

Passo Fundo, RS
Setembro, 2014

Autores

Sylvia Morais de Sousa Tinoco
Bióloga, Dra.
Embrapa Milho e Sorgo
sylvia.sousa@embrapa.br

Belkiss Cristina F.S. Oliveira
Bióloga, M.Sc.
Bolsista DTI-C CNPq

Luiz Paulo Terra Hipólito
Graduando em Ciências Biológicas
Bolsista PIBIC FAPEMIG

Mateus Gonçalves de Abreu
Graduando em Ciências Biológicas
Estagiário da Embrapa
Milho e Sorgo

Fabiano Daniel De Bona
Engenheiro Agrônomo, Dr.
Embrapa Trigo
fabiano.debona@embrapa.br

Avaliação do sistema radicular de genótipos de trigo em solução nutritiva

Fósforo e o sistema radicular

A disponibilidade de fósforo (P) no solo pode limitar a produtividade em solos tropicais, especialmente em latossolos e argissolos, que ocupam até 40% da área dos trópicos (SANCHEZ; BUOL, 1975; RICHTER; BABBAR, 1991). Tais limitações atingem, além do Brasil, também solos do sudeste asiático, da África e de outros países da América do Sul (SANCHEZ; SALINAS, 1981), reforçando a importância global deste problema para a segurança alimentar mundial.

A baixa disponibilidade de P no solo, assim como a adubação inadequada são alguns dos grandes desafios da agricultura moderna. O P é um dos macronutrientes mais limitantes às culturas nos solos tropicais e com menor eficiência de uso pelas plantas, podendo ser inferior a 10% (BALIGAR; FAGERIA, 1997). A adubação fosfatada é realizada pela adição de altas doses de fosfatos solúveis, uma vez que a maior parte do adubo adicionado torna-se indisponível devido ao processo de fixação ao Ca em solos calcáreos e a Fe e Al em solos ácidos, reduzindo a solubilidade e disponibilidade para a planta, aumentando significativamente os custos de produção (MARSCHNER, 1995). Adicionalmente, esse nutriente não é renovável, sendo derivado da exploração de reservas sedimentares ou magmáticas. Mantendo-se as estimativas, o pico de exploração das reservas de P deve ser por volta de 2030, o que deve resultar em um significativo aumento de custo, que afetará principalmente os países em desenvolvimento (VANCE; CHIOU, 2011). Esse cenário indica que pesquisas voltadas para a obtenção de plantas mais eficientes na aquisição de P, aliadas ao desenvolvimento de tecnologias para aumentar a disponibilidade no solo e a eficiência de uso de fertilizantes à base de P serão imprescindíveis para garantir a sustentabilidade e a competitividade do agronegócio brasileiro.

A eficiência no uso de P pelas plantas é uma característica que tem sido pouco utilizada em programas de melhoramento genético. Por outro lado, as plantas diferem em sua capacidade de utilizar diferentes formas químicas de fósforo do solo, sob condições de limitação desse nutriente, indicando a existência de variabilidade genética e fisiológica para aumentar sua aquisição e eficiência de uso pelas plantas.

A eficiência na aquisição de fósforo tem sido apontada como componente importante para o aumento da produção de grãos sob baixa disponibilidade de fósforo no solo (PARENTONI et al., 2010). Os principais mecanismos ligados à aquisição de fósforo podem ser agrupados em: modificações de atributos morfológicos da raiz, modificações de características químicas na rizosfera,

alterações de características fisiológicas de cinética de absorção, alterações em processos bioquímicos e interações com microorganismos, principalmente fungos micorrízicos (BALIGAR et al., 2001; LYNCH, 1995; MARSCHNER, 1995; RAMAEKERS et al., 2010).

Modificações na configuração espacial do sistema radicular são particularmente importantes para a eficiência na aquisição de P em plantas, devido à baixa mobilidade do fósforo no solo (ZHU et al., 2005a). Como estratégia para aumentar a aquisição de P, as plantas eficientes tendem a ter maior relação de massa de matéria seca da raiz e da parte aérea e maior comprimento de raiz, além de raízes mais finas, obtendo assim uma maior área superficial do sistema radicular do que as plantas ineficientes ao uso de P (LYNCH, 2011; MARSCHNER, 1995; ZHU et al., 2006). Como resposta adaptativa, a arquitetura do sistema radicular alterada aumenta a aquisição de P, com um custo metabólico mínimo (LYNCH; BROWN, 2001; LYNCH; HO, 2005).

Estudos de genética quantitativa e associativa requerem protocolos de fenotipagem rápidos, precisos e robustos. A Embrapa vem trabalhando com uma metodologia em pasta para avaliar o sistema radicular de milho e sorgo em solução nutritiva (SOUSA et al., 2012). Como há diferenças entre o sistema radicular de gramíneas, este trabalho teve como objetivo definir as condições de tempo de tratamento e dose de P para diferenciar os genótipos contrastantes para morfologia radicular de trigo em solução nutritiva, visando à eficiência na aquisição de P.

Metodologia

Cinco genótipos de trigo (BRS 264, BRS Marcante, BRS Parrudo, BRS Tarumã e Toropi) foram utilizados para avaliar as condições de cultivo em solução nutritiva. Essas cultivares foram escolhidas porque possuem características morfológicas distintas, o que possivelmente se reflete em padrões contrastantes de resposta de crescimento do sistema radicular sob estímulo nutricional (objeto de estudo desse trabalho).

As sementes de trigo foram desinfetadas com

solução de hipoclorito de sódio a 0,5% por 5 minutos, lavadas com água destilada e semeadas em papel de germinação em câmara de crescimento. Após a germinação por quatro dias foram selecionadas três plântulas uniformes para cada uma das três repetições. Utilizou-se solução nutritiva de Magnavaca modificada (pH 5,65) (MAGNAVACA et al., 1987) com 2,5 e 250 μM de P, como tratamentos de baixo e alto P, respectivamente, em um sistema composto de pastas de arquivo forradas com papel de germinação (HUND et al., 2009) (Fig. 1). Os experimentos foram realizados em câmara de crescimento com temperatura diurna média de 27 ± 3 °C, noturna de 20 ± 3 °C e fotoperíodo de 12 horas, sob aeração contínua e a solução nutritiva, em contato com aproximadamente 3 cm das pastas, foi trocada a cada três dias (SOUSA et al., 2012). As plântulas de trigo foram analisadas aos 9, 13, 17 e 21 dias após a transferência para as pastas.

O sistema radicular foi avaliado em diferentes aspectos utilizando-se o escâner Epson XL 10000 equipado com unidade de luz adicional (TPU) e os dados foram analisados com o software Winrhizo v. 4.0 (Regent Systems, Quebec, Canadá) (Fig. 1), sendo quantificadas as seguintes características morfológicas radiculares: comprimento total (cm), área projetada (cm^2), superfície total (cm^2), média de diâmetro (mm), comprimento total por metro cúbico de solo, (cm/m^3), volume total (cm^3), número de pontas, número de intersecções, número de ramificações, além de comprimento de raiz (C), área de superfície (AS), área projetada (AP), volume (V) e número de pontas (P) dividido nos seguintes diâmetros radiculares $0,0 < X \leq 1,0$ e $1,0 < X > 4,5$ (SOUSA et al., 2012).

Depois de escaneadas, as raízes e a parte aérea das plântulas foram mantidas em estufa a 65 °C até atingirem peso constante, para determinar o peso seco de raízes e de parte aérea, compondo o peso seco total.

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, com três repetições, contendo três plantas por repetição para tempo de tratamento (9, 13, 17 e 21 dias após a transferência para as pastas) e dose de P (2,5 μM – baixo P e 250 μM – alto P). Foram feitas análise de variância ($p \leq 0,01$) e comparações de médias pelo teste t de Student (LSD) ($p \leq 0,01$) para as características

de morfologia radicular e a produção de matéria seca. Foi realizada análise da correlação de Pearson ($p \leq 0,01$) entre as características de morfologia radicular e peso seco utilizando o pacote *agricolae* do programa estatístico R (R FOUNDATION FOR STATISTICAL COMPUTING, 2013).

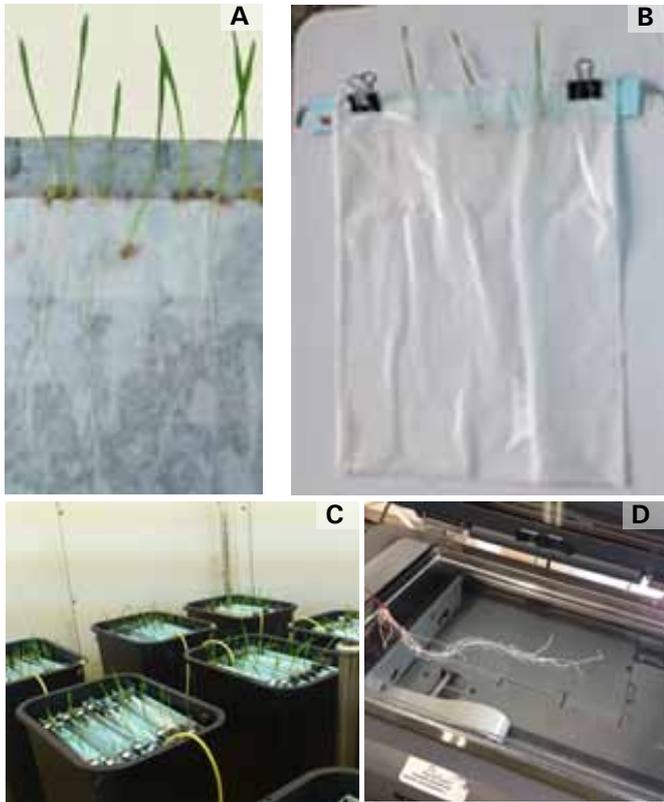


Fig. 1. Esquema do sistema de pasta 2D. A) Plântula de trigo com 4 dias após germinação selecionada; B) Pasta de arquivo forrada com papel de germinação montada com 3 plântulas de trigo; C) Plântulas de trigo em câmara de crescimento; D) Escâner equipado com unidade de luz adicional para a análise radicular com o software WhinRhizo. Fotos: (A, B e C) Fabiano De Bona, (D) Sylvania Morais de Sousa Tinoco.

Resultados

Neste trabalho, buscou-se analisar o melhor tempo e a melhor dose de P para diferenciar os genótipos contrastantes para morfologia radicular. Nos cereais, o sistema radicular primário domina na fase inicial do desenvolvimento, enquanto nos estádios tardios, o sistema adventício predomina e ambos os sistemas são modulados por condições ambientais. Baseando-se nas informações obtidas pelas análises estatísticas, observou-se que para interação genótipo,

dose de P e tempo de coleta foram significativos o comprimento total, área projetada, área de superfície, comprimento por volume, volume total, número de intersecções e ramificações de raízes, comprimento de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm, área de superfície de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm, área projetada de raízes com diâmetro entre 0 e 1,0 mm, volume de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm (Tabela 1). O efeito da interação genótipo e tempo de tratamento foi significativo para comprimento total, área projetada, área de superfície, comprimento por volume, volume total, número de intersecções e ramificações de raízes, comprimento de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm, área de superfície de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm, área projetada de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm, volume de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm e peso seco da parte aérea foram significativas (Tabela 1). As características radiculares analisadas apresentaram diferenças significativas tanto em baixo quanto em alto P, sendo que a interação significativa entre genótipo e tempo de tratamento ocorreu para quase todas as características analisadas, sugerindo que os genótipos se comportam de modo diferente sob baixo e alto P. O efeito da interação genótipo e dose de P foi significativo para comprimento total, área projetada, área de superfície, diâmetro médio, comprimento por volume, volume total, número de intersecções e ramificações, área de superfície de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm, área projetada de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm, volume de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm e peso seco da parte aérea (Tabela 1). Para a interação dose de P e tempo de tratamento, comprimento total, comprimento por volume, número de pontas, intersecções, ramificações, comprimento de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm, comprimento de raízes com diâmetro entre 1,0 e 4,5 mm, área de superfície de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm, área de superfície de raízes com diâmetro entre 1,0 e 4,5 mm, área projetada de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm, área projetada de raízes com diâmetro entre 1,0 e 4,5 mm, volume de raízes com diâmetro entre 1,0 e 4,5 mm e número de pontas de raízes com diâmetro entre 1,0 e 4,5 mm foram significativas (Tabela 1). Para a dose de P foi observada diferença significativa para todas as características com exceção de volume total de raízes, volume de raízes entre 0,0 e 1,0 mm e peso seco total, peso seco da parte aérea e peso seco da raiz.

Tabela 1. Resultados da análise de variância seguido por comparações de médias pelo teste t de Student (LSD) ($p \leq 0,01$), considerando os efeitos de genótipo, de tempo de tratamento, de dose de P e de suas interações, nas características radiculares de plântulas de trigo.

Característica	Média	CV	Gen	P	Coleta	Gen* P	Gen* Coleta	P* Coleta	Gen*P* Coleta
Comprimento total (cm)	256,19	21,40	**	**	**	**	**	*	**
Área projetada (cm ²)	7,64	20,09	**	*	**	**	**	ns	*
Área de superfície (cm ²)	24,01	20,09	**	*	**	**	**	ns	**
Diâmetro médio (mm)	0,30	5,40	**	**	**	*	ns	ns	ns
Comprimento por volume (cm/m ³)	256,19	21,40	**	**	**	**	**	*	*
Volume total (cm ³)	0,18	20,39	**	ns	**	*	*	ns	*
Número de Pontas	691,83	44,18	*	*	**	ns	ns	**	ns
Número de Intersecções	40,30	25,18	**	*	**	**	**	*	**
Número de Ramificações	75,64	42,31	**	**	**	**	**	**	**
0,0 < C ≤ 1,0 (cm)	254,76	21,49	**	**	**	**	**	**	**
1,0 < C > 4,5 (cm)	1,40	25,74	**	*	**	ns	ns	*	ns
0,0 < AS ≤ 1,0 (cm ²)	20,09	20,95	**	*	**	**	**	*	**
1,0 < AS > 4,5 (cm ²)	0,93	19,94	**	**	**	ns	ns	*	ns
0,0 < AP ≤ 1,0 (cm ²)	6,41	20,90	**	*	**	**	**	*	**
1,0 < AP > 4,5 (cm ²)	0,30	20,00	**	**	**	ns	ns	*	ns
0,0 < V ≤ 1,0 (cm ³)	0,16	22,45	**	ns	**	**	**	ns	**
1,0 < V > 4,5 (cm ³)	0,06	23,64	**	**	**	ns	ns	**	ns
0,0 < P ≤ 1,0	690,49	44,28	**	**	**	ns	ns	**	ns
1,0 < P > 4,5	1,34	39,61	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns
Peso seco raiz (g)	0,03	85,74	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Peso seco parte aérea (g)	0,03	28,08	**	ns	**	*	**	ns	ns
Peso seco total (g)	0,06	46,92	**	ns	**	ns	ns	ns	ns

(**) $p \leq 0,01$ (*) $P \leq 0,05$; (ns) não significativo. Gen – genótipo, P – dose de fósforo, Trat – tempo de tratamento.

A média de comprimento, área de superfície total e área de superfície de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm foi maior em baixo P, enquanto a média do diâmetro médio e área de superfície de raízes com diâmetro entre 1,0 e 4,5 mm maior em alto P e apresentaram diferenças significativas entre genótipos e tempo de tratamento (Tabela 2). O aumento do sistema radicular sob condições de deficiência de P tem sido reportado em diversas espécies (ALVES et al., 2002; BONSER et al., 1996; LIAO et al., 2001; LIAO et al., 2004; MANSKE et al., 2000; ZHU et al., 2005b) e estes resultados reforçam que o deslocamento de fotoassimilados para o crescimento radicular é uma estratégia eficaz para aumentar a absorção de nutrientes. Já o peso

seco total não apresentou diferença significativa entre baixo e alto P e não foi significativa para genótipo e tempo de tratamento (Tabela 2). O coeficiente de variação foi baixo para todas as variáveis avaliadas, com exceção de peso seco total em baixo P (Tabela 2). Análise de variância não mostrou diferença significativa entre os tratamentos de baixo e alto P. Além disso, os resultados da análise de variância foram similares aos reportados para características radiculares de linhagens (MAGALHÃES et al., 2013; SOUSA et al., 2012) e linhagens recombinantes endogâmicas (MENDES et al., 2013; NEGRI et al., 2012) de milho, crescidas em solução nutritiva sob baixo e alto P.

Tabela 2. Resultados da análise de variância seguido por comparações de médias pelo teste t de Student (LSD) ($p \leq 0,01$) para baixo e alto P em plântulas de trigo.

Caraterística	P	Média	CV (%)	Genótipo	Coleta	Genótipo*coleta
Comprimento (cm)	Baixo	276,68 ^A	22,51	**	**	**
	Alto	235,69 ^B	19,59	**	**	*
Área de superfície (cm ²)	Baixo	25,05 ^A	19,74	**	**	**
	Alto	22,96 ^B	20,46	**	**	*
Diâmetro médio (mm)	Baixo	0,30 ^A	5,24	**	**	*
	Alto	0,31 ^B	5,53	**	**	ns
0,0 < AS ≤ 1,0 (cm ²)	Baixo	20,98 ^A	20,29	**	**	**
	Alto	19,21 ^B	21,67	**	**	*
1,0 < AS > 4,5 (cm ²)	Baixo	0,87 ^A	19,19	**	**	ns
	Alto	1,01 ^B	20,38	**	**	ns
Peso seco total (g)	Baixo	0,06 ^A	62,33	ns	ns	ns
	Alto	0,06 ^A	19,76	**	**	*

(**) $p \leq 0,01$ (*) $p \leq 0,05$; (ns) não significativo. Médias seguidas na mesma letra, dentro de cada característica, não se diferenciam de acordo com o teste de LSD ao nível de 5 % de probabilidade. Gen – genótipo, P – dose de fósforo, Trat – tempo de tratamento.

Tabela, 3 estão descritas as correlações fenotípicas entre as características avaliadas aos 17 dias de tratamento, para os ambientes de alto e baixo P. O comprimento, área de superfície total e área de superfície de raízes com diâmetro entre 0,0 e 1,0 mm foram altamente correlacionados entre si, tanto para baixo quanto para alto P. Já o diâmetro médio e área de superfície de raízes com diâmetro entre 1,0 e 4,5 mm tiveram correlação apenas sob baixo P. O peso seco total, que no caso das plântulas é a

produção final de biomassa, apresentou correlação significativa com todas as características radiculares, com exceção do diâmetro médio de raízes, em alto P, e em baixo P apenas com diâmetro médio de raízes e área de superfície de raízes com diâmetro entre 1,0 e 4,5 mm (Tabela 3). Apenas peso seco total e área de superfície de raízes com diâmetro entre 1,0 e 4,5 mm tiveram correlação entre os tratamentos de baixo e alto P (Tabela 3), indicando que os genótipos tem que ser analisados nos dois ambientes.

Tabela 3. Análise de correlação fenotípica de Pearson (r) entre as características radiculares de cinco genótipos de trigo, aos 17 dias de tratamento em solução nutritiva com baixo e alto P. As correlações entre as variáveis para o ambiente sob baixo P estão descritas na parte superior da tabela (cinza claro), enquanto que na parte inferior estão descritas as correlações para o ambiente sob alto P (branco). Em cinza escuro estão as correlações entre baixo e alto P.

Características	PStotal	C	AS	D	0,0 < AS ≤ 1,0	1,0 < AS > 4,5
PStotal	0,87	-0,08	0,07	0,90*	0,08	0,98**
Características	0,89*	0,25	0,99**	-0,44	0,99**	-0,14
AS	0,91*	0,98**	0,36	-0,29	1,00**	0,03
D	0,59	0,35	0,52	0,65	-0,29	0,94*
0,0 < AS ≤ 1,0	0,91*	0,98**	1,00*	0,53	0,36	0,03
1,0 < AS > 4,5	0,90*	0,76	0,86	0,86	0,87	0,94*

** $p \leq 0,01$; * $p \leq 0,05$; PStotal: peso seco total; C: comprimento total; AS: área de superfície total; D: diâmetro médio, 0,0 < AS ≤ 1,0: área de superfície de raízes com diâmetro entre 0 e 1 mm, 1,0 < AS > 4,5: área de superfície de raízes com diâmetro maior do que 1 mm.

A diferença fenotípica entre as raízes dos genótipos de trigo começou a ser observada a partir dos 17 dias do início do tratamento (Fig. 2 e 3), ou seja, é necessário mais tempo de tratamento para visualizar as diferenças entre genótipos de trigo do que de milho (SOUSA et al., 2012). A Fig. 2 detalha a resposta dos genótipos em baixo e alto P, durante os tratamentos. De modo geral, há aumento do comprimento e da área de superfície e redução do

diâmetro médio de raízes, ao decorrer do período de tratamento, o que é esperado quando há aumento do sistema radicular. À medida que as plântulas vão se desenvolvendo, ocorre o aparecimento de raízes laterais, coronais e adventícias, que tende a aumentar a área de superfície e reduzir o diâmetro médio. Em baixo P, de modo geral, os genótipos de trigo apresentaram maior sistema radicular do que em alto P (Tabela 2, Fig. 2). Os genótipos BRS 264

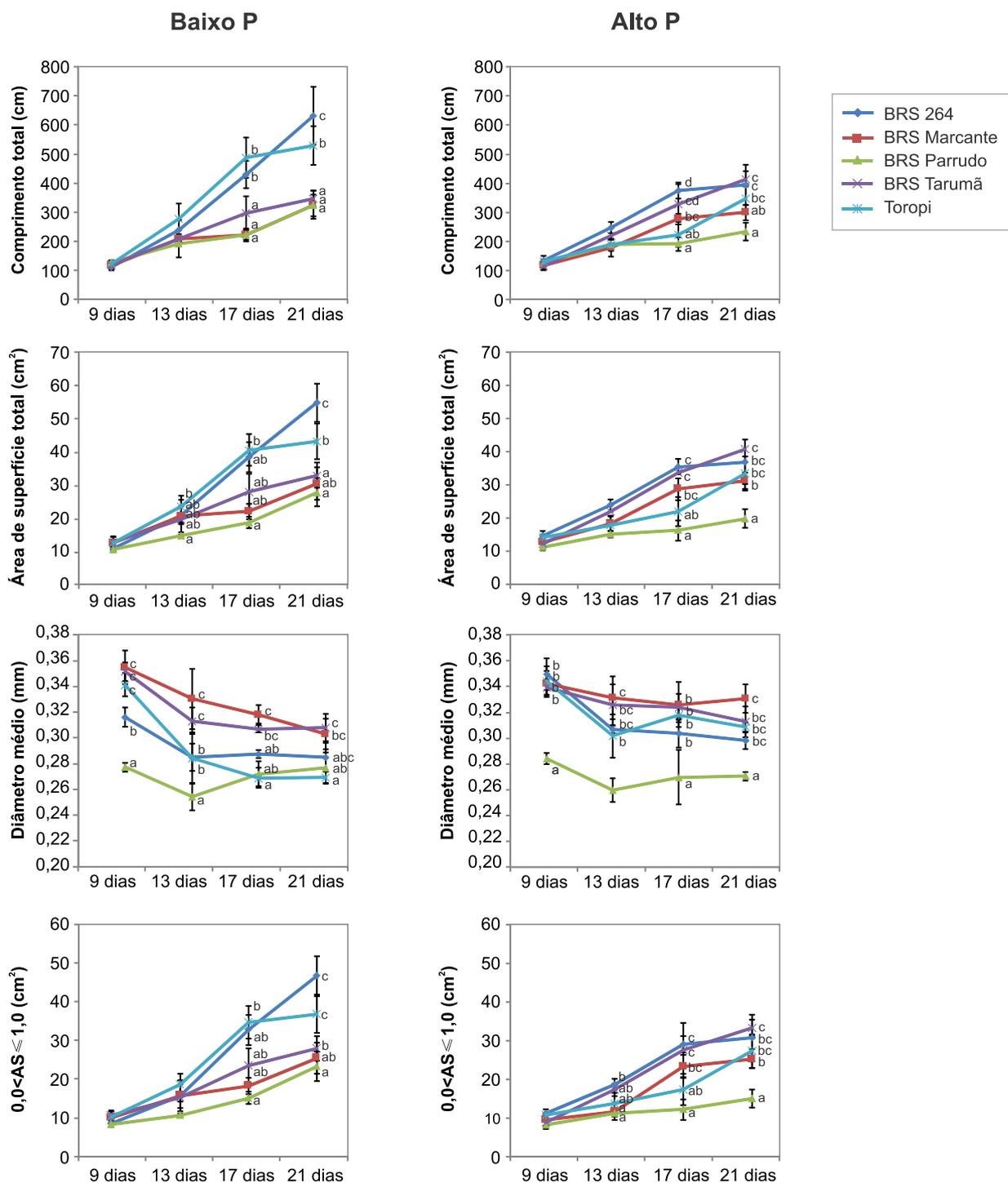


Fig. 2. Comprimento total, área de superfície total, diâmetro médio e área de superfície de raízes super finas - $0,0 < AS \leq 1,0$ (cm²) de plântulas de trigo com 9, 13, 17 e 21 dias após aplicação do tratamento com baixo e alto P (2,5 e 250 μ M). As barras com a mesma letra não diferem significativamente pelo teste t de Student (LSD) ($p < 0,01$).

e Toropi apresentaram maior comprimento e área de superfície enquanto os genótipos BRS Marcante e BRS Parrudo apresentaram menor comprimento e área de superfície, tanto em baixo quanto em alto P. O genótipo BRS Tarumã apresentou maior comprimento e área de superfície sob alto P e menores valores sob baixo P, em relação aos demais genótipos. Neste caso, temos um genótipo

ineficiente, mas responsivo a P em solução nutritiva. A Fig. 3 ilustra dois genótipos de trigo, que contrastaram para características radiculares, durante o tratamento de baixo e alto P, onde se observou maior volume de raiz no genótipo BRS 264, em relação ao BRS Parrudo a partir de 17 dias após a aplicação dos tratamentos.

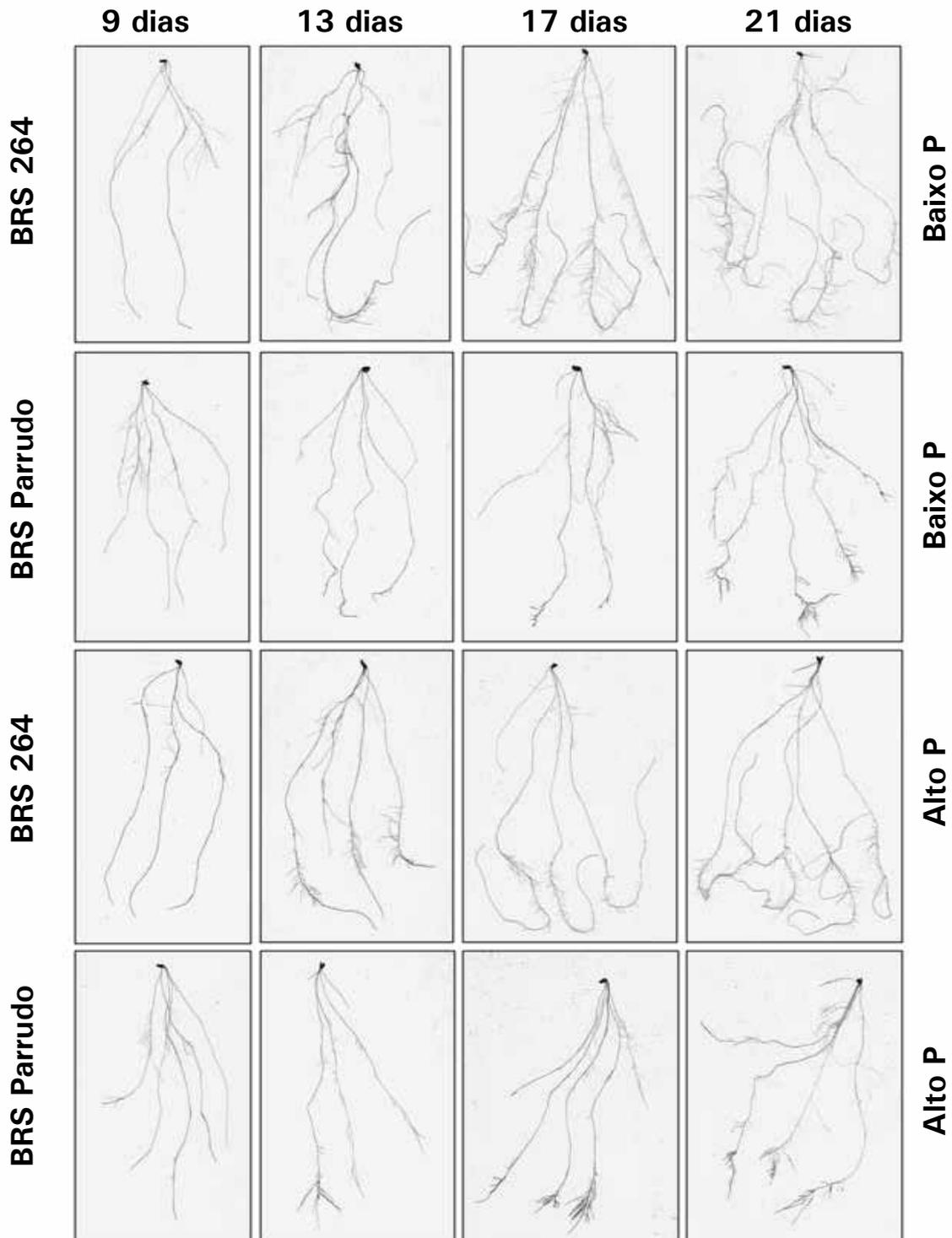


Foto: Sylvia Morais de Sousa Tinoco

Fig. 3. Raízes de plântulas de trigo de genótipos contrastantes para morfologia radicular, BRS 264 e BRS Parrudo, com 9, 13, 17 e 21 dias após aplicação do tratamento com baixo e alto P.

Significância dos resultados para a eficiência na aquisição de P em trigo

As plantas desenvolveram inúmeras adaptações morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares para se adaptar a condições limitantes de P (HAMMOND et al., 2004; JAIN et al., 2007; LYNCH, 2007; RAGHOTHAMA; KARTHIKEYAN, 2005; VANCE et al., 2003). Mudanças na morfologia e na arquitetura da raiz melhoram a eficiência da absorção de P, por isso, para explorar ao máximo o P do solo, as plantas aumentam a razão raiz-parte aérea, a superfície das raízes o número de raízes adventícias, tem menor diâmetro radicular, formam raízes superficiais e desenvolvem raízes laterais mais dispersas (LYNCH, 2007; MARSCHNER, 1995).

Na cultura do milho, recentemente, foi feita a padronização das condições de fenotipagem referentes ao tempo tratamento e as doses de P em solução nutritiva, com base na resposta de dois genótipos contrastantes (SOUSA et al., 2012). Estes resultados foram utilizados para fenotipar linhagens recombinantes endogâmicas de milho per se (NEGRI et al., 2012) e em cruzamento (MENDES et al., 2013) e um painel de diversidade de milho (MAGALHÃES et al., 2013). Tendo como base, esses resultados em milho, foram testadas algumas condições para aperfeiçoar as condições de fenotipagem de trigo. Os resultados obtidos indicaram que as avaliações de características radiculares de genótipos de trigo, visando à eficiência a P, devem ser realizadas em solução nutritiva com baixo (2,5 μM) e alto (250 μM) P após 17 dias da aplicação dos tratamentos.

O entendimento das diferentes estratégias da planta para aumentar a eficiência de aquisição de P deverá facilitar a seleção e o melhoramento genético de trigo, visando o aumento da produção de grãos e a redução do uso de fertilizantes não renováveis (HAMMOND et al., 2004; VANCE et al., 2003). Isso deverá diminuir os custos, a dependência a fertilizantes minerais e a poluição por P na superfície e lençóis freáticos (HAMMOND et al., 2004).

Referências

ALVES, V. M. C.; PARENTONI, S. N.;

VASCONCELLOS, C. A.; PITTA, G. V. E.; FRANÇA, C. C. M. Cinética de absorção de fósforo e crescimento do sistema radicular de genótipos de milho contrastantes para eficiência a fósforo. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 1, n. 1, p. 85-92, 2002.

BALIGAR, V. C., FAGERIA, N. K. Nutrient use efficiency in acid soils: nutrient management and plant use efficiency. In: MONIZ, A. C.; FURLANI, A. M. C.; SCHAFFERT, R. E.; FAGERIA, N. K.; ROSOLEM, C. A.; CANTARELLA, H. (Ed.). **Plant-soil interactions at low pH: sustainable agriculture and forestry production**. Campinas: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 1997. p. 75-95.

BALIGAR, V. C.; FAGERIA, N. K.; HE, Z. L. Nutrient use efficiency in plants. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 32, n. 7/8, p. 921-950, 2001.

BONSER, A. M.; LYNCH, J.; SNAPP, S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*. **New Phytologist**, Oxford, v. 132, n. 2, p. 281-288, 1996.

HAMMOND, J. P., ET AL. Genetic responses to phosphorus deficiency. **Annals of Botany**, Oxford, v. 94, n. 3, p. 323-332, 2004.

HUND, A.; TRACHSEL, S.; STAMP, P. Growth of axile and lateral roots of maize: I development of a phenotyping platform. **Plant and Soil**, The Hague, v. 325, n. 1, p. 335-349, 2009.

JAIN, A.; POLING, M. D.; KARTHIKEYAN, A. S.; BLAKESLEE, J. J.; PEER, W. A.; TITAPIWATANAKUN, B.; MURPHY, A. S.; RAGHOTHAMA, K. G. Differential effects of sucrose and auxin on localized phosphate deficiency-induced modulation of different traits of root system architecture in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 144, n. 1, p. 232-247, 2007.

LIAO, H.; RUBIO, G.; YAN, X. L.; CAO, A. Q.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean. **Plant and Soil**, The Hague, v. 232, v. 1/2., p. 69-79, 2001.

LIAO, H.; YAN, X. L.; RUBIO, G.; BEEBE, S. E.; BLAIR, M. W.; LYNCH, J. P. Genetic mapping of

basal root gravitropism and phosphorus acquisition efficiency in common bean. **Functional Plant Biology**, Victória, v. 31, n. 10, p. 959-970, 2004.

LYNCH, J. P. Root architecture and plant productivity. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 109, n. 1, p. 7-13, 1995.

LYNCH, J. P. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 156, n. 3, p. 1041-1049, 2011.

LYNCH, J. P. Roots of the second Green revolution. **Australian Journal of Botany**, Victória, v. 55, n. 5, p. 493-512, 2007.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Topsoil foraging—an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. **Plant and Soil**, The Hague, v. 237, n. 2, p. 225-237, 2001.

LYNCH, J. P.; HO, M. D. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and Soil**, The Hague, v. 269, n. 1/2, p. 45-56, 2005.

MAGNAVACA, R.; GARDNER, C. O.; CLARCK, R. B. Evaluation of maize inbred lines for aluminum tolerance in nutrient solution. In: GABELMAN, H. W.; LONGHMAN, B. C. (Ed.). **Genetic aspects of plant mineral nutrition**. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 1987. p. 255-265.

MANSKE, G. G. B.; ORTIZ-MONASTERIO, J. I.; VAN GINKEL, M.; GONZALEZ R. M.; RAJARAM, S.; MOLINA, E.; VLEK, P. L. G. Traits associated with improved P-uptake efficiency in CIMMYT's semidwarf spring bread wheat grown on an acid andisol in Mexico. **Plant and Soil**, The Hague, v. 221, n. 2, p. 189-204, 2000.

MAGALHAES, K. S.; NEGRI, B. F.; SOUSA, S. M. de. **Análise morfológica do sistema radicular do painel de diversidade de milho da Embrapa Milho e Sorgo**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2013. 32 p. il. (Embrapa Milho e Sorgo. Boletim de pesquisa e desenvolvimento, 64). Disponível em: <<http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/76552/1/bol-64.pdf>>. Acesso em: 04 set. 2014.

MARCHNER, H. **Mineral nutritional of higher plants**.

2nd ed. Boston: Academic Press, 1995. 889p.

MENDES, F. F.; NEGRI, B. F.; SOUSA, S. M. de; GUIMARAES, L. J. M.; PARENTONI, S. N.; MAGALHAES, J. V. de; GUIMARAES, C. T. **Morfologia do sistema radicular em solução nutritiva e eficiência no uso de P em híbridos testcrosses de milho**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2013. 31 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Boletim de pesquisa e desenvolvimento, 85). Disponível em: <<http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/95671/1/bol-85.pdf>>. Acesso em: 04 set. 2014.

NEGRI, B. F.; AZEVEDO, G. C.; MATOS, F. M.; GUIMARAES, C. T.; SOUSA, S. M. de. **Morfologia do sistema radicular de linhagens recombinantes endogâmicas de milho sob baixo nível de fósforo**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2012. 22 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Boletim de pesquisa e desenvolvimento, 50). Disponível em: <<http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/70217/1/bol-50.pdf>>. Acesso em: 04 set. 2014.

PARENTONI, S. N.; SOUZA JUNIOR, C. L. de; ALVES, V. M. C.; GAMA, E. E. G. e; COELHO, A. M.; OLIVEIRA, A. C. de; GUIMARAES, P. E. de O.; GUIMARAES, C. T.; VASCONCELOS, M. J. V. de; PACHECO, C. A. P.; MEIRELLES, W. F.; MAGALHAES, J. V. de; GUIMARAES, L. J. M.; SILVA, A. R. da; MENDES, F. F.; SCHAFFERT, R. E. Inheritance and breeding strategies for phosphorus efficiency in tropical maize. **Maydica**, Bergamo, v. 55, n. 1, p. 1-15, 2010.

R FOUNDATION FOR STATISTICAL COMPUTING. R Development Core Team. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna, 2013. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 04 set. 2014.

RAGHOTHAMA, K. G.; KARTHIKEYAN, A. S. Phosphate acquisition. **Plant and Soil**, The Hague, v. 274, n. 1/2, p. 37-49, 2005.

RAMAEKERS, L.; REMANS, R.; RAO, I. M.; BLAIR, M. W.; VANDERLEYDEN, J. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. **Field Crops Research, Amsterdam**, v. 117, n. 2/3, p. 169-176, 2010.

RICHTER, D. D.; BABBAR, L. Soil diversity in the tropics. **Advances in Ecological Research**, New York,

v. 21, p. 315-389, 1991.

SANCHEZ, P. A.; BUOL, S. W. Soils of the tropics and the world food crisis. **Science**, Washington, v. 188, n. 4, p. 598-603, 1975.

SANCHEZ, P. A.; SALINAS, J. G. Low input technology for managing Oxisols and Ultisols in Tropical America. **Advances in Agronomy**, New York, v. 34, p. 279-406, 1981.

SOUSA, S. M. de; RANDY, T.; CLARK, R. T.; MENDES, F. F.; OLIVEIRA, A. C.; VASCONCELOS, M. J. V.; PARENTONI, S. N.; KOCHIAN, L. V.; GUIMARÃES, C. T.; MAGALHÃES, J. V. A role for root morphology and related candidate genes in P acquisition efficiency in maize. **Functional Plant Biology**, Victória, v. 39, n. 11, p. 925-935, 2012.

VANCE, C. P.; CHIOU, T. J. Phosphorus focus editorial. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 156, n. 3, p. 987-988, 2011.

VANCE, C. P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D. L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, Oxford, v. 157, n. 3, p. 423-447, 2003.

ZHU, J. M.; KAEPLER, S.; LYNCH, J. Mapping of QTLs for lateral root branching and length in maize (*Zea mays* L.) under differential phosphorus supply. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 111, n. 4, p. 688-695, 2005a.

ZHU, J. M.; KAEPLER, S.; LYNCH, J. Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize. **Functional Plant Biology**, Victória, v. 32, n. 8, p. 749-762, 2005b.

ZHU, J.; MICKELSON, S. M.; KAEPLER, S. M.; LYNCH, J. P. Detection of quantitative trait loci for seminal root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under differential phosphorus levels. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 113, n. 1, p. 1-10, 2006.

**Circular
Técnica, 28**

Exemplares desta edição podem ser adquiridos na:
Embrapa Trigo

Endereço: Rodovia BR 285, km 294

Caixa Postal, 3081

99001-970 Passo Fundo, RS

Fone: 54 3316-5800

Fax: 54 3316-5802

Home page: www.embrapa.br/trigo

1ª Edição

Versão online (2014)

**Comitê de
Publicações**

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Mercedes Concórdia Carrão-Panizzi

Vice-presidente: João Carlos Haas

Membros: Douglas Lau, Elene Yamazaki Lau, Flávio Martins Santana, Joseani Mesquita Antunes, Leandro Vargas, Maria Regina Cunha Martins, Renato Serena Fontaneli

Expediente

Tratamento das ilustrações: Fátima Maria De Marchi

Editoração Eletrônica: Fátima Maria De Marchi

Normalização bibliográfica: Maria Regina Martins