INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO - CAMPUS RIO VERDE DIRETORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA AGRÁRIAS – AGRONOMIA

CULTIVARES DE CANA-DE-AÇÚCAR RESPONDEM IGUALMENTE À DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO? UM PONTO DE PARTIDA PARA AUMENTO DA EFICIÊNCIA NO USO DESSE NUTRIENTE

Autor: M.Sc. Rhayf Eduardo Rodrigues

Orientador: D.Sc. Aurélio Rubio Neto

Coorientador: D.Sc. Lucas Anjos de Souza

Rio Verde – GO Dezembro - 2023

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO - CAMPUS RIO VERDE DIRETORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA AGRÁRIAS – AGRONOMIA

CULTIVARES DE CANA-DE-AÇÚCAR RESPONDEM IGUALMENTE À DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO? UM PONTO DE PARTIDA PARA AUMENTO DA EFICIÊNCIA NO USO DESSE NUTRIENTE

Autor: M.Sc. Rhayf Eduardo Rodrigues

Orientador: D.Sc. Aurélio Rubio Neto

Coorientador: D.Sc. Lucas Anjos de Souza

Tese apresentada, como parte das exigências para a obtenção do título de DOUTOR EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS - AGRONOMIA, no Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - Agronomia do Instituto Federal Goiano - Campus Rio Verde, Área de concentração em Produção Vegetal Sustentável no Cerrado.

Rio Verde – GO Dezembro - 2023

Sistema desenvolvido pelo ICMC/USP Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) Sistema Integrado de Bibliotecas - Instituto Federal Goiano

Rodrigues, Rhayf

RC968c

Cultivares de cana-de-açúcar respondem igualmente à disponibilidade de fósforo? Um ponto de partida para aumento da eficiência no uso desse nutriente / Rhayf Rodrigues; orientador Aurélio Aurélio Rubio; co-orientador Lucas Souza. -- Rio Verde, 2023. 60 p.

Tese (Doutorado em Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - Agronomia

-) -- Instituto Federal Goiano, Campus Rio Verde, 2023.
- 1. Saccharum officinarum. 2. taxa fotossintética. 3. produção de biomassa. 4. eficiência do uso de fósforo. 5. solos ácidos. I. Aurélio Rubio, Aurélio, crient. II. Souza Lugas de crient. III. Título.



TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO

PARA DISPONIBILIZAR PRODUÇÕES TÉCNICO-CIENTÍFICAS NO REPOSITÓRIO INSTITUCIONAL DO IF GOIANO

Com base no disposto na Lei Federal nº 9.610, de 19 de fevereiro de 1998, AUTORIZO o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano a disponibilizar gratuitamente o documento em formato digital no Repositório Institucional do IF Goiano (RIIF Goiano), sem ressarcimento de direitos autorais, conforme permissão assinada abaixo, para fins de leitura, download e impressão, a título de divulgação da produção técnico-científica no IF Goiano.

IDENTIFICAÇÃO DA PRODUÇÃO TÉCNICO-CIENTÍFICA

N2			
✓ Tese (doutorado)☐ Dissertação (mestrad☐ Monografia (especiali☐ TCC (graduação)		☐ Artigo científico☐ Capítulo de livro☐ Livro☐ Trabalho apresentado em ev	ento
☐ Produto técnico e edu	ucacional - Tipo:		
Nome completo do autor: Rhayf Eduardo Rodrigues		Matrícula: 2019202320	140146
Título do trabalho: Cultivares de cana-de-açú da eficiência no uso desse	•	à disponibilidade de fósforo? Um ponto de p	artida para aumento
RESTRIÇÕES DE ACESS	O AO DOCUMENTO		
Documento confidencial	: ☑ Não ☐ Sim, justific	que:	
Informe a data que pode	rá ser disponibilizado no F	RIIF Goiano: / / /	
	o a registro de patente? [1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	
O documento pode vir a	ser publicado como livro?	Sim Windo	
DECLARAÇÃO DE DIST	RIBUIÇÃO NÃO-EXCLU	SIVA	
O(a) referido(a) autor(a) decl	ara:		
• Que o documento é seu tra qualquer outra pessoa ou er		tos autorais da produção técnico-científica e não	o infringe os direitos de
ao Instituto Federal de Educa	ação, Ciência e Tecnologia Goi	no documento do qual não detém os direitos de ano os direitos requeridos e que este material c ecidos no texto ou conteúdo do documento entr	ujos direitos autorais
		o ou acordo, caso o documento entregue seja ba ituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia	
		Rio Verde	22 /12 /2023
		Local	Data
	7	Rhayf Educado Radique	
	Assinatura do autor e	e/ou detentor dos direitos autorais	
Ciente e de acordo:	A	vidio Pubio NETO	
	Assinatu	ra do(a) orientador(a)	



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO

SECRETARIA DE EDUCAÇÃO PROFISSIONAL E TECNOLÓGICA INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO

Ata nº 2/2023 - CCMDAGRO-R/CPG-RV/DPGPI-RV/CMPRV/IFGOIANO

ATA N°/118 BANCA EXAMINADORA DE DEFESA DE TESE

Ao primeiro dia do mês de dezembro do ano de dois mil e vinte e três, às 14h00, reuniram-se os componentes da Banca Examinadora: sob a presidência do primeiro, Prof. Dr. Aurélio Rubio Neto (Presidente); Prof. Dr. Marconi Batista Teixeira (Avaliador interno); Prof.a Dr.a Veridiana Cardozo Gonçalves Cantão (Avaliadora externa); Prof. Dr. Lucas Anjos de Souza (Avaliador interno); Prof.ª Dr.ª Maria Andréia Corrêa Mendonça (Avaliadora interna); em sessão pública realizada no IF Goiano - Campus Rio Verde, para procederem a avaliação da defesa de Tese, em nível de Doutorado, de autoria de RHAYF EDUARDO RODRIGUES, discente do Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - Agronomia do Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde. A sessão foi aberta pela presidente da Banca Examinadora, Prof. Dr. Aurélio Rubio Neto (Presidente), que fez a apresentação formal dos membros da Banca. A palavra, a seguir, foi concedida ao autor da Tese para, em 40 min., proceder à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu o(a) examinado(a), tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se a avaliação da defesa. Tendo-se em vista as normas que regulamentam o Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - Agronomia, e procedidas às correções recomendadas, a Tese foi APROVADA, considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de DOUTOR EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS-AGRONOMIA, na área de concentração Produção Vegetal Sustentável no Cerrado, pelo Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega na secretaria do PPGCA-AGRO da versão definitiva da Tese, com as devidas correções. Assim sendo, esta ata perderá a validade se não cumprida essa condição, em até 60 (sessenta) dias da sua ocorrência. A Banca Examinadora recomendou a publicação dos artigos científicos oriundos dessa Tese em periódicos de circulação nacional e/ou internacional, após procedida as modificações sugeridas. Cumpridas as formalidades da pauta, a presidência da mesa encerrou esta sessão de defesa de Tese de Doutorado, e para constar, eu, Vanilda Maria Campos, secretária do PPGCA-AGRO, lavrei a presente Ata, que, após lida e achada conforme, será assinada pelos membros da Banca Examinadora.

Prof. Dr. Aurélio Rubio Neto (Presidente)

Prof. Dr. Marconi Batista Teixeira (Avaliador interno)

Prof.ª Dr.ª Veridiana Cardozo Gonçalves Cantão (Avaliadora externa)

Prof. Dr. Lucas Anjos de Souza (Avaliador interno)

Prof.^a Dr.^a Maria Andréia Corrêa Mendonça (Avaliadora interna)



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO

SECRETARIA DE EDUCAÇÃO PROFISSIONAL E TECNOLÓGICA INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO

Documentos 94/2023 - SREPG/CMPR/CPG-RV/DPGPI-RV/CMPRV/IFGOIANO

CULTIVARES DE CANA-DE-AÇÚCAR RESPONDEM IGUALMENTE À DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO? UM PONTO DE PARTIDA PARA AUMENTO DA EFICIÊNCIA NO USO DESSE NUTRIENTE.

Autor: Rhayf Eduardo Rodrigues

Orientador: Dr. Aurélio Rubio Neto

TITULAÇÃO: Doutorado em Ciências Agrárias-Agronomia - Área de Concentração em Produção Vegetal Sustentável no Cerrado

APROVADA em, 01 de dezembro de 2023.

Prof. Dr. Aurélio Rubio Neto (Presidente)

Prof. Dr. Marconi Batista Teixeira (Avaliador interno)

Prof.ª Dr.ª Veridiana Cardozo Gonçalves Cantão (Avaliadora externa)

Prof. Dr. Lucas Anjos de Souza (Avaliador interno)

Prof.^a Dr.^a Maria Andréia Corrêa Mendonça (Avaliadora interna)

Documento assinado eletronicamente por:

- Aurelio Rubio Neto, PROFESSOR ENS BASICO TECN TECNOLOGICO, em 19/12/2023 12:22:23.
- Veridiana Cardozo Gonçalves Cantão, Veridiana Cardozo Gonçalves Cantão Professor Avaliador de Banca Fesurv Universidade de Rio Verde (01815216000178), em 16/12/2023 08:08:31.
- Maria Andreia Correa Mendonca, PROFESSOR ENS BASICO TECN TECNOLOGICO, em 15/12/2023 13:44:14.
- Lucas Anjos de Souza, PROFESSOR ENS BASICO TECN TECNOLOGICO, em 15/12/2023 11:37:34.
- Marconi Batista Teixeira, COORDENADOR(A) DE CURSO FUC1 CCMDAGRO-R, em 15/12/2023 11:33:47.

Este documento foi emitido pelo SUAP em 29/11/2023. Para comprovar sua autenticidade, faça a leitura do QRCode ao lado ou acesse https://suap.ifgoiano.edu.br/autenticar-documento/ e forneça os dados abaixo:

Código Verificador: 551901 Código de Autenticação: 9e72eb8319



AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais João Batista Eduardo da Silva e Valéria Aparecida Alves Eduardo e a minha irmã Isadora Eduardo Rodrigues, por todo o apoio ao longo da minha caminhada acadêmica. Agradeço também Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Goiás e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela bolsa de pesquisa. Estendo também o agradecimento a todos que me ajudaram de alguma forma na condução desse projeto.

BIOGRAFIA DO AUTOR

Rhayf Eduardo Rodrigues, filho de João Batista Eduardo da Silva e Valéria Aparecida Alves Eduardo, nascido em Morrinhos, Goiás, em 29 de julho de 1994. Em 2016 obteve o título de Bacharel em Agronomia pelo Instituto Federal Goiano - Campus Morrinhos. Em 2017 iniciou no Mestrado no Programa de Pós-Graduação em Olericultura pelo mesmo instituto, tendo defendido a dissertação em agosto de 2019. Em 2019 iniciou no Doutorado no Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - Agronomia pelo Instituto Federal Goiano - Campus Rio Verde, submetendo-se à defesa de tese em dezembro de 2023.

ÍNDICE

	Página
AGRADECIMENTOS	iii
BIOGRAFIA DO AUTOR	iv
ÍNDICE DE TABELAS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	viii
RESUMO	iii
ABSTRACT	V
INTRODUÇÃO GERAL	7
REFERÊNCIAS	10
OBJETIVOS	12
3. CAPÍTULO I	13
Resumo	14
Abstract	15
3.1 Introdução	16
3.2 Material e métodos	
3.2.1 Material vegetal e condições de crescimento	17

3.2.2 Delineamento, esquema experimental e tratamentos
3.2.3 Avaliações de intercâmbio gasoso e fluorescência da clorofila a19
3.2.4 Determinação de pigmentos cloroplastídicos
3.2.5 Altura de planta e acúmulo de biomassa
3.2.6 Estatística 20
3.3. Resultados
3.4 Discussão
3.4.1 O funcionamento da fotossíntese está condicionado a disponibilidade de fósforo
29
3.4.2 No início do desenvolvimento o conteúdo de pigmentos cloroplastídicos não sofre
influência da disponibilidade de P31
3.4.3 O desacoplamento entre a atividade fotossintética, e o crescimento e acúmulo de
biomassa no início do ciclo da cana-de-açúcar31
3.5 Conclusão
3.6 Referências34
4. CAPÍTULO II
5 CONCLUSÃO GERAL51

ÍNDICE DE TABELAS

\sim	•	
リゥ	α_1	nn
	וצ	na
	⊃ే	

Tabela 1. Cultivares de cana-de-açúcar utilizados no experimento e principais caracte	rísticas
	18
Tabela 2. Valores nutricionais disponibilizados a cada aplicação via solução nutri	tiva de
Hoagland diluídos em 500 mL de água.	19

ÍNDICE DE FIGURAS

Página

Figura 1. Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na taxa transpiratória
(média de todos os cultivares de cana-de-açúcar). Dados obtidos na folha +1 aos 166 dias
após o plantio. Barras de erro representam o erro padrão
Figura 2. Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na taxa fotossintética
(média de todos os cultivares de cana-de-açúcar). Dados obtidos na folha +1 aos 166 dias
após o plantio. Barras de erro representam o erro padrão
Figura 3. Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na taxa de transporte de
elétrons (média de todos os cultivares de cana-de-açúcar). Dados obtidos na folha +1 aos 166
dias após o plantio. Barras de erro representam o erro padrão23
Figura 4. Massa seca do Colmo + Bainha (média de todas as doses de P) de 11 cultivares de
cana-de-açúcar. Dados obtidos na folha +1 aos 166 dias após o plantio. Letras diferentes
indicam diferença de acordo com o teste de Tukey (p \leq 0,05). Barras de erro representam o
erro padrão
Figura 5. Altura de planta (média de todas as doses de P) de 11 cultivares de cana-de-açúcar
(A) e Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na altura de planta (média
(A) e Eletto de diferentes doses de l' (12,3, 23, 30, 100 e 123%) ha altura de planta (media

diferentes indicam diferença de acordo com o teste de Tukey (p \leq 0,05). Barras de erro
representam o erro padrão
Figura 6. Área foliar (média de todas as doses de P) de 11 cultivares de cana-de-açúcar (A)
e Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na área foliar (média de todos
os cultivares de cana-de-açúcar). Dados obtidos166 dias após o plantio. Letras diferentes
indicam diferença de acordo com o teste de Tukey (p \leq 0,05). Barras de erro representam o
erro padrão
Figura 7. Massa seca das folhas (média de todas as doses de P) de 11 cultivares de cana-de-
açúcar. Dados obtidos na folha +1 aos 166 dias após o plantio. Letras diferentes indicam
diferença de acordo com o teste de Tukey (p \leq 0,05). Barras de erro representam o erro
padrão
Figura 8. Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na taxa fotossintética
(média de todos os cultivares de cana-de-açúcar). Dados obtidos na folha +1 aos 166 dias
após o plantio. Barras de erro representam o erro padrão

RESUMO

RODRIGUES, RHAYF EDUARDO. Instituto Federal Goiano Campus Rio Verde, dezembro de 2023. Cultivares de cana-de-açúcar respondem igualmente à disponibilidade de fósforo? Um ponto de partida para aumento da eficiência no uso desse nutriente. Orientador: DSc. Aurélio Rubio Neto. Coorientador: DSc.: Lucas Anjos de Souza

Estima-se que a cerca de 15 milhões de toneladas de fertilizantes fosfatados são usados anualmente, com aproveitamento de 15% pelas culturas. Claramente, um dos principais desafios enfrentados pelo setor agrícola brasileiro está relacionado à adubação fosfatada, especialmente pela dependência de fertilizantes importados. Essa dependência, aliada às projeções que indicam o esgotamento das reservas de rochas fosfatadas até o final do século, aumentam as preocupações para a agricultura. Considerando a importância notável e inegável do fósforo nas plantas, que desempenha papel crucial na regulação da fotossíntese e no desenvolvimento vegetal, há diversas alternativas para melhorar sua eficiência de uso pelas culturas. No entanto, há uma lacuna na pesquisa que visa compreender como diferentes genótipos da mesma espécie respondem a diferentes níveis de disponibilidade de fósforo individualmente. É fundamental que antes de buscar estratégias para melhorar a eficiência do uso de P, faz-se necessário compreender o comportamento e desempenho da cultura em relação à absorção de P em diferentes disponibilidades. Deste modo, é possível embasar estudos futuros com ferramentas que visem melhorar a eficiência de absorção de fósforo pela cultura da cana-de-açúcar. O propósito deste estudo foi avaliar o desempenho de diversas

variedades de cana-de-açúcar em relação à disponibilidade desse nutriente. Para isso, foi realizado um experimento utilizando um esquema fatorial de blocos aleatórios, envolvendo seis cultivares de cana-de-açúcar em cinco diferentes níveis de disponibilidade de fósforo, com quatro repetições. As plantas foram avaliadas quanto a parâmetros de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, conteúdo de pigmentos cloroplastídicos, altura das plantas e acúmulo de biomassa. O fósforo é fundamental para o funcionamento adequado da maquinaria fotossintética, no entanto, apesar da relação estabelecida entre fotossíntese e acúmulo de biomassa, nem sempre é possível estabelecer correlação direta entre esses dois processos. Os resultados deste estudo indicam que, mesmo sem direcionamento específico para melhoramento genético, não há diferenças significativas entre os diferentes cultivares de cana-de-açúcar em termos de eficiência na assimilação de fósforo no início do seu desenvolvimento.

PALAVRAS-CHAVE: *Saccharum officinarum*; taxa fotossintética, produção de biomassa, eficiência do uso de fósforo, solos ácidos

ABSTRACT

RODRIGUES, RHAYF EDUARDO. Goiano Federal Institute of Education, Science, and Technology - Rio Verde Campus, December, 2023. **Do sugarcane varieties respond equally to phosphorus availability? A starting point for increasing phosphorus use efficiency.** Advisor: DSc. Aurélio Rubio Neto; Co-advisor: DSc.: Lucas Anjos de Souza.

It is estimated that around 15 million tons of phosphate fertilizers are used annually, with a utilization rate of 15% by crops. Clearly, one of the main challenges faced by the Brazilian agricultural sector is related to phosphate fertilization, especially due to its dependency on imported fertilizers. This dependency, coupled with projections indicating the phosphate rock reserves depletion by the end of the century, raises concerns for agriculture. Considering the notable and undeniable importance of phosphorus in plants, where it plays a crucial role in regulating photosynthesis and plant development, there are several alternatives to enhance its efficiency of use by crops. However, there is a research gap aiming to understand how different genotypes of the same species respond to varying levels of phosphorus availability individually. It is essential that before seeking strategies to improve P usage efficiency, understanding the behavior and performance of the crop regarding its absorption at different availabilities is necessary. This approach can provide a foundation for future studies employing tools aimed at enhancing phosphorus absorption efficiency in sugarcane cultivation. The purpose of this study was to assess the performance of various sugarcane varieties concerning the P availability. For this purpose, an experiment was conducted using

a randomized block factorial design, involving six sugarcane cultivars under five different levels of phosphorus availability, with four replications. The plants were evaluated for gas exchange parameters, chlorophyll a fluorescence, chloroplastic pigment content, plant height, and biomass accumulation. Phosphorus is crucial for the proper functioning of the photosynthetic machinery; however, despite the established relationship between photosynthesis and biomass accumulation, a direct correlation between these two processes is not always feasible. The results of this study indicate that, even without a specific focus on genetic improvement, there are no significant differences among different sugarcane cultivars in terms of phosphorus assimilation efficiency at the early stages of their development.

KEY-WORDS: Saccharum officinarum; photosynthetic rate, biomass production, phosphorus use efficiency, acidic soils

INTRODUÇÃO GERAL

Estima-se que a cerca de 15 milhões de toneladas de fertilizantes fosfatados são usados anualmente, com aproveitamento de 15% pelas culturas (Ghodszad *et al.*, 2021). O cenário é preocupante, pois a maior parte dos fertilizantes fosfatados são extraídos de rochas fosfatadas, um recurso não renovável e cada vez mais escasso (Ghodszad *et al.*, 2021). Projeções indicam esgotamento do recurso até o final deste século tornando a exploração de rocha fosfatada cada vez menos economicamente viável (Ghodszad *et al.*, 2021). Garantir a segurança alimentar para uma população em crescimento aumentará a demanda pela adubação fosfatada, o que, aliada ao esgotamento das reservas minerais, elevará ainda mais o custo de produção, podendo representar um obstáculo intransponível (Rafael *et al.*, 2020; Kuila e Gosh, 2022). O aproveitamento do fósforo no solo raramente excede 25%, comumente variando entre 10 e 15% do total aplicado enquanto a maior parte deste macronutriente permanece fixado nas estruturas do solo, característica de aproximadamente 30% dos solos agriculturáveis do mundo (Kochian, 2012; Roberts *et al.* 2015).

A cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum*) é uma cultura de extrema importância global, desempenhando papel essencial como fonte de açúcar, bioenergia e matérias-primas para diversas indústrias (Silva *et al.*, 2022; Santos *et al.*, 2023). Esta relevância multifacetada confere à cana-de-açúcar o papel central na segurança alimentar mundial. O Brasil destacase como o maior produtor e exportador de cana-de-açúcar, com produção de 600 milhões de toneladas na safra 2022/2023, cultivadas em uma área de aproximadamente 9 milhões de hectares (CONAB, 2023; FAO, 2023). Nas últimas décadas, a produção de cana-de-açúcar tem apresentado crescimento significativo, impulsionado pelo avanço tecnológico e pela

crescente demanda por biocombustíveis e produtos derivados da cana (Silva *et al.*, 2022; Santos *et al.*, 2023).

O fornecimento de nutrientes de forma adequada desempenha papel crucial na maximização da produtividade e da qualidade da cana-de-açúcar. No entanto, em função da dinâmica dos nutrientes no solo, muitas vezes há demanda de fertilizantes superiores ao que será absorvido pela cultura. O fósforo (P), por exemplo, é um nutriente essencial e limitante para o crescimento da cana-de-açúcar, sendo fornecido, principalmente por meio da adubação mineral. Em solos ácidos, que compreendem a maior parte das áreas cultivadas com cana-de-açúcar no Brasil, apenas uma pequena porcentagem do P aplicado permanece disponível para as plantas, enquanto o restante é fixado nas estruturas do solo (Silva *et al.*, 2022; Fernandes *et al.*, 2023). O P desempenha papel fundamental em processos metabólicos essenciais, como a síntese de ATP, a transferência de energia e o crescimento vegetal (Fernandes *et al.*, 2023; Goulart *et al.*, 2023).

Nesse contexto, é fundamental buscar estratégias para aumentar a eficiência de uso de P pela cultura da cana-de-açúcar. Embora o melhoramento genético seja uma abordagem promissora, até o momento, pouca atenção tem sido direcionada a essa característica específica na cana-de-açúcar (Silva *et al.*, 2022; Goulart *et al.*, 2023). Os programas de melhoramento genético para cana-de-açúcar são conhecidos por serem longos e custosos, demandando muitas gerações para o desenvolvimento de novas variedades (Silva *et al.*, 2022; Goulart *et al.*, 2023). Além disso, desafios como o "arraste de ligação" podem dificultar o melhoramento genético direcionado à eficiência de absorção de P, uma vez que características desejáveis podem estar geneticamente ligadas a características indesejáveis (Goulart *et al.*, 2023; Fernandes *et al.*, 2023).

É importante considerar também que, além da problemática do P, com os eventos extremos aliados as mudanças climáticas, a produção agrícola tende a enfrentar, no futuro, diversos desafios para assegurar a produção e segurança alimentar (FAO, 2020; Kuila e Gosh, 2022). Portanto, estratégias que aumentem a eficiência de uso do P por meio do aumento da capacidade das plantas de adquirir P do solo são necessárias, principalmente pelas projeções que indicam o esgotamento cada vez mais rápido das reservas de rochas fosfatadas (Heffer e Prud'homme, 2014). Diversas ferramentas são estudas buscando o aumento da eficiência de

uso de P na agricultura, como adição de matéria orgânica (Hussain *et al.*, 2019, Zhang *et al.*, 2021; Ghodszad *et al.*, 2021), de titânio (Ti) (Hussain *et al.*, 2019; Hussain *et al.*, 2021) e umas das mais exploradas e promissoras, dos fungos micorrízicos arbusculares (FMA) (Wang *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2021; Lang *et al.*, 2021).

É fundamental, inicialmente, considerar a variabilidade genética no que tange a capacidade de aquisição de P, antes de explorar a interação com outras estratégias, a exemplo da interação com FMA, essas medidas muitas vezes são "paliativas" e, além disso, é necessário compreender o melhoramento genético não direcionado especificamente para a eficiência de absorção de uso de P. Os FMA são microrganismos de vida livre no solo que são capazes de promover a solubilização de fosfatos inorgânicos insolúveis, como fosfato de cálcio, aumentando a disponibilidade de P na solução do solo, facilitando a aquisição desse nutriente pelas plantas. Os efeitos benéficos da interação entre e FMA e plantas é um paradigma bem-estabelecido com resultados indicando o aumento da fotossíntese, uso de N e produção mesmo em condições limitantes de P (Bulgarelli *et al.*, 2017). Contudo, é fundamental que antes de buscar estratégias para melhorar a eficiência do uso de P, faz-se necessário compreender o comportamento e desempenho da cultura em relação à absorção de P em diferentes disponibilidades. Deste modo, é possível embasar estudos futuros com ferramentas que visem melhorar a eficiência de absorção de fósforo pela cultura da cana-deaçúcar.

.

REFERÊNCIAS

Bulgarelli, R.G., Marcos, F.C.C., Ribeiro, R.V., de Andrade, S.A.L., 2017. Mycorrhizae enhance nitrogen fixation and photosynthesis in phosphorus-starved soybean (*Glycine max* L. Merrill). Environmental and Experimental Botany. 140: 26–33

CONAB. (2023). Acompanhamento da safra brasileira de cana-de-açúcar: Safra 2022/2023 - Primeiro levantamento. Companhia Nacional de Abastecimento. Retrieved from [link]

FAO. (2023). FAOSTAT Database: Crops. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Retrieved from

Kochian, L. 2012. Rooting for more phosphorus. Nature. 488: 466-467

Kuila, D., Ghosh, S., 2022. Aspects, problems and utilization of Arbuscular Mycorrhizal (AM) application as bio-fertilizer in sustainable agriculture. Curr. Res. Microb. Sci. 3, 100107. https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2022.100107

Fernandes, A. M., *et al.* (2023). Strategies to improve phosphorus use efficiency in sugarcane: A review. Sugar Tech, 25(3), 573-590.

Lang, M., Li, X., Zheng, C., Li, H., Zhang, J., 2021. Shading mediates the response of mycorrhizal maize (Zea mays L.) seedlings under varying levels of phosphorus. Appl. Soil Ecol. 166, 104060. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104060

Long, S.P., Bernacchi, C.J., 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. J. Exp. Bot. 54, 2393–2401. https://doi.org/10.1093/jxb/erg262

Li, S., Yang, W., Guo, J., Li, X., Lin, J., Zhu, X., 2020. Changes in photosynthesis and respiratory metabolism of maize seedlings growing under low temperature stress may be regulated by arbuscular mycorrhizal fungi. Plant Physiol. Biochem. 154, 1–10. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.05.025

Marquardt, A., Henry, R.J., Botha, F.C., 2021. Effect of sugar feedback regulation on major genes and proteins of photosynthesis in sugarcane leaves. Plant Physiol. Biochem. 158, 321–333. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.11.022

McCormick, A.J., Cramer, M.D., & Watt, D.A., 2008. Changes in photosynthetic rates and gene expression of leaves during a source-sink perturbation in sugarcane. Annals of Botany, 101, 89–102

Goulart, B. L., *et al.* (2023). Improving phosphorus use efficiency in sugarcane: Challenges and perspectives. Sugar Tech, 25(3), 513-529.

Ghodszad, L., Reyhanitabar, A., Maghsoodi, M.R., Asgari Lajayer, B., Chang, S.X., 2021. Biochar affects the fate of phosphorus in soil and water: A critical review. Chemosphere 283, 131176. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.131176

South, P.F., Cavanagh, A.P., Liu, H.W., Ort, D.R., 2019. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field. Science (80-89). 363. https://doi.org/10.1126/science.aat9077

Silva, C. R., *et al.* (2022). Phosphorus in sugarcane cropping systems: Dynamics, management strategies, and environmental implications. Frontiers in Plant Science, 13, 832

OBJETIVOS

O objetivo deste estudo foi avaliar a reposta de variedades de cana-de-açúcar, desenvolvidas para diferentes ambientes de produção, à disponibilidade de fósforo no início do desenvolvimento.

3. CAPÍTULO I

CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS E BIOMASSA DE CULTIVARES DE CANA-DE-AÇÚCAR SUBMETIDAS A DIFERENTES DOSES DE FÓSFORO

Resumo

Sem dúvidas um dos gargalos que o agronegócio brasileiro enfrenta, principalmente no que tange a adubação fosfatada, é a dependência da importação de fertilizantes. Como a importância do P nas plantas é notória e indiscutível, estando envolvido na regulação da fotossíntese e desenvolvimento vegetal, várias são as alternativas para aumentar a eficiência de uso pelas culturas. Todavia, existe uma lacuna de pesquisas que busque compreender como genótipos diferentes da mesma espécie respondem à diferentes disponibilidades de P isoladamente. O objetivo deste estudo foi avaliar o desempenho de variedades de cana-deaçúcar em relação à disponibilidade de fósforo. Para tal, foi conduzido um experimento em blocos ao acaso em esquema fatorial avaliando o desempenho de 11 cultivares de cana-deaçúcar em cinco doses de P distintas, com quatro repetições. As plantas foram avaliadas quanto aos parâmetros de trocas gasosas, fluorescência da clorofila a, conteúdo de pigmentos cloroplastídicos, altura de planta e acúmulo de biomassa. O P garante o funcionamento adequado da maquinaria fotossintética, mas, apesar da relação bem-estabelecida entre fotossíntese e acúmulo de biomassa, nem sempre é possível estabelecer paralelo entre os dois processos. Os resultados obtidos neste estudo demonstram que, mesmo sem direcionamento específico do melhoramento genético, no que tange a eficiência de assimilação de fósforo, não existem diferenças expressivas entre diferentes cultivares de cana-de-açúcar no início do desenvolvimento.

Palavras-chave: Saccharum officinarum; trocas gasosas, fluorescência da clorofila a; eficiência do uso de fósforo aumentada.

Abstract

Undoubtedly, one of the bottlenecks that Brazilian agribusiness faces, especially concerning phosphate fertilization, is the dependence on imported fertilizers. As the P importance in plants is notable and indisputable, being involved in the photosynthesis regulation and plant development, there are several alternatives to increase its efficiency of use by crops. However, there is a research gap seeking to understand how different genotypes of the same species respond to different P availabilities individually. The objective of this study was to evaluate the performance of different sugarcane varieties concerning phosphorus availability. For this purpose, an experiment was conducted in randomized blocks, assessing the performance of 11 sugarcane cultivars under five distinct P doses, with four replications. Plants were evaluated for gas exchange parameters, chlorophyll a fluorescence, chloroplastic pigment content, plant height, and biomass accumulation. P ensures the proper functioning of the photosynthetic machinery, but despite the well-established relationship between photosynthesis and biomass accumulation, it's not always possible to establish a parallel between these two processes. The results obtained in this study demonstrate that, even without a specific focus on genetic improvement, regarding phosphorus assimilation efficiency, there are no significant differences among different sugarcane cultivars in the early stages of development.

Key-Words: *Saccharum officinarum*; gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence; increased phosphorus use efficiency.

3.1 Introdução

A cana-de-açúcar é uma cultura de extrema importância em escala global, e o Brasil tem desempenhado papel fundamental na sua produção. O país alcançou a marca de 770 milhões de toneladas de cana-de-açúcar produzidas, consolidando sua posição no topo da produção global (FAO, 2023). O Estado de Goiás continua a desempenhar papel significativo, sendo o segundo maior produtor de cana-de-açúcar do país. Na safra 2022/2023, Goiás contribuiu com aproximadamente 11,9% da produção nacional, atingindo a marca de 75,8 milhões de toneladas (CONAB, 2023). É importante destacar que o potencial produtivo das culturas está intrinsecamente ligado ao adequado manejo de todos os componentes do sistema de produção, com especial atenção para os aspectos nutricionais, como a adubação fosfatada.

O manejo eficiente dos recursos na produção de cana-de-açúcar no Brasil é fundamental para enfrentar os desafios decorrentes do alto custo de importação de matéria-prima. O fósforo (P), um nutriente essencial para processos vitais como a fotossíntese, formação de tecidos e desenvolvimento radicular, é pouco disponível na maioria dos solos agricultáveis (Wang *et al.*, 2018). A adubação fosfatada, em teoria, deveria equilibrar a demanda da cultura com os nutrientes já presentes no solo. No entanto, em solos ácidos, a taxa de aproveitamento desse nutriente está na maioria das vezes abaixo de 50% do total aplicado (Roberts *et al.*, 2015, Rafael *et al.*, 2020, Ghodszad *et al.*, 2021). O restante do fósforo aplicado no solo tende a ficar fixado em estruturas do solo, o que é característico de aproximadamente 30% dos solos agriculturáveis no mundo (Kochian, 2012).

Sem dúvidas um dos gargalos que o agronegócio brasileiro enfrenta, principalmente no que tange a adubação fosfatada, é a dependência da importação de fertilizantes. Essa dependência, somada às projeções indicando o esgotamento das reservas de rochas fosfatadas até o final deste século, torna ainda mais preocupante o cenário (Kochian, 2012, Roberts *et al.*, 2015, Ghodszad *et al.*, 2021). Nesse sentido, o manejo adequado dos recursos torna-se crucial para enfrentar o desafio tanto do alto custo de importação de matéria-prima no agronegócio brasileiro quanto do esgotamento de rochas fosfatadas. É essencial então buscar estratégias que aumentem a eficiência das plantas em adquirir fósforo do solo superando as limitações impostas pela dinâmica do nutriente no solo. Além disso, a busca por alternativas

sustentáveis e o uso mais eficiente das fontes de fósforo são fundamentais para garantir a produtividade e a sustentabilidade da cultura da cana-de-açúcar no longo prazo.

Apresar dos consideráveis avanços promovidos pelo melhoramento genético na cultura da cana-de-açúcar, a seleção não tem sido direcionada especificamente para essa característica. Somando-se a isso, observa-se que a obtenção de uma nova cultivar de cana-de-açúcar é um processo complexo, que envolve diferentes etapas e que demanda intervalo de tempo de 8 a 12 anos. Portanto, antes de buscar estratégias para melhorar a eficiência do uso de P, é essencial compreender o comportamento e desempenho dessa cultura em relação à absorção desse nutriente em diferentes disponibilidades. Ao estudar de forma isolada a eficiência de absorção de fósforo de cultivares de cana-de-açúcar, estabelecendo uma base sólida para estudos futuros com outras ferramentas como aplicação de titânio (Ti) (Hussain *et al.*, 2019; Hussain *et al.*, 2021) e uso de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) (Wang *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2021; Lang *et al.*, 2021). E, dessa maneira, desenvolver abordagens direcionadas, estratégicas e eficazes para aumentar a eficiência do uso de P na agricultura. Portanto, o objetivo deste estudo foi avaliar o desempenho de variedades de cana-de-açúcar em diferentes doses de P.

3.2 Material e métodos

3.2.1 Material vegetal e condições de crescimento

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, no Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde. Os minirrebolos foram retirados de estacas de 6 cultivares de cana-deaçúcar (Tabela 1). Para a preparação dos minirrebolos, realizou-se um cuidadoso corte nas estacas de cana-de-açúcar com auxílio de uma guilhotina, garantindo que cada minirrebolo tivesse o comprimento aproximado de 5cm. Foram selecionados minirrebolos isentos de doenças e com gema viável.

Os minirrebolos foram plantados em vasos de 20x20x16cm (um por vaso) com quatro litros de areia, na proporção 1:1 de areia fina e grossa, peneirada na proporção 1:1 de areia fina e grossa. Durante os primeiros 45 dias a reposição hídrica foi realizada manualmente três vezes ao dia (8h, 12h30 e 17h), com 250 mL de água por vaso por turno de irrigação. Após os 45 dias a foi adicionado um turno de irrigação (8h, 12h e 15h 17h30),

mantendo 250 mL de água por vaso por turno de irrigação. A adubação foi realizada por solução de Hoagland junto a imposição dos tratamentos de P (Tabela 2).

Tabela 1. Cultivares de cana-de-açúcar utilizados no experimento e principais características

	Cultivar	Principais Caraterísticas	
1	RB85-5156	*Resistente ao cancro da haste e bom rendimento.	
2	RB97-5242	*Alta produtividade, boa brotação e resistência ao cancro da haste.	
3	CTC-9002	**Alto rendimento e adaptabilidade a diferentes condições de solo e clima.	
4	RB92-579	*Resistência ao cancro da haste e ao vírus da mosaico e bom rendimento e qualidade de açúcar.	
5	IACSP95-5000	***mais produtivos, com alta qualidade de colmos e bom teor de sacarose.	
6	CTC-9001	**Desenvolvido para climas mais restritivos. Alta adaptabilidade bom potencial produtivo.	
7	RB96-6928	*alta produtividade, adaptabilidade e resistência ao cancro da haste	
8	RB86-7515	*Alto rendimento, boa brotação e resistência a doenças como o mosaico e a escaldadura das folhas	
9	CTC-9003	*Bom potencial produto e adaptação a diferentes condições de cultivo	
10	RB85-5453	*Alta produtividade e adaptabilidade. Resistência a doenças como o mosaico e a ferrugem.	
11	CTC-4	**Alta produtividade, qualidade de colmos e adaptação a diferentes condições de solo e clima	

*Fonte: Ridesa. **Fonte: Centro de tecnologia canavieira. ***Fonte: IAC.

3.2.2 Delineamento, esquema experimental e tratamentos

O experimento foi instalado seguindo um delineamento em blocos ao acaso com quatro repetições, em esquema fatorial com dois fatores, cultivar com 11 níveis e disponibilidade de P com cinco níveis, totalizando 220 parcelas experimentais. Para o fator cultivar, foram utilizadas as cultivares de cana-de-açúcar RB85-5156, RB92-579, IACSP95-5000, RB96-6928, RB85-5453, CTC-4, RB97-5242, CTC-9002, CTC-9001, RB86-7515 e CTC-9003 (Tabela 1). Para o fator P foi utilizado 12.5%, 25%, 50%, 100% e 125% de disponibilidade de P com início da imposição aos 48 dias após o plantio, no período da manhã via solução nutritiva de Hoagland adaptada (Tabela 2). Como referência para o tratamento 100% de P foi considerado 0.92g de NH4H2PO4. A imposição dos tratamentos de P

aconteceram duas vezes por semana, durante quatro semanas, de modo que cada vaso recebeu 8 aplicações.

Tabela 2. Valores nutricionais disponibilizados a cada aplicação via solução nutritiva de Hoagland diluídos em 500 mL de água.

Componentes da solução nutritiva	g vaso ⁻¹	Total (g)
KNO ₃	0.3033	2.4264
Ca(NO ₃) ₂	0.236	1.888
$NH_4H_2PO_4$	0.115*	0.92*
${ m MgSO_4}$	0.1235	0.988
NH ₄ Cl	0. 013375*	0.107*
$NaMoO_4$	0.00006	0.00048
ZnSO ₄ 7H ₂ O	0.0002875	0.0023
H_3BO_3	0.00077	0.00616
MnSO ₄ H ₂ O	0.000169	0.001352
CuSO ₄ 5H ₂ O	0.0000625	0.0005

^{*} Valores de referência do tratamento com 100% de P.

3.2.3 Avaliações de intercâmbio gasoso e fluorescência da clorofila a

Aos 166 dias após o plantio, avaliando um bloco por dia, as plantas foram avaliadas quanto ao intercâmbio gasoso e fluorescência da clorofila *a* na folha +1 (*p*rimeira folha com a aurícula visível) entre 09h e 12h. Essas avaliações foram conduzidas utilizando um analisador gasoso de sistema aberto no infravermelho (LI-6800, LI-COR Inc., Lincoln, NE, EUA), equipado com uma câmara de fluorescência integrada (LI-6800-01, LI-COR Inc., Lincoln, NE, EUA). Para as medições estabeleceu-se um fluxo de ar de 1200 μmol s⁻¹ e uma densidade constante de fluxo de fótons de 2000 μmol m⁻² s⁻¹. A umidade relativa dentro da câmara foi mantida em 50% enquanto a concentração de CO₂ em 400 μmol mol⁻¹. A temperatura dentro da câmara foi controlada em 30°C. Foram obtidos dados da taxa transpiratória (E, mmol m⁻² s⁻¹), taxa fotossintética (A, μmol m⁻² s⁻¹), condutância estomática (gs, mol H₂O m⁻² s⁻¹) razão entre carbono interno e externo a câmara subestomática (razão Ci/Ca), eficiência do uso da água (WUE, μmol CO₂/mmol H₂O) e taxa de transporte de elétrons (ETR, μmol m⁻² s⁻¹).

3.2.4 Determinação de pigmentos cloroplastídicos

A avaliação quantitativa dos pigmentos cloroplastídicos (clorofila *a* e *b*) foi conduzida 166 dias após o plantio, na folha +1 (primeira folha com a aurícula visível), durante o intervalo de tempo compreendido entre 09h e 12h. Para esse propósito, empregouse um dispositivo portátil de medição (ClorofiLOG1030, Falker, Porto Alegre, Brasil) e os resultados foram expressos em termos de índice Clorofilog.

3.2.5 Altura de planta e acúmulo de biomassa

Aos 166 dias, após o plantio, as plantas foram medidas quanto ao comprimento da parte aérea (medida da base até a primeira aurícula visível) e área foliar com auxílio de uma fita métrica, diâmetro do colmo com um paquímetro digital e folhas não expandidas (folhas no cartucho). Em seguida experimento foi finalizado, as plantas coletadas e segmentadas em folhas, colmo + bainha e raízes. Os materiais foram armazenados em sacos de papel Kraft identificados e secos em estufa de circulação forçada a temperatura de 65°C, até a estabilização do peso. Após a estabilização, os materiais foram pesados em balança de precisão.

3.2.6 Estatística

Em primeiro momento, os dados obtidos foram submetidos a análise exploratória para identificação de "outliers" e avaliados quanto normalidade e homogeneidade dos resíduos (teste de Shapiro-Wilk e Bartlett, respectivamente). Em seguida foram submetidos à análise de variância ($p \le 0.05$). As médias do fator cultivar foram comparadas pelo teste de Tukey ($p \le 0.05$) e as médias do fator P foram submetidas à análise de regressão. As análises foram realizadas utilizando o software R versão 4.1.3 (R Core Team, 2022), com o auxílio dos pacotes Tidyverse (Wickham *et al.*, 2019), ExpDes (Ferreira *et al.*, 2021) e sych (Revelle, 2021).

3.3. Resultados

A análise de variância indicou efeito significativo ($p \le 0.5$) na taxa transpiratória para o fator dose de fósforo (Figura 1). Houve aumento linear da taxa transpiratória em função do aumento da dose de fósforo (Figura 1).

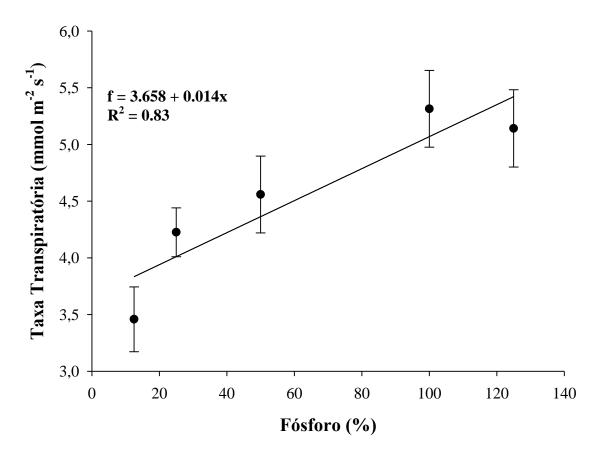


Figura 1. Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na taxa transpiratória (média de todas as cultivares de cana-de-açúcar). Dados obtidos na folha +1 aos 166 dias após o plantio. Barras de erro representam o erro padrão.

A dose de fósforo ($p \le 0.05$) também influenciou a taxa fotossintética (Figura 2). É possível observar aumento das médias obtidas em função do aumento da dose de fósforo, com efeito quadrático, sendo observado a redução acima de 100% da dose de P (Figura 2).

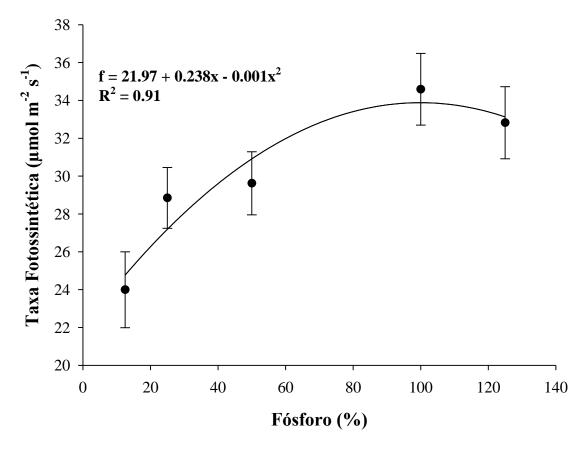


Figura 2. Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na taxa fotossintética (média de todas as cultivares de cana-de-açúcar). Dados obtidos na folha +1 aos 166 dias após o plantio. Barras de erro representam o erro padrão.

A dose de fósforo também afetou a taxa de transporte de elétrons ($p \le 0.05$). As respostas observadas na taxa de transporte de elétrons em função da disponibilidade de P foram semelhantes àquelas observadas para taxa fotossintética (Figura 3).

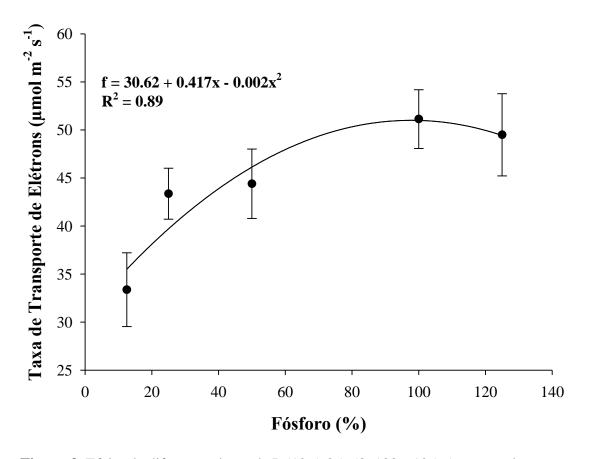


Figura 3. Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na taxa de transporte de elétrons (média de todas as cultivares de cana-de-açúcar). Dados obtidos na folha +1 aos 166 dias após o plantio. Barras de erro representam o erro padrão.

Foi observado efeito significativo do fator Cultivar para a massa seca do colmo + bainha ($p \le 0.05$) com a maior média observada no cultivar RB96-6928 (Figura 3). Por outro lado, os cultivares com menores médias foram RB85-5453, IACSP95-5000, RB97-5242 e CTC-9003.

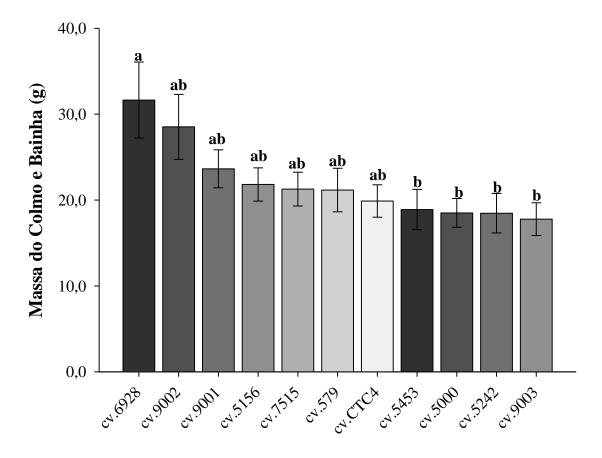


Figura 4. Massa seca do Colmo + Bainha (média de todas as doses de P) de 11 cultivares de cana-de-açúcar. Dados obtidos na folha +1 aos 166 dias, após o plantio. Letras diferentes indicam diferença de acordo com o teste de Tukey ($p \le 0.05$). Barras de erro representam o erro padrão.

A análise de variância revelou efeito significativo ($p \le 0.05$) na altura de planta em função da diferença de cultivares. As maiores médias de comprimento da parte aérea foram observadas nos cultivares CTC-9002 e RB96-6928 e as menores foram observadas no cultivar IACSP95-5000 (Figura 5A). A análise de variância revelou também efeito significativo do fósforo nessa característica (5B).

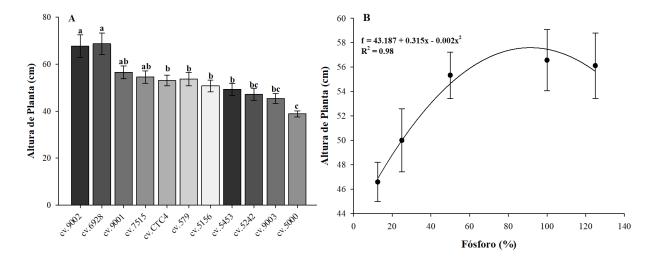


Figura 5. Altura de planta (média de todas as doses de P) de 11 cultivares de cana-de-açúcar (A) e Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na altura de planta (média de todos os cultivares de cana-de-açúcar). Dados obtidos 166 dias após o plantio. Letras diferentes indicam diferença de acordo com o teste de Tukey ($p \le 0.05$). Barras de erro representam o erro padrão.

Um resultado semelhante foi observado na área foliar, com diferença ($p \le 0.05$) em função da diferença de cultivares (Figura 6A). A maior média foi observada no cultivar CTC-9002 e enquanto a menor no cultivar RB96-6928 (Figura 5A). A análise de variância revelou também efeito significativo do fósforo nessa característica (6B), com efeito quadrático da curva.

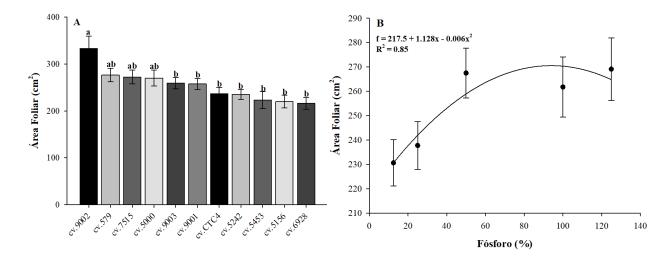


Figura 6. Área foliar (média de todas as doses de P) de 11 cultivares de cana-de-açúcar (A) e Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na área foliar (média de todos os cultivares de cana-de-açúcar). Dados obtidos 166 dias após o plantio. Letras diferentes indicam diferença de acordo com o teste de Tukey ($p \le 0.05$). Barras de erro representam o erro padrão.

A dose de fósforo não afetou (p > 0.05) a massa seca das folhas. No entanto, diferenças significativas ($p \le 0.05$) foram observadas entre os cultivares (Figura 7). O comportamento em relação a massa seca das folhas observado é o aposto daquele observado para a massa seca do colmo + bainha. O cultivar RB96-6928 apresentou a menor média enquanto a maior foi observada no cultivar IACSP95-5000.

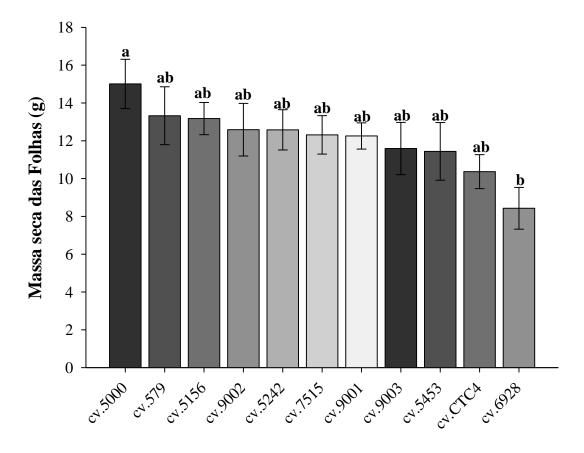


Figura 7. Massa seca das folhas (média de todas as doses de P) de 11 cultivares de cana-deaçúcar. Dados obtidos na folha +1 aos 166 dias após o plantio. Letras diferentes indicam diferença de acordo com o teste de Tukey ($p \le 0,05$). Barras de erro representam o erro padrão.

Quanto a massa seca das raízes, não foi possível observar diferença entre os cultivares (p > 0.05) enquanto a dose de fósforo afetou de forma linear crescente a massa seca das raízes (Figura 6). Foi observado aumento exponencial da massa seca do sistema radicular das plantas em função do aumento da dose de fósforo. O incremento observado foi de $\cong 4,71\%$, 12,09%, 36,37% e 47,46% nos tratamentos com 25%, 50%, 100% e 125% de P, respectivamente em relação ao tratamento com 12,5% de P (Figura 6)

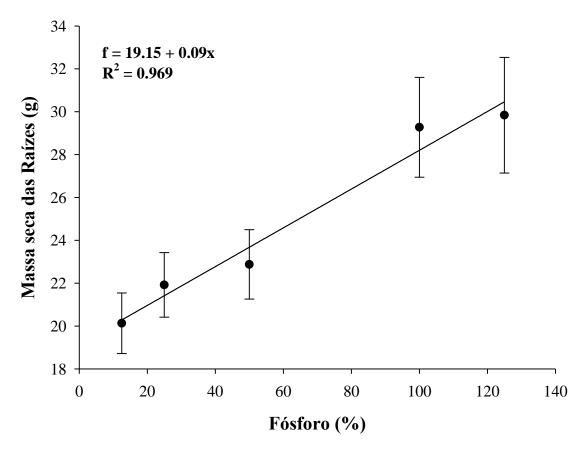


Figura 8. Efeito de diferentes doses de P (12,5, 25, 50, 100 e 125%) na taxa fotossintética (média de todos os cultivares de cana-de-açúcar). Dados obtidos na folha +1 aos 166 dias após o plantio. Barras de erro representam o erro padrão.

Sob as condições experimentais testadas, segundo a análise de variância, não houve interação significativa entre os fatores P x Cultivar para nenhuma das variáveis analisadas (p > 0.05). Deste modo, os fatores foram avaliados de forma independente, considerando cada efeito isoladamente. Não foi observado efeito significativo do fator Cultivar para nenhuma das variáveis de intercâmbio gasoso e fluorescência da clorofila a analisadas (p > 0.05).

No que diz respeito à taxa transpiratória (E, mmol m $^{-2}$ s $^{-1}$), condutância estomática (gs, mol H $_2$ O m $^{-2}$ s $^{-1}$), razão Ci/Ca e eficiência do uso da água (WUE, µmol CO $_2$ /mmol H $_2$ O), conteúdo de pigmentos cloroplastídicos, diâmetro do colmo, área foliar e folhas não expandidas (folhas no cartucho) não foi observado efeito significativo para nenhum dos fatores, segundo a análise de variância (p > 0.05). A análise de variância indica que nas condições experimentais testadas a dose de fósforo não influencia, com exceção da massa

seca das raízes, nenhuma das demais características de biometria e acúmulo de biomassa analisadas (p > 0.05).

3.4 Discussão

3.4.1 O funcionamento da fotossíntese está condicionado a disponibilidade de fósforo

A produtividade das culturas, de modo geral, é fortemente influenciada pela capacidade fotossintética. Deste modo, avaliar a fotossíntese das plantas, em especial de plantas de crescimento rápido, como a cana-de-açúcar, é fundamental, uma vez que a capacidade produtiva está fortemente ligada a capacidade de produzir fotoassimilados e seu subsequente transporte e armazenamento. O processo fotossintético é composto por diversas etapas de controle, incluindo a cadeia de transporte de elétrons (CTE), a assimilação de CO₂ no ciclo de Calvin-Benson e a exportação da triose fosfato (TP) produzida nas folhas. A redução na taxa fotossintética e taxa de transporte de elétrons à medida que disponibilidade de P reduz, porque a continuidade da assimilação depende, entre outros fatores, da exportação de triose fosfato. Além disso, por outro lado o aumento da fotossíntese depende da regeneração de RuBP que é regulada pela ferredoxina reduzida na CTE. A ferredoxina reduzida gerada das reações da CTE diminui a tiorredoxina que por sua vez ativa enzimas relacionadas ao ciclo de Calvin-Benson (Long e Bernacchi, 2003; Sharkey *et al.*, 2007). Deste modo, a atividade da CTE regula a fixação de CO₂.

De modo geral, se a triose fosfato (TP) produzida nas folhas não for exportada, ocorre acúmulo de açúcar nas folhas que resulta na inibição da fotossíntese (Foyer *et al.*, 2012; Marquardt *et al.*, 2021). A exportação de TP ocorre por meio do transportador antiporte de TP (TPT), localizado na membrana do cloroplasto, que requer a entrada de P para a exportação de TP (Flügge *et al.*, 2003; Thuynsma *et al.*, 2016). Sendo assim, se os níveis de P no solo não estão adequados, a disponibilidade de P para ser usado como "moeda de troca" nesse processo, (rever a frase) a entrada de P é limitada, reduzindo a capacidade da planta em exportar TP. A exportação de TP desempenha um papel fundamental na regulação da fotossíntese, é um gargalo para a produção e consumo dos produtos da fotossíntese (Flügge *et al.*, 2003; Thuynsma *et al.*, 2016; Greer, 2018).

Esse processo de regulação ocorre por meio da sinalização do estado redox da cadeia de transporte de elétrons em diferentes formas, resultando no controle fotossintético (Foyer et al., 2012). Esse controle fotossintético engloba vias de sinalização que garantem a produção coordenada de ATP e NADPH pela cadeia de transporte de elétrons, e sua utilização no metabolismo a curto e longo prazo (Foyer et al., 2012; Thuynsma et al., 2016). Essa regulação envolve sinalização retrógrada do plastídio para o núcleo e a supressão da expressão gênica relacionada à fotossíntese. Essa regulação desempenha papel crucial na proteção da maquinaria fotossintética contra a foto-oxidação (Schottler e Toth, 2014; Marquardt et al., 2021).

Esse fenômeno já foi demonstrado em experimentos *in vitro* (Cockburn *et al.*, 1976) e *in vivo* (Chen-Se *et al.*, 1975; Herold *et al.*, 1976) utilizando cloroplastos isolados de espinafre. Esse mecanismo assegura a formação de ATP na etapa fotoquímica da fotossíntese, permitindo a assimilação de CO₂ no ciclo de Calvin-Benson. A redução na TPU resulta em diminuição do processo fotossintético, pela regulação negativa de vários genes envolvidos nesse processo (Stitt *et al.*, 2010; Foyer *et al.*, 2012; Marquardt *et al.*, 2021). Da mesma forma o comportamento quadrático da curva pode ser explicado por esse fenômeno. Em plantas de cana-de-açúcar, a ausência de drenos fortes resulta na redução do metabolismo fotossintético, mediado por um mecanismo de regulação por feedback negativo (McCormick *et al.*, 2008; Ribeiro *et al.*, 2017).

A redução na taxa fotossintética e da taxa de transporte de elétrons, conforme a disponibilidade de P reduz, porque a continuidade da assimilação depende, entre outros fatores, da exportação de triose fosfato (TPU). A exportação de TP ocorre por meio do transportador antiporte de TP (TPT), localizado na membrana do cloroplasto, que requer a entrada de P para a exportação de TP (Flügge *et al.*, 2003; Thuynsma *et al.*, 2016). A exportação de TPU desempenha papel fundamental na regulação da fotossíntese, é um gargalo para a produção e consumo dos produtos da fotossíntese (Flügge *et al.*, 2003; Thuynsma *et al.*, 2016; Greer, 2018).

3.4.2 No início do desenvolvimento o conteúdo de pigmentos cloroplastídicos não sofre influência da disponibilidade de P

A fotossíntese depende em primeiro lugar da captação de energia luminosa pelas clorofilas, principalmente a clorofila *b*. Essa energia é direcionada para as clorofilas *a* e então para os centros de reação em que ocorrerá a oxidação da molécula de água (Sharkey *et al.*, 2007). No entanto, não foi possível estabelecer relação direta entre o conteúdo de pigmentos cloroplastídicos e disponibilidade de P, não foi possível fazer relação direta com a taxa fotossintética ou com a taxa de transporte de elétrons no início do desenvolvimento. É possível que conforme a demanda por P aumente e em função da redução na capacidade fotossintética, imparidades metabólicas possam levar à redução no conteúdo de clorofilas.

3.4.3 O desacoplamento entre a atividade fotossintética, e o crescimento e acúmulo de biomassa no início do ciclo da cana-de-açúcar

Em termos simplificados, o desenvolvimento da planta é diretamente ligado com a capacidade em assimilar e transportar carbono. A fotossíntese fornece energia e esqueletos de carbono (C) para o crescimento. Deste modo, a disponibilidade de P adequada para o funcionamento da maquinaria fotossintética é fundamental para todos os processos vitais da planta, incluindo também assimilação de nutrientes. A disponibilidade de fósforo desempenha papel fundamental na assimilação de nitrogênio (N), um nutriente fundamental no processo de crescimento e requer grande quantidade de ATP para ser assimilado (Peçanha et al., 2021). De encontro com este fato, a redução na fotossíntese resulta em diminuição nos esqueletos de C disponíveis para o crescimento das plantas (Thuynsma *et al.*, 2016).

Além dos efeitos diretos causados pela deficiência de C resultante da redução na fotossíntese, as respostas à falta de P podem estar relacionadas à regulação hormonal mediada pelas giberelinas (GAs) o hormônio relacionado ao crescimento vegetativo das plantas. Os primeiros relatos do envolvimento das GAs em respostas a baixa disponibilidade de P surgiram em Arabidopsis por Jiang *et al.* (2007). As GAs desempenham papel crucial no crescimento vegetativo, e sua via de sinalização é amplamente conhecida, com as proteínas DELLA sendo componentes-chave dessa via (Xu *et al.*, 2014). As proteínas DELLA atuam como repressores na sinalização de GA em plantas superiores (Xu *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2019). Estudos demonstraram que a aplicação de GA ou o uso de mutantes em DELLA

afetam as respostas a baixa disponibilidade de P (Jiang et al., 2007). A redução na disponibilidade de P resulta no acúmulo de proteínas DELLA na parte aérea de plantas como Arabidopsis, arroz e tomate, com respostas específicas variando entre as espécies (Zhang *et al.*, 2019). Além disso, a falta de nutrientes adequados para o crescimento vegetal leva a estresses que aumentam a respiração, resultando em maior consumo de energia pela planta.

O crescimento da parte aérea e o acúmulo de biomassa nas raízes em resposta à disponibilidade de P, vai de encontro com esse fato. No entanto, o máximo comprimento da parte aérea foi observado em uma disponibilidade de P a cerca de 100%. A redução observada em altas disponibilidades de P pode ser explicada por duas vias. A primeira é que tanto a deficiência quanto o excesso de P disponível afetam a capacidade das plantas de assimilar outros nutrientes, principalmente o nitrogênio (N) e o potássio (K) (Chrysargyris *et al.*, 2016; Peçanha *et al.*, 2021). A segunda possibilidade está relacionada ao equilíbrio das GAs. A via de sinalização, envolvendo as proteínas DELLA e as GAs, regula o crescimento para adquirir P em condições limitantes. O excesso de P disponível pode interferir nessa sinalização, resultando no acúmulo de proteínas DELLA e prejudicando o crescimento das plantas.

As diferenças observadas no acúmulo de biomassa entre as cultivares de cana-de-açúcar podem ser atribuídas a fatores genéticos, como a eficiência fotossintética e a alocação de nutrientes. Futuros estudos podem investigar os mecanismos genéticos e fisiológicos subjacentes a essas diferenças e desenvolver estratégias de manejo específicas para maximizar o acúmulo de biomassa nas cultivares mais produtivas. Os resultados obtidos indicam que a dose de fósforo não exerceu influência significativa no acúmulo de biomassa em fases iniciais do desenvolvimento da cana-de-açúcar. Independentemente dos diferentes níveis de dose de fósforo, não foram observadas diferenças no acúmulo de biomassa das plantas. Esse comportamento pode ser explicado tanto pela capacidade de absorção eficiente de fósforo, independente do cultivar, quanto pela capacidade de remobilização interna de fósforo permitindo a utilização eficiente desse nutriente durante seu crescimento inicial.

A ausência de influência da dose de fósforo no acúmulo de biomassa em fases iniciais da cana-de-açúcar pode ser explicada por algumas características fisiológicas e morfológicas dessa cultura, a marcha de absorção de fósforo. Durante as fases iniciais do desenvolvimento, a demanda por fósforo pela cana-de-açúcar é relativamente baixa. O

experimento foi finalizado no período que a demanda por fósforo começaria a aumentar exponencialmente, portanto, diferenças expressivas no acúmulo de biomassa no colmo + bainha provavelmente começariam a aparecer a partir desse ponto, acompanhando o comportamento da biomassa da raiz e do crescimento da parte aérea. Esses resultados fornecem informações importantes para o melhoramento genético e manejo agronômico, visando a otimização das características analisadas neste estudo. É importante considerar que nem sempre é possível estabelecer relação direta entre o aumento da taxa de fotossíntese e a produtividade (Foyer *et al.*, 2017).

3.5 Conclusão

Com base nos resultados deste estudo, pode-se concluir que a dose de fósforo não exerce influência significativa no acúmulo de biomassa em fases iniciais do desenvolvimento da cana-de-açúcar. Não houve interação entre as doses de fósforo e cultivares, mas comportamentos distintos quanto ao acúmulo de biomassa foram observadas em diferentes cultivares. A separação entre fases fotoquímica e bioquímica de redução de carbono é, na verdade, uma simplificação didática, uma vez que na natureza esses processos estão profundamente entrelaçados. Tanto a escassez quanto o excesso de fósforo afetam de maneira adversa as características morfofisiológicas das plantas. Quando a disponibilidade de fósforo atinge o ponto crítico para a planta, observa-se a redução na exportação e no consumo de fosfato triose, a diminuição na produção de ATP durante a etapa fotoquímica que limita processos essenciais, como o transporte de açúcares no floema. Apesar da expectativa teórica de uma relação linear entre a fotossíntese líquida e a acumulação de biomassa, esta correlação nem sempre se mostra precisa.

3.6 Referências

Cockburn, W., Baldry, C.W., Walker, D.A., 1976. Some effects of inorganic phosphate on O2 evolution by isolated chloroplasts. Biochimica et Biophysica Acta 143, 614–624

CONAB - Companhia Nacional de abastecimento. Acompanhamento da Safra Brasileira – Grãos. Monitoramento agrícola – Safra 2019/20, v. 7. n. 8. Brasília, DF: CONAB, 2020. 66 p.

Chen-Se, S.H., Lewis, D.H., Walker, D.A., 1975. Stimulation of photosynthetic starch formation by sequestration of cytoplasmic orthophosphate. The New Phytologist 74, 383–392.

Chrysargyris, A., Panayiotou, C., Tzortzakis, N., 2016. Nitrogen and phosphorus levels affected plant growth, essential oil composition and antioxidant status of lavender plant (Lavandula angustifolia Mill.). Ind. Crops Prod. 83, 577–586. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2015.12.067

FAO - Food and Agriculture Organization. Production: crops. 2020. Disponível em: <www.fao.org/faostat>.

Ferreira, E.B., Cavalcanti, P.P., Nogueira, D.A., 2021. ExpDes: Experimental Designs Package. R package version 1.2.2. https://CRAN.R-project.org/package=ExpDes

Ghodszad, L., Reyhanitabar, A., Maghsoodi, M.R., Asgari Lajayer, B., Chang, S.X., 2021. Biochar affects the fate of phosphorus in soil and water: A critical review. Chemosphere 283, 131176. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.131176

Görlach, B.M., Sagervanshi, A., Henningsen, J.N., Pitann, B., Mühling, K.H., 2021. Uptake, subcellular distribution, and translocation of foliar-applied phosphorus: Short-term effects on ion relations in deficient young maize plants. Plant Physiol. Biochem. 166, 677–688. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.06.028

Flügge, U.I., Häusler, R.E., Ludewig, F., Fischer, K., Functional genomics of phosphate antiport systems of plastids, 2003, Physiol. Plant. 118, 475-482. doi:10.1034/j.1399-3054.2003.00137.x.49

Foyer, C.H., Ruban, A. V., Nixon, P.J., 2017. Photosynthesis solutions to enhance productivity. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 372, 3–6. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0374

Foyer, C.H., Neukermans, J., Queval, G., Noctor, G., Harbinson, J., 2012. Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. J. Exp. Bot. 63, 1637–1661. https://doi.org/10.1093/jxb/ers013.

Greer, D.H., Photosynthetic responses to CO2 at different leaf temperatures in leaves of apple trees (Malus domestica) grown in orchard conditions with different levels of soil nitrogen, 2018. Environ. Exp. Bot. 155, 56–65. doi:10.1016/j.envexpbot.2018.06.014.

- Herold, A., Lewis, D.H., Walker, D.A., 1976. Sequestration of cytoplasmic orthophosphate by mannose and its differential effect on photosynthetic starch synthesis in C3 and C4 species. The New Phytologist 76, 397–407
- Hussain, S., Shafiq, I., Chattha, M.S., Mumtaz, M., Brestic, M., Rastogi, A., Chen, G., Allakhverdiev, S.I., Liu, W., Yang, W., 2021. Effect of Ti treatments on growth, photosynthesis, phosphorus uptake and yield of soybean (Glycine max L.) in maize-soybean relay strip intercropping. Environ. Exp. Bot. 187, 104476. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104476
- Hussain, S., Iqbal, N., Brestic, M., Raza, M.A., Pang, T., Langham, D.R., Safdar, M.E., Ahmed, S., Wen, B., Gao, Y., Liu, W., Yang, W., 2019. Changes in morphology, chlorophyll fluorescence performance and Rubisco activity of soybean in response to foliar application of ionic titanium under normal light and shade environment. Sci. Total Environ. 658, 626–637.
- Kuila, D., Ghosh, S., 2022. Aspects, problems and utilization of Arbuscular Mycorrhizal (AM) application as bio-fertilizer in sustainable agriculture. Curr. Res. Microb. Sci. 3, 100107. https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2022.100107
- Lang, M., Li, X., Zheng, C., Li, H., Zhang, J., 2021. Shading mediates the response of mycorrhizal maize (Zea mays L.) seedlings under varying levels of phosphorus. Appl. Soil Ecol. 166, 104060. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104060
- Long, S.P., Bernacchi, C.J., 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. J. Exp. Bot. 54, 2393–2401. https://doi.org/10.1093/jxb/erg262
- Li, S., Yang, W., Guo, J., Li, X., Lin, J., Zhu, X., 2020. Changes in photosynthesis and respiratory metabolism of maize seedlings growing under low temperature stress may be regulated by arbuscular mycorrhizal fungi. Plant Physiol. Biochem. 154, 1–10. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.05.025
- Marquardt, A., Henry, R.J., Botha, F.C., 2021. Effect of sugar feedback regulation on major genes and proteins of photosynthesis in sugarcane leaves. Plant Physiol. Biochem. 158, 321–333. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.11.022
- McCormick, A.J., Cramer, M.D., & Watt, D.A., 2008. Changes in photosynthetic rates and gene expression of leaves during a source-sink perturbation in sugarcane. Annals of Botany, 101, 89–102
- Moinet, G.Y.K., Hunt, J.E., Kirschbaum, M.U.F., Morcom, C.P., Midwood, A.J., Millard, P., 2018. The temperature sensitivity of soil organic matter decomposition is constrained by microbial access to substrates. Soil Biol. Biochem. 116, 333–339. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.10.031

Obia A, Mulder J, Martinsen V, Cornelissen G, Børresen T. 2016. In situ effects of biochar on aggregation, water retention and porosity in light-textured tropical soils. Soil Till Res. 155: 35–44

Rafael, R.B.A., Fernández-Marcos, M.L., Cocco, S., Ruello, M.L., fornasier, F., Corti, G., 2020. Increased phosphorus availability to corn resulting from the simultaneous applications of phosphate rock, calcareous rock, and biochar to an acid sandy soil. Pedosphere 30, 719–733. https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60034-0

Peçanha, D.A., Freitas, M.S.M., Vieira, M.E., Cunha, J.M., de Jesus, A.C., 2021. Phosphorus fertilization affects growth, essential oil yield and quality of true lavender in Brazil. Ind. Crops Prod. 170. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2021.113803

R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Revelle, W. (2021) psych: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA, https://CRAN.R-project.org/package=psych

Schottler, M.A., Toth, S.Z., 2014. Photosynthetic Complex Stoichiometry Dynamics in Higher Plants: Environmental Acclimation and Photosynthetic Flux Control Frontiers in Plant Science, vol. 5. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00188

Sharkey, T.D., Bernacchi, C.J., Farquhar, G.D., Singsaas, E.L., 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C 3 leaves. Plant, Cell Environ. 30, 1035–1040. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x

Sharkey, T.D., 1985. O2-insensitive photosynthesis in C3 plants: its occurrence and a possible explanation. Plant Physiol 78:71–75

South, P.F., Cavanagh, A.P., Liu, H.W., Ort, D.R., 2019. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field. Science (80-89). 363. https://doi.org/10.1126/science.aat9077

Stangarlin, J.R., Tartaro, E.L., Pascholati, S.F., 2022. Characterization of exserohilum turcicum infection sites in maize genotypes. Rev. Caatinga 35, 1–13. https://doi.org/10.1590/1983-21252022v35n101rc

Stitt, M., Sulpice, R., & Keurentjes, J, 2010. Metabolic networks: how to identify key components in the regulation ofmetabolism and growth. Plant Physiology, 152, 428–444

Thuynsma, R., Kleinert, A., Kossmann, J., Valentine, A.J., Hills, P.N., 2016, The effects of limiting phosphate on photosynthesis and growth of Lotus japonicus, South African J. Bot. 104, 244–248. doi:10.1016/j.sajb.2016.03.001.

Tosens, T., Nishida, K., Gago, J., Coopman, R.E., Cabrera, H.M., Carriquí, M., Laanisto, L., Morales, L., Nadal, M., Rojas, R., Talts, E., Tomas, M., Hanba, Y., Niinemets, Ü., Flexas,

J., 2016. The photosynthetic capacity in 35 ferns and fern allies: Mesophyll CO2 diffusion as a key trait. New Phytol. 209, 1576–1590. https://doi.org/10.1111/nph.13719

van Heerden, P.D.R., Donaldson, R.A., Watt, D.A., *et al.* (2010) Biomass accumulation in sugarcane: unravelling the factors underpinning reduced growth phenomena. Journal ofExperimental Botany, 61, 2877–2887.

Wang, W.X., Shi, J.C., Xie, Q.J., Jiang, Y.N., Yu, N., Wang, E.T., 2017. Nutrient Exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. Mol. Plant 10, 1147–1158. https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012

Wickham *et al.*, (2019). Welcome to the tidyverse. Journal of Open Source Software, 4(43),1686, https://doi.org/10.21105/joss.01686

Xing, H., Zhou, W., Wang, C., Li, L., Li, X., Cui, N., Hao, W., Liu, F., Wang, Y., 2021. Excessive nitrogen application under moderate soil water deficit decreases photosynthesis, respiration, carbon gain and water use efficiency of maize. Plant Physiol. Biochem. 166, 1065–1075. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.07.014

Xu, H., Liu, Q., Yao, T., Fu, X., 2014. Shedding light on integrative GA signaling. Curr. Opin. Plant Biol. 21, 89–95

Zhang, H.Z., Chen, C.R., Gray, E.M., Boyd, S.E., Yang, H., Zhang, D.K., 2016. Roles of biochar in improving phosphorus availability in soils: A phosphate adsorbent and a source of available phosphorus. Geoderma. 276: 1–6.

Zhang, L., Chu, Q., Zhou, J., Rengel, Z., Feng, G., 2021. Soil phosphorus availability determines the preference for direct or mycorrhizal phosphorus uptake pathway in maize. Geoderma 403, 115261. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115261

4. CAPÍTULO II

DIFFERENT PATTERNS OF MAIZE HYBRIDS RESPONSES UNDER VARIABLE PHOSPHORUS AVAILABILITY

(Artigo apresentado na qualificação)

Acta Physiologiae Plantarum (2023) 45:113 https://doi.org/10.1007/s11738-023-03591-y

ORIGINAL ARTICLE



Different patterns of maize hybrids responses under variable phosphorus availability

R. E. Rodrigues¹ · A. R. Neto¹ · L. S. Jesus¹ · L. T. M. Guedes¹ · L. S. Santos¹ · M. N. Xavier¹ · L. A. Souza¹

Received: 29 June 2022 / Revised: 2 June 2023 / Accepted: 8 August 2023 © The Author(s) under exclusive licence to Franciszek Górski Institute of Plant Physiology, Polish Academy of Sciences, Kraków 2023

Abstract

In theory, the application of fertilizers is a relationship between the requirement of the crop and the content already present in the soil. However, in acidic soils, it is estimated that only 10-15% of the total phosphorus (P) applied is available to plants, requiring higher doses. As the importance of P in plants is notorious and unquestionable, being involved in the regulation of photosynthesis and plant development, there are several alternatives to increase its application efficiency. However, there is a lack of research that seeks to understand how different genotypes of the same species respond to different availability of P. The aim of this study was to evaluate the development of maize varieties under different conditions of P availability, thus bringing a new perspective for future studies that seek to increase the availability of P to plants. A randomized block experiment was carried out in a factorial scheme with five maize hybrids and five P availability, with four replications. The plants were evaluated for gas exchange, chlorophyll a fluorescence, chloroplast pigment content, shoot length and biomass accumulation. In low availability, there is a negative feedback control of photoassimilates export, which results in reduced photosynthesis, growth and biomass accumulation. This reduction in growth may also be associated with the hormonal control of plants. Despite the well-established relationship between photosynthesis and biomass accumulation, it is not always possible to establish a parallel between the two processes, depending on the genetic composition.

Keywords Zea mays L. · Gas exchange · Chlorophyll fluorescence · Phosphate solubilization · Maize breeding

Introduction

Maize (*Zea mays* L.) is among the three most important crops in the world, serving as a source of food for humans and animals and also as a biofuel (Xing et al. 2021; Stangarlin et al. 2022). This multifaceted importance gives maize a central role in global food security. Brazil is the world's second largest producer and exporter of corn, with production in the 2019/2020 crop reaching 102.3 million tons in an area of 18.5 million hectares (CONAB 2020; FAO 2020). Agricultural production capacity has increased significantly since the 1960s, with average grain production increasing from 1.84 to 3.96 t ha⁻¹, and the role of fertilizers in this increase is evident (South et al. 2019; Zhang et al. 2021).

Communicated by K. Rybka.

Published online: 02 September 2023

In theory, fertilizer application is a relationship between crop demand and soil content. However, soil nutrient dynamics often demand higher doses. Phosphorus (P), for example, is a scarce element in most agricultural soils and severely limiting agricultural production, therefore, supplied by mineral fertilization (Rafael et al. 2020). In acidic soils, 30% of the world's agricultural soils, only 10–15% of the total applied remains available for plants, while the remainder is fixed in soil structures (Rafael et al. 2020; Gorlach et al. 2021). The importance of P in plants is well known and indisputable, being a component of DNA, RNA, ATP, NADPH, it is involved in the regulation of photosynthesis and plant development (Wang et al. 2017).

It is estimated that around 15 million tons of phosphate fertilizers are used annually, with a utilization rate of 15%. Each year, approximately 12 million tons are lost (Ghodszad et al. 2021). The scenario is worrying as most phosphate fertilizers are extracted from phosphate rocks, a non-renewable and increasingly scarce resource. (Ghodszad et al. 2021). It is estimated that phosphate rock exploration will become less and less economically viable, and projections indicate



L. A. Souza lucas.anjos@ifgoiano.edu.br

Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, Campus Rio Verde, Goiás, Brazil

113 Page 2 of 11 Acta Physiologiae Plantarum (2023) 45:113

that the resource will be exhausted by the end of this century (Ghodszad et al. 2021). Ensuring food security will increase the demand for phosphate fertilization, which, combined with the depletion of reserves, will increase the cost even more, which may represent an insurmountable obstacle (Rafael et al. 2020; Kuila and Ghosh 2022).

The scenario makes the search to increase the efficiency of P use by plants fundamental. Genetic improvement, to date, has not been targeted at this particular trait and starting to target programs towards this may not be feasible. Traditional maize breeding requires 8 to 10 generations, a time-consuming and costly process. (Wang et al. 2019). In addition, breeding for a specific trait such as P uptake efficiency can be hampered by the linkage drag effect, when a desirable trait is linked to an undesirable trait (Peng et al. 2014; Li et al. 2017a; Wang et al. 2019). In addition, there are many other factors involving breeding and the traits of interest management. It is also important to consider that apart from the P problem, with extreme events allied to climate change, agricultural production tends to face several challenges in the future to ensure production and food security (FAO 2020; Kuila and Ghosh 2022).

Several tools are being studied in order to increase the efficiency of P use in agriculture, as organic matter (Hussain et al. 2019; Zhang et al. 2021; Ghodszad et al. 2021), titanium (Ti) (Hussain et al. 2019, 2021) and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) (Wang et al. 2017; Li et al. 2021; Lang et al. 2021). Despite being efficient, these alternatives are often "palliative", and in addition, it is necessary to understand how far we have come with genetic improvement not directed to the efficiency of absorption and use of P. From the evaluation of how some hybrids respond to different P availability alone, it is expected that a new perspective will be possible to use the tools already available more efficiently. Therefore, the aim of this study was to evaluate how different maize varieties develop under different conditions of P availability, thus bringing a new perspective for future studies that seek to increase the availability of P to plants.

Material and methods

Plant material and growing conditions

The experiment was carried out in a greenhouse of the Laboratory of Ecophysiology and Plant Productivity of the Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde, from November 3 to December 17, 2021. The mean temperature was kept between 28 and 30 °C by automatic fans and automatic moisturizer. The maize hybrids are different concerning their yielding potential an belong to differents breeding companies as follow below (Table 1): Pioneer (P-3858PWU), Morgan (MG-593PWU) and Forseed (FS-575PWU, FS-610WU,

Table 1 Hybrids and potential vield classification

Hybrid	Potential Yield
MG-593PWU	High
FS-575PWU	High
FS-610WU	Medium High
P-3858PWU	Medium High
FS-512PWU	Medium

Table 2 Amount of nutrients supplied at each application with Hoagland's nutrient solution diluted in 500 mL of water.

Components of g pot -1 Nutrient Solution	
KNO ₃	0.3033
Ca(NO ₃) ₂	0.236
$NH_4H_2PO_4$	0.115*
MgSO ₄	0.1235
$NH_{2C}l$	0.013375*
NaMoO ₄	0.00006
ZnSO ₄ 7H ₂ O	0.0002875
$H_{1F}O_3$	0.00077
MnSO ₄ H ₂ O	0.000169
CuSO ₄ 5H ₂ O	0.0000625

^{*}Values related to the treatment of 100% of P availability

FS-512PWU). Ten seeds of each hybrid were sown in $20 \times 20 \times 16$ cm pots filled with four liters of sieved sand. After 15 days of sowing, it was kept only one plant per pot until the end of experimentation period.

Seven days after planting, the plants were thinned, keeping five plants per pot, and at 14 days after planting, a second thinning was performed, keeping one plant per pot. Water replacement was performed manually three times a day (8:00, 12:30 e 17:00), with about 250 mL of water per pot per irrigation turn. Nutrients were supplied by Hoagland solution along with the imposition of P treatments. (Table 2).

Experimental design and treatments

The experiment was carried out following a randomized block design with four replications, in a factorial scheme with two factors (Hybrids vs P doses) as described below. For the hybrid factor, we used one hybrid of Pineer (P3858PWU), one hybrid of Morgan (MG593PWU) and three hybrids of Forseed (FS575PWU, FS610WU, FS512PWU) (Table 1). For the P doses factor, we used 12.5%, 25%, 50%, 100% e 125% of available P imposed at 21, 23, 26 and 28 days after planting, always at morning by using Hoagland's nutrient solution as described in Table 2. As a result, each block was composed of 25 pots which totalized 100 pots for the whole experiment.



Acta Physiologiae Plantarum (2023) 45:113 Page 3 of 11 113

Gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements

At 33 days after planting, plants were evaluated for gas exchange and chlorophyll fluorescence in leaf + 1 (first leaf with visible auricle) between 9 and 12 h. The evaluations were carried out with an open system infrared gas analyzer (LI-6800, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA), equipped with a built-in fluorescence chamber (LI-6800-01, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA). For measurements, an air flow of 1200 µmol s⁻¹ and a constant photon flux density of $2000 \ \mu mol \ m^{-2} \ s^{-1}$ were used. The relative humidity inside the chamber was kept at 50% and the CO2 concentration in 400 μmol mol⁻¹. The temperature within the chamber was kept at 30 °C. We determine the transpiration rate (E, mmol m^{-2} s⁻¹), photosynthetic rate (A, µmol m^{-2} s⁻¹), stomatal conductance (gs, mol H₂O m⁻² s⁻¹) Ci/Ca ratio, water use efficiency (WUE, µmol CO2/mmol H2O) and electron transport rate (ETR, µmol m⁻² s⁻¹).

Determination of chloroplast pigments

The determination of the content of chloroplast pigments (chlorophyll a and b) was carried out 35 days after planting, on leaf+1 (first leaf with visible auricle) in the period between 09:00 and 12:00. For this purpose, a portable chlorophyll meter was used (ClorofiLOG1030, Falker, Porto Alegre, Brasil) and the values expressed as Chlorofilog index.

Biometry and biomass accumulation

At 44 days after planting, the plants were measured for shoot length (measured from the base to the first visible auricle) using a tape measure. Then the experiment was finished, the plants were collected and separated into leaves, stem + sheath and roots. The plant materials were stored in Kraft paper bags and dried in a forced circulation oven at a temperature of 65 °C until the weight stabilization. After stabilization, the materials were weighed on a precision balance.

Statistics

At first, the data obtained were submitted to an exploratory analysis to identify outliers and evaluated for normality and homogeneity of residues (Shapiro–Wilk and Bartlett test, respectively). Thereafter, they were submitted to analysis of variance ($p \le 0.05$) and Pearson's correlation ($p \le 0.05$). The means of the hybrid factor were compared by the Tukey test ($p \le 0.05$) and the means of the P factor were submitted to regression analysis. The analyzes were performed using the R software version 4.1.3 (R Core Team 2022), with the

aid of packages: tidyverse (Wickham et al. 2019), ExpDes (Ferreira et al. 2021) and psych (Revelle 2021).

Results

Gas exchange and chlorophyll fluorescence

In the experimental conditions tested, there was no interaction between the factors P x Hybrid in any of the analyzed variables, according to analysis of variance (p > 0.05). P availability significantly influenced photosynthetic rate, with values increasing as P availability increased (Fig. 1A). Regarding the treatment with lower availability, there was an increase in the photosynthetic rate of $\cong 19.52\%$, 47.80%, 76.49% e 103.58% in the treatments with 25%, 50%, 100% and 125% of P respectively (Fig. 1A). The hybrids FS-575, MG-953 and FS-610 showed similarly higher averages (Fig. 1B), while hybrid P-3858 had the lowest photosynthetic rate ($p \le 0.05$) (Fig. 1B).

Regarding transpiration rate and stomatal conductance as a function of P availability, responses were similar to those observed for photosynthetic rate (Fig. 1C). Comparing the P availability of 12.5% there was an increase of \cong 13.14%, 34.26%, 46.21% and 64.74% in the transpiration rate (Fig. 1C) and \cong 18.09%, 43.21%, 67.83% and 94.47% in stomatal conductance (Fig. 1D) in treatments with 25%, 50%, 100% and 125% P respectively. P availability modulated the response of plants in terms of electron transport rate, following the same pattern observed for photosynthetic rate. When compared with the availability of 12.5%, an increase in electron transport rate of \cong 19.28%, 40.35%, 61.40% and 64.91% is observed in treatments with 25%, 50%, 100% and 125% P respectively (Fig. 1E). Similar to what was observed in the photosynthetic rate, the FS-610 hybrid has the highest averages $(p \le 0.05)$ (Fig. 1F). In the same way, the lowest average ($p \le 0.05$) was observed in the hybrid P-3858 (Fig. 1F).

Chloroplast pigment content

In the experimental conditions tested, there was no interaction between the factors P x Hybrid in any of the analyzed variables, according to analysis of variance (p > 0.05). The content of chloroplast pigments was also affected by P availability (Fig. 2A, C) with a quadratic behavior for chlorophyll. a (Fig. 2A). The maximum chlorophyll a content estimated by the curve was 34.17 at the dose of 110.22%. Chlorophyll b content increased linearly with a difference of 38.13% between the availability of 125% and 12.5% of P (Fig. 2C). Chlorophyll a means follow an observed pattern for gas exchange and electron transport rate (Fig. 2B). The highest mean was observed for hybrid FS-610 while



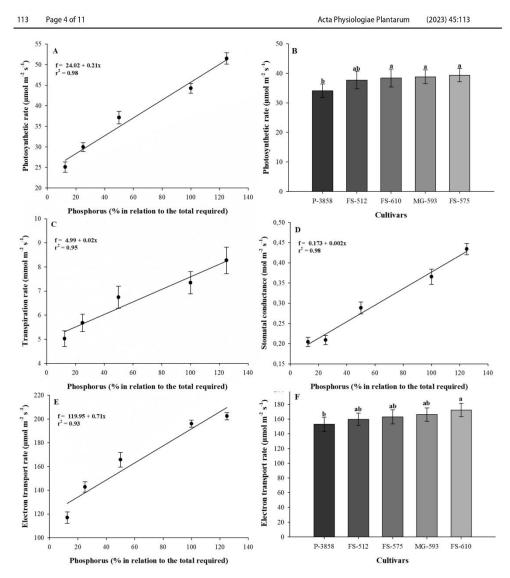


Fig. 1 Effect of different P availability (12.5, 25, 50, 100 e 125%) in photosynthetic rate (A, mean of all maize hybrids), transpiration rate (C, mean of all maize hybrids), stomatal conductance (D) and electron transport rate (E, mean of all maize hybrids) of maize plants. Photosynthetic rate (B, mean of all P doses) and electron transport

rate (F, mean of all P doses) of five maize hybrids. Data collected on leaf+1 at 33 days after planting. Different letters indicate difference according to the Tukey test ($p \leq 0.05$). Error bars represent the standard error



Acta Physiologiae Plantarum (2023) 45:113 Page 5 of 11 11

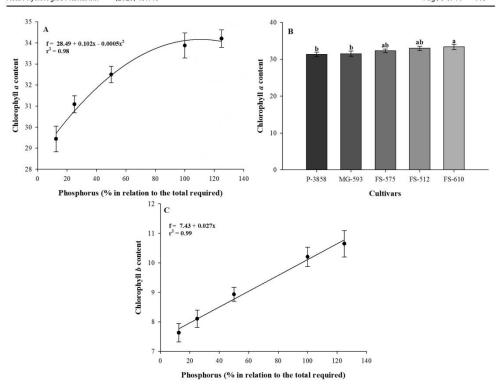


Fig. 2 Effect of different P availability (12.5, 25, 50, 100 e 125%) in chlorophyll a content (**A**, mean of all maize hybrids) and chlorophyll b content (**C**, mean of all maize hybrids). Chlorophyll a content (**B**, mean of all P doses) of five maize hybrids. Data collected on leaf + 1

at 33 days after planting. Different letters indicate difference according to the Tukey test ($p \le 0.05$). Error bars represent the standard error

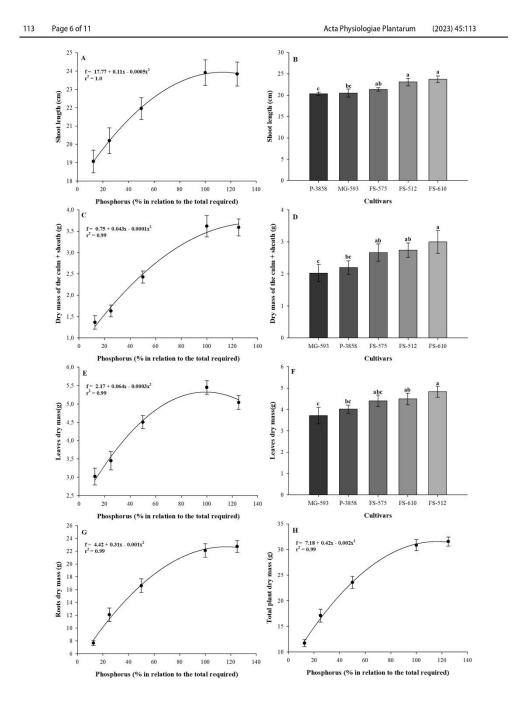
the lowest ($p \le 0.05$) was observed in hybrids P-3858 and MG-593 (Fig. 2B).

Biometry and biomass accumulation

In the experimental conditions tested, there was no interaction between the factors P x Hybrid in any of the analyzed variables, according to analysis of variance (P > 0.05). Plant height was influenced by P availability, presenting a quadratic behavior, with a maximum height estimated by the curve of 23.96 cm in the availability of 113.66% of P. (Fig. 3A). The hybrids FS-575 and FS-610 showed equal means ($p \le 0.05$) (Fig. 3B), while hybrid P-3858 had the lowest plant height, followed by MG-593 ($p \le 0.05$) (Fig. 3B). The dry matter of the stem + sheath showed a quadratic behavior, with a maximum biomass accumulation estimated

by the curve of 3.01 g in the availability of 106.25% of P (Fig. 3C). Comparing the averages of the hybrids by the Tukey test $p \le 0.05$ the highest mean was observed in hybrid and FS-610 (Fig. 3D). The hybrid MG-593 showed the lowest mean $p \le 0.05$, followed by P-3858 (Fig. 3D). Leaf dry matter showed a quadratic behavior, with a maximum accumulation of leaf dry matter of 5.36 g in the availability of 99.84% of P (Fig. 3E). The highest mean $(p \le 0.05)$ was observed for hybrid FS-512 followed by FS-610 (Fig. 3F). The hybrid MG-593 showed the lowest mean $p \le 0.05$, followed by P-3858 (Fig. 3F). A quadratic behavior was observed both for the dry matter of the roots (Fig. 3G) and for the total dry matter (Fig. 3H). The maximum accumulation of root dry matter estimated by the curve was 22.11 g at 112.42% P availability (Fig. 3G) and 31.79 g total dry matter at 116.97% P availability.







∢Fig. 3 Effect of different P availability (12.5, 25, 50, 100 e 125%) in shoot length (**A**, mean of all maize hybrids), dry mass of the culm+sheath (**C**, mean of all maize hybrids), leaves dry mass (**E**, mean of all maize hybrids) roots dry mass (**G**, mean of all maize hybrids) and total plant dry mass (**H**) of maize plants. Shoot length (**B**, mean of all P doses) dry mass of the culm+sheath (**D**, mean of all P doses) and leaves dry mass (**F**, mean of all P doses) of five maize hybrids. Data collected on leaf+1 at 33 days after planting. Different letters indicate difference according to the Tukey test ($p \le 0.05$). Error bars represent the standard error

Pearson's correlation

Correlation coefficients were estimated using Person's correlation analysis to assess the association between the variables analyzed (Fig. 4). There was a positive and significant correlation ($p \le 0.05$) between photosynthetic rate and all the analyzed variables. A negative correlation was also observed ($p \le 0.05$) between water use efficiency and transpiration, stomatal conductance and CilCa ratio.

Discussion

The availability of P allows for the continuous operation of photosynthesis

The photosynthetic process goes through multiple control steps that involve the electron transport chain (ETC), the assimilation of CO2 in the Calvin-Benson cycle and the export of the triose phosphate (TP) produced. The significant positive correlation observed ($p \le 0.05$) between most gas exchange parameters and the electron transport rate (Fig. 4) only reinforces this fact. It is expected that more productive hybrids have higher photosynthetic rates and as hybrids MG-593 and FS-575 are classified high yield potential (Table 1) the results obtained here corroborate the expected (Fig. 1D). The hybrid P-3858 (high average yield potential) presented a lower photosynthetic performance than that observed in FS-512 (average yield potential) (Fig. 1D). Although theoretically different from what was expected due to the classification of productive potential, as the experiment was not conducted until the end of the cycle, it is not possible to establish a relationship with productivity. Possibly, after the formation of reproductive structures. the presence of strong drains increases the photosynthetic rate. In plants with C4 metabolism such as sugarcane, the absence of strong drains results in reduced photosynthetic metabolism mediated by a negative feedback regulatory mechanism. (McCormick et al. 2008; Ribeiro et al. 2017). However, it is not always possible to establish a direct relationship between an increase in photosynthesis rate and productivity (Foyer et al. 2017).

The reduction in photosynthetic rate and other parameters of gas exchange as the availability of P decreases, occurs largely because the continuity of assimilation depends, among other factors, on the export of TP (TPU). TPU plays a key role in the regulation of photosynthesis as it is a bottleneck in the production and consumption of photosynthesis products (Flügge et al. 2003; Thuynsma et al. 2016; Greer 2018). This phenomenon was first demonstrated in chloroplasts isolated from spinach in an in vitro experiment (Cockburn et al. 1976) and in vivo (Chen-Se et al. 1975; Herold et al. 1976). ATP export occurs via TP antiport transport (TPT) located in the chloroplast membrane that forces P to enter for TP export (Flügge et al. 2003; Thuynsma et al. 2016). This mechanism ensures the formation of ATP in the photochemical stage of photosynthesis, which ensures the assimilation of CO2 in the Calvin-Benson cycle. The reduction in TPU causes the reduction of the photosynthetic process through the down regulation of several genes involved in the process (Stitt et al. 2010; Foyer et al. 2012; Marquardt et al. 2021).

P connects the capture and transport of light energy in the ETC with CO₂ assimilation

Photosynthesis depends primarily on the capture of light energy by chlorophylls, mainly chlorophyll b. This energy is directed to chlorophyll a and then to the reaction centers where oxidation of the water molecule will take place. This process explains the positive relationship (Fig. 4) between photosynthetic rate and total chlorophyll (0.49), chlorophyll a (0.53) and chlorophyll b (0.62). Between energy capture and CO2 assimilation in the Calvin-Benson Cycle is the ETC, closely related to CO₂ fixation, as shown by the correlation between ETR and photosynthetic rate. (0.95, Fig. 4). The increase in photosynthesis depends on the regeneration of RuBP which is regulated by reduced ferredoxin in ETC, which reduces thioredoxin which in turn activates enzymes related to the Calvin-Benson cycle (Long and Bernacchi 2003; Sharkey et al. 2007). In this way, ETC activity regulates CO2 fixation. In the same way that more productive varieties are expected to have higher photosynthetic rates, plants with higher photosynthetic rates are expected to have a higher electron transport rate. The fact that the hybrid P-3858 has the lowest rate of electron transport corroborates the expectation. The electron transport rate of hybrid P-3858 (médium high yield potential) was lower than FS-512 (medium yield potential) (Fig. 1F), which was also reflected in photosynthesis

There is a limit to how much P availability can drop before it starts to limit ATP production. When this point is reached, CO₂ starts to be assimilated at the TPU speed (Sharkey 1985). When assimilation is reduced by the



47

113 Page 8 of 11 Acta Physiologiae Plantarum (2023) 45:113

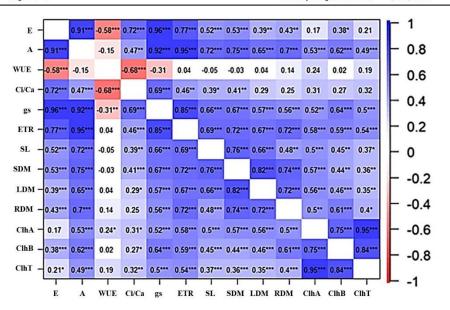


Fig. 4 Pearson's correlation heat map obtained at 33 and 44 days after planting five maize hybrids subjected to different P availability. E transpiration rate, A photosynthetic rate, WUE water use efficiency Ci/Ca ratio of internal and external CO₂, gs stomatal conductance, ETR electron transport rate, SL shoot length, SDM shoot dry mass,

LDM leaves dry mass, RDM root dry mass, ClhA chlorophyll a, ClhB chlorophyll b, ClhT total chlorophyll. Values within each frame represent the Person's correlation coefficient. Significance level: $**(p \le 0.05), **(p \le 0.01), ***(p \le 0.001)$

reduction in TPU caused by low P availability, a change in the redox state occurs in the ETC (Foyer et al. 2012). As ETC products (ATP and NADPH) are used to assimilate CO2 in the Calvin-Benson cycle, this alteration promotes a signaling cascade that results in Rubisco deactivation. This photosynthesis-related genes suppressing mechanism protect the photosynthetic apparatus from photooxidation (Schottler e Toth 2014; Marquardt et al. 2021). The ETR values observed for the hybrids (Fig. 4B) corroborate the behavior observed in the photosynthetic rate (Fig. 2B) and with the correlation observed between the ETR and photosynthetic rate (Fig. 4).

Biomass growth and accumulation are related to photosynthetic activity and possibly hormonal balance

The fact that all parameters are correlated with photosynthetic rate (Fig. 4) reinforces the fact that increased photosynthesis increases the availability of energy and carbon skeletons (C) that support plant growth. In addition, adequate P availability allows better assimilation of other nutrients needed by plants (Peçanha et al. 2021), especially

N, which requires large amounts of ATP to be assimilated. The reduction in photosynthesis resulted in the reduction of C skeletons available for plant growth. These results are in agreement with those observed by Thuynsma et al. (2016). In addition to the direct effect caused by lack of C, responses caused by lack of P may be directly related to hormonal regulation involving gibberellins (GAs).

The GAs involvement in responses caused by low P availability was first reported by Jiang et al. (2007) in *Arabidopsis*. GAs are involved in the process of vegetative growth, and their signaling pathway is already well understood, and a key component of this pathway are DELLA proteins which act as repressors in GA signaling in higher plants (Xu et al. 2014; Zhang et al. 2019). Studies show that both the application of GA and the use of DELLA mutants affect responses in low P availability (Jiang et al. 2007). The reduction in P availability results in the DELLA proteins accumulation in shoot in *Arabidopsis*, rice and tomato, with specific responses varying between species (Zhang et al. 2019). In addition, the lack of adequate nutrients for plant growth results in stresses that increase respiration, increasing the plant's energy consumption.



Despite the increase in the evaluated traits as a function of P availability, the maximum point for both traits was around 100% P availability. The reduction observed in high P availability can be explained in two ways. The first is that both the lack and the excess of available P influence the capacity of plants to assimilate other nutrients, mainly nitrogen (N) and potassium (K) (Chrysargyris et al. 2016; Peçanha et al. 2021). The second possibility is related to the balance of GAs. The signaling pathway involving the DELLA proteins and GAs modulate growth to acquire P under limiting conditions. Excess available P can interfere with this signaling and result in the proteins DELLA accumulation, resulting in growth impairments.

The decoupling between photosynthetic activity, growth and biomass accumulation: different patterns in different hybrids

As shown, there is a positive correlation between growth characteristics and the accumulation of biomass and photosynthetic rate (0.72, 0.75, 0.65 e 0.7. Shoot height, stem dry matter + sheath, leaf dry matter, root dry matter respectively, Fig. 4). This relationship is reflected with a good degree of accuracy for all Hybrids except MG-593. Hybrid MG-593 is classified as high yield potential and presented, together with FS-575 and FS-610 (High yield and medium-high yield respectively), the highest photosynthetic rates (Fig. 1B). However, it showed the lowest averages of dry matter of stem+sheath (Fig. 3D) and dry matter of leaves (Fig. 3F). In addition, it was the hybrid with the second lowest growth (Fig. 3B). This decoupling of what is expected to be a linear relationship between photosynthetic rate and biomass accumulation can be explained by C consumption by nocturnal respiration. In addition, other pathways of carbon loss can influence the carbon balance, such as exudation of organic acids from roots or shifts to secondary metabolism. As the experiment was not carried out until the end of the cycle, it is difficult to predict whether this behavior extends throughout the entire plant cycle and the reflection on grain production.

Conclusions

Although there is no interaction between the hybrids and phosphorus doses tested, there are particularities between each hybrid. Certain aspects, such as the relationship between productive potential and expected photosynthetic rate, can only be better established in the reproductive phase, where stronger drains are present. The separation between the electrochemical phase and the carbon reduction phase is only didactic, so that in nature the processes are closely interconnected, a fact reflected in this study when the

behavior of the rate of electron transport and photosynthesis is observed, both as a function of phosphorus availability and among the patterns observed for the hybrids. Regarding phosphorus availability, both the lack and the excess cause impairments in the morphophysiological characteristics of maize plants. Phosphorus availability reduces to a critical limit for the plant, where there is a reduction in the exportation and consumption of triose phosphate, and a reduction in the production of ATP in the photochemical step, which starts to limit vital processes such as the unloading of sugars in the phloem. Furthermore, the lack of phosphorus, as well as the excess, limits the absorption of other nutrients, especially nitrogen and potassium. Although theoretically there is a very well-defined linear relationship between net photosynthesis and biomass accumulation, this relationship is not always accurately reflected. As much as some hybrids have greater productive potential, presenting higher photosynthetic rates, the carbon metabolism of the plant is very complex, and there may be other metabolic processes, such as nocturnal respiration, which consume a large part of the assimilated carbon in certain stages of growth, varying as a function of the interaction of genetic material and the environment.

Author contribution statement All authors contributed to the study conception and design. Conceptualization: Lucas Anjos Souza; Methodology: Lucas Anjos Souza, Rhayf Eduardo Rodrigues; Formal analysis and investigation: Rhayf Eduardo Rodrigues, Luísa Torres Madureira Guedes, Layane Soares dos Santos, Lucas de Jesus Silva, Marcelo Nogueira Xavier; Writing—original draft preparation: Rhayf Eduardo Rodrigues; Writing—review and editing: Rhayf Eduardo Rodrigues, Lucas Anjos Souza and Aurélio Rubio Neto; Funding acquisition: Lucas Anjos Souza and Aurélio Rubio Neto; Resources: Lucas Anjos Souza and Aurélio Rubio Neto; Supervision: Lucas Anjos Souza. All authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Acknowledgements Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Goiás (FAPEG) by financial support.

References

Chen-Se SH, Lewis DH, Walker DA (1975) Stimulation of photosynthetic starch formation by sequestration of cytoplasmic orthophosphate. New Phytol 74:383–392

Chrysargyris, A., Panayiotou, C., Tzortzakis, N., 2016. Nitrogen and phosphorus levels affected plant growth, essential oil composition and antioxidant status of lavender plant (Lavandula angustifolia Mill.). Ind. Crops Prod. 83, 577–586. https://doi.org/10.1016/j. indcrop.2015.12.067



Cockburn W, Baldry CW, Walker DA (1976) Some effects of inorganic phosphate on O2 evolution by isolated chloroplasts. Biochem Biophys Acta 143:614–624

- CONAB Companhia Nacional de abastecimento. Acompanhamento da Safra Brasileira – Grãos. Monitoramento agrícola – Safra 2019/20, v. 7. n. 8. Brasília, DF: CONAB, 2020. 66 p.
- FAO Food and Agriculture Organization. Production: crops. 2020. Disponível em: <www.fao.org/faostat>.
- Ferreira, E.B., Cavalcanti, P.P., Nogueira, D.A., 2021. ExpDes: Experimental Designs Package. R package version 1.2.2. https:// CRAN.R-project.org/package=ExpDes
- Flügge UI, Häusler RE, Ludewig F, Fischer K, Functional genomics of phosphate antiport systems of plastids, (2003) Physiol. Plant 118:475–482. https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2003.00137.x. 49
- Foyer CH, Neukermans J, Queval G, Noctor G, Harbinson J (2012) Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. J Exp Bot 63:1637–1661. https://doi.org/10. 1093/jxb/ers013
- Foyer CH, Ruban AV, Nixon PJ (2017) Photosynthesis solutions to enhance productivity. Philos Trans r Soc B Biol Sci 372:3–6. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0374
- Ghodszad, L., Reyhanitabar, A., Maghsoodi, M.R., Asgari Lajayer, B., Chang, S.X., 2021. Biochar affects the fate of phosphorus in soil and water: A critical review. Chemosphere 283, 131176. https:// doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.131176
- Görlach BM, Sagervanshi A, Henningsen JN, Pitann B, Mühling KH (2021) Uptake, subcellular distribution, and translocation of foliar-applied phosphorus: Short-term effects on ion relations in deficient young maize plants. Plant Physiol Biochem 166:677– 688. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.06.028
- Greer DH (2018) Photosynthetic responses to CO2 at different leaf temperatures in leaves of apple trees (Malus domestica) grown in orchard conditions with different levels of soil nitrogen. Einviron Exp Bot 155:56–65. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018. 06.014
- Herold A, Lewis DH, Walker DA (1976) Sequestration of cytoplasmic orthophosphate by mannose and its differential effect on photosynthetic starch synthesis in C3 and C4 species. New Phytol 76:397–407
- Hussain S, Iqbal N, Brestic M, Raza MA, Pang T, Langham DR, Safdar ME, Ahmed S, Wen B, Gao Y, Liu W, Yang W (2019) Changes in morphology, chlorophyll fluorescence performance and Rubisco activity of soybean in response to foliar application of ionic titanium under normal light and shade environment. Sci Total Environ 688:626–637
- Hussain, S., Shafiq, I., Chattha, M.S., Mumtaz, M., Brestic, M., Rastogi, A., Chen, G., Allakhverdiev, S.I., Liu, W., Yang, W., 2021. Effect of Ti treatments on growth, photosynthesis, phosphorus uptake and yield of soybean (Glycine max L.) in maize-soybean relay strip intercropping. Environ. Exp. Bot. 187, 104476. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104476
- Kuila, D., Ghosh, S., 2022. Aspects, problems and utilization of Arbuscular Mycorrhizal (AM) application as bio-fertilizer in sustainable agriculture. Curr. Res. Microb. Sci. 3, 100107. https://doi.org/10. 1016/j.crmicr.2022.100107
- Lang, M., Li, X., Zheng, C., Li, H., Zhang, J., 2021. Shading mediates the response of mycorrhizal maize (Zea mays L.) seedlings under varying levels of phosphorus. Appl. Soil Ecol. 166, 104060. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104060
- Li S, Yang W, Guo J, Li X, Lin J, Zhu X (2020) Changes in photosynthesis and respiratory metabolism of maize seedlings growing under low temperature stress may be regulated by arbuscular mycorrhizal fungi. Plant Physiol Biochem 154:1–10. https://doi. org/10.1016/j.plaphy.2020.05.025

Long SP, Bernacchi CJ (2003) Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. J Exp Bot 54:2393–2401. https:// doi.org/10.1093/jxb/erg262 49

- Marquardt A, Henry RJ, Botha FC (2021) Effect of sugar feedback regulation on major genes and proteins of photosynthesis in sugarcane leaves. Plant Physiol Biochem 158:321–333. https://doi. org/10.1016/j.plaphy.2020.11.022
- McCormick AJ, Cramer MD, Watt DA (2008) Changes in photosynthetic rates and gene expression of leaves during a source-sink perturbation in sugarcane. Ann Bot 101:89–102
- Moinet GYK, Hunt JE, Kirschbaum MUF, Morcom CP, Midwood AJ, Millard P (2018) The temperature sensitivity of soil organic matter decomposition is constrained by microbial access to substrates. Soil Biol Biochem 116:333–339. https://doi.org/10.1016/j.soilb io.2017.10.031
- Obia A, Mulder J, Martinsen V, Cornelissen G, Børresen T (2016) In situ effects of biochar on aggregation, water retention and porosity in light-textured tropical soils. Soil till Res 155:35-44
- Peçanha, D.A., Freitas, M.S.M., Vieira, M.E., Cunha, J.M., de Jesus, A.C., 2021. Phosphorus fertilization affects growth, essential oil yield and quality of true lavender in Brazil. Ind. Crops Prod. 170. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2021.113803
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.
- Rafael RBA, Fernández-Marcos ML, Cocco S, Ruello ML, fornasier, F, Corti, G., (2020) Increased phosphorus availability to corn resulting from the simultaneous applications of phosphate rock, calcareous rock, and biochar to an acid sandy soil. Pedosphere 30:719–733. https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60034-0
- Revelle, W. (2021) psych: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA, https://CRAN.R-project.org/package=psych
- Schottler, M.A., Toth, S.Z., 2014. Photosynthetic Complex Stoichiometry Dynamics in Higher Plants: Environmental Acclimation and Photosynthetic Flux Control Frontiers in Plant Science, vol. 5. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00188
- Sharkey TD (1985) O2-insensitive photosynthesis in C3 plants: its occurrence and a possible explanation. Plant Physiol 78:71–75
- Sharkey TD, Bernacchi CJ, Farquhar GD, Singsaas EL (2007) Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C 3 leaves. Plant Cell Environ 30:1035–1040. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x
- South PF, Cavanagh AP, Liu HW, Ort DR (2019) Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field. Science 80–89:363. https://doi.org/10.1126/science. pag0077
- Stangarlin JR, Tartaro EL, Pascholati SF (2022) Characterization of exserohilum turcicum infection sites in maize genotypes. Rev Caatinga 35:1–13. https://doi.org/10.1590/1983-21252022v3 5n101rc
- Stitt M, Sulpice R, Keurentjes J (2010) Metabolic networks: how to identify key components in the regulation ofmetabolism and growth. Plant Physiol 152:428–444
- Thuynsma R, Kleinert A, Kossmann J, Valentine AJ, Hills PN (2016) The effects of limiting phosphate on photosynthesis and growth of Lotus japonicus, South African. J Bot 104:244–248. https://doi. org/10.1016/j.sajb.2016.03.001
- Tosens T, Nishida K, Gago J, Coopman RE, Cabrera HM, Carriquí M, Laanisto L, Morales L, Nadal M, Rojas R, Talts E, Tomas M, Hanba Y, Niinemets Ü, Flexas J (2016) The photosynthetic capacity in 35 ferns and fern allies: Mesophyll CO2 diffusion as a key trait. New Phytol 209:1576–1590. https://doi.org/10.1111/nph.13719



Acta Physiologiae Plantarum Page 11 of 11 113

van Heerden PDR, Donaldson RA, Watt DA et al (2010) Biomass accumulation in sugarcane: unravelling the factors underpinning reduced growth phenomena. J Exp Bot 61:2877–2887

- Wang WX, Shi JC, Xie QJ, Jiang YN, Yu N, Wang ET (2017) Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. Mol Plant 10:1147-1158. https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012
- Wickham H et al. (2019). Welcome to the tidyverse. J Open Sour Softw
- 4(43),1686, https://doi.org/10.21105/joss.01686 Xing H, Zhou W, Wang C, Li L, Li X, Cui N, Hao W, Liu F, Wang Y (2021) Excessive nitrogen application under moderate soil water deficit decreases photosynthesis, respiration, carbon gain and water use efficiency of maize. Plant Physiol Biochem 166:1065-
- 1075. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.07.014
 Xu H, Liu Q, Yao T, Fu X (2014) Shedding light on integrative GA signaling. Curr Opin Plant Biol 21:89–95
- Zhang HZ, Chen CR, Gray EM, Boyd SE, Yang H, Zhang DK (2016) Roles of biochar in improving phosphorus availability in soils: A

- phosphate adsorbent and a source of available phosphorus. Geoderma 276:1-6
- Zhang L, Chu Q, Zhou J, Rengel Z, Feng G (2021) Soil phosphorus availability determines the preference for direct or mycorrhizal phosphorus uptake pathway in maize. Geoderma 403:115261. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115261

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.



5 CONCLUSÃO GERAL

A capacidade de absorção eficiente e os mecanismos adaptativos da cana-de-açúcar garantem o suprimento adequado desse nutriente no início do desenvolvimento, mesmo em condições de disponibilidade limitada no solo. Essas descobertas contribuem para melhor entendimento da fisiologia e nutrição da cana-de-açúcar e podem orientar o manejo adequado dos nutrientes para maximizar a produção sustentável dessa cultura. De modo geral, os dados obtidos neste estudo demonstram que, mesmo sem direcionamento específico do melhoramento genético no que tange a eficiência de assimilação de fósforo, não existem diferenças expressivas entre diferentes cultivares de cana-de-açúcar em fases iniciais. A ausência de interação direta entre as diferentes doses de fósforo testadas e as diversas cultivares ressalta a singularidade de cada tipo de planta. A ideia de separação entre as fases eletroquímicas e de redução de carbono é, na verdade, uma simplificação didática, já que na natureza esses processos estão intricadamente ligados. Tanto a escassez quanto o excesso de fósforo impactam negativamente as características morfofisiológicas das plantas. Apesar da previsão teórica de uma relação linear entre a fotossíntese líquida e a acumulação de biomassa, este estudo destaca a complexidade desse processo, mostrando que essa correlação nem sempre é claramente definida.