decomposição do efeito de genótipo dentro das duas doses de P para a proporção de biomassa alocada em vagens (Gen/ P) (Tabela 1), indica que ocorre maior expressão da variabilidade genotípica na alocação de massa em vagens quanto mais elevada é a dose de P (Tabela 16).

Porém, a variabilidade genotípica encontrada na dose P1 (Tabela 16) ressalta a possibilidade de seleção de genótipos de feijoeiro para produtividade em baixas doses de P (Araújo & Teixeira, 2003; Araújo et al, 2005). Espécies adaptadas a solos de baixa fertilidade possuem alto controle da alocação de biomassa, apresentando características como taxas de crescimento reduzidas, moderado influxo de nutrientes moderadas e altas concentrações de nutrientes nos tecidos em comparação a espécies de rápido crescimento sob as mesmas condições (Rorison, 1968; citado por Araújo, 2000).

Foram encontrados valores significativos de quadrado médio para a proporção de biomassa nas partes da planta avaliadas, exceto para a raiz pivotante (Tabela 16), evidenciando que a alocação de biomassa em feijoeiro varia em função do ciclo da cultura, da variabilidade genotípica e da dose de P aplicada ao solo. A decomposição da soma de quadrados de genótipo dentro das duas coletas e das duas doses de P apresentou efeitos altamente significativos para todos os caracteres avaliados, demonstrando que o fato de não ter sido observado efeito da interação tripla para raiz pivotante pode estar ligado a variações na alocação de biomassa neste compartimento em função das doses de P (Araújo et al., 1997).

Contudo, a decomposição da soma de quadrados da interação tripla evidenciou um comportamento distinto na expressão da variabilidade genotípica para a partição de biomassa entre a parte aérea e o sistema radicular. É possível observar pelos dados da Tabela 16 que os valores de quadrado médio da decomposição da interação tripla aumentam da 1ª para a 2ª coleta para proporção de biomassa em caule e folhas. Porém, para a proporção de biomassa alocada em raiz pivotante e raízes laterais e basais, os valores de quadrado médio desta mesma decomposição se reduzem da 1ª para a 2ª coleta (Tabela 16). Este comportamento pode estar relacionado com a variação da razão raiz/parte aérea em feijoeiro com o avanço da ontogenia, decorrente da redução da dominância do crescimento sistema radicular sobre a parte aérea, o que influenciaria a alocação de biomassa entre estes compartimentos. O crescimento da planta de feijoeiro se iniciaria então com uma maior proporção de biomassa alocada em raízes para um posterior crescimento da parte aérea (Evans, 1972; Boutraa & Sanders, 2001). Este controle da partição de biomassa em P limitante demonstra um

comportamento que remete a teoria do coeficiente alométrico (Hunt, 1975) em que o crescimento da planta seria regulado por fatores genéticos relativos a espécie e genótipo.

A decomposição da soma de quadrados de genótipo dentro de coleta e dose de P para a proporção de biomassa alocada em nódulos evidenciou um comportamento distinto dependente das doses de P. No tratamento P1, a variabilidade genotípica proporcionou um aumento dos valores de quadrado médio do desdobramento da interação tripla da 1ª para a 2ª coleta, enquanto que no tratamento P2, a variabilidade genotípica provocou uma queda nos valores de quadrado médio (Tabela 16). Estes dados podem refletir uma diversidade genotípica para o início da senescência de nódulos nos diferentes acessos de feijoeiro analisados, onde em P1, a senescência seria retardada por conta de um atraso no ciclo da planta, enquanto que em P2, ocorreria uma maior demanda de fotoassimilados para enchimento de grãos, o que provocaria redução na proporção de biomassa alocada em nódulos. Cerca de 44% do C fixado no processo de fotossíntese é alocado no sistema radicular, e em plantas em simbiose com *Rhizobium*, pelo menos 12% dos fotossintatos são utilizados na respiração e crescimento de nódulos (Vance & Heichel, 1991; Pimentel, 1998; Zonta et al., 2006).

Os dados da Tabela 17 resumem a proporção de biomassa alocada em folhas, caule e vagens dos 24 genótipos de feijoeiro avaliados no experimento em duas épocas de coleta e duas doses de P. Os dados de proporção de biomassa alocada em folhas apontam diferenças significativas entre doses de P para poucos genótipos, o que poderia corroborar a teoria de Hunt (1975) de que a distribuição de biomassa na planta apresentaria grande herdabilidade, obedecendo a coeficientes alométricos relativos a sua espécie e ao genótipo.

Foi encontrada uma maior proporção de biomassa alocada em folhas em P2 (Tabela 17), o que concorda com os dados de Lynch et al. (1991) e Olivera et al. (2004), estudando o crescimento de genótipos de feijoeiro em diferentes níveis de P. Na primeira coleta, foram encontradas diferenças significativas entre doses de P nos genótipos Pop 59, Guapo Brillante, Rio Tibagi, Aporé, Flor de Mayo, Ouro Negro e CF 840694, e na 2ª coleta, nos genótipos Pop 71, Manteigão, Xodó e Jalo EEP (Tabela 17). O genótipo CF 840704 apresentou diferenças significativas entre as doses de P em ambas as coletas, mas com um comportamento atípico, apresentando maior proporção de biomassa alocada em folhas em P1 na 1ª coleta e um resultado inverso na 2ª coleta (Tabela 17). Este fato pode ser devido a uma maior alocação de massa nas vagens e a uma maior abscisão foliar devido a um adiantamento do ciclo na segunda coleta, o que reduziria a proporção de biomassa alocada em folhas.

Nos dados de proporção de biomassa alocada no caule, a média geral apresentou pouca variação entre doses de P nas duas coletas. Foi encontrada maior diferença entre os materiais avaliados na 2ª coleta (Tabela 17), onde a média geral indica uma maior proporção de biomassa alocada em caule em P1 que em P2, o que pode estar ligado a uma taxa de crescimento mais lenta em e uma menor formação de folhas em função do P limitante.

Foram observadas diferenças significativas entre doses de P na 1ª coleta nos genótipos Manteigão, Rico 23, Capixaba Precoce, CF 840704 e G 12896 (Tabela 17). Todos estes genótipos apresentam hábito de crescimento indeterminado, que constitui uma adaptação evolutiva a ambientes de baixa insolação e que representa um fator determinante para uma maior massa de caule (Vilhordo et al., 1996). Na 2ª coleta, foram encontradas diferenças significativas entre doses de P para proporção de biomassa alocada no caule nos genótipos Constanza, Irai, Pop 59 e Jalo EEP (Tabela 17). A redução do crescimento do caule para os três primeiros genótipos é uma característica inerente a seu hábito de crescimento determinado (Tipo I), que denota uma planta com caule de pequeno porte e pouco acúmulo de massa, o que pode aumentar a velocidade na translocação de recursos para as vagens. Já o genótipo Jalo EEP apresentou grande massa de parte aérea (Figura 1) e grande massa

radicular (Figura 5), o que pode refletir uma elevada proporção de biomassa alocada em outros órgãos da planta em detrimento do caule.

Tabela 17: Proporção de biomassa alocada em folhas, caule e vagens de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Genótipos	Proporção nas folhas (g. g ⁻¹)				Proporção no caule (g. g ⁻¹)				Proporção nas vagens (g. g ⁻¹)	
	1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta		1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
-----Tipo I-----										
Constanza	0,435	0,456	0,363	0,417	0,196	0,203	0,257	0,213*	0,105	0,176
Goiano	0,461	0,447	0,290	0,329	0,220	0,224	0,179	0,152	0,199	0,324*
Irai	0,437	0,487	0,301	0,330	0,230	0,218	0,240	0,166*	0,242	0,336*
Pop 59	0,382	0,466*	0,318	0,345	0,208	0,197	0,230	0,198*	0,225	0,212
Pop 71	0,442	0,459	0,295	0,399*	0,240	0,218	0,211	0,192	0,233	0,191
Média	0,431	0,463	0,313	0,364	0,219	0,212	0,223	0,184	0,201	0,248
-----Tipo II-----										
BAT 477	0,501	0,506	0,510	0,515	0,164	0,179	0,172	0,175	0,010	0,111*
Guapo	0,429	0,505*	0,499	0,466	0,201	0,206	0,200	0,194	0,033	0,126*
Ica Pijao	0,496	0,490	0,431	0,412	0,259	0,251	0,223	0,224	0,037	0,102
Manteigão	0,409	0,411	0,322	0,385*	0,226	0,187*	0,207	0,199	0,108	0,224*
Rico 23	0,480	0,499	0,405	0,401	0,198	0,227*	0,210	0,214	0,062	0,126
Rio Tibagi	0,466	0,528*	0,454	0,493	0,194	0,195	0,199	0,198	0,087	0,059
Safira	0,460	0,478	0,396	0,413	0,249	0,249	0,263	0,239	0,057	0,123
Xodó	0,487	0,523	0,412	0,491*	0,211	0,222	0,210	0,214	0,066	0,084
Média	0,460	0,488	0,398	0,437	0,216	0,216	0,218	0,213	0,076	0,123
-----Tipo III-----										
Aporé	0,400	0,508*	0,431	0,423	0,239	0,251	0,237	0,254	0,071	0,154*
Capixaba	0,461	0,463	0,350	0,290	0,199	0,240*	0,194	0,181	0,134	0,322*
Carioca	0,486	0,518	0,441	0,453	0,268	0,201*	0,209	0,248*	0,075	0,112
Flor de Mayo	0,411	0,516*	0,401	0,434	0,313	0,271*	0,305	0,209*	0,062	0,121
Jalo EEP	0,407	0,463	0,295	0,355*	0,235	0,221	0,231	0,187*	0,168	0,249*
Ouro negro	0,455	0,537*	0,385	0,403	0,192	0,200	0,180	0,162	0,112	0,214*
Puebla 152	0,543	0,503	0,458	0,423	0,267	0,280	0,211	0,226	0,044	0,125*
Média	0,452	0,501	0,394	0,397	0,245	0,238	0,224	0,210	0,095	0,185
-----Tipo IV-----										
CF 840694	0,490	0,590*	0,542	0,528	0,207	0,178*	0,172	0,139*	0,030	0,162*
CF 840704	0,463	0,568*	0,481	0,416*	0,180	0,243*	0,157	0,152	0,091	0,231*
G 12896	0,531	0,541	0,399	0,350	0,177	0,223*	0,179	0,159	0,193	0,318*
G 12930	0,551	0,589	0,415	0,374	0,215	0,230	0,170	0,151	0,214	0,342*
Média	0,509	0,572	0,459	0,417	0,195	0,219	0,170	0,150	0,132	0,263
Média Geral	0,462	0,502*	0,400	0,410	0,220	0,221	0,210	0,193*	0,111	0,189*

* Diferença significativa entre doses de P, dentro de cada coleta, pelo teste F a 5%.

Os genótipos Carioca, Flor de Mayo e CF 840694 apresentaram diferenças significativas entre doses de P para a proporção de biomassa alocada no caule nas duas coletas (Tabela 17), porém com comportamento distinto dos demais materiais. O genótipo Carioca apresentou uma menor proporção de biomassa alocada no caule em P2 do que em P1 na 1ª coleta, e uma maior proporção de biomassa alocada no caule em P2 na 2ª coleta. Este fato pode estar ligado a uma maior alocação de biomassa em raízes e folhas na 1ª coleta em P1, para elevar a absorção de nutrientes, e após este processo, este genótipo iniciaria uma alongação do caule e a formação e enchimento de vagens (Oliveira et al., 1996; Boutraa & Sanders, 2001). Além disso, a abscisão foliar e a menor emissão de folhas em função do surgimento das vagens levaria a um aumento da proporção de biomassa alocada no caule em relação à folha no genótipo Carioca em P2. A menor proporção de massa caulinar nos genótipos Flor de Mayo e CF 840694 em P2 pode ser decorrente de uma maior emissão de folhas promovida pela maior dose de P, o que elevou a alocação de massa em folhas em relação ao caule. O hábito de crescimento indeterminado e um maior porte de caule podem contribuir para um aumento da taxa fotossintética da planta se este crescimento vem acompanhado de um ângulo de inserção das folhas que facilite a captação de luz e uma menor temperatura foliar, proporcionando um melhor controle estomático e uma menor taxa de respiração foliar (Portes, 1996; Pimentel, 1998).

A proporção de biomassa alocada em vagens foi maior em P2 na maioria dos genótipos avaliados (Tabela 17), o que reforça o efeito do P na produtividade do feijoeiro. Foram encontradas diferenças significativas entre doses de P em 14 genótipos. Porém, o genótipo Rio Tibagi apresentou uma redução da proporção de massa alocada em vagens em P2 (Tabela 17), o que pode ter ocorrido em função de uma maior necessidade de P para a emissão e enchimento de vagens que criaria uma demanda que ultrapassaria o umbral máximo de fósforo aplicado neste experimento (80 mg P kg^{-1}). Cabe destacar também os valores de proporção de massa de vagens encontrados em P1 nos genótipos Pop 59 e Pop 71, que foram maiores que os valores encontrados em P2 (Tabela 17). Como estes genótipos representam variedades locais cultivadas por agricultores do Sul do Brasil, os mesmos podem ter sofrido uma pressão de seleção para maior eficiência na aquisição e uso de P e baixa resposta a adubação fosfatada (Oliveira et al., 1987). Contudo, são necessárias mais avaliações para determinar se este comportamento representa uma baixa resposta a fósforo ou uma menor proporção de massa investida em vagens em relação aos outros órgãos da planta. Este fato reforça o valor de cultivares locais como fonte de variabilidade genética para programas de melhoramento (Araújo et al., 1997; 2000; Rodrigues et al., 2002).

Os dados da tabela 18 reportam a proporção de biomassa alocada na raiz pivotante, nas raízes laterais e basais e nos nódulos dos 24 genótipos de feijoeiro avaliados. Os dados de proporção de biomassa na raiz pivotante indicam um maior investimento de biomassa em P1 que em P2, nas duas coletas (Tabela 18). Este fato pode ter relação com o estresse gerado pelos baixos teores de P no solo. Estes dados demonstram que embora a alocação de biomassa em P1 seja maior em raízes laterais, há um pequeno acúmulo de biomassa radicular na raiz pivotante que visa aprofundar o sistema radicular e aumentar a emissão das raízes laterais que emergem da raiz pivotante, propiciando uma maior exploração do solo (Araújo et al., 2000; Araújo & Teixeira, 2000; Nielsen et al., 2001).

Foram encontradas diferenças significativas entre doses de P para a proporção de biomassa alocada na raiz pivotante no genótipo Puebla 152 na 1ª coleta (Tabela 18), indicando forte enraizamento inicial neste cultivar, e nos genótipos Constanza, Goiano precoce, Irai, Manteigão, Carioca, Ouro negro e G 12930 na 2ª. Coleta (Tabela 18). Quando se observam os dados de massa de raiz pivotante destes genótipos (Tabela 13) nota-se que não existem diferenças estatísticas entre doses de P na coleta onde ocorre diferenças significativas de proporção de massa alocada em raiz pivotante.

Tabela 18: Proporção de biomassa alocada na raiz pivotante, nas raízes laterais e em nódulos de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Genótipo	Proporção na raiz pivotante (g g ⁻¹)				Proporção nas raízes laterais e basais (g g ⁻¹)				Proporção nos nódulos (g g ⁻¹)			
	1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta		1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta		1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
-----Tipo I-----												
Constanza	0,068	0,069	0,065	0,043*	0,286	0,212*	0,194	0,134*	0,017	0,062*	0,020	0,016
Goiano	0,046	0,059	0,049	0,027*	0,271	0,228	0,280	0,145*	0,004	0,044*	0,005	0,024*
Irai	0,046	0,042	0,042	0,026*	0,274	0,206*	0,164	0,107*	0,013	0,051*	0,015	0,038*
Pop 59	0,062	0,061	0,046	0,051	0,341	0,237*	0,177	0,158	0,010	0,042*	0,006	0,040*
Pop 71	0,052	0,058	0,046	0,036	0,257	0,198*	0,198	0,151	0,011	0,068*	0,018	0,033*
Média	0,055	0,058	0,050	0,037	0,286	0,216	0,203	0,139	0,011	0,053	0,013	0,030
-----Tipo II-----												
BAT 477	0,046	0,047	0,048	0,045	0,274	0,230	0,222	0,121*	0,018	0,039*	0,040	0,034
Guapo	0,064	0,070	0,060	0,063	0,298	0,179*	0,186	0,112*	0,009	0,042*	0,023	0,040*
Ica Pijao	0,071	0,068	0,072	0,069	0,165	0,162	0,208	0,161	0,010	0,031*	0,031	0,034
Manteigão	0,063	0,058	0,065	0,040*	0,286	0,274	0,279	0,130*	0,017	0,070*	0,022	0,023
Rico 23	0,051	0,055	0,056	0,048	0,248	0,205	0,229	0,173*	0,024	0,014	0,039	0,039
Rio Tibagi	0,060	0,060	0,056	0,056	0,264	0,177*	0,166	0,151	0,016	0,041*	0,040	0,045
Safira	0,056	0,059	0,065	0,056	0,225	0,187	0,197	0,134*	0,012	0,027*	0,023	0,035
Xodó	0,041	0,044	0,044	0,041	0,254	0,179*	0,245	0,136*	0,007	0,032*	0,024	0,035
Média	0,054	0,055	0,057	0,048	0,255	0,204	0,223	0,145	0,015	0,037	0,030	0,035
-----Tipo III-----												
Aporé	0,049	0,045	0,048	0,037	0,294	0,168*	0,184	0,108*	0,018	0,029	0,029	0,026
Capixaba	0,052	0,049	0,043	0,031	0,285	0,204*	0,260	0,147*	0,004	0,045*	0,020	0,032
Carioca	0,047	0,048	0,056	0,040*	0,197	0,196	0,189	0,123*	0,004	0,040*	0,032	0,026
Flor de Mayo	0,049	0,037	0,046	0,039	0,226	0,147*	0,173	0,162	0,006	0,030*	0,016	0,035*
Jalo EEP	0,077	0,055*	0,057	0,039*	0,264	0,211*	0,231	0,138*	0,018	0,052*	0,021	0,034*
Ouro negro	0,051	0,041	0,049	0,035*	0,286	0,186*	0,244	0,145*	0,020	0,038*	0,032	0,043
Puebla 152	0,036	0,052*	0,049	0,050	0,146	0,134*	0,206	0,143*	0,009	0,032*	0,034	0,034
Média	0,052	0,047	0,050	0,039	0,243	0,178	0,212	0,138	0,011	0,038	0,026	0,033
-----Tipo IV-----												
CF 840694	0,045	0,037	0,033	0,023	0,253	0,166*	0,204	0,117*	0,006	0,030*	0,020	0,031
CF 840704	0,032	0,024	0,037	0,026	0,321	0,136*	0,207	0,135*	0,006	0,029*	0,029	0,043*
G 12896	0,036	0,019*	0,037	0,020*	0,253	0,191*	0,171	0,123	0,007	0,027*	0,025	0,031
G 12930	0,023	0,017	0,029	0,013*	0,211	0,144*	0,157	0,093*	0,001	0,022*	0,018	0,028
Média	0,034	0,024	0,034	0,021	0,260	0,159	0,185	0,117	0,005	0,027	0,023	0,033
Média Geral	0,051	0,049	0,050	0,040*	0,257	0,190*	0,207	0,135*	0,011	0,039*	0,024	0,033*

* Diferença significativa entre doses de P, dentro de cada coleta, pelo teste F a 5%.

Este fato ressalta que embora a massa de raiz pivotante em P1 seja menor que em P2, a porcentagem de massa alocada em raiz pivotante é muito maior em P1 do que em P2, justamente pelo menor porte da planta em P1. Os genótipos Jalo EEP e G 12896 apresentaram diferenças significativas entre doses de P nas duas coletas, com um maior investimento de massa em P1, em relação a P2 (Tabela 18), o que pode ser resultante de um menor crescimento de parte aérea, que proporcionaria um maior peso da raiz pivotante na massa total da planta.

Os dados de proporção de biomassa alocada em raízes laterais e basais demonstram diferenças significativas entre doses de P nas duas coletas (Tabela 18), com predominância de P1 sobre P2 em todos os genótipos avaliados, confirmando que plantas em baixo P tendem a investir mais em raízes laterais e basais que plantas em suprimento normal de fósforo (Yan et

al., 1995a; Snapp & Lynch, 1996; Araújo et al., 1998; Ho et al., 2004). Não foram encontradas diferenças significativas entre doses de P nos genótipos Goiano precoce, BAT 477, Manteigão, Rico 23, Safira e Carioca na 1^a. Coleta, e nos Genótipos Pop 59, Pop 71, Rio Tibagi, Flor de Mayo e G 12896 na 2^a. Coleta (Tabela 18). O menor investimento em massa de raízes laterais em uma das coletas pode derivar de uma demanda de carbono em outros órgãos além da raiz, mas quando as demandas por P se elevam, a planta retoma o crescimento radicular (Rubio & Lynch, 2006; Walk et al., 2006). O genótipo Ica Pijao não variou a proporção de carbono alocado em raízes laterais nas duas coletas e nas duas doses de P, o que pode ser resultante de um baixo influxo de P nesta cultivar, de acordo com os dados de Araújo et al. (1998) e Araújo & Teixeira (2000).

Os dados de nodulação indicam um maior investimento em nódulos em todos os genótipos avaliados em P2 (Tabela 18). A baixa nodulação detectada em P1 pode ser consequência de um maior investimento de C no crescimento de outros órgãos, em processos bioquímicos de metabolismo e respiração, e de um acúmulo de reservas (Araújo et al., 2000; Hungria et al., 1997; Reis et al., 2006). Não foram encontradas diferenças significativas entre doses de P nos genótipos Rico 23 e Aporé, nas duas coletas (Tabela 18), o que denota um menor investimento em nodulação por parte destes materiais, visando promover o crescimento do sistema radicular e de órgãos da parte aérea. Na segunda coleta, os genótipos Goiano precoce, Irai, Pop 59, Pop 51, Guapo brilhante, Flor de Mayo, Jalo EEP e CF 840704 não apresentaram diferenças significativas entre doses de P (Tabela 18), o que pode estar ligado a senescência de nódulos para promover uma maior translocação de nutrientes para a parte aérea e diminuir as demandas de fotoassimilados do sistema radicular (Vance & Heichel, 1991). Oliveira et al. (2004) avaliando o crescimento a FBN e a assimilação de amônio em *Phaseolus vulgaris* encontraram uma maior atividade de fosfatase ácida em raízes e nódulos de plantas com bom suprimento de P, que era tanto maior quanto maior a concentração de fósforo na solução nutritiva, indicando uma maior liberação de moléculas de Pi para alocação na parte aérea.

A Figura 8 apresenta a porcentagem média de biomassa alocada em diferentes órgãos dos 24 genótipos de feijoeiro avaliados no experimento, os quais permitem detectar variações ontogenéticas na partição de C. É possível perceber que independente da dose de P e da época de coleta, uma pequena proporção da biomassa da planta é investida em nódulos (Figura 8). O nódulo representa uma estrutura com alta demanda metabólica, o que muitas vezes ocasiona seu descarte pela planta de feijoeiro durante o enchimento das vagens (Hungria et al., 1997; Araújo & Teixeira, 2000; Reis et al., 2006). Este ajuste das demandas de fotoassimilados do nódulo com o crescimento da planta pode ter sido o motivo da redução da proporção de massa alocada para nodulação na 2^a coleta em P2. O aumento da nodulação na 2^a coleta em P1 pode refletir um atraso no ciclo da planta e um conseqüente atraso na ontogenia da nodulação e na senescência dos nódulos (Araújo & Teixeira, 2000), o que tornou a proporção de biomassa alocada neste compartimento maior quando comparada ao resto da planta.

Os dados da Figura 8 levam a conclusão de que o evento formação e enchimento das vagens é o maior determinante de modificações na alocação de biomassa em feijoeiro. Uma vez que a planta visa à formação de sementes para garantir a próxima geração (Evans, 1972; Hunt, 1982; Vance, 2001), o processo de enchimento de vagens induziu a modificações na partição de carbono, com redução do acúmulo de biomassa nos dois sítios de aquisição de nutrientes: o sistema radicular, de onde a planta adquire nutrientes minerais e água; e as folhas, de onde a planta adquire o CO₂ e a energia para catalisar este CO₂ em carboidratos pelo processo de fotossíntese. Estes dois órgãos possuem um constante crescimento e grande plasticidade (Snapp & Lynch, 1996; Pimentel, 1998; Nielsen et al., 2001), o que permite à planta regular sua relação fonte/dreno através de modificações nestes compartimentos, visando elevar a alocação de biomassa nos grãos.

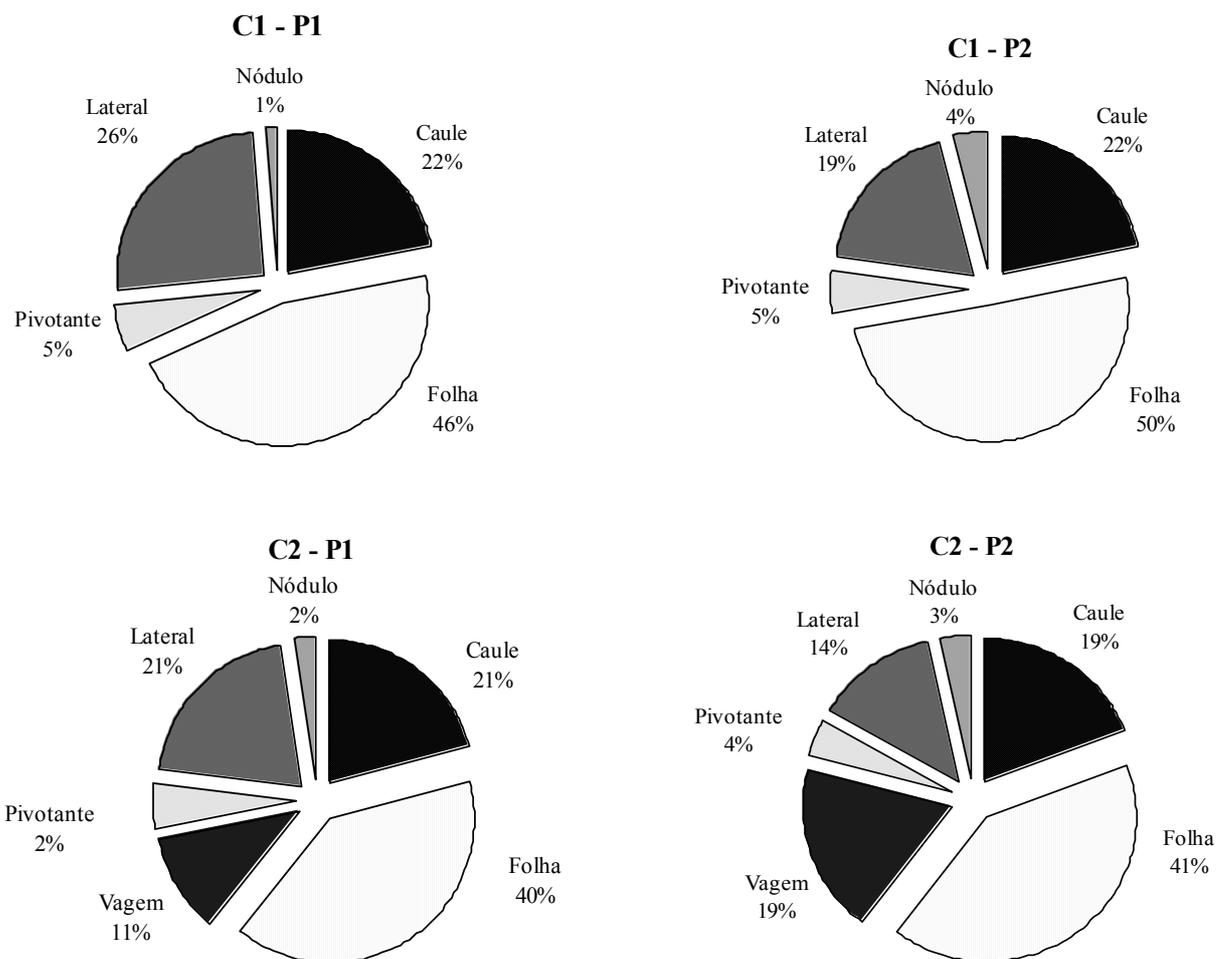


Figura 8: Percentuais da partição de massa seca entre diferentes órgãos da parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2, respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

A Figura 8 indica que a menor dose de P fomentou um maior investimento de carbono em raízes. Não foram encontradas diferenças na biomassa alocada na raiz pivotante entre doses de P, ocorrendo apenas uma redução de 1% de alocação de biomassa em raiz pivotante na 2ª coleta em P2 (Figura 8), evidenciando uma queda na proporção de biomassa alocada em raízes juntamente com o início da formação de vagens. Para a raiz lateral, ocorreu um maior investimento P1 e na 1ª coleta, o que reflete um maior investimento em raízes com maior superfície específica para uma alocação posterior de biomassa em outros órgãos (Lynch & van Beem, 1993; Nilesen et al., 2001; Walk et al., 2006). Na 2ª coleta, o compartimento folhas sofreu uma modificação na proporção de biomassa alocada de 6% em P1 e de 9% em P2 (Figura 8), o que pode estar ligado a processos de abscisão foliar para reduzir os drenos de carbono por ocasião da formação das vagens (Portes, 1996; Pimentel, 1998). Porém, deve ser observado o fato de que a vagem constitui uma folha modificada (Vilhordo et al., 1996), de forma que a emissão de vagens pode induzir a uma redução da área foliar, uma vez que este menor investimento em folhas ocorre justamente nos estádios onde é necessária uma maior produção de fotoassimilados (Araújo et al., 1997; 2000).

Os dados apresentados indicam uma complementação entre a teoria do equilíbrio funcional (Brouwer, 1983, citado por Nielsen et al., 2001) e a teoria do coeficiente alométrico (Hunt, 1975; 1990). Desta forma, a partição de biomassa em feijoeiro obedeceria a um padrão

no qual cada genótipo apresentaria um fator K, variável em função das demandas da planta e da distribuição dos recursos do ambiente.

4.4 - Nitrogênio e Fósforo na Parte Aérea

Os dados da Tabela 19 se referem aos valores de quadrado médio obtidos da análise de variância dos dados de acumulação de N e P da parte aérea dos 24 genótipos de feijoeiro avaliados no experimento. Foram encontrados efeitos significativos de repetição para todas as variáveis estudadas, sobretudo para teor e conteúdo de P (Tabela 19). Estes dados indicam que o delineamento do experimento em blocos ao acaso permitiu isolar variações inerentes da grande diferença entre as duas doses de P de cada tratamento. O efeito de coleta para os caracteres avaliados denota modificações na absorção e utilização de N e P ao longo do ciclo do feijoeiro (Tabela 19). Os valores de quadrado médio encontrados para P refletem o efeito da adubação fosfatada no teor e no conteúdo de N e P da parte aérea (Tabela 19). Os efeitos significativos na interação entre coleta e P evidenciam uma variação da absorção de P ao longo da ontogenia da planta, que afeta a utilização deste nutriente nos diferentes tecidos da parte aérea conforme a dose de fósforo aplicada (Tabela 19). Haag et al. (1967) num estudo para determinar a marcha de absorção de nutrientes em feijoeiro encontraram um acúmulo de matéria seca 4 vezes maior na colheita do que a observada na floração, um pico de acumulação de N na floração e uma absorção contínua de P até o fim do ciclo da cultura.

Foram observados efeitos de genótipo para a acumulação de N e P na parte aérea (Tabela 19), demonstrando que a variabilidade genética do material avaliado interferiu no teor e no conteúdo destes dois nutrientes. A interação entre coleta e genótipo revelou um alto efeito da ontogenia no teor e no conteúdo de N, mas não apresentou efeito para o teor e o conteúdo de P. Dados de Haag et al. (1967) demonstram que por ocasião da floração, o feijoeiro já teria absorvido a maior parte do N necessário para seu ciclo, enquanto a absorção de P seria contínua até o final do ciclo da planta. Neste caso à limitação de P no tratamento P1, pode ter causado uma redução da variabilidade genética da planta quanto ao conteúdo e teor de fósforo ao longo da ontogenia. Desta forma, o P limitante levaria ao uso de diferentes estratégias para aquisição de P, mas que não permitiram a expressão de variações genotípicas em seu conteúdo na planta devido aos baixos teores deste nutriente no solo (Walk et al., 2006).

A interação P x Genótipo revela uma variação na assimilação de N e P entre os genótipos estudados, em função da dose de P aplicada (Tabela 19). O único caracter que não apresentou significância para esta fonte de variação foi o teor de P (Tabela 19), que constitui um fator de pequena variação genotípica (Portes, 1996). Oliveira et al. (1996), revisando trabalhos de diversos autores, determinaram que o nutriente que mais interfere no acúmulo de massa verde em genótipos de feijoeiro cultivados em solos do cerrado seria o fósforo, seguido do cálcio, zinco e do nitrogênio. Entretanto, Yan et al. (1995a) em um experimento avaliando genótipos de feijoeiro em diferentes tipos de solo reportaram que a distribuição de P entre diferentes órgãos vegetais na maturidade não apresentou correlação direta com a eficiência de uso de P. Com efeito, a produtividade em feijoeiro pode estar mais relacionada com o acúmulo de biomassa e nutrientes ao longo do ciclo do que propriamente uma maior translocação de N e P para os grãos (Araújo & Teixeira, 2003).

Os resultados de interação tripla apresentam significância estatística para todos os caracteres avaliados, exceto para o conteúdo de P (Tabela 19). A decomposição da soma de quadrados de genótipo dentro de coleta e de dose de P indica uma maior variação genotípica no teor e no conteúdo de P em P2, o que reforça a hipótese de que os baixos níveis de P da parte aérea na dose P1 tenham causado uma estratificação no desenvolvimento dos genótipos, reduzindo a expressão de seu potencial genético. Porém, mesmo na maior dose de P, e

possível verificar uma queda dos valores de quadrado médio para teor e conteúdo de P na 2ª coleta. A decomposição da interação tripla evidencia valores de quadrado médio que revelam um aumento no teor e no conteúdo de N com o avanço da ontogenia e na dose P2 (Tabela 19). Este fato reflete uma elevada variabilidade ontogenética para a assimilação de N e uma dependência dos teores de P no solo para a expressão desta variabilidade. O déficit de P afeta não somente a absorção e a translocação de N, devido à redução da atividade de H⁺-ATPases, mas também a conversão do NO₃⁻ a NH₄⁺ e sua incorporação em esqueletos de carbono para a formação de aminoácidos, uma vez que esta reação é dependente de energia gerada pela oxidação de moléculas de ATP (Marschner, 1995; Fernandes e Rossiello, 1995). Além disso, o déficit de fósforo afeta a FBN tanto devido à inibição do processo de fotossíntese, o que reduz a translocação de fotoassimilados para os nódulos; como também por uma restrição da atividade da enzima nitrogenase (Hungria et al., 1997; Araújo & Machado, 2006).

Tabela 19: Valores de quadrado médio obtidos pela análise de variância do teor e conteúdo de N e P da parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (C1 e C2, respectivamente estádios R7 e R8), com a decomposição da soma dos quadrados de genótipo dentro de cada dose de P e de cada coleta.

Fonte de variação	Graus de Liberdade	Teor de N na parte aérea	Conteúdo de N na parte aérea	Teor de P na parte aérea	Conteúdo de P na parte aérea
Repetição	3	46,0*	412	6,780***	39,81***
Coleta	1	1076,7***	133691***	1,869**	1372,03***
P	1	1057,9***	429538***	22,781***	4201,78***
Col x P	1	212,2***	36243***	3,130***	165,99***
Genótipo	23	106,8***	2599**	0,525**	19,24***
Col x gen	23	30,8**	811***	0,372	5,58
P x gen	23	26,25**	1781***	0,316	12,46***
Col x P x gen	23	23,1*	629*	0,478*	5,62
G d/C1P1	23	38,4***	239	0,310	2,60
G d/C1P2	23	47,9***	2045***	0,852***	18,99***
G d/C2P1	23	32,4***	529*	0,359	3,50
G d/C2P2	23	68,1***	3006***	0,170	17,80***
Erro	285	13,8	340	0,260	4,71
CV (%)		13,79	21,62	20,27	26,95

*, ** Significativo aos níveis de 5 e 1% pelo teste F.

Porém, a variabilidade genotípica apresentada na Tabela 19 pode ter sido inibida pelo estresse nutricional ao longo da ontogenia da planta. Os coeficientes de variação genotípicos para os caracteres de teor e conteúdo de N e P estão na Tabela 20. Por estes dados, podemos observar que a maior variabilidade para o conteúdo de P na parte aérea ocorre na 1ª coleta para as duas doses de P, entretanto os baixos valores absolutos deste carácter na 1ª coleta

podem ter ocasionado um efeito de escala que impediria a observação de diferenças significativas entre genótipos, na 1ª coleta, na dose P1(Tabela 19).

Tabela 20: Coeficientes de variação genotípicos do teor e conteúdo de N e P na Parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Tratamento	Teor de N na parte aérea	Conteúdo de N na parte aérea	Teor de P na parte aérea	Conteúdo de P na parte aérea
C1P1	22,31	36,10	24,71	45,83
C1P2	23,37	50,06	31,60	49,42
C2P1	24,83	37,87	26,12	31,29
C2P2	29,76	37,28	15,88	30,33

Os demais valores apresentados pelos coeficientes de variação genotípicos apresentam uma baixa variação genética entre coletas nas mesmas épocas em que o desdobramento de genótipo dentro de coleta e dose de P não foi significativo (Tabela 20). Isto pode representar uma baixa variação para o conteúdo de nutrientes nos tecidos originada da deficiência de P. Para o teor de N, foi observada uma maior variabilidade genotípica na segunda coleta nas duas doses de P, o que pode ser efeito de diluição do N acumulado na parte aérea ao longo do ciclo da planta. No conteúdo de N, a baixa variação entre coletas em P1 evidenciam um efeito restritivo do P limitante na resposta a adubação nitrogenada, o que não ocorre em P2, onde é observada uma alta variabilidade genotípica em C1. Os coeficientes de variação genotípicos para o teor de P na parte aérea (Tabela 20) demonstram que este caracter tende a variar com mais intensidade entre os diferentes genótipos na 1ª coleta em alto P, o que sugere uma elevada translocação de P por conta do enchimento de vagens na 2ª coleta.

Os dados da tabela 21 se referem ao teor e conteúdo de N no material avaliado em função da dose de P aplicada ao solo e reforçam a altíssima correlação entre a assimilação de N pela planta e a nutrição fosfatada. É encontrada uma redução no teor e no conteúdo de N na planta em P1 nas duas coletas. Foram encontradas diferenças significativas entre dose de P para o teor de N nos materiais BAT 477, Xodó, Capixaba precoce, Puebla 152, CF 840704 e G 12930 na 1ª coleta, nos materiais Constanza, Iraí, Pop 59, Rico 23 e G 12896 na 2ª coleta e nos materiais Aporé e Flor de Mayo em ambas as coletas.

Os dados de conteúdo de N (Tabela 21) indicam um maior acúmulo de N em P2, o que pode ser devido tanto a uma maior assimilação de N decorrente de uma maior quantidade de ATP e poder redutor para tal (Fernandes & Rossiello, 1995; Araújo & Machado, 2006), bem como uma maior eficiência da FBN (Vance & Heichel, 1991; Reis et al., 2006), refletida pela maior nodulação neste tratamento (Tabela 12). Na 1ª coleta os genótipos Goiano Precoce e Pop 59 não apresentaram diferenças estatísticas entre coletas para conteúdo de N (Tabela 21). Porém, o ciclo mais precoce destes genótipos pode ter constituído um fator limitante para seu acúmulo de N (Fernández et al., 1986; Portes, 1996), o que pode ser observado por seu reduzido crescimento (Figuras 1 e 2).

Tabela 21: Teor e conteúdo de N na parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Genótipo	Teor de N na parte aérea (mg N g ⁻¹)				Conteúdo de N na parte aérea (mg N planta ⁻¹)			
	1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta		1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
-----Tipo I-----								
Constanza	31,2	35,7	22,4	29,4*	48	84*	49	136*
Goiano	28,1	30,1	28,3	29,1	29	42	58	109*
Irai	31,9	34,5	27,3	35,7*	41	75*	60	168*
Pop 59	28,3	29,1	25,7	31,2*	39	67*	57	120*
Pop 71	32,6	32,4	25,3	27,3	46	67	68	117*
Média	30,4	32,4	25,8	30,5	41	67	58	130
-----Tipo II-----								
BAT 477	28,6	34,7*	23,2	27,4	45	95*	68	146*
Guapo	27,5	29,3	19,7	24,5	41	75*	52	122*
Ica Pijao	25,6	23,6	23,6	26,6	44	98*	75	157*
Manteigão	33,8	30,6	25,6	30,7	45	60	57	146*
Rico 23	29,2	24,9	22,8	30,5*	64	95*	76	169*
Rio Tibagi	27,3	29,8	24,6	28,6	46	102*	77	125*
Safira	23,9	26,5	24,8	28,0	52	98*	71	161*
Xodó	24,0	31,7*	19,4	22,7	41	96*	55	146*
Média	27,5	28,9	23,0	27,4	47	90	66	147
-----Tipo III-----								
Aporé	27,1	32,6*	21,0	31,6*	40	138*	60	199*
Capixaba	30,6	25,2*	20,4	25,2	34	67*	49	122*
Carioca	28,4	31,9	24,7	25,0	41	92*	79	163*
Flor de Mayo	25,4	30,9*	18,8	24,2*	44	131*	43	115*
Jalo EEP	28,4	32,2	24,9	34,2*	51	103*	73	193*
Ouro negro	28,4	29,7	23,9	30,1*	39	87*	61	150*
Puebla 152	21,3	28,1*	24,4	23,5	50	125*	76	158*
Média	27,1	30,1	22,6	27,7	43	106	63	157
-----Tipo IV-----								
CF 840694	25,3	24,5	17,4	21,8	35	77*	53	137*
CF 840704	22,3	28,1*	20,2	24,3	30	104*	49	134*
G 12896	28,0	30,6	22,5	34,3*	34	108*	43	212*
G 12930	29,3	23,8*	19,4	20,0	50	82*	49	127*
Média	26,2	26,8	19,9	25,1	37	93	49	153
Média Geral	27,8	29,6*	22,9	27,7*	43	90*	61	147*

*, **Significativo aos níveis de 5 e 1% pelo teste F.

Os dados da Tabela 22 são referentes ao teor e conteúdo de P na parte aérea dos genótipos de feijoeiro avaliados dentro do experimento. O teor de P apresentou diferenças significativas entre dose de fósforo para 14 genótipos na 1^a coleta e nos genótipos Ica Pijao, Safira e CF 840704 na 2^a Coleta (Tabela 22). As médias gerais apresentam uma predominância do tratamento P2 sobre o tratamento P1 para o teor de P no tecido vegetal (Tabela 22). O fato do genótipo Ica Pijao possuir o maior valor de massa radicular na 2^a coleta em P2 (Figura 5) pode explicar o grande teor de P apresentado por este material na 2^a coleta em P2. O nitrogênio e o fósforo constituem as maiores limitações à produção vegetal em ambiente tropical (Pereira & Bliss, 1987; Vance, 2001). Em condições de estresse, a resposta da planta a adubação depende do nutriente em questão e da existência de outros tipos de

limitações ao crescimento da planta (Rubio et al., 2003b). Uma vez que o N representa um constituinte essencial de aminoácidos, amidas, ácidos nucleicos e outros compostos e o P é um constituinte essencial de ATP, fosfolipídios e outras substâncias, a ausência destes dois nutrientes pode reduzir o acúmulo de carbono, e a ausência de um destes nutrientes pode limitar a ação do outro (Vance, 2001; Niklas & Cobb, 2005).

Tabela 22: Teor e conteúdo de P na parte aérea de 24 genótipos de feijoeiro crescidos sob duas doses de P no solo (P1 e P2 respectivamente 20 e 80 mg P kg⁻¹), em duas épocas de coleta (estádios R7 e R8).

Genótipo	Teor de P na parte aérea (mg P g ⁻¹)				Conteúdo de P na parte aérea (mg P planta ⁻¹)			
	1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta		1 ^a . Coleta		2 ^a . Coleta	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
-----Tipo I-----								
Constanza	2,31	3,58*	2,55	2,57	3,46	8,33*	5,40	12,35*
Goiano	2,06	2,90*	2,62	2,87	2,20	4,08	5,37	10,62*
Irai	2,27	3,51*	2,52	2,77	2,90	7,21*	5,33	12,81*
Pop 59	2,70	2,55	2,01	2,56	4,40	6,96	5,90	13,56*
Pop 71	2,63	3,30	2,58	2,73	3,81	8,57*	6,84	14,06*
Média	2,39	3,17	2,46	2,70	3,35	7,03	5,77	12,68
-----Tipo II-----								
BAT 477	1,93	2,26	2,54	2,14	3,23	9,17*	8,27	12,91*
Guapo	2,18	2,92*	2,24	2,55	2,89	5,73*	5,10	11,95*
Ica Pijao	2,36	2,19	2,19	2,99*	5,13	7,91*	7,34	16,46*
Manteigão	2,32	2,14	2,62	2,50	3,94	7,34*	8,16	11,58*
Rico 23	2,22	3,22*	1,94	2,55	4,76	11,81*	5,35	14,68*
Rio Tibagi	1,89	3,26*	2,12	2,41	3,23	10,04*	5,88	15,37*
Safira	2,92	3,14	1,86	2,61*	4,32	13,28*	5,34	16,80*
Xodó	2,13	3,14*	2,29	2,38	2,35	8,42*	5,58	11,63*
Média	2,24	2,78	2,23	2,52	3,73	9,21	6,38	13,92
-----Tipo III-----								
Aporé	2,61	2,61	2,08	2,56	3,90	7,12*	6,68	16,46*
Capixaba	2,03	2,91*	2,50	2,37	3,56	12,27*	5,62	11,11*
Carioca	1,99	2,87*	1,96	2,44	3,51	9,37*	5,68	13,76*
Flor de Mayo	2,47	2,34	2,34	2,88	3,41	6,88*	5,43	14,47*
Jalo EEP	2,15	2,52	2,10	2,66	5,06	11,30*	6,81	18,03*
Ouro negro	2,25	3,83*	2,75	2,93	3,16	8,86*	6,15	11,50*
Puebla 152	2,05	3,40*	2,21	2,80	2,95	7,14*	5,85	12,09*
Média	2,22	2,93	2,28	2,66	3,65	8,99	6,03	13,92
-----Tipo IV-----								
CF 840694	2,52	2,80	1,82	2,33	3,52	8,65*	5,21	14,39*
CF 840704	1,78	2,59*	1,90	2,62*	2,44	9,58*	4,59	14,37*
G 12896	2,08	2,81*	2,81	2,67	2,58	10,21*	5,42	16,77*
G 12930	2,25	3,32*	2,53	2,56	3,71	11,42*	6,28	16,20*
Média	2,16	2,88	2,27	2,55	3,06	9,97	5,38	15,43
Média Geral	2,25	2,92*	2,29	2,60*	3,52	8,82*	5,98	13,91*

*, **Significativo aos níveis de 5 e 1% pelo teste F.

O comportamento variado de acúmulo de P no tecido reflete variações na translocação e utilização de P ao longo do ciclo do feijoeiro (Moreira, 2004). Snapp & Lynch (1996) estudando a partição de P entre diferentes partes da planta de feijoeiro sob suprimento limitado deste nutriente encontraram um acúmulo de P no sistema radicular que se reduzia

com o avanço da ontogenia. Olivera et al. (2004) encontraram uma maior atividade de fosfatase ácida em raízes de feijoeiro sob suprimento limitado de P, o que foi correlacionado com aumentos na translocação de Pi para a parte aérea.

Os dados de conteúdo de P na parte aérea apontam um maior acúmulo de P em P2, o que explica o maior crescimento do feijoeiro neste tratamento (Figuras 1 e 2). A média geral indica que uma diferença de conteúdo de fósforo entre as doses P1 e P2 em torno de 6 mg P planta⁻¹ (Tabela 22) foi o suficiente para induzir a uma redução nas taxas de crescimento da cultura em P1 (Figuras 1 e 2). Na primeira coleta, os genótipos Goiano Precoce e Pop 59 não apresentaram diferenças significativas entre doses de P para o conteúdo deste nutriente na parte aérea (Tabela 22). Embora isto tenha conexão com a ontogenia destes materiais, caracterizada por um ciclo precoce, fica destacada uma baixa resposta à adubação fosfatada no genótipo Pop 59, que representa uma variedade local. Os elevados valores de massa, área e comprimento radicular apresentados por este genótipo em P1 e na 1ª coleta (Figuras 5, 6 e 7) podem caracterizar uma pressão de seleção sofrida por este cultivar que lhe conferiu uma maior eficiência de aquisição ou de uso P, mas que incorreu em uma baixa resposta a adubação fosfatada (Araújo et al., 1997; 2000). Oliveira et al. (1987) avaliando a resposta e a eficiência de genótipos de feijoeiro a adubação fosfatada constataram uma alta variabilidade na resposta do germoplasma não melhorado a adubação. Entretanto Araújo et al. (1997) não encontraram uma maior adaptação do germoplasma selvagem a condições limitantes de P.

Na segunda coleta, foram encontradas diferenças significativas para conteúdo de P na parte aérea em P2 para todos os genótipos, o que sugere um maior acúmulo de P nesta coleta e uma maior translocação de P para enchimento de vagens (Tabela 22). Desta forma, a resposta mais consistente a adubação fosfatada pode ocorrer em estádios mais avançados da ontogenia. A dinâmica do P no solo é caracterizada por reações de adsorção e difusão que tendem a se modificar em condições de cultivo, em consequência de uma maior depleção de nutrientes, do crescimento do sistema radicular e de uma maior exudação de compostos orgânicos pelas raízes, ocasionando uma maior liberação de fósforo na solução do solo e uma maior absorção de P pela planta (Oliveira et al., 1987; Holford, 1997; Anghinoni & Meurer, 1999).

O ideótipo de feijoeiro considerado mais eficiente do ponto de vista nutricional depende do nível tecnológico do produtor (Pimentel, 1998; Araújo & Teixeira, 2003). Os solos tropicais são caracterizados por sua baixa fertilidade, alto grau de intemperismo, elevada acidez, toxidez por alumínio e baixos teores de matéria orgânica. Nestes solos, o uso de genótipos com um menor índice de colheita de N e P, caracterizado por uma menor alocação de nutrientes nos grãos e uma maior retenção de nutrientes nos tecidos pode culminar em uma maior duração de área foliar e no incremento do suprimento de fotoassimilados para o enchimento de vagens e grãos, possibilitando ainda a restituição de parte do N e P ao solo em formas lábeis por meio da ciclagem dos nutrientes retidos na palhada bastando para tal a manutenção dos resíduos da colheita no local de plantio (Portes, 1996; Oliveira et al, 1996; Araújo & Teixeira, 2003).

5. CONCLUSÕES

Foi observada uma grande variação genotípica dos caracteres radiculares e de parte aérea entre os diferentes acessos de feijoeiro avaliados, que foram mais expressivas com o avanço da ontogenia e com o aumento dos teores de P no solo.

A variabilidade genotípica no crescimento de parte aérea foi maior na 2ª coleta e na dose mais alta de P. Os dados obtidos evidenciaram que o maior efeito da variabilidade genotípica para crescimento de parte aérea em baixo P ocorre no início do estágio R8 – enchimento das vagens. Este resultado permite concluir que a seleção de genótipos para crescimento em P limitante baseado em caracteres de parte aérea deve ser feita em estádios posteriores à floração.

O sistema radicular demonstrou variabilidade genotípica e ontogênicas em função do suprimento de P no solo. Em virtude da pequena variabilidade entre genótipos para a área radicular específica a seleção de genótipos para caracteres radiculares pode ser baseada na massa radicular, de mais simples mensuração. Porém a divisão do sistema radicular por classes de raízes demonstrou ser de fundamental importância no processo de seleção, em virtude das diferenças entre genótipos na proporção de biomassa alocada em raízes pivotantes, basais e laterais. A maior nodulação no início do ciclo esteve ligada aos níveis mais altos de P no solo demonstrando uma relação direta entre a aquisição de P e a FBN. Os caracteres radiculares que mais se modificaram para aumentar a eficiência de aquisição de P dos genótipos avaliados foram a massa radicular, a área radicular, o comprimento radicular, a área radicular específica e a razão raiz/parte aérea.

Os compartimentos com maior variação quanto a proporção de biomassa alocada foram as folhas e raízes laterais e basais de feijoeiro, os quais apresentaram grande plasticidade em função da ontogenia e da dose de P.

Os dados de N e P na parte aérea apontaram uma grande relação entre o conteúdo de N e o conteúdo de P. A menor dose de P no solo inibiu a acumulação de N, evidenciando um desbalanço na acumulação de N em função da quantidade de P disponível para o processo de fixação biológica de nitrogênio.

O conjunto de dados apresentado confirmam a hipótese de que a ontogenia da planta de feijoeiro é marcada por alterações na morfologia radicular que apresentam variação em função do genótipo utilizado e dos teores de fósforo no solo

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AESCHBACHER, R.A.; SCHIEFELBEIN, J.W.; BENFEY, P.N. The genetic and molecular basis of root development. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 45, p. 25-45, 1994.

AHMAD, Z.; GILL, M.A.; QURESHI, R.H. Genotypic variations of phosphorus utilization efficiency of crops. **Journal of Plant Nutrition**, v. 24(8), p. 1149-1171, 2001.

ÁLVAREZ, R.; STEINBACH, H.S. Fósforo orgánico en suelos cultivados. In ALVAREZ, R. **Materia orgánica: valor agronómico y dinámica en suelos pampeanos**. Buenos Aires. Editora Facultad de Agronomía, 2006, p. 165 – 178.

ANGHINONI, I.; BARBER, S.A. Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influenced by phosphorus supply. **Agronomy Journal**, v. 172, p. 655-668, 1980.

ANGHINONI, I.; MEURER, E.J. Eficiência de absorção de nutrientes pelas raízes. In FERNANDES, M.F.; TAVARES, E.D.; LEAL, M.L.S. **Anais do 1º Workshop sobre sistema radicular: Metodologias e estudo de casos**. Aracaju, Embrapa Tabuleiros Costeiros, 1999, p. 57- 88.

ARAÚJO, A.P.; ANTUNES, I.F.; TEIXEIRA, M.G. Inheritance of root traits and phosphorus uptake in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under limited soil phosphorus supply. **Euphytica**, v. 145(1), p. 33-40, 2005.

ARAÚJO, A.P. Analysis of variance of primary data on plant growth analysis. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 38(1), p. 1-10, 2003.

ARAÚJO, A.P. Eficiência vegetal de absorção e utilização de fósforo, com especial referência ao feijoeiro. In: NOVAIS, R.F.; ALVAREZ V., V.H.; SCHAEFER, C.E.G.R. (ed.). **Tópicos em Ciência do Solo**. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2000. v. 1, p.163-212.

ARAÚJO, A.P.; FERNANDES, A.M.; KUBOTA, F.Y.; BRASIL, F.C.; TEIXEIRA, M.G. Sample size for measurement of root traits on common bean by image analysis. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 39(4), p.313-318, 2004.

ARAÚJO, A.P.; MACHADO, C.T.T. Fósforo. In FERNANDES, M.S. **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006, p. 253-281.

ARAÚJO, A.P.; TEIXEIRA, M.G. Nitrogen and phosphorus harvest indices of common bean cultivars: implications for yield quantity and quality. **Plant and Soil**, v. 257, p. 425-433, 2003.

ARAÚJO, A.P.; TEIXEIRA, M.G. Ontogenetic variations on absorption and utilization of phosphorus in common bean cultivars under biological nitrogen fixation. **Plant and Soil**, v. 225, p. 1-10, 2000.

ARAÚJO, A.P.; TEIXEIRA, M.G.; ALMEIDA, D.L. Growth and yield of common bean cultivars at two soil phosphorus levels under biological nitrogen fixation. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, p. 809-817, 2000.

ARAÚJO, A.P.; TEIXEIRA, M.G.; ALMEIDA, D.L. Phosphorus efficiency of wild and cultivated genotypes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under biological nitrogen fixation. **Soil Biology Biochemistry**, v. 29.951-957, 1997.

ARAÚJO, A.P.; TEIXEIRA, M.G.; ALMEIDA, D.L. Variability of traits associated with phosphorus efficiency in wild and cultivated genotypes of common bean. **Plant and Soil**, v. 203, p. 173-182, 1998.

ARAÚJO, Adelson Paulo. **Eficiência vegetal de absorção e utilização de fósforo em genótipos de feijoeiro sob fixação biológica de nitrogênio** – RJ. 1996.341 f. Tese (Doutorado em Agronomia - Ciência do Solo) – Instituto de Agronomia. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 1996.

BENGOUGH, A.G.; CASTRIGN, A.; PAGÉS, L.; VAN NOORDWIJK, M. Sampling strategies, scaling and statistics. In: SMIT, A.L.; BENGOUGH, A.G.; ENGELS, C.; VAN NOORDWIJK, M.; PELLERIN, S.; VAN DE GEIJN, S.C. (Eds) **Root methods: a handbook**. Berlin: Springer-Verlag, 2000. p.147-174,

BIELESKI, R.L. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. **Annual Review in Plant Physiology**, v. 24, p. 225-252, 1973.

BOUTRAA, T.; SANDERS, F.E. Effects of interactions of Moisture regime and Nutrient addition on nodulation and Carbon partitioning in Two cultivars of bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Journal of Agronomy & Crop Science**, v. 186, p. 229–237, 2001.

BRASIL, Felipe da Costa. **Estudo de Características Morfológicas Radiculares de pastagens de *Brachiaria humidicola* com auxílio de análise de imagens** - RJ. 2001, 120 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia - Ciência do Solo) – Instituto de Agronomia. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2001.

CARADUS, J.R. Distinguishing between grass and legume species for efficiency of phosphorus use. **New Zealand Journal of Agriculture Research**, v. 23, p. 75-81, 1980.

CHAIB, S.L.; BULISANI, E.A.; CASTRO, L.H.S.M. Crescimento e produção do feijoeiro em resposta à profundidade de aplicação de adubo fosfatado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 19, p. 817-822, 1984.

CLARK, R.B.; DUNCAN, R.R. Improvement of plant mineral nutrition through breeding. **Field Crops Research**, v. 27, p. 219-240, 1991.

CLARKSON, D.T. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. **Annual Review in Plant Physiology**, v. 36, p. 77-115, 1985.

CRESTANA, S. GUIMARÃES, M.F.; JORGE, L.A.C.; RALISCH, R.; TOZZI, C.L.; TORRE, A.; VAZ, C.M.P. Avaliação da distribuição de raízes no solo auxiliada por processamento de imagens digitais. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 18, p. 365-371, 1994.

DEL PIN, Bianca. **Contribuição de folhas senescentes na Ciclagem de Nitrogênio e Fósforo na Cultura do Feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.)**. – RJ. 2004. 29 f. Tese (Doutorado em Agronomia - Ciência do Solo) – Instituto de Agronomia. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2004.

ELLIOTT, G.C.; LÄUCHLI, A. Phosphorus efficiency and phosphate-iron interaction in maize. **Agronomy Journal**, v. 77, p. 399-403, 1985.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Manual de métodos de análise de solo**. 2.ed. Rio de Janeiro, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 1997. 212 p.

EVANS, G.C. **The quantitative analysis of plant growth**. Oxford: Blackwell, 1972. 734p.

FAO (2005) FAO/ World Foods.2004. **Tabla de produccion mundial de alimentos**. Disponível em <<http://www.faostat.fao/faostat /collection?subset=agriculture>>. Acesso em 19/12/2006.

FAWOLE, I.; GABELMAN, W.H.; GERLOFF, G.C. Genetic control of root development in beans (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under phosphorus stress. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 107, p. 98-100, 1982.

FERNÁNDEZ, F.; GEPTS, P.; LÓPEZ, M. **Etapas de desarrollo de la planta de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.)**. Calí. Centro internacional de agricultura tropical, 1986. 34 p.

FERNANDES, M.S.; ROSSIELLO, R.O.P. Mineral nutrition in plant physiology and plant nutrition. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 14(2), p. 111–148, 1995.

FERREIRA, C.M.; DEL PELOSO, M.J.; FARIA, L.C. **Feijão na economia nacional**. Série Documentos. Embrapa Arroz e Feijão, v. 135, Goiás, 2002. 47 p.

FIBGE. CENSO AGROPECUÁRIO 1995. **Instituto Brasileiro de geografia e estatística**, Rio de Janeiro, 2000. Disponível em <<http://www.ibge.gov.br/sidra>>.

FÖHSE, D.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A. phosphorus efficiency of plants II. significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species. **Plant and Soil**, v. 132, p. 261-272, 1991.

FRANCO, M.C.; CASSINI, S.T.A.; OLIVEIRA, V.R.; VIEIRA, C.; TSAI, S.M. Nodulação em cultivares de feijão de conjuntos gênicos Andino e Meso-americanos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37(8), p. 1145–1150, 2002.

FURLANI, A.M.; MACHADO, C.T.T. Variabilidade e herança da eficiência na absorção e utilização de nutrientes em ambientes marginais em germoplasma de soja, trigo, arroz e milho. In: ALVAREZ V., V.H.; SCHAEFER, C.E.G.R.; BARROS, N.F.; MELLO, J.W.V.; COSTA, L. M. (ed.). **Tópicos em Ciência do Solo**. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2002. v. 2, p.337-339.

GE, Z.; RUBIO, G.; LYNCH, J.P. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model. **Plant and Soil**, v. 200, p. 1-13, 1999.

GRANT, R.F.; ROBERTSON, J.A. Phosphorus uptake by root systems: Mathematical modelling in *ecosys*. **Plant and Soil**, v. 188, p. 279–297, 1997

HAAG, H.P.; MALAVOLTA, E.; GARGANTINI, H.; BLANCO, H. Absorção de nutrientes pela cultura do feijoeiro. **Bragantia**, v. 26, n. 29, p. 381-391, 1967.

HALSTED, M.; LYNCH, J.P. Phosphorus responses of C3 and C4 species. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, n. 297, p. 497-505, 1996.

HO, M.D.; MCCANNON, B.C.; LYNCH, J.P. Optimization modeling of plant root architecture for water and phosphorus acquisition. **Journal of Theoretical Biology**, v. 226, p. 331-340, 2004.

HOLFORD, I.C.R. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. **Australian Journal of Soil Research**, v. 35, p. 227-239, 1997.

HUNGRIA, M.; CAMPO, R. J.; MENDES, I. C. Benefits of inoculation of the common bean (*phaseolus vulgaris*) crop with efficient and competitive *rhizobium* strains. **Biology and Fertility of Soils**, v. 39, p. 88-93, 2003.

HUNGRIA, M.; VARGAS, M.A.T.; ARAÚJO, R.S. Fixação Biológica de Nitrogênio em Feijoeiro. In VARGAS, M.A.; HUNGRIA, M. **Biologia dos Solos do Cerrado**. Brasília. EMBRAPA - CPAC, 1997, p.188 -294.

HUNT, R. Further observations on root-shot equilibria in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). **Annals of Botany**, n. 39, p. 745 – 755. 1975.

HUNT, R. **Plant Growth Analysis**. London: Ed. Arnold, 1978. 67 p.

HUNT, R. **Plant Growth Curves: The Functional Approach to Plant Growth Analysis**. London: Ed. Arnold, 1982. 248 p.

IBGE. **Previsão e acompanhamento da safra 2004/2005**. Abril/2006. Disponível em: <<http://www.ibge.gov.br>>.

INFORZATO, R.; MIYASAKA, S. Sistema radicular do feijoeiro em dois tipos de solo do estado de São Paulo. **Bragantia**, v. 22, p. 477-481, 1963.

JEBARA, M.; AOUANI, M.E.; PAYRE, H.; DREVON, J.J. Nodule conductance varied among common bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes under phosphorus deficiency. **Journal of Plant Physiology**, v. 162, p. 309-315, 2005.

JONES, L.H. Adaptive response to temperature in dwarf french beans, *Phaseolus vulgaris* L. **Annals of Botany**, v. 35, p. 581-596, 1971.

KUBOTA, F.Y. **Aumento dos teores de fósforo e de molibdênio em sementes de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) via adubação foliar**. RJ. 2006. 61 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia - Ciência do Solo) – Instituto de Agronomia. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2006.

LIMA, W.L.; OLIVEIRA, J.R.; SAGGIN JÚNIOR, O.J.; RAPOSO, T.P.; ALVES, G.C.; SILVA, E.M.R.; BERBARA, R.R.L. **Editoração de imagens para avaliação do crescimento de plantas ou microorganismos com o programa SIARCS®**. Seropédica. Embrapa Agrobiologia, 2006. 32 p. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 14).

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

LYNCH, J. Root architecture and plant productivity. **Plant Physiology**, v. 109, p. 7-13, 1995.

LYNCH, J.; VAN BEEM, J.J. Growth and architecture of seedling roots of common bean genotypes. **Crop Science**, v. 33, p. 1253-1257, 1993.

LYNCH, J.P.; BEEBE, S.E. Adaptation of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to low phosphorus availability. **HortScience**, v. 30, p. 1165-1171, 1995.

LYNCH, J.P.; BROWN, K.M. Topsoil foraging – an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. **Plant and Soil**, v. 237, p. 225-237, 2001.

LYNCH, J.; LÄUCHLI, A.; EPSTEIN, E. Vegetative growth of the common bean in response to phosphorus nutrition. **Crop Science**, Madison, 31: 380-387, 1991.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas**. Piracicaba. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1989. 201p.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2 ed. London. Academic Press, 1995. 889 p.

MOREIRA, Mirian Ferraz. **Desenvolvimento do sistema radicular e da parte aérea de feijoeiro em função da distribuição e do teor de fósforo no solo**. SP. 2004. 135 f. Tese (Doutorado em Agronomia – Fitotecnia) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2004.

NIELSEN, K.L.; BOUMA, T.J.; LYNCH, J.P.; EISSENSTAT, D.M. Effects of phosphorus availability and vesicular - arbuscular mycorrhizas on the carbon budget of common bean (*Phaseolus vulgaris*). **New Phytology**, v. 139, p. 647-656, 1998.

NIELSEN, K.L.; ESHEL, A.; LYNCH, J.P. The effects of phosphorus availability on the carbon economy of contrasting common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, p 329-339, 2001.

NIELSEN, K.L.; LYNCH, J.P.; JABLOKOW, A.G.; CURTIS, P.S. Carbon cost of root systems: an architectural approach. **Plant and Soil**, v. 165, p. 161-169, 1994.

NIELSEN, K.L.; MILLER, C.R.; BECK, D.; LYNCH, J.P. Fractal geometry of root systems: field observations of contrasting genotypes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under different phosphorus regimes. **Plant and Soil**, v. 206, p. 181–190, 1999.

NIKLAS, K.J.; COBB, E.D. N, P and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth. **American Journal of Botany**, n. 92, p. 1256-1263, 2005.

O'TOOLE, J.C.; BLAND, W.L. Genotypic variation in crop plant root systems. **Advances in Agronomy**, v. 41, p. 91-145, 1987.

OLIVEIRA, A.J.; LOURENÇO, S.; GOEDERT, W.J. **Adubação fosfatada no Brasil**. Brasília: Embrapa Arroz e Feijão, 1982. 326p.

OLIVEIRA, F.A.; SILVA, J.J.S. Evapotranspiração, índice de área foliar e desenvolvimento radicular do feijão irrigado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 25, p. 317-322, 1990.

OLIVEIRA, I.P.; ARAÚJO, R.S.; DUTRA, L.G. Nutrição mineral e fixação biológica de nitrogênio. In: ZIMMERMANN, M.J.O; ROCHA, M.; YAMADA, T. (EDS.). **Cultura do feijoeiro: fatores que afetam a produtividade**. Piracicaba: Associação Brasileira para pesquisa da potassa e do fosfato, 1996. p.21-35.

OLIVEIRA, I.P.; THUNG, M.; KLUTHCOUSKI, J.; AIDAR, H.; CARVALHO, J.R.P. Avaliação de cultivares de feijão quanto à eficiência no uso de fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 22, p. 39-45, 1987.

OLIVERA, M.; TEJERA, N.; IRIBARNE, C.; OCAÑA, A.; LLUCH, C. Growth, nitrogen fixation and ammonium assimilation in common bean (*Phaseolus vulgaris*): effect of phosphorus. **Physiologia Plantarum**, v.121, p. 498–505, 2004.

PAO, S S, PAULSEN, I T, SAIER, M. H. Major facilitator superfamily **Microbiology Molecular Biology Review**, v. 62, p. 1-34, 1998.

PEREIRA, P.A.A.; BLISS, F.A. Nitrogen fixation and plant growth of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) at different levels of phosphorus availability. **Plant and Soil**, v. 104, p. 79-84, 1987.

PIMENTEL, C. **Metabolismo de carbono na agricultura tropical**. Seropédica. Editora Universidade Rural, 1998. 159p.

PORTES, T.A.. Ecofisiologia. In: ZIMMERMANN, M.J.O; ROCHA, M.; YAMADA, T. (EDS.). **Cultura do feijoeiro: fatores que afetam a produtividade**. Piracicaba. Associação brasileira para pesquisa da potassa e do fosfato, 1996. p. 21-35.

RAGOTHAMA, K.G; .KARTHIKEYAN, A.S. Phosphate acquisition. **Plant and Ssoil**, v. 274, p. 37-49, 2005.

RAIJ, B. VAN. **Fertilidade do solo e adubação**. Piracicaba. Ed. Ceres, 1991. 343p.

REIS, V.M.; OLIVEIRA, A.L.M.; BALDANI, V.L.D.; OLIVARES, F.L.; BALDANI, J.I. Fixação biológica de nitrogênio simbiótica e associativa. In FERNADES, M.S. **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006, p. 153 – 174.

RIBET J; DREVON JJ. Phosphorus deficiency increases the acetylene-induced decline in nitrogenase activity in soybean. **Journal of Experimental Botany**, v. 46, p. 1479–1486, 1995.

RODRIGUES, L.S.; ANTUNES, I.A.; TEIXEIRA, M.G.; SILVA, J.B. Divergência genética entre cultivares locais e cultivares melhoradas de feijão. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 9, p. 1275-1284, 2002.

ROSSIELLO, R.O.P.; ARAÚJO, A.P.; MANZATTO, C.V.; FERNANDES, M.S. Comparação do método fotoelétrico e da interseção na determinação de área, comprimento e raio médio radicular. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 30, p. 633-638, 1995.

RUBIO, G.; LIAO, H.; YAN, L.; LYNCH, J.P.; Topsoil foraging and its role in plant competitiveness for phosphorus in common bean. **Crop Science**, v. 43, p. 598-607, 2003a.

RUBIO, G.; LYNCH, J.P. Compensation among root classes in *Phaseolus vulgaris*.L. **Plant Soil**, v. 290, p.307-321, 2007.

RUBIO, G.; WALK, T.; GE, Z.; YAN, X; LIAO, H.; LYNCH, J.P.; Root gravitropism and Below – ground Competition among Neighboring plants: A modeling approach. **Annals of Botany**, v. 88, p. 929 - 940, 2001.

RUBIO, G.; ZHU, J.; LYNCH, J.P. A critical test of the two prevailing theories of plant response to nutrient availability. **American Journal of Botany**, v. 90, p. 143-152, 2003b.

SINCLAIR, T.R.; SELIGMAN, N.G. Crop modeling: from infancy to maturity. **Agronomy Journal**, v. 88, p. 698-704, 1996.

SNAPP, S.S.; LYNCH, J.P. Phosphorus distribution and remobilization in bean plants as influenced by phosphorus nutrition. **Crop Science**, v 36, p. 929-935, 1996.

SPONCHIADO, B.N.; WHITE, J.W.; CASTILLO, J.A.; JONES, P.G. Root growth of four common bean cultivars in relation to drought tolerance in environments with contrasting soil types. **Experimental Agriculture**, v. 25, p. 249-257, 1989.

STOFFELLA, P.J.; SANDSTED, R.F.; ZOBEL, R.W.; HYMES, W.L. Root characteristics of black beans II: Morphological differences among genotypes. **Crop Science**, v. 19, p. 826-830, 1979.

TEIXEIRA, M.G.; GUERRA, J.G.M.; ALMEIDA, D.L.; ARAÚJO, A.P.; FRANCO, A.A. Effect of seed phosphorus concentration on nodulation and growth of three common bean cultivars. **Journal of Plant Nutrition**, v 22, p. 1599-1611, 1999.

TEIXEIRA, Marcelo Grandi. **Influencia do conteúdo de fósforo da semente na Nodulação do Feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.)**. – RJ. 1994.200 f. Tese (Doutorado em Agronomia - Ciência do Solo) – Instituto de Agronomia. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 1994.

TRINDADE, R.S.; KUBOTA, F.Y.; POVILL, F.M.; ARAÚJO, A.P.; TEIXEIRA, M.G. Conteúdo de fósforo em folhas senescentes de feijoeiro sob diferentes níveis de fósforo no solo. In: **XXX CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO**, 2005; Recife. Anais... Recife: SBCS/UFRPE, 2005. CD-ROM.

TRINDADE, R.S.; VIANA, A.A., POVILL, F.M.; STAFANATO, J.B.; PIMENTA, L.M.M.; BRASIL, F.C.; ARAÚJO, A.P.; ROSSIELO, R.O.P. Influência do número de repetições e de classes de diâmetro na determinação da massa radicular de pastagem de *Brachiaria humidicola*. In: **I CONGRESSO DE PESQUISA CIENTÍFICA DA UFRRJ**, 1, 2003, Seropédica. Anais... Seropédica: EDUR, 2003. P. 36-42.

VADEZ V.; LASSO J.H.; BECK, D.P.; DREVON, J.J. Variability of N₂ Fixation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under P deficiency is related to P use efficiency. **Euphytica**, v. 106, p. 231–242, 1999.

VANCE, C.P. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition: plant nutrition in a world of declining renewable resources. **Plant Physiology**, v. 127, p. 390-397, 2001.

VANCE, C.P.; HEICHEL, G.H. Carbon in N₂ fixation: Limitation or exquisite adaptation. **Annual Review in Plant Physiology and Plant Molecular Biology**. v. 24, p. 373-392, 1991.

VANCE, C.P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D.L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants securing a nonrenewable resource. **New Phytology**, v. 157, p. 423-447, 2003.

VIEIRA, C.; BORÉM, A.; RAMALHO, M. A. P. Melhoramento do feijão. In: BORÉM, A. **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa. Ed. UFV, 1999. p. 273-349.

VILHORDO, B.W.; MIKUSINSKI, O.M.F.; BURIN, M.E.; GANDOLF, V.H.. Morfologia. IN: ZIMMERMANN, M.J.O; ROCHA, M.; YAMADA, T. (EDS.). **Cultura do feijoeiro: fatores que afetam a produtividade**. Piracicaba. Associação Brasileira para pesquisa da potassa e do fosfato, 1996. p. 21-35.

WALK, T.C.; JARAMILLO, R.; LYNCH, J.P. Architectural tradeoffs between adventitious and basal roots for phosphorus acquisition. **Plant and Soil**, v. 279, p. 347-366, 2006.

YAN, X.; BEEBE, S.E.; LYNCH, J.P. Genetic variation for phosphorus efficiency of common bean in contrasting soil types. II: yield response. **Crop Science**, v. 35, p. 1094-1099, 1995b.

YAN, X.; LYNCH, J.P.; BEEBE, S.E. Genetic variation for phosphorus efficiency of common bean in contrasting soil types. I: Vegetative response. **Crop Science**, v. 35, p. 1086-1093, 1995a.

YOKOYAMA, L.P. **Tendências de Mercado e Alternativas de Comercialização do Feijão**. Comunicado técnico 43. Santo Antônio de Goiás. Embrapa Arroz e Feijão, 2002. 4 p. (Comunicado técnico 43).

YOUNGDAHL, L.J. Differences in phosphorus efficiency in bean genotypes. **Journal of Plant Nutrition**, v. 13, p. 1381-1392, 1990.

ZIMMERMANN, M.J.O; CARNEIRO, J.E.S.; PELOSO, M.J.D.; COSTA, J.G.C.; RAVA, C.A.; SARTORATO, A.; PEREIRA, P.A.A. Melhoramento genético e cultivares. In: ZIMMERMANN, M.J.O; ROCHA, M.; YAMADA, T. (EDS.). **Cultura do feijoeiro: fatores**

que afetam a produtividade. Piracicaba: Associação Brasileira para pesquisa da potassa e do fosfato, 1996. p.21-35.

ZIMMERMANN, M.J.O; TEIXEIRA, M.G. Origem e evolução. In: ZIMMERMANN, M.J.O; ROCHA, M.; YAMADA, T. (EDS.). **Cultura do feijoeiro: fatores que afetam a produtividade.** Piracicaba: Associação Brasileira para pesquisa da potassa e do fosfato, 1996. p.21-35.

ZONTA, E.; BRASIL, F.C.; GOI, S.R.; ROSA, M.M.T. O sistema radicular e suas interações com o ambiente edáfico. In FERNADES, M.S. **Nutrição mineral de plantas.** Viçosa. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006, p. 7-52.