

Caracterização Morfológica do Sistema Radicular de Linhagens Endogâmicas Recombinantes de Sorgo sob Baixo Nível de Fósforo



ISSN 1679-0154
Novembro, 2014

**Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Milho e Sorgo
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento**

Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 98

Caracterização Morfológica do Sistema Radicular de Linhagens Endogâmicas Recombinantes de Sorgo sob Baixo Nível de Fósforo

Bárbara França Negri
Bárbara Maciel Hufnagel
Karine da Costa Bernardino
Maria Marta Pastina
Jurandir Vieira Magalhães
Sylvia Morais de Sousa

Embrapa Milho e Sorgo
Sete Lagoas, MG
2014

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Milho e Sorgo

Rod. MG 424 Km 45

Caixa Postal 151

CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG

Fone: (31) 3027-1100

Fax: (31) 3027-1188

Home page: www.cnpms.embrapa.br

E-mail: cnpms.sac@embrapa.br

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Sidney Netto Parentoni

Secretário-Executivo: Elena Charlotte Landau

Membros: Antonio Claudio da Silva Barros, Dagma Dionísia da

Silva, Maria Marta Pastina, Monica Matoso Campanha, Paulo

Eduardo de Aquino Ribeiro e Rosângela Lacerda de Castro

Revisão de texto: Antonio Claudio da Silva Barros

Normalização bibliográfica: Rosângela Lacerda de Castro

Tratamento de ilustrações: Tânia Mara Assunção Barbosa

Editoração eletrônica: Tânia Mara Assunção Barbosa

Foto(s) da capa: Bárbara França Negri

1ª edição

1ª impressão (2014): on line

Todos os direitos reservados

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Milho e Sorgo

Caracterização morfológica do sistema radicular de linhagens endogâmicas recombinantes de sorgo sob baixo nível de fósforo / Bárbara França Neri ... [et al.]. -- Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2014.

23 p. : il. -- (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1679-0154; 98).

1. Raiz. 2. *Sorghum bicolor*. 3. Genética, I. Negri, Bárbara França. II. Título. III. Série.

CDD 633.174 (21. ed.)

© Embrapa 2014

Sumário

Resumo	4
Abstract	6
Introdução	7
Material e Métodos	9
Resultados e Discussão	11
Conclusões	18
Agradecimentos	18
Referências	18

Caracterização Morfológica do Sistema Radicular de Linhagens Endogâmicas Recombinantes de Sorgo sob Baixo Nível de Fósforo

Bárbara França Negri¹

Bárbara Maciel Hufnagel²

Karine da Costa Bernardino³

Maria Marta Pastina⁴

Jurandir Vieira Magalhães⁵

Sylvia Moraes de Sousa⁶

Resumo

O fósforo (P) é um macronutriente essencial para as plantas e a sua aquisição é dependente do sistema radicular. Nos solos agricultáveis o P é um dos macronutrientes mais indisponíveis e frequentemente limita o crescimento das plantas. Este trabalho teve como objetivo avaliar as características radiculares relacionadas com a eficiência na aquisição de P em linhagens endogâmicas recombinantes (RILs) de sorgo. Para isto, foi utilizado um sistema de pasta em solução nutritiva contendo baixo teor de P (2,5 mM P) em câmara de crescimento. As características radiculares avaliadas foram: comprimento total, diâmetro médio, área de superfície total

¹Mestranda em Bioengenharia, bolsista CAPES, Universidade Federal de São João del-Rei, São João del-Rei, MG, barbarafnegri@gmail.com

²Bioquímica, Ph.D., barbarahufnagel@gmail.com

³Mestranda em Melhoramento Genético de Plantas, bolsista CAPES, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, karinecosta23@gmail.com

⁴Engenheira Agrônoma, Ph.D., Pesquisadora em Genética e Melhoramento da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, marta.pastina@embrapa.br

⁵Engenheiro Agrônomo, Ph.D., Pesquisador em Genética e Melhoramento da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, jurandir.magalhaes@embrapa.br

⁶Bióloga, Ph.D., Pesquisadora em Biologia Molecular da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, sylvia.sousa@embrapa.br

e de raízes com diâmetro entre 0 e 1 mm, além do peso seco total e do conteúdo total de P nas plântulas. Foi observada alta herdabilidade e baixo coeficiente de variação para todas as características avaliadas, com exceção do diâmetro. Além disso, foi observada segregação transgressiva para quase todas as características radiculares. As características radiculares, exceto o diâmetro, apresentaram altas correlações entre si e com o peso seco e o conteúdo de P, sugerindo uma vantagem proporcional do aumento da massa seca da parte aérea pelo aumento da massa seca da raiz. Estes resultados fenotípicos serão utilizados no mapeamento de locos de caracteres quantitativos (QTLs) e na possível associação de tais parâmetros morfológicos com a eficiência de aquisição de P em sorgo.

Palavras-chave: Sorghum bicolor, fenotipagem, raiz, diversidade, eficiência na aquisição de P

Morphological Characterization of Sorghum Recombinant Inbred Lines Root System Under Low Phosphorus Level

Bárbara França Negri¹

Bárbara Maciel Hufnager²

Karine da Costa Bernardino³

Maria Marta Pastina⁴

Jurandir Vieira Magalhães⁵

Sylvia Morais de Sousa⁶

Abstract

Phosphorus (P) is an essential macronutrient for plants and their acquisition is dependent on the root system. In arable soils the P is one of the most unavailable macronutrients and frequently limits plant growth. This study aimed to analyze root traits that could be involved in P acquisition efficiency of sorghum recombinant inbred lines (RILs). For this purpose, a paper pouch system was used with nutrient solution with low P content (2.5 mM P) in growth chamber conditions. We evaluated four root traits, total length, average diameter, total surface area and surface area of roots with diameter between 0 and 1 mm, and total dry weight and total P content of maize seedlings. We observed high heritability and low coefficient of variation for all the traits evaluated, with the exception of root diameter. Furthermore, transgressive segregation was observed for almost all root traits analyzed. The root traits, except root diameter, were highly correlated among themselves and with dry weight and P content, suggesting a proportional advantage of increased dry weight of shoots by increased root dry mass.

These phenotypic results will be used in the discovery of root morphology QTLs that are also involved on P acquisition efficiency in sorghum.

keywords: *Sorghum bicolor*, phenotyping, root, diversity, QTL, P acquisition efficiency

Introdução

A cultura do sorgo (*Sorghum bicolor*) tem se destacado nos últimos anos em razão da sua versatilidade, que se estende desde o uso de seus grãos como alimento humano e animal até matéria-prima para a produção de álcool anidro, bebidas alcoólicas e produção de tintas (FREITAS et al., 2012). Além disso, tem sido proposta a sua utilização como uma alternativa para a produção de etanol lignocelulósico (DAMASCENO et al., 2010).

No Brasil, grande parte da agricultura se concentra principalmente na região do Cerrado onde 46% do solo é classificado como latossolo (SANTOS et al., 2010). Uma das características deste solo é a baixa disponibilidade de nutrientes, especialmente de fósforo (P) (BRASIL et al., 2007). O P é um nutriente essencial para a sobrevivência de todos os seres vivos, pois é um componente chave na estrutura dos ácidos nucleicos, fosfolipídios e ATPs, atuando como elemento intermediário no metabolismo do carbono e na ativação de enzimas. Além disso, é o segundo macronutriente mais importante para as plantas em termos de produção de grãos, sendo superado apenas pelo nitrogênio (N) (ALVES, 2005). Mesmo quando encontrado em altas concentrações no solo, sua disponibilidade é baixa em função da sua facilidade de adsorção, precipitação ou conversão para a forma orgânica, que

frequentemente limita a produtividade das grandes culturas. Nestes casos é necessário o emprego de grandes quantidades de insumos fosfatados para assegurar a produtividade desejada da cultura (VANCE et al., 2003). Por outro lado, a aplicação demasiada de insumos agrícolas fosfatados acarreta o aumento dos custos de produção e pode ter grande impacto ambiental, como a contaminação dos mananciais hídricos (SHARPLEY et al., 2001). Além disso, o P é considerado um recurso finito e insubstituível podendo suas reservas se esgotar em 2030, caso a exploração para fabricação de fertilizantes fosfatados continue no mesmo patamar ou aumente (VANCE; CHIOU, 2011).

Uma possível alternativa para diminuir gastos com a produção e para aumentar a eficiência no uso de P é explorar a variabilidade genética disponível, já que esta solução é ecologicamente aceitável e relativamente mais barata do que o uso de fertilizantes (GOOD et al., 2004). Os programas de melhoramento genético de cereais que visam à obtenção de genótipos com maior eficiência de uso de P devem ter como base a aquisição de P pelas plantas uma vez que, a eficiência de aquisição de P se mostrou duas vezes mais importante que a eficiência de utilização interna de P (PARENTONI; SOUZA-JUNIOR, 2008). A eficiência de aquisição de P está relacionada com a capacidade das plantas de absorver P do solo (MOLL et al., 1982). Plantas adaptadas às condições limitantes de P desenvolveram inúmeras modificações, entre elas mudanças na morfologia e na arquitetura da raiz objetivando a maior disponibilização de P na rizosfera, favorecendo a absorção de P e a manutenção do metabolismo da planta (LYNCH, 2007). A análise radicular em alta escala no campo é ainda pouco precisa, cara e difícil de ser avaliada, pois a escavação das raízes é muito trabalhosa e a determinação de suas medidas

necessita de mão de obra intensiva (TRACHSEL et al., 2011). Portanto, a avaliação de plântulas em solução nutritiva é uma alternativa que possibilita a análise de um grande número de genótipos. A avaliação do sistema radicular em estádios iniciais de desenvolvimento pode ser usada para mapear QTLs (*Quantitative Trait Loci* – QTL) responsáveis por características relacionadas à eficiência no uso de P, como maior número de raízes seminais e laterais (ZHU; LYNCH, 2004; ZHU et al., 2005ab). Este trabalho, portanto, teve como objetivo avaliar características morfológicas do sistema radicular, em solução nutritiva sob estresse de P, de linhagens endogâmicas recombinantes (RILs) de sorgo, derivadas de um cruzamento entre indivíduos contrastantes para eficiência na aquisição de P.

Material e Métodos

Materiais Genéticos

Foram avaliadas 396 linhagens endogâmicas recombinantes derivadas do cruzamento entre dois genitores contrastantes para produção de grãos em campo e aquisição de P, sendo BR007B mais eficiente do que SC283B (SILVA, 2012).

Caracterização Morfológica do Sistema Radicular

As sementes de sorgo foram desinfestadas com hipoclorito de sódio 0,5% por 5 minutos, lavadas com água deionizada e germinadas em papel de germinação em câmara de crescimento. Após quatro dias, foram selecionadas três plântulas uniformes para cada uma das três repetições biológicas. Utilizou-se solução nutritiva de Magnavaca modificada (pH 5,65) (MAGNAVACA et al., 1987) com 2,5 μM

de P (baixo P) em um sistema composto de pastas de arquivo forradas com papel de germinação (SOUSA et al., 2012). A solução nutritiva foi trocada a cada três dias e as plântulas foram mantidas 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. Após 13 dias, o sistema radicular foi fotografado com uma câmera digital (Nikon D300S SLR). As imagens obtidas foram analisadas com o auxílio dos softwares RootReader2D e Winrhizo v. 4.0 (Regent Systems, Quebec, Canadá), sendo quantificadas quatro características de morfologia radicular, selecionadas a partir do estudo realizado por de Sousa et al. (2012): comprimento total (cm), diâmetro médio (mm), área de superfície radicular total (cm²) e área de superfície de raízes entre 0 e 1 mm (cm²).

Obtenção de Peso Seco Total e Conteúdo de P na Planta

A parte aérea e as raízes das plântulas foram separadas e secas a 65 °C até peso constante e foi obtido o peso seco total. Após serem pesadas, foi quantificado o teor de P das amostras da parte aérea e raiz utilizando digestão nitroperclórica e leitura espectrofotométrica em ICP (SILVA, 1999). O conteúdo de P foi calculado multiplicando o teor de P total pelo peso seco total.

Análise Estatística

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado com três repetições. Primeiramente, foi realizada uma análise de modelos mistos utilizando o programa GenStat 1.6 (PAYNE et al., 2008). Para isso, os efeitos de experimento e repetição dentro de experimento foram considerados como

fixos, e o efeito de genótipos, como aleatório. A partir dos componentes de variância, foram obtidas as estimativas de herdabilidade para as seis características avaliadas. Em seguida, considerando os BLUPs (*Best Linear Unbiased Predictions*) obtidos para cada genótipo, foi realizada uma análise de correlação com base no coeficiente de Pearson e foram gerados os histogramas, utilizando o pacote "*pysich*" do programa estatístico R (R CORE TEAM, 2013).

Resultados e Discussão

Primeiramente, foi verificada a distribuição das variáveis sendo necessária a transformação dos valores do peso seco total e do conteúdo total de P na plântula pela raiz quadrada dos respectivos valores, no intuito de atingir a normalidade residual. Verificou-se baixo coeficiente de variação para todas as características indicando a confiabilidade dos dados (Tabela 1). A herdabilidade observada mostrou-se de magnitude mediana (65 a 67%), exceto para diâmetro médio (23%). Ao estimar a herdabilidade para as características de comprimento total, diâmetro médio, volume total e volume total de raízes finas em uma população de 145 RILs de milho, Negri et al. (2012) encontraram herdabilidades de alta magnitude para todas as características analisadas, sendo o diâmetro médio a característica de menor herdabilidade (79,08%). Essa baixa herdabilidade para diâmetro médio nas RILs de sorgo pode estar relacionada à pequena variação dessa característica dentro dessa população (0,61 a 0,65 mm). A variância residual foi maior do que a variância genética para todas as características analisadas, indicando que a maior parte do fenótipo encontrado não foi explicada pelo componente genético da variância.

Tabela 1. Média, coeficiente de variação (CV), herdabilidade (h^2), variância residual (σ_R^2) e variância genética (σ_G^2) das características comprimento total da raiz (CT), área de superfície total da raiz (AST), diâmetro médio da raiz (DM), área de superfície de raízes finas, entre 0 e 1 mm (ASRF), peso seco total da planta (PST) e conteúdo de P total na planta (CTP) das 396 RILs de sorgo.

	Média	CV (%)	h^2 (%)	σ_R^2	σ_G^2
CT (cm)	190,11	22,20	65,00	1782,00	1113,00
AST (cm ²)	36,93	21,23	66,00	61,48	40,36
DM (mm)	0,63	7,19	23,00	0,0020	0,0002
ASRF (cm ²)	28,76	21,56	66,00	38,47	24,60
CTP (g)*	0,47	12,35	66,00	0,0034	0,0022
PST (g)*	0,20	10,09	67,00	0,0004	0,0003

*Variáveis transformadas pela \sqrt{x} .

Na distribuição de frequência, os extremos do gráfico tiveram um menor número de genótipos para todas as características (Figura 1), como esperado para caracteres de herança quantitativa. Foi verificada uma pequena amplitude para a característica de diâmetro na população de RILs de sorgo em relação às RILs de milho (NEGRI et al., 2012), apesar de a população de sorgo ser mais de duas vezes maior do que a de milho, indicando que essa característica fenotípica pode ser pouco variável dentro da população de sorgo.

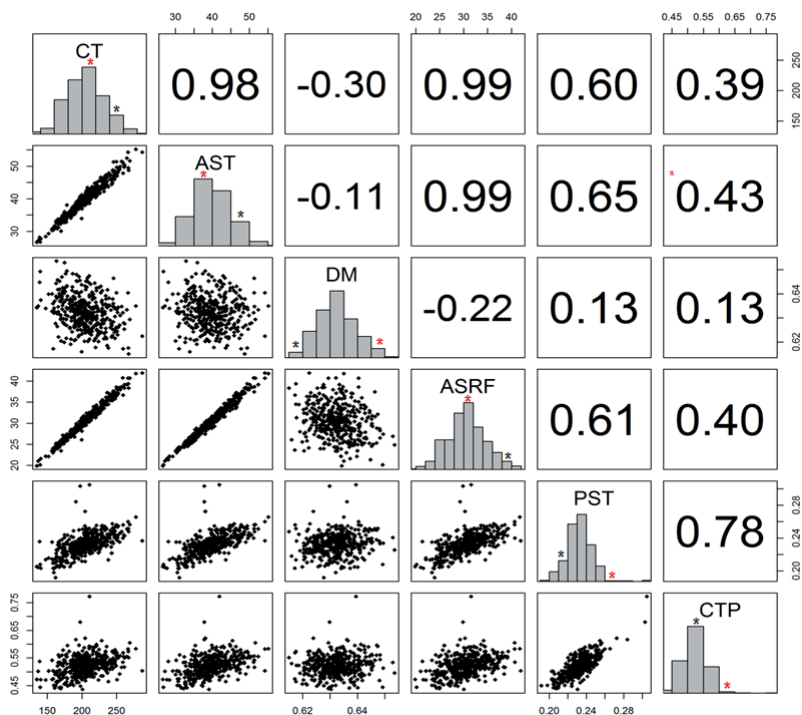


Figura 1. Frequência da distribuição e coeficiente de correlação de Pearson para comprimento total (CT), área de superfície total (AST), diâmetro médio (DM), área de superfície de raízes finas (ASRF), peso seco total da planta (PST) e conteúdo total de P na planta (CTP) da população de 396 RILs provenientes do cruzamento SC283B x BR007B, crescidas sob baixo P. O genitor SC283B está indicado com asterisco vermelho e o genitor BR007B está indicado com asterisco cinza.

Os genitores, SC283B e BR007B, apresentaram contraste para a característica de diâmetro médio e para peso seco total, permanecendo em classes extremas opostas nos gráficos de frequência (Figura 1). Para as características de comprimento total, área de superfície total, área de superfície de raízes finas e conteúdo de P na planta, os genitores permaneceram em classes intermediárias e não apresentaram fenótipos tão distintos para tais parâmetros quanto a sua progênie. Esse é um típico caso de segregação transgressiva, quando a população transcende a média dos genitores. Essa segregação é decorrente de novas combinações de alelos em múltiplos locos relativos a cada um dos pais. A segregação transgressiva foi também observada para o número e o comprimento de raízes laterais (ZHU *et al.*, 2005a), comprimento e número de raízes seminais (ZHU *et al.*, 2006) e para o comprimento de pelos radiculares (ZHU *et al.*, 2005b) em RILs de milho provenientes do cruzamento de B73 (ineficiente) e Mo17 (eficiente) sob diferentes níveis de P. Também foi observada segregação para características de raízes adventícias em RILs de feijão crescidas em diferentes níveis de P (OCHOA *et al.*, 2006). Ressalta-se que a segregação transgressiva tem sido utilizada para a identificação de genótipos superiores para determinados caracteres de interesse agrônômico.

Todas as correlações apresentaram significância a 1% de probabilidade ($p < 0,01$). O diâmetro médio apresentou correlações negativas com comprimento total, área de superfície de raízes finas e área de superfície total (Figura 1), sugerindo que com um aumento no comprimento e/ou na área de superfície, ocorre uma diminuição no diâmetro. O comprimento, a área de superfície total e a área de superfície de raízes finas apresentaram correlações positivas entre si e estas

apresentaram correlações com o peso seco e com conteúdo de P (Figura 1). Além disso, foi observada correlação entre peso seco total e conteúdo de P total. Esses resultados sugerem que um maior comprimento e/ou área de superfície levam a um aumento da biomassa da planta e da aquisição de P. Ao avaliar RILs de milho provenientes de genitores contrastantes para características morfológicas radiculares em condição limitante de P, Zhu e Lynch (2004) encontraram correlação positiva entre a taxa de crescimento relativo da raiz com o conteúdo de P total na planta e com o peso seco da planta. Além disso, estes autores constataram que houve uma correlação negativa significativa entre o comprimento específico de raízes laterais e de raízes não laterais com o diâmetro médio da raiz, indicando que quanto maior o comprimento radicular e, conseqüentemente maior a exploração do solo, menor o diâmetro médio. Raízes com menor diâmetro médio conseguem explorar um maior volume de solo por unidade de massa radicular (ZOBEL et al., 2007).

Apesar de grande parte das RILs terem valores medianos, como demonstrados nos gráficos de frequência (Figura 1), alguns genótipos se destacaram, ficando em classes extremas. As imagens do sistema radicular das RILs de sorgo (Figura 2) exemplificam o que foi mostrado no gráfico de frequência (Figura 1). A RIL 418 apresentou um dos menores valores de diâmetro médio enquanto, a RIL 390 apresentou um dos maiores valores para essa característica. Já a RIL 44 ficou entre os genótipos que exibiram menores valores de comprimento total e área de superfície de raízes enquanto, contrastantemente, a RIL 208 apresentou maiores valores para essas características.

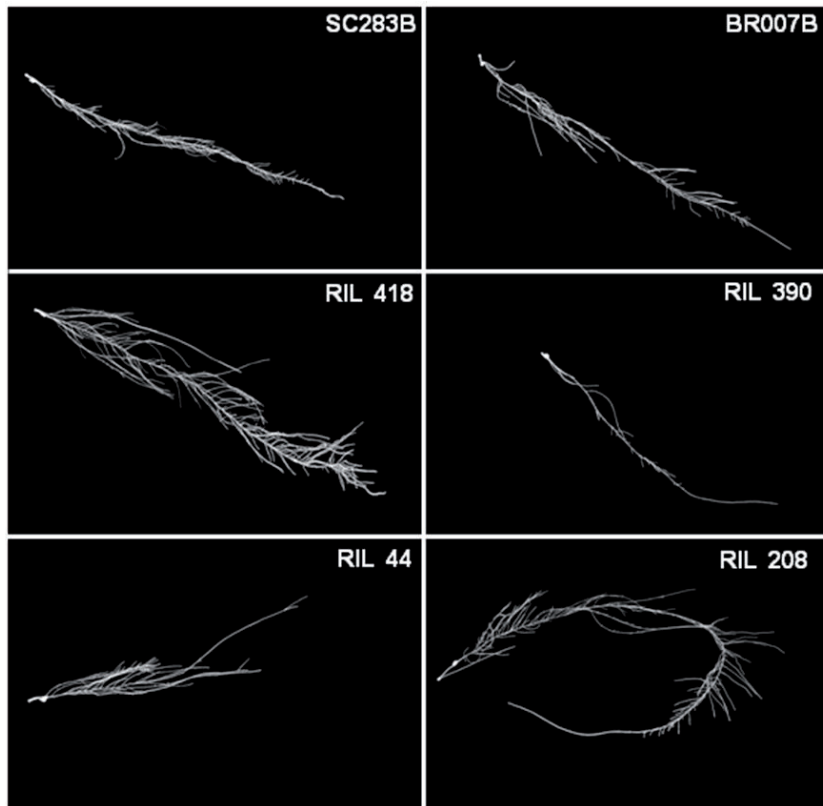


Figura 2. Imagens das raízes dos genitores (SC283B e BR007B) e das RILs (418, 390, 44 e 208) crescidas em solução nutritiva de Magnavaca em baixo nível de P ($2,5 \mu\text{M}$) e fotografadas 13 dias após o início do tratamento.

Esses resultados mostraram que há variabilidade dentro da população para as diferentes características do sistema radicular e que é possível observar fenótipos contrastantes quando são consideradas as extremidades do gráfico. Os genitores SC283B e BR007B apresentaram valores intermediários para comprimento total, área de superfície total e área de superfície de raízes finas (Figura 1). Foram observadas variações quantitativas significativas para as características analisadas nesta população de RILs de sorgo. Esta diversidade foi consistente com relatos de variação fenotípica obtidos em população de RILs derivados do cruzamento entre L3 e L22 de milho (NEGRI et al., 2012), quando avaliadas características de comprimento, volume e diâmetro radicular, com RILs derivadas do cruzamento entre B73 e Mo17 de milho, quando estudados número e comprimento de raízes laterais (ZHU et al., 2005a) e comprimento e número de raízes seminais (ZHU et al., 2006).

As raízes têm um custo metabólico significativo para as plantas, portanto compreender como os mecanismos de compensação se integram com os sinais externos é importante para selecionar um tipo de sistema radicular ou outro. O investimento em um tipo radicular normalmente é compensado em detrimento de outro (LYNCH; BROWN, 2012). Além disso, o controle da proporção entre raiz e parte aérea varia de acordo com o estresse, e esse ajuste pode ou não ser favorável à produtividade. Portanto, conhecer o sistema radicular dos genótipos e saber para que e até quando ele é vantajoso é o primeiro passo para que características radiculares sejam utilizadas para estudos de mapeamento de QTLs e, posteriormente, nos programas de melhoramento, visando o desenvolvimento de cultivares adaptadas a condições limitantes de P.

Conclusões

Há variabilidade fenotípica dentro da população e houve segregação transgressiva considerando as características morfológicas analisadas, comprimento total, área de superfície total, área de superfície de raízes finas, peso seco total e conteúdo de P total.

Um maior comprimento/área de superfície, menor diâmetro médio e maior conteúdo de P resultaram no aumento de biomassa das plântulas.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Gislene Rodrigues Braga Cristeli, pela ajuda na montagem dos experimentos em câmara de crescimento, e também a Fapemig, CNPq, Embrapa e GCP pelo apoio financeiro.

Referências

ALVES, V. M. C. Mechanisms of plant adaptations to low phosphorus conditions. In: WORKSHOP, 2005, Brasília, DF. **Advances in improving acid soil adaptation of tropical crops and forages, and management of acid soil.** Cali: CIAT, 2005. p. 3-4. Disponível em: <http://webapp.ciat.cgiar.org/forrajes/pdf/acid_soils_brazil_workshop_abstracts_05.pdf>. Acesso em: 10 maio 2014.

BRASIL, E. C.; ALVES, V. M. C.; MARRIEL, I. E.; PITTA, G. V. E.; CARVALHO, J. G. Matéria seca e acúmulo de nutrientes em

genótipos de milho contratantes quanto à aquisição de fósforo. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 31, p. 704-712, 2007.

DAMASCENO, C. M. B.; PARRELLA, R. A. C.; SIMEONE, M. L. P.; SCHAFFERT, R. E.; MAGALHÃES, J. V. Caracterização bioquímica de genótipos de sorgo quanto ao teor de lignina e análise molecular de rotas metabólicas visando à produção de etanol de segunda geração. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE MILHO E SORGO, 28., SIMPÓSIO BRASILEIRO SOBRE LAGARTA DO CARTUCHO, 4., 2010, Goiânia. **Potencialidades, desafios e sustentabilidade**: resumos expandidos. Goiânia: ABMS, 2010. 1 CD-ROM.

FREITAS, G. A.; SOUSA, C. R.; CAPONE, A.; AFFÉRI, F. S.; MELO, A. V.; SILVA, R. R. Adubação orgânica no sulco de plantio e sua influência no desenvolvimento do sorgo. **Journal of Biotechnology and Biodiversity**, Gurupi, v. 3, p. 61-67, 2012.

GOOD, A. G.; SHRAWAT, A. K.; MUENCH, D. G. Can less yield more? Is reducing nutrient input into the environment compatible with maintaining crop production? **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 9, p. 597-605, 2004.

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

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. New roots for agriculture: exploiting the root phenome. **Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences**, London, v. 367, p. 598-1604, 2012.

MAGNAVACA, R.; GARDNER, C. O.; CLARK, 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.

MOLL, R. H.; KAMPRATH, E. J.; JACKSON, W. A. Analysis and interpretation of factors, which contribute to efficiency of nitrogen utilization. **Agronomy Journal**, Madison, v. 74, p. 562-564, 1982.

NEGRI, B. F.; AZEVEDO, G. C.; MATOS, F. M.; GUIMARÃES, 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).

OCHOA, I. E.; BLAIR, M. W.; LYNCH, J. P. QTL analysis of adventitious root formation in common bean under contrasting phosphorus availability. **Crop Science**, Madison, v. 46, p. 1609-1621, 2006.

PARENTONI, S. N.; SOUZA-JUNIOR, C. L. de. Phosphorus acquisition and internal utilization efficiency in tropical maize genotypes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 7, p. 893-901, 2008.

PAYNE, R.; WELHAM, S.; HARDING, S. **A Guide to REML in GenStat**. Beijing: VSN International, 2008.

R CORETEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing,

2013. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>. Acesso em: 3 mar. 2014.

SANTOS, M. A.; BARBIERI, A. F.; CARVALHO, J. A. M.; MACHADO, C. J. **O cerrado brasileiro: notas para estudo**. Belo Horizonte: UFMG: Cedeplar, 2010. Disponível em: <<http://www.cedeplar.ufmg.br/pesquisas/td/TD%20387.pdf>>. Acesso em: 10 maio 2014.

SILVA, L. A. **Fenotipagem para a eficiência de fósforo em linhagens de sorgo**. 2012. 98 f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2012.

SILVA, F. C. da (Org.). **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. Brasília, DF: Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia; Rio de Janeiro: Embrapa Solos; Campinas: Embrapa Informática Agropecuária, 1999. 370 p.

SHARPLEY, A. N.; McDOWELL, R. W.; KLEIMMAN, P. J. A. Phosphorus loss from land to water: integrating agriculture and environmental management. **Plant and Soil**, The Hague, v. 237, p. 287-307, 2001.

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

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

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

TRACHSEL, S.; KAEPLER, S. M.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. **Plant and Soil**, The Hague, v. 341, p. 75-87, 2011.

ZHU, J.; LYNCH, J. P. The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays* L.) seedlings. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 31, p. 949-958, 2004.

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**, Austin, v. 113, p. 1-10, 2006.

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

ZHU, J.; KAEPLER, S. M.; LYNCH, J. P. Mapping of QTL controlling root hair length in maize (*Zea mays* L.) under phosphorus deficiency. **Plant and Soil**, The Hague, v. 270, p. 299-310, 2005b.

ZOBEL, R. W.; KINRAIDE, T. B.; BALIGAR, V. C. Fine root diameters can change in response to changes in nutrient

concentrations. **Plant and Soil**, The Hague, v. 297, p. 243-254, 2007.

