

# Fósforo como possível mitigador dos efeitos da deficiência hídrica sobre o crescimento e as trocas gasosas de *Brachiaria brizantha* cv. MG-5 Vitória

Frank Akiyoshi Kuwahara<sup>1</sup> e Gustavo Maia Souza<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Produção Vegetal, Universidade do Oeste Paulista, Presidente Prudente, São Paulo, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, Universidade do Oeste Paulista, Rod. Raposo Tavares, km 572, 19067-175, Presidente Prudente, São Paulo, Brasil. \*Autor para correspondência. E-mail: gustavo@unoeste.br

**RESUMO.** A deficiência é um dos principais fatores limitantes da agricultura restringindo as taxas fotossintéticas das plantas e seu crescimento. Pela importância econômica das pastagens tropicais, que também sofrem com o problema de períodos de deficiência hídrica, este estudo teve como objetivo verificar os efeitos de diferentes doses de fósforo (24, 50, 100 e 150 mg P dm<sup>-3</sup>) combinadas com dois regimes de irrigação (com e sem déficit hídrico) sobre as trocas gasosas foliares e o crescimento de *B. brizantha* cv. MG-5 Vitória. O experimento foi realizado em casa-de-vegetação, com quatro repetições por tratamento, e a deficiência hídrica foi imposta por suspensão da irrigação em plantas com 50 dias de idade após a germinação. Um tratamento-controle foi mantido com plantas irrigadas, diariamente, com as mesmas concentrações de P. O fósforo influenciou positivamente o crescimento das plantas, sobretudo o número de novos perfilhos e área foliar. A deficiência hídrica causou reduções significativas da condutância estomática e assimilação líquida de CO<sub>2</sub> em todos os tratamentos. Entretanto, os resultados das trocas gasosas indicaram que, efetivamente, a suplementação de P na adubação de *B. brizantha* cv. MG-5 pode levar à recuperação mais eficiente da fotossíntese das plantas após um período de deficiência hídrica.

**Palavras-chave:** *Brachiaria brizantha*, crescimento, fósforo, deficiência hídrica, trocas gasosas.

**ABSTRACT.** Phosphorus as a likely reducing factor of the water deficit effects on growth and leaf gas exchanges of *Brachiaria brizantha* cv. MG-5 Vitória. Water deficit is the most constraining factor on crop yield, reducing both plant photosynthesis and growth. Because of the economical importance of tropical grasses, which also are affected by water shortage, the objective of this study was to test the effects of phosphorus supply (24, 50, 100 and 150 mg P dm<sup>-3</sup>) in *Brachiaria brizantha* cv. MG-5 Vitória plants cultivated under water deficit. Plants were evaluated taking into account leaf gas exchanges and crop yield parameters. The study was carried out under greenhouse conditions, and the water deficit was imposed by irrigation withholding until the first sign of leaf wilting in 50-days-old plants. A control treatment was maintained, with plants under daily irrigation and the same P concentrations. Phosphorus supplying caused positive effects on plant growth parameters, mainly in leaf area and new shoot formation. Water deficit reduced stomatal conduction and net CO<sub>2</sub> assimilation in all treatments. However, a significant improvement was observed in gas exchange recovering after re-hydration in the plants with additional P supplying, which could support faster growth improvements after a dry season.

**Key words:** *Brachiaria brizantha*, growth, phosphorus, water deficit, leaf gas exchange.

## Introdução

As gramíneas do gênero *Brachiaria* são conhecidas desde a década de 1950, no Brasil, entretanto, a verdadeira expansão deu-se nas décadas de 70 e 80, principalmente nas regiões de clima mais quente. Entre as espécies de *Brachiaria*, a *B. brizantha* é uma das mais difundidas no país (ZIMMER et al., 1995; AMBIEL et al., 2008).

Segundo Rodrigues e Rodrigues (1987), o elevado potencial de produção primária das espécies

de gramíneas perenes de via fotossintética C4, em comparação às C3, tem sido atribuído às condições de regiões tropicais, em baixas latitudes, de maior insolação e maiores temperaturas e à melhor eficiência no uso da água. Entretanto, gramíneas tropicais podem sofrer limitações ambientais, de modo que a presença da água em condições ideais é determinante para o crescimento e desenvolvimento vegetal. A deficiência hídrica provocada pela seca estacional influencia a relação entre a água e as trocas gasosas nas gramíneas forrageiras tropicais. Segundo

Kaiser (1987), o estresse hídrico pode causar severa inibição da fotossíntese, mesmo em plantas C<sub>4</sub>, sobretudo em razão da maior resistência difusiva à entrada do CO<sub>2</sub>. Esses eventos são oriundos da redução da turgescência das células-guarda do estômato, seguida pelo fechamento do poro estomático (BARUCH, 1994; SILVA et al., 2001). Os estômatos atuam na regulação da entrada de CO<sub>2</sub> na folha e na perda de vapor d'água para a atmosfera pela transpiração. O controle dessas trocas gasosas entre folha e ar pelos estômatos é essencial para a manutenção da atividade fotossintética e hidratação dos tecidos, devendo haver certa condutância estomática (gs) que permita o fornecimento de substrato para as reações bioquímicas da fotossíntese e impeça a perda excessiva de água e consequente desidratação (FARQUHAR; SHARKEY, 1982; CHAVES et al., 2002).

Paralelamente, um dos maiores entraves para a produção agrícola no mundo é a baixa disponibilidade de fósforo inorgânico (Pi) no solo, o qual se encontra em concentrações da ordem de 2 µM, enquanto é de 10 mM nos tecidos vegetais (MIMURA, 1999). Além disso, parte do fósforo está imobilizada na biomassa microbiana do solo (RHEINHEIMER et al., 2008). A presença do fósforo é necessária para a síntese de compostos fosforilados e a falta deste nutriente causa distúrbios imediatos no metabolismo e no desenvolvimento das plantas (HOLFORD, 1997).

Períodos de veranico, com duração aproximada de dez dias, fazem com que o fluxo difusivo de Pi do solo para a planta seja praticamente interrompido, podendo causar perdas significativas de produtividade (MOUAT; NES, 1986; NOVAIS; SMYTH, 1999). A frequente ameaça de ocorrência de um veranico faz com que haja necessidade de um estoque de Pi em condições ótimas de disponibilidade de água, visto que a absorção de Pi é dependente da disponibilidade de água no solo. Contudo, após a reidratação, a absorção e assimilação de Pi poderão ser retomadas rapidamente (NOVAIS; SMYTH, 1999).

Entre outros efeitos fisiológicos, a redução de Pi nas células vegetais pode reduzir a eficiência fotossintética das plantas, uma vez que o Pi é fundamental para a síntese de ATP, que será utilizado nos ciclos fotossintéticos C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>, e também é fundamental para o transporte de trioses do cloroplasto para o citosol onde a sacarose, que é transportada para o resto da planta, é sintetizada (TAIZ; ZEIGER, 2004). A redução do transporte de trioses para o citosol pode levar ao acúmulo de carboidratos no cloroplasto, o que provoca retroalimentação negativa e reduz a atividade fotossintética. A inibição da fotossíntese pelo acúmulo

de carboidratos pode ocorrer pelo decréscimo da reciclagem de fósforo entre citoplasma e estroma (FOYER, 1988), decréscimo no consumo ou produção de ATP e NADPH, menor regeneração de ribulose-1,5-bifosfato, substrato da fotossíntese (AZCÓN-BIETO, 1983), decréscimo na expressão de genes relacionados à fotossíntese (PAUL; PELLNY, 2003), fechamento estomático (GOLDSCHMIDT; HUBER, 1992; NAKANO et al., 2000) e aumento da resistência à difusão de CO<sub>2</sub> nas células do mesófilo foliar (NAFZIGER; KOLLER, 1976; NAKANO et al., 2000).

Vários estudos investigaram a disponibilidade de fósforo em relação ao metabolismo fotossintético, mas poucos avaliaram os efeitos do déficit de água nesta relação (SANTOS et al., 2004). Dessa forma, este estudo teve como objetivo verificar os efeitos de diferentes doses de fósforo combinadas com dois regimes de irrigação (com e sem déficit hídrico) sobre a fisiologia (trocas gasosas na folha) e produção (crescimento da parte aérea e sistema radicular, produção de matéria seca, área foliar e número de novos perfilhos) de *B. brizantha* cv. MG-5 Vitória, considerando a hipótese de que uma suplementação de P poderia aumentar a tolerância das plantas ao déficit hídrico.

## Material e métodos

O experimento foi conduzido na casa-de-vegetação climatizada da Unoeste (Universidade do Oeste Paulista) em Presidente Prudente, Estado de São Paulo.

Sementes de *Brachiaria brizantha* cv. MG-5 Vitória (Matsuda Genética-5, Presidente Prudente, Estado de São Paulo, Brasil) foram germinadas em Rizotron de 15 L contendo uma mistura de solo tipo Argissolo Vermelho-Amarelo e areia lavada na proporção de 3:1, com as seguintes características químicas: pH em CaCl<sub>2</sub> de 4,8, acidez potencial (H+Al) de 21 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>, alumínio (Al<sup>3+</sup>) 1 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>, matéria orgânica (M.O.) 7 g dm<sup>-3</sup>, cálcio (Ca<sup>2+</sup>) 9 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>, magnésio (Mg<sup>2+</sup>) 8 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>, potássio (K<sup>+</sup>) 1,6 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>, fósforo 24 mg dm<sup>-3</sup>, enxofre (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>) 1,3 mg dm<sup>-3</sup>, soma de bases (SB) 19 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>, CTC 39 mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>. Quarenta dias antes da semeadura, foi realizado calagem elevando a saturação por base (V%) para 60%. As plantas foram cultivadas em regime de casa-de-vegetação por 50 dias. Foram semeadas dez sementes de *B. brizantha* por Rizotron, em fevereiro de 2006; vinte dias após a germinação, foi realizado desbaste mantendo-se apenas uma planta em cada Rizotron.

Os tratamentos foram realizados combinando-se quatro concentrações de fósforo, 24 (testemunha), 50, 100 e 150 mg P dm<sup>-3</sup>, que foram alcançadas com

a suplementação de 0,0 (T1); 2,208 (T2); 6,298 (T3) e 10,388 (T4) g vaso<sup>-1</sup> na forma de Superfosfato Triplo, com dois regimes de irrigação (com e sem déficit hídrico). O fósforo foi aplicado unicamente no momento da semeadura, e realizou-se, posteriormente, irrigação em todos os tratamentos de maneira uniforme. Todos os tratamentos receberam a mesma lâmina de água durante os 50 dias de desenvolvimento inicial, mantendo o solo em capacidade de campo.

O experimento foi montado em esquema fatorial 2 (condição hídrica) x 4 (tratamentos com P) e os tratamentos arranjados em casa-de-vegetação de forma inteiramente casualizada, com quatro repetições. Semanalmente, os vasos eram rearranjados aleatoriamente de forma a minimizar efeitos ambientais não-controlados.

Após 50 dias de desenvolvimento das plantas, foi realizada a suspensão da irrigação, por 14 dias, em metade das plantas (tratamento de déficit hídrico); a outra metade foi mantida em solo em capacidade de campo (tratamento-controle). O período de suspensão da irrigação foi determinado em função do aparecimento dos primeiros sintomas visuais de deficiência hídrica, constatados pelo início do enrolamento das folhas. Após esse período, foram realizadas medidas de trocas gasosas no período entre 10 e 13h. Posteriormente, às medidas nas plantas cultivadas sob deficiência hídrica, as plantas foram irrigadas para a avaliação da capacidade de recuperação após 48h.

As medidas de trocas gasosas (assimilação de CO<sub>2</sub>, A, condutância estomática, gs, transpiração, E, e concentração intercelular de CO<sub>2</sub>, Ci) foram procedidas com um medidor portátil de trocas gasosas por infravermelho (modelo CIRAS-2, PPSYSTEM, UK). A eficiência do uso da água (EUA) foi calculada como a relação entre A e E (EUA = A/E). Todas as medidas foram realizadas em uma folha visualmente sadia e totalmente expandida, nas quatro repetições por tratamento.

Ao final das medidas de trocas gasosas, todas as plantas foram retiradas dos vasos e procederam-se às medidas de área foliar, matéria seca (MS) da parte aérea e da raiz, como também à análise de fósforo nas folhas e nas raízes em todos os tratamentos.

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA, p = 0,05) e as médias comparadas pelo teste de Tukey (p = 0,05), utilizando o programa Sisvar (versão 4.6, Universidade Federal de Lavras).

## Resultados e discussão

Os resultados indicaram que um aumento do teor de P nas folhas, de 1,95 para 3,22 g P kg<sup>-1</sup> MS, em resposta à adubação, acompanhou a tendência de aumento nos parâmetros de crescimento das plantas (Tabela 1). Os resultados das análises de crescimento indicaram que, apesar do crescimento das raízes em comprimento não ter sido significativo (p > 0,05) entre os tratamentos com P, o número de raízes, de perfilhos e a área foliar aumentaram significativamente (p < 0,05) em resposta ao aumento da dosagem de P, sobretudo na concentração de 150 mg dm<sup>-3</sup> e, especialmente, em relação ao número de perfilhos. O impacto de aplicações de fósforo sobre o aumento no desenvolvimento de plantas é reconhecido em diferentes culturas (MESQUITA et al., 2004; HOFFMANN et al., 1995; MEIRELLES et al., 1988). O fósforo (P) é um importante macronutriente e constitui cerca de 0,2% do peso das plantas. É um componente estrutural de macromoléculas, como ácidos nucleicos e fosfolipídios, e também da adenosina trifosfato (ATP), sendo um elemento-chave de várias vias metabólicas e reações bioquímicas, tais como inúmeras etapas das vias fotossintéticas C3 e C4 e da glicólise. Depois do nitrogênio, o P é o macronutriente que mais limita o crescimento dos vegetais (HOLFORD, 1997).

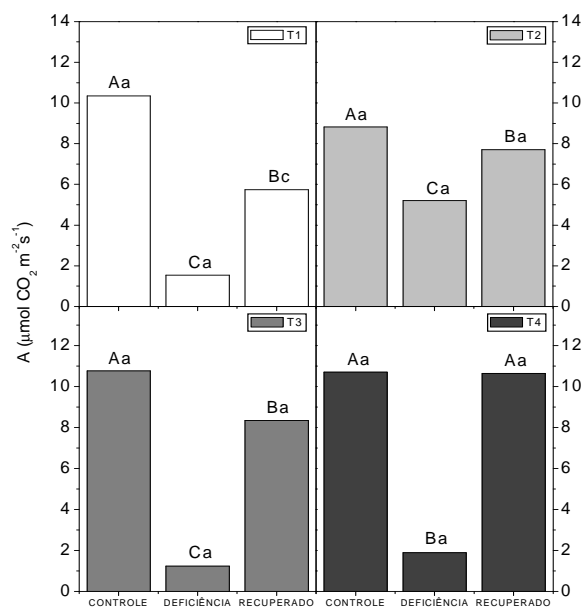
Em relação às trocas gasosas, a aplicação do período de suspensão da irrigação reduziu significativamente a assimilação de CO<sub>2</sub> (A) em todas as doses de P (Figura 1), evidenciando um claro sintoma de deficiência hídrica (BOYER, 1978; FARQUHAR; SHARKEY, 1982; CHAVES, 1991; BARUCH, 1994; SILVA et al., 2001; CHAVES et al., 2002). Essa redução dos valores de A pode ser parcialmente explicada pela redução dos valores de condutância estomática (KAISER, 1987; CHAVES, 1991) observados nos tratamentos submetidos à suspensão da irrigação (Figura 2).

**Tabela 1.** Resultados biométricos das plantas de *B. brizantha* cv. MG-5 Vitória cultivadas em diferentes níveis de fósforo 27 (original do solo), 50, 100 e 150 mg P dm<sup>-3</sup> e em irrigação constante, antes de serem submetidas à deficiência hídrica. (n = 4, ± SD).

Tratamento	Raiz (cm)	Nº de raízes	Nº de perfilhos	Área foliar	P (g kg <sup>-1</sup> MS)
T1	33,375 ± 0,625	11,375 ± 0,625	5,5 ± 0,5	1283,824 ± 2,371	1,95 ± 0,0645
T2	32,812 ± 1,562	13 ± 0,75	5,25 ± 0,5	1319,224 ± 8,314	2,225 ± 0,0478
T3	32,625 ± 0,750	14,25 ± 0,75	6,5 ± 0,25	1455,771 ± 54,60	2,325 ± 0,1931
T4	34,854 ± 1,021	16,708 ± 1,046	7,875 ± 0,125	1726,273 ± 31,40	3,225 ± 0,1887

Com relação às plantas-controle (irrigadas), observou-se que os valores de *A* permaneceram semelhantes, independentemente das doses de fósforo, indicando que este elemento não interferiu diretamente na fotossíntese das plantas na ausência da deficiência hídrica, o que sugere que os níveis de P originais do solo utilizado neste experimento seriam suficientes para sustentar a assimilação de CO<sub>2</sub> com a planta hidratada. Após o período de 48h de reidratação (recuperação), observou-se que somente os tratamentos T3 e T4 conseguiram recuperar-se, isto é, as medidas de *A* se assemelharam aos seus controles, enquanto nos tratamentos T1 e T2, não ocorreu plena recuperação, permanecendo os valores de *A* estatisticamente ( $p > 0,05$ ) semelhantes aos encontrados nas plantas em deficiência hídrica (Figura 1). Dessa forma, os dados sugerem que houve influência do P no processo de recuperação das plantas.

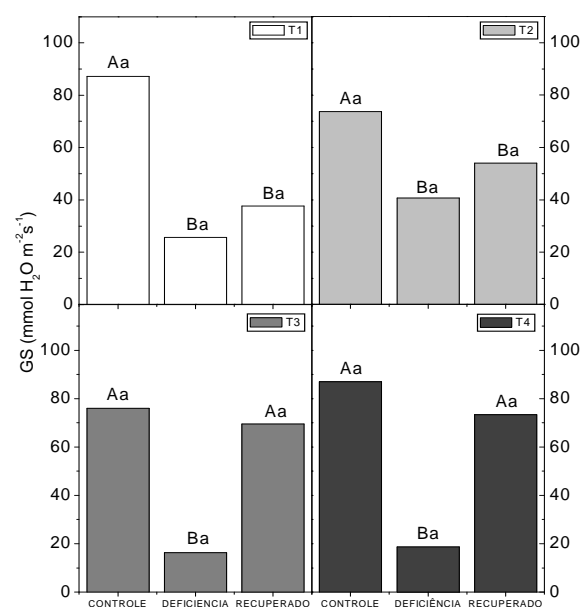
Reduções na fotossíntese de plantas submetidas à deficiência hídrica podem estar relacionadas à limitação da síntese de ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP), e não à inibição das enzimas no ciclo de Calvin. A limitação da síntese de RuBP, provavelmente, está ligada à redução na síntese de ATP (LAWLOR, 2002). A diminuição na síntese de ATP no cloroplasto, reduzindo as taxas



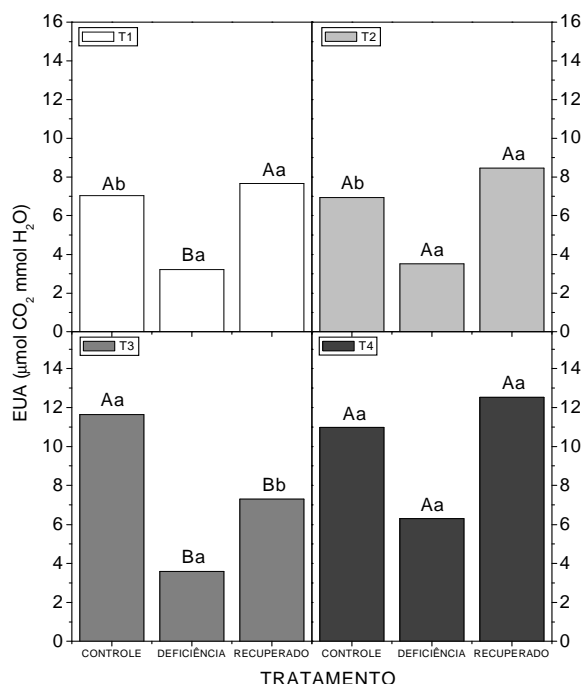
**Figura 1.** Assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (*A*) em *B. brizantha* cv. MG-5 Vitória cultivada em diferentes condições hídricas (controle, déficit e reidratado) com diferentes níveis de fósforo 24 (original do solo), 50, 100 e 150 mg P dm<sup>-3</sup>. Diferentes letras maiúsculas, nas colunas, indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre plantas, em diferentes condições hídricas, na mesma dose de P; diferentes letras minúsculas, nas colunas, indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre a mesma condição hídrica, em diferentes doses de P.

fotossintéticas, pode ser causada por baixa disponibilidade de fosfato inorgânico citoplasmático livre (Pi), trocado por triose-fosfato do cloroplasto por translocadores de fosfato (PT) que usam o Pi como substrato (FLÜGGE et al., 2003). Assim, as doses de P aplicadas nos tratamentos T3 e T4 podem ter contribuído para minimizar esses efeitos, sustentando melhor recuperação da fotossíntese das plantas nestes tratamentos.

O mesmo padrão de resposta foi observado em relação à condutância estomática (*gs*), indicando que as maiores doses de P, principalmente em T4, contribuíram de maneira significativa para a recuperação da abertura estomática das plantas após o período de deficiência hídrica (Figura 2). A regulação da abertura estomática possui basicamente dois componentes, um ligado à pressão de turgor das células-guarda, portanto um controle hidráulico, e outro ligado à concentração de CO<sub>2</sub> intercelular (Ci). Neste último caso, uma redução na quantidade de Ci estimula a abertura estomática e *vice-versa* (LAMBERS et al., 1998). Dessa forma, sugere-se que uma maior retomada das taxas fotossintéticas, o que aumenta o consumo de Ci diminuindo sua concentração, possa ter levado a maior estímulo da abertura estomática elevando a *gs* nesses tratamentos, após a recuperação.



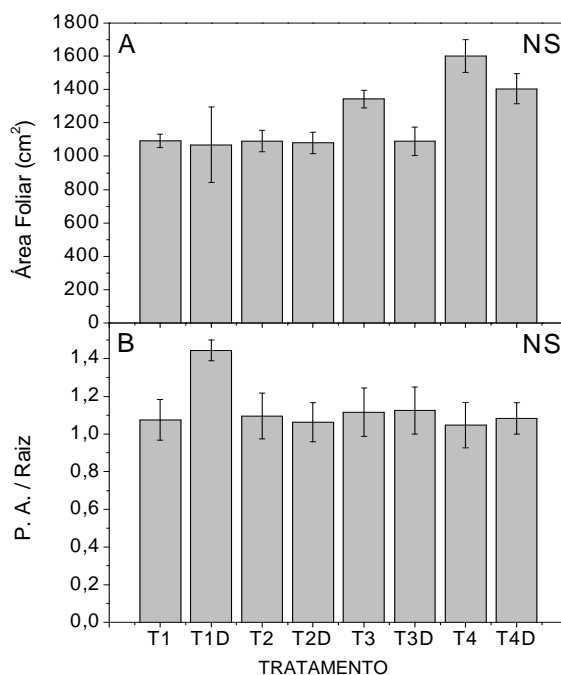
**Figura 2.** Condutância estomática (*gs*) em *B. brizantha* cv. MG-5 Vitória cultivada em diferentes condições hídricas (controle, déficit e re-hidratado), com diferentes níveis de fósforo 24 (original do solo), 50, 100 e 150 mg P dm<sup>-3</sup>. Diferentes letras maiúsculas, nas colunas, indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre plantas, em diferentes condições hídricas, na mesma dose de P; diferentes letras minúsculas, nas colunas, indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre a mesma condição hídrica, em diferentes doses de P.



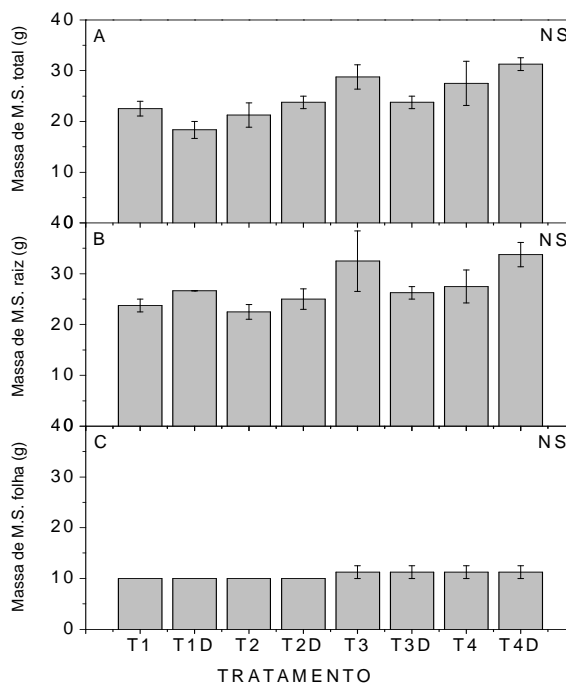
**Figura 3.** Eficiência do uso da água (EUA) em *B. brizantha* cv. MG-5 Vitória cultivada em diferentes condições hídricas (controle, déficit e re-hidratado), com diferentes níveis de fósforo 24 (original do solo), 50, 100 e 150 mg P dm<sup>-3</sup>. Diferentes letras maiúsculas, nas colunas, indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre plantas, em diferentes condições hídricas, na mesma dose de P; diferentes letras minúsculas, nas colunas, indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre a mesma condição hídrica, em diferentes doses de P.

Com relação à eficiência do uso da água (EUA), que é a relação entre a quantidade de moléculas de CO<sub>2</sub> assimiladas pela quantidade de moléculas de H<sub>2</sub>O evaporadas (KAISER, 1987), a deficiência hídrica tendeu a reduzir os valores de EUA, especialmente nos tratamentos T1, T2 e T3 (Figura 3). Por outro lado, os valores de EUA, após a reidratação, foram semelhantes aos encontrados nas plantas em irrigação constante, provavelmente pela retomada das taxas de assimilação de CO<sub>2</sub> (Figura 1).

Os resultados apresentados, nas Figuras 4 e 5, indicam que, em geral, o período de 14 dias de suspensão da irrigação não afetou significativamente ( $p > 0,05$ ) os parâmetros de crescimento das plantas. Isto indica que períodos relativamente curtos de deficiência hídrica não seriam suficientes para interferir no crescimento das plantas. Particularmente, é importante destacar que, neste estudo, as plantas foram submetidas ao período de deficiência hídrica durante o outono (maio), período de temperaturas mais amenas na região e, conseqüentemente, de menor demanda atmosférica por vapor de água, o que reduz a transpiração das plantas permitindo que estas tolerem maiores períodos em deficiência hídrica (CHAVES et al., 2002).



**Figura 4.** Área foliar (AF) e da relação entre peso seco da parte aérea e peso seco do sistema radicular (PA/Raiz) em *B. brizantha* cv. MG-5 Vitória cultivada em diferentes condições hídricas (controle, déficit e reidratado), com diferentes níveis de fósforo 24 (original do solo), 50, 100 e 150 mg P dm<sup>-3</sup>. As barras, nas colunas, representam o erro-padrão ( $n = 4$ ). Os dados não apresentaram diferenças estatísticas significativas (ns,  $p > 0,05$ ).



**Figura 5.** Massa de matéria seca da folha, raiz e total em *B. brizantha* cv. MG-5 Vitória cultivada em diferentes condições hídricas (controle, déficit e reidratado), com diferentes níveis de fósforo 24 (original do solo), 50, 100 e 150 mg P dm<sup>-3</sup>. As barras, nas colunas, representam o erro-padrão ( $n = 4$ ). Os dados não apresentaram diferenças estatísticas significativas (ns,  $p > 0,05$ ).

Assim, neste estudo, os efeitos da deficiência hídrica parecem ter sido restritos aos parâmetros de trocas gasosas que apresentam rápida resposta às alterações do ambiente (CHAVES, 1991).

### Conclusão

Os resultados das trocas gasosas indicaram que a aplicação de P na adubação de *B. brizantha* cv. MG-5 Vitória pode levar à recuperação mais eficiente da fotossíntese das plantas após um período de deficiência hídrica, o que poderia sustentar a retomada do crescimento mais rápido da pastagem após um período de estiagem. Por outro lado, os resultados de crescimento sugerem que períodos relativamente curtos de deficiência hídrica não afetam significativamente o crescimento da *B. brizantha* cv. MG-5 Vitória, indicando que esta cultivar seria adequada para regiões com períodos de estiagem.

### Agradecimentos

Este projeto foi realizado, em parte, com financiamento da Fapesp - Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo.

### Referências

- AMBIEL, A. C.; GUABERTO, L. M.; VANDERLEI, T. M.; MACHADO NETO, N. B. Agrupamento de acessos e cultivares de *Brachiaria* por RAPD. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 30, n. 4, p. 457-464, 2008.
- AZCÓN-BIETO, J. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. **Plant Physiology**, v. 73, n. 3, p. 681-686, 1983.
- BARUCH, Z. Responses to drought and flooding in tropical forage grasses. 2. Leaf water potential, photosynthesis rate and alcohol dehydrogenase activity. **Plant and Soil**, v. 164, n. 1, p. 97-105, 1994.
- BOYER, J. S. Water deficit and photosynthesis. In: KOZLOWSKI, T. T. (Ed.). **Water deficits and plant growth**. London: Academic Press, 1978. p. 154-191.
- CHAVES, M. M. Effects of water deficit on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, v. 42, n. 1, p. 1-16, 1991.
- CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M. L.; RICARDO, C. P. P.; OSÓRIO, M. L.; CARVALHO, I.; FARIA, T.; PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, v. 89, n. 6, p. 907-916, 2002.
- FARQUHAR, G. D.; SHARKEY, T. D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 33, p. 317-345, 1982.
- FLÜGGE, U. I.; HÄUSLER, R. E.; LUDEWIG, F.; FISCHER, K. Functional genomics of phosphate antiport systems of plastids. **Physiologia Plantarum**, v. 118, n. 4, p. 475-482, 2003.
- FOYER, C. H. Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 26, n. 4, p. 483-492, 1988.
- GOLDSCHMIDT, E. E.; HUBER, S. C. Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose, and hexose sugars. **Plant Physiology**, v. 99, n. 4, p. 1443-1448, 1992.
- MESQUITA, E. E.; PINTO, J. C.; FURTINI NETO, A. E. Teores críticos de fósforo em três solos para o estabelecimento de capim-mombaça, capim-marandu e capim-andropogon em vasos. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 33, n. 2, p. 290-301, 2004.
- HOFFMANN, J. A.; FAQUIM, V.; GUEDES, G. A. A. O Nitrogênio e o Fósforo no crescimento da *Brachiaria* e do Colômbio em amostras de um Latossolo da Região do Nordeste do Paraná. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 19, n. 1, p. 233-243, 1995.
- HOLFORD, I. C. R. Soil phosphorus: its measurement and, its uptake by plants. **Australian Journal of Soil Research**, v. 35, n. 2, p. 227-239, 1997.
- KAISER, W. M. Effect of water deficit on photosynthetic capacity. **Physiologia Plantarum**, v. 71, n. 1, p. 142-49, 1987.
- LAMBERS, L.; CHAPAIN III, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. Berlin: Springer, 1998.
- LAWLOR, D. W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 307, p. 773-787, 2002.
- MEIRELLES, N. M. F.; WERNER, J. C.; ABRAMIDES, P. L. G. Nível crítico de fósforo em capim-colômbio cultivado em dois tipos de solo: Latossolo Vermelho-Escuro e Podzólico Vermelho-Amarelo. **Boletim de Indústria Animal**, v. 45, n. 1, p. 215-232, 1988.
- MIMURA, T. Regulation of phosphate transport and homeostasis in plant cells. **International Review of Cytology**, v. 190, n. 2, p. 149-200, 1999.
- MOUAT, M. C. H.; NES, P. Influence of soil water content on the supply of phosphate to plants. **Australian Journal of Soil Research**, v. 24, n. 3, p. 435-440, 1986.
- NAFZIGER, E. D.; KOLLER, H. R. Influence of leaf starch concentration on CO<sub>2</sub> assimilation in soybean. **Plant Physiology**, v. 57, n. 4, p. 560-563, 1976.
- NAKANO, H.; MURAMATSU, S.; MAKINO, A.; MAE, T. Relationship between the suppression of photosynthesis and starch accumulation in the pod-removed bean. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27, n. 2, p. 167-173, 2000.
- NOVAIS, R. F.; SMYTH, T. T. **Fósforo em solo e planta em condições tropicais**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1999.
- PAUL, M. J.; PELLNY, T. K. Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, n. 382, p. 539-547, 2003.

- RHEINHEIMER, D. S.; MATINAZZO, R.; GATIBONI, L. C.; KAMINSKI, J.; SILVA, L. S. Amplitude no fósforo microbiano em um Argissolo em pastagem nativa submetida à roçada e à introdução de espécies forrageiras com fertilização fosfatada em diferentes épocas. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 30, n. 4, p. 561-567, 2008.
- RODRIGUES, L. R. A.; RODRIGUES, T. J. D. Ecofisiologia de plantas forrageiras. In: CASTRO, P. R. C.; FERREIRA, S. O.; YAMADA, T. (Ed.). **Ecofisiologia da produção agrícola**. Piracicaba: Potafós, 1987. cap. 12, p. 203-230.
- SANTOS, M. G.; RIBEIRO, R. V.; OLIVEIRA, R. F. Gas exchange and yield response to foliar phosphorus supplying in *Phaseolus vulgaris* under drought. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 16, n. 3, p. 171-179, 2004.
- SILVA, S.; SOARES, A. M.; OLIVEIRA, L. E. M. Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos, submetidos à deficiência hídrica. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 25, n. 1, p. 124-133, 2001.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004.
- ZIMMER, A. H.; EUCLIDES, V. P. B.; MACEDO, M.C.M. Manejo de Plantas Forrageiras do Gênero *Brachiaria*. In: **Plantas forrageiras de pastagens**. Piracicaba: Fealq, 1995.

Received on February 13, 2008.

Accepted on April 4, 2008.

License information: This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.