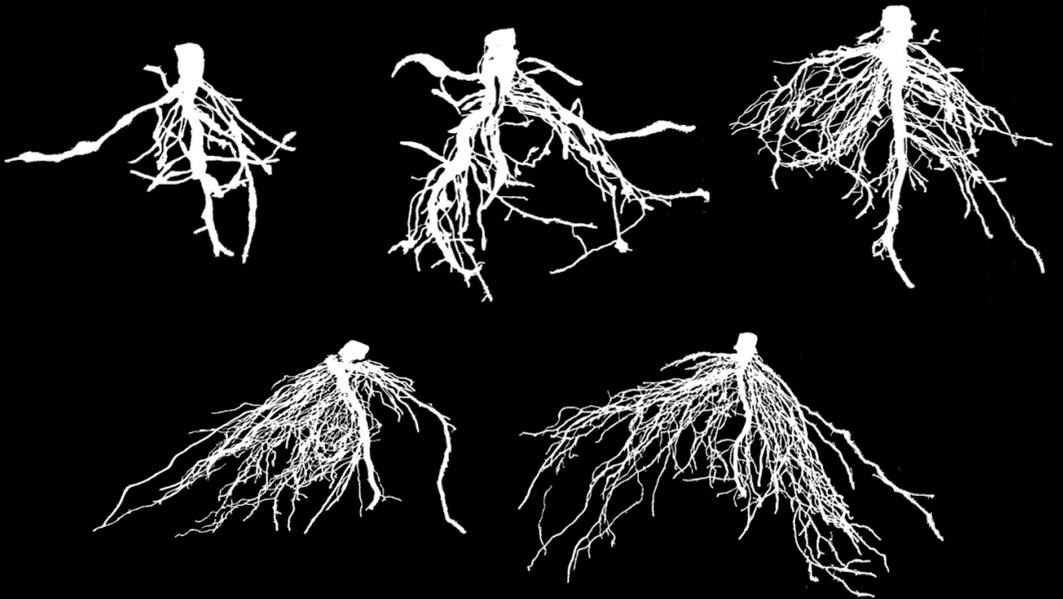


Controle Genético do Sistema Radicular de Plantas



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

Documentos 210

Controle Genético do Sistema Radicular de Plantas

Mariana Lourenço Campolino
Simara da Silva Lopes
Bárbara França Negri
Sylvia Morais de Sousa

Embrapa Milho e Sorgo
Sete Lagoas, MG
2017

Esta publicação está disponível no endereço:
<https://www.embrapa.br/milho-e-sorgo/publicacoes>

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
www.embrapa.br/fale-conosco

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Sidney Netto Parentoni
Secretário-Executivo: Elena Charlotte Landau
Membros: Antonio Claudio da Silva Barros, Cynthia Maria Borges Damasceno, Maria Lúcia Ferreira Simeone, Roberto dos Santos Trindade, Paulo Eduardo de Aquino Ribeiro, 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: Simara da Silva Lopes e Sylvania Moraes de Sousa

1ª edição

Formato digital (2017)

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

Controle genético do sistema radicular de plantas / Mariana Lourenço Campolino ... [et al.]. -- Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2017.

52 p. : il. -- (Documentos / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1518-4277; 210).

1. Genética vegetal. 2. Melhoramento vegetal. 3. Raiz. I. Campolino, Mariana Lourenço. II. Série.

CDD 576.5 (21. ed.)

© Embrapa 2017

Autores

Mariana Lourenço Campolino

Mestranda em Biotecnologia e Gestão da Inovação, Centro Universitário de Sete Lagoas - UNIFEMM, Av. Marechal Castelo Branco, 2765, Santo Antonio, CEP: 35701-242, Sete Lagoas, MG, mlcampolino@hotmail.com

Simara da Silva Lopes

Doutoranda em Bioengenharia, Universidade Federal de São João Del Rei, UFSJ, São João Del Rei, Rodovia MG 424, Km 47. CEP: 35701-970, Sete Lagoas, MG, simarabrasil@yahoo.com.br

Bárbara França Negri

Doutoranda em Bioengenharia, Universidade Federal de São João Del Rei, Rodovia MG 424 – Km 47, CEP: 35701-970 , Sete Lagoas, MG, barbarafnegri@gmail.com

Sylvia Morais de Sousa*

Bióloga, DSc., Pesquisadora em Biologia Molecular da Embrapa Milho e Sorgo, Rod MG 424 Km 45, Zona Rural, Sete Lagoas, MG, CEP: 35701-970, sylvia.sousa@embrapa.br

*Autora correspondente

Apresentação

As raízes são cruciais para a aquisição de nutrientes e água, e são potenciais alvos para aumentar a produtividade de plantas em diversas condições de crescimento. Um dos desafios do melhoramento é realizar a fenotipagem adequada, rápida e com preço acessível e selecionar a característica radicular desejável em razão da dificuldade de avaliação das raízes abaixo da terra. Conhecer o sistema radicular e sua complexa regulação é fundamental para o desenvolvimento de marcadores moleculares que permitirão um maior avanço no melhoramento de plantas, por meio da modificação de características radiculares. O trabalho “Controle genético do sistema radicular de plantas” aborda os principais mecanismos do complexo controle de formação genética do sistema radicular de plantas, descrevendo os principais genes envolvidos no desenvolvimento de cada tipo de raiz.

Antonio Alvaro Corsetti Purcino
Chefe-Geral
Embrapa Milho e Sorgo

Sumário

Introdução	6
Raízes Embrionárias	13
Raiz Primária	13
Raiz Seminal	17
Raízes Pós-Embrionárias	21
Raiz Lateral	21
Raízes Adventícias	25
Raiz da Coroa	25
Pelos Radiculares	30
Considerações Finais	31
Referências	32
Literatura Recomendada	51

Controle Genético do Sistema Radicular de Plantas

Mariana Lourenço Campolino¹

Simara da Silva Lopes²

Bárbara França Negri³

Sylvia Moraes de Sousa⁴

Introdução

A raiz é responsável pela ancoragem física da planta no solo, aquisição de nutrientes e água, além de ser ponto de interação com microrganismos. As raízes são estruturas modulares, o que as torna extremamente capazes de detectar alterações ambientais e responder a mudanças sazonais e climáticas, a variação nutricional e a compostos tóxicos no solo (HODGE et al., 2009). A arquitetura do sistema radicular, que pode ser definida como a configuração espacial do sistema radicular, é uma característica complexa, cujas mudanças podem ocorrer sem necessariamente alterar a biomassa da raiz (FITTER, 1991; JUNG; MCCOUGH, 2013). Quando o sistema radicular se adapta ao meio, especialmente sob estresse hídrico ou nutricional, há maior estabilidade na produção (GLOVER et al., 2007; GEWIN, 2010; JUNG; MCCOUGH, 2013).

O desenvolvimento radicular está relacionado a mecanismos genéticos e fisiológicos, porém a maioria dos estudos tem como alvo a raiz primária e lateral, que são as raízes que

compõem o sistema radicular da planta modelo *Arabidopsis thaliana*. Apesar dos avanços nos estudos genéticos e moleculares relacionados ao desenvolvimento das raízes seminais e coronais dos cereais, ainda é pequeno o número de genes isolados e associados com a formação dessas raízes. Apesar de o sistema radicular de monocotiledôneas e dicotiledôneas ser diferente, alguns aspectos da regulação hormonal e as famílias gênicas envolvidas com o desenvolvimento radicular são conservados (HOCHHOLDINGER et al., 2004a; COUDERT et al., 2010).

O sistema radicular de modo geral é dividido em raízes embrionárias e pós-embrionárias (Figura 1), que são classificadas de acordo com o tempo de emergência. As raízes primárias e seminais são originadas na fase embrionária, enquanto que as raízes laterais e adventícias são pós-embrionárias. Nos cereais, as raízes adventícias são divididas em nodais, coronais e aéreas, sendo que estas últimas aparecem na planta adulta (HOCHHOLDINGER et al., 2004b).

Diferentes regiões e tecidos que dependem do estágio de desenvolvimento da planta podem ser identificados nas raízes. A coifa representa a região terminal que protege o meristema apical; a zona meristemática é formada por células meristemáticas em divisão; a zona de alongamento é formada pelo meristema primário e a zona pilosa ou de diferenciação é constituída por células que já se diferenciaram e se transformaram em tecidos definitivos, além de ser o local onde se diferenciam os pelos radiculares (Figura 2) (RAVEN et al., 2014).

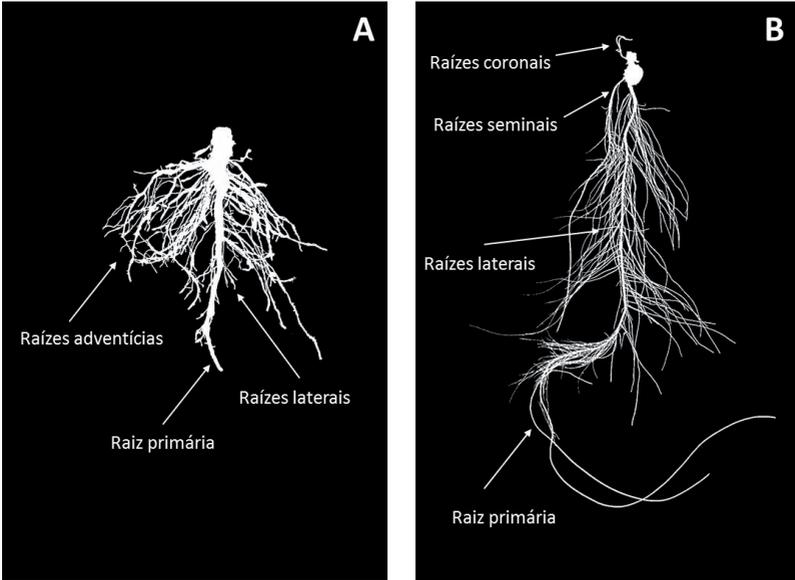


Figura 1. Sistema radicular precoce de dicotiledôneas e monocotiledôneas. (A) Tabaco e (B) Milho. Os principais tipos radiculares estão indicados por setas.

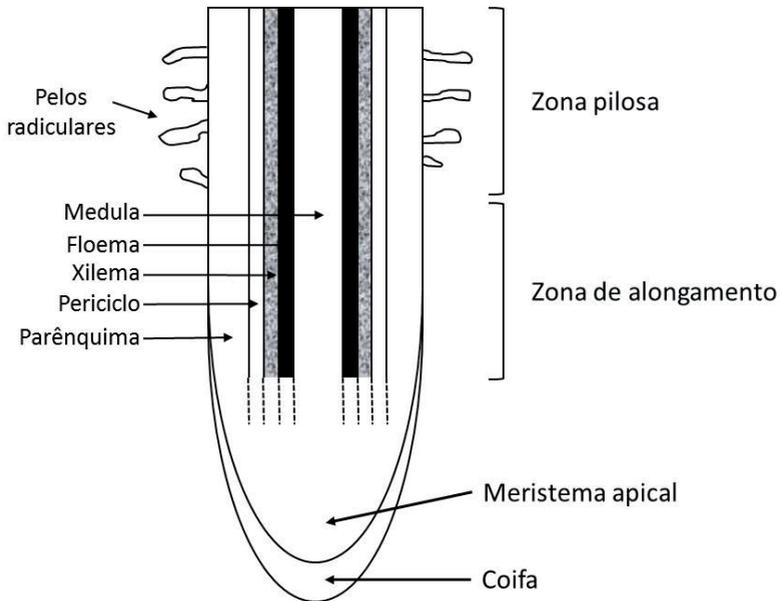


Figura 2. Regiões e principais tecidos que constituem a raiz.

A arquitetura do sistema radicular descreve a organização das raízes em determinada condição e é um fator fundamental para a eficiência na aquisição de água e nutrientes (SMITH; DE SMET, 2012). A arquitetura leva em conta dois conceitos importantes: o formato do sistema radicular e sua estrutura. A forma define a localização das raízes no espaço e o modo como o sistema radicular ocupa o solo. A sua quantificação normalmente é feita medindo-se variáveis como profundidade da raiz primária, comprimento ou área de superfície total ou volume total ou em classes e diâmetro médio. Já a estrutura de raiz descreve a variedade dos seus componentes (raízes e seus segmentos) e suas relações, como a sua topologia, conexão entre as raízes e gradientes (HODGE et al., 2009). O sistema primário radicular domina na fase inicial do desenvolvimento, principalmente nos cereais, enquanto nos estágios tardios o sistema adventício

predomina, e ambos os sistemas são modulados por condições ambientais (HOCHHOLDINGER et al., 2004b).

Considerando a complexidade do sistema radicular, essa revisão procura abordar parte da regulação gênica relacionada com cada tipo de raiz que forma o sistema radicular das plantas e que está sumarizado na Tabela 1.

Tabela 1. Genes e hormônios envolvidos na formação e no crescimento radicular de plantas.

Gene	Espécie	Hormônio	Tipo de raiz	Referência
<i>PIN7</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Auxina	Primária	Rademacher et al. (2012)
<i>ARF5</i>	<i>A. thaliana</i>	Auxina	Primária	Hagen et al. (2002)
<i>MONOPTEROS</i>	<i>A. thaliana</i>	Auxina	Primária	Hamann et al. (2002)
<i>IAA12</i>	<i>A. thaliana</i>	Auxina	Primária	Petricka et al. (2012)
<i>AUX1</i>	<i>A. thaliana</i>	Auxina	Primária	Swarup et al. (2001)
<i>LAX1</i>	<i>A. thaliana</i>	Auxina	Primária	Bennett et al. (1996)
<i>BABYBOOM</i>	<i>Medicago truncatula</i>	Auxina	Primária	Scofield e Murray (2006)
<i>ACR4</i>	<i>A. thaliana</i>	Auxina	Primária e lateral	De Smet et al. (2008)
<i>STR5</i>	<i>Oryza sativa</i>	Ácido abscísico	Seminal, coronal e lateral	Yao et al. (2002)
<i>SLR1</i>	<i>Zea mays</i>	Auxina	Primária, seminal, lateral e coronal	Hochholdingger et al. (2001)
<i>SLR2</i>	<i>Z. mays</i>	Auxina	Primária, seminal, lateral e coronal	Hochholdingger et al. (2001)
<i>LRT1</i>	<i>Z. mays</i>	Auxina	Lateral	Zhang et al. (2015)
<i>GNOM</i>	<i>O. sativa</i>	Auxina	Lateral e coronal	Geldner et al. (2004)
<i>BODENLOS</i>	<i>A. thaliana</i>	Auxina	Primária	Koizumi et al. (2000)
<i>PLETHORA (PLT-1)</i>	<i>A. thaliana</i>	Auxina	Primária	Hamann et al. (2002)
<i>SCARECROW</i>	<i>A. thaliana</i>	Auxina	Primária, lateral e adventícia	Aida et al. (2004)
<i>SHORTROOT</i>	<i>A. thaliana</i>	Auxina	Primária, lateral e adventícia	Di Laurenzio et al. (1996)
				Benfey et al. (1993)

Tabela 1. Cont. Genes e hormônios envolvidos na formação e no crescimento radicular de plantas.

Gene	Espécie	Hormônio	Tipo de raiz	Referência
RTCS	<i>Z. mays</i>	Auxina	Seminal e coronal	Hetz et al. (1996) e Taramino et al. (2007)
RTCL	<i>Z. mays</i>	Auxina	Lateral	Taramino et al. (2007)
RUM1	<i>Z. mays</i>	Auxina	Seminal	Hochholding et al. (2004b)
SRT5	<i>O. sativa</i>	Ácido abscísico	Seminal, coronal e lateral	Woll e Hochholding (2004) Yao et al. (2002)
DRO 1	<i>O. sativa</i>	Auxina	Seminal	Uga et al. (2013)
CRL1	<i>O. sativa</i>	Auxina	Seminal e coronal	Inukai et al. (2005)
ARL1	<i>O. sativa</i>	Auxina	Adventícia	Liu et al. (2005)
CYCDS	<i>A. thaliana</i>	Auxina	Lateral	Nieuwland et al. (2009) e Sanz et al. (2011)
SLR1	<i>Z. mays</i>	Auxina	Primária, lateral, seminal e coronal	Hochholding et al. (2001)
LRP1	<i>Z. mays</i>	Auxina	Lateral e coronal	Zhang et al. (2015)
ARM1/ ARM2	<i>O. sativa</i>	Auxina	Lateral e seminal	Chhun et al. (2003)
GNOM1	<i>O. sativa</i>	Auxina	Coronal	Liu et al. (2009) e Geldner et al. (2003)
WOX	<i>A. thaliana</i>			
	<i>O. sativa</i>	Auxina	Primária, coronal e seminal	Kamiya et al. (2003)
	<i>A. thaliana</i>	Citocinina	seminal	Miwa et al. (2009)
RTH1/RTH2/RTH3	<i>Z. mays</i>	Auxina	Pelos radiculares	Sieberer et al. (2005)

Raízes Embrionárias

Raiz Primária

A raiz primária é o primeiro tipo de raiz a emergir tanto em dicotiledôneas quanto em monocotiledôneas e é derivada do tecido meristemático formado embrionariamente. Apesar de existir uma variação organizacional entre dicotiledôneas e monocotiledôneas, em ambas a raiz primária é composta pelo xilema e floema dentro de uma coluna vascular e pelo periciclo, que constituem a estela, que é rodeada por camadas concêntricas de tecido da epiderme, do córtex e da endoderme (SMITH; DE SMET, 2012). Todas as raízes, incluindo as primárias, possuem um tecido meristemático na sua ponta onde se encontra um conjunto de células estaminais que servem como uma base para a formação de outros tipos celulares da raiz. Ainda dentro do meristema apical, existe uma área que é constituída por um grupo de células que raramente se dividem, o centro quiescente, mas que são responsáveis pela sinalização de respostas a estímulos externos e pela organização populacional das células estaminais (DOLAN et al., 1993; SMITH; DE SMET, 2012).

Os tecidos da raiz primária de cereais, como o milho e o arroz, tendem a ser maiores e mais complexos, podendo ter de 10 a 15 camadas de células corticais quando comparados com o de *Arabidopsis*, que possui apenas uma única camada. Além disso, a quantidade de células no centro quiescente também é variável entre monocotiledôneas e dicotiledôneas. Enquanto o milho possui de 800 a 1.500 células no centro quiescente, *Arabidopsis* possui apenas quatro (DEN HERDER et al., 2010; HOCHHOLDINGER et al., 2008).

A iniciação da raiz primária ocorre durante a embriogênese através da especificação de uma única célula superior do suspensor, denominada hipófise. Essa célula gera o centro quiescente, através de divisão celular assimétrica, formando o meristema da raiz primária (DE SMET et al., 2010b). Esse meristema primário, composto por células quiescentes e estaminais, dá origem a todas as células e tecidos que compõem a raiz. A divisão celular, combinada com alongamento e diferenciação, é responsável pelo crescimento contínuo e desenvolvimento da raiz (JIANG; FELDMAN, 2005).

O processo de formação e desenvolvimento das raízes envolve vários fitormônios, tais como as auxinas, citocininas e ácido abscísico. A auxina é necessária tanto para a iniciação da raiz primária quanto da lateral (PERET et al., 2009; DE SMET et al., 2010a; LAU et al., 2009; LAVENUS et al., 2013). Ela regula a iniciação embrionária da raiz primária através da ação PIN-FORMED (PIN7) e do fator de resposta à auxina AUXIN RESPONSE FACTOR5 (ARF5), do fator de transcrição MONOPTEROS (MP) e dos inibidores de auxina, IAA12 e BODENLOS (BDL) (HAMANN et al., 2002; RADEMACHER et al., 2012). A sinalização da auxina depende da ação coordenada de sua biossíntese, transporte e conjugação. A auxina pode ser sintetizada nas folhas jovens e cotilédones (JUNG et al., 2001) e ser transportada pela mesma via de longa distância que transporta os carboidratos. Apesar disso, o entendimento do seu papel no desenvolvimento foi através de estudos em órgãos drenos, e mais especificamente em regiões como o ápice radicular, onde as células são indiferenciadas e o movimento da auxina através do apoplasto não é impedido pela parede celular secundária. O transporte polar de auxina é resultado da ação coordenada de várias proteínas de membrana que

facilitam seu influxo, como a AUXIN RESISTANT1 (AUX1) e LIKE-AUX1 (LAX1) (BENNETT et al., 1996; SWARUP et al., 2001) e efluxo, como os membros da família P_GLYCOPROTEIN ABC transporter (GEISLER; MURPHY, 2006) e PIN-FORMED (PIN) (PETRÁŠEK et al., 2006). O gradiente de auxina gerado é fundamental para estabelecer e manter os primórdios radiculares (BENJAMINS; SCHERES, 2008). Os genes *PLETHORA* (*PLT1-4*) representam um subclado dos fatores de transcrição AP2, que são necessários para a definição do nicho de células estaminais da raiz (AIDA et al., 2004), cuja atividade é altamente correlacionada com os níveis de auxina. O seu padrão de expressão coincide com os genes *SCARECROW* (*SCR*) e *SHORTROOT* (*SHR*), responsáveis pela formação do padrão radial das raízes (BENFEY et al., 1993; DI LAURENZIO et al., 1996).

O fator de transcrição MONOPTEROS, através da regulação positiva da expressão de PIN-FORMED 1 (PIN1), um transportador de efluxo da auxina, promove o transporte da auxina do embrião para o precursor da hipófise, proporcionando, sinais para a diferenciação da raiz (BENKOVÁ et al., 2003; WEIJERS et al., 2006). Na ponta da raiz primária madura, MONOPTEROS e PIN3 possuem um papel fundamental na regulação da diferenciação das células estaminais (DING; FRIML, 2010; ZHANG et al., 2010).

As citocininas estão envolvidas no processo de divisão celular e também possuem participação fundamental na iniciação da raiz primária, controlando a especificação das células estaminais da raiz de forma antagônica à auxina. A perda da função de ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATOR (ARR), ARR7 e ARR5, ou a sinalização ectópica de citocinina nas células basais durante

a embriogênese, resulta em um sistema de células estaminais defeituosas (MÜLLER; SHEEN, 2008). No meristema da raiz primária, a citocinina promove a diferenciação das células por repressão da auxina e do seu transporte, controlando assim o tamanho do meristema da raiz primária (DELLO IOIO et al., 2007). Outro fitormônio, o ácido abscísico, promove a ativação do centro quiescente e inibe a diferenciação das células estaminais (ZHANG et al., 2010).

Além dos hormônios, alguns fatores de transcrição e proteínas quinases participam do processo de formação e desenvolvimento da raiz primária, pois são capazes de estimular e/ou controlar uma sucessão de cascatas sinalizadoras, influenciando os destinos celulares nos meristemas e nas regiões vizinhas a eles (SCOFIELD; MURRAY, 2006; DAVID-SCHWARTZ; SINHA, 2007). Os fatores de transcrição PLETHORA 1 (PLT1), PLT2, PLT3, BABYBOOM (BBM), WUSCHEL-RELATED HOMEBOX 5 (WOX5) são essenciais para a manutenção do meristema apical e desenvolvimento da raiz primária (HELARIUTTA et al., 2000; SABATINI et al., 2003; AIDA et al., 2004; GALINHA et al., 2007; SARKAR et al., 2007). Em *Medicago truncatula*, os fatores de transcrição homeodomínio WOX5 e o domínio AP2 contendo PLETHORA1 e 2, BABY BOOM1 foram fortemente induzidos pela adição de auxina, enquanto a adição de citoquinina reduziu dramaticamente sua expressão, indicando um papel para esses genes na formação de nichos de células-tronco radiculares (SCOFIELD; MURRAY, 2006; IMIN et al., 2007).

A quinase do tipo receptora ARABIDOPSIS CRINKLY 4 (ACR4) promove a divisão celular no periciclo e atua na limitação do número dessas divisões quando os primórdios das raízes

laterais são formados a partir da raiz primária (DE SMET et al., 2008). Na ponta da raiz primária, ACR4 juntamente com CLAVATA1 (CLV1) e seu ligante putativo CLE40 controlam o número de divisões celulares na columela (DE SMET et al., 2008; STAHL et al., 2013).

Raiz Seminal

As raízes seminais surgem da coleorriza e são visíveis apenas por um curto período de tempo após a germinação, sendo logo substituídas pelas raízes adventícias, que têm origem nos nós inferiores dos caules jovens (IMIN et al., 2007). As raízes seminais de monocotiledôneas, como o milho e o arroz, são formadas embrionariamente e os primórdios emergem do nó escutelar em estágios tardios da embriogênese (SASS, 1977; ERDELSKA; VIDOVENCOVA, 1993; FELDMAN, 1994; HOCHHOLDINGER et al., 2004a).

O gene *ROOTLESS CONCERNING CROWN AND SEMINAL ROOTS (RTCS)* codifica um fator de transcrição da família de proteínas LDB (LATERAL DOMAINS BOUNDARIES) com domínio LOB (LATERAL ORGANS BOUNDARIES) responsável pela iniciação de raízes seminais embriônicas e pós-embriônicas em milho. Os mutantes desse gene têm a iniciação da raiz seminal interrompida e não restabelecida por auxina exógena (HETZ et al., 1996; TARAMINO et al., 2007; XU et al., 2015). O *RTCS* se liga a região promotora do fator responsivo a auxina *ARF34*, que por sua vez se liga a elementos responsivos a auxina (AuxREs) no promotor do gene *RTCS* (MAJER et al., 2012) (Figura 3).

Os parálogos *RTCS* e *RTCL* (*RTCS-LIKE*) emergiram de uma antiga duplicação de todo o genoma do milho. A diversidade de expressão, interação molecular e fenótipo de *RTCS* e *RTCL* foi investigada apresentando padrões de expressão espaço-temporal altamente correlacionados em raízes, apesar da expressão significativamente maior de *RTCS* (TARAMINO et al., 2007; XU et al., 2015). As proteínas *RTCS* e *RTCL* codificam membros da família dos fatores de transcrição LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN (LBD), que são específicos de plantas (TARAMINO et al., 2007; MAJER et al., 2012). O *ARF34* (AUXIN RESPONSE FACTOR 34) atua como ativador da transcrição tanto do *RTCS* quanto do *RTCL*. A mutação *RTCL* conduz a um alongamento defeituoso das raízes durante o desenvolvimento. A ação cooperativa de *RTCS* e *RTCL* durante a formação de raízes foi demonstrada pela repressão *RTCS*-dependente da transcrição de *RTCL* em nós coleoptilares. Embora o *RTCS* auxilie na iniciação da raiz, o *RTCL* controla o alongamento da raiz no início do desenvolvimento (XU et al., 2015).

Semelhante ao *RTCS*, o gene *ROOTLESS WITH UNDETECTABLE MERISTEM1* (*RUM1*) é responsável pela iniciação de raízes seminais embriônicas e os mutantes desse gene não possuem os primórdios das raízes seminais embriônicas (HOCHHOLDINGER et al., 2004b). O gene *RUM1* codifica uma proteína da família AUX/IAA que participa das vias de sinalização de auxina (Figura 4). Em concentrações intracelulares baixas de auxina, a proteína AUX/IAA funciona como repressor transcricional se ligando aos fatores responsivos a auxina *ARF25* e *ARF34*, impedindo a interação desses com elementos responsivos a auxina (AuxREs) em promotores de genes regulados negativamente e sua posterior

transcrição. O contrário acontece quando existem altos níveis de auxina que estabiliza a interação de proteínas AUX/IAA e o complexo de degradação SCF^{TIR1} E3 ubiquitin–ligase ocorrendo a degradação da proteína AUX/IAA pelo proteossomo 26S. A degradação dessa proteína possibilita a interação de ARFs com AuxREs em promotores de genes responsivos a auxinas e sua transcrição. Na proteína mutante *rum1* 26 aminoácidos do domínio II estão ausentes e dessa forma esta proteína não consegue interagir com o complexo de degradação SCF^{TIR1} E3 ubiquitin–ligase (MOCKAITIS; ESTELLE, 2008; VON BEHRENS et al., 2011; ZHANG et al., 2014).

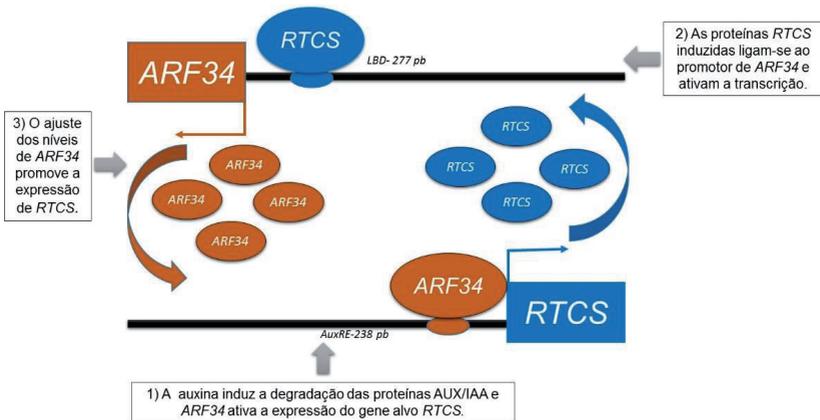


Figura 3. Regulação da transcrição dos genes *RTCS* (*ROOTLESS CONCERNING CROWN AND SEMINAL ROOTS*) e *ZmARF34* (*AUXIN REPNONSIVE FACTOR*) durante o desenvolvimento do nó coleoptilar e formação das raízes. Adaptado de Majer et al. (2012).

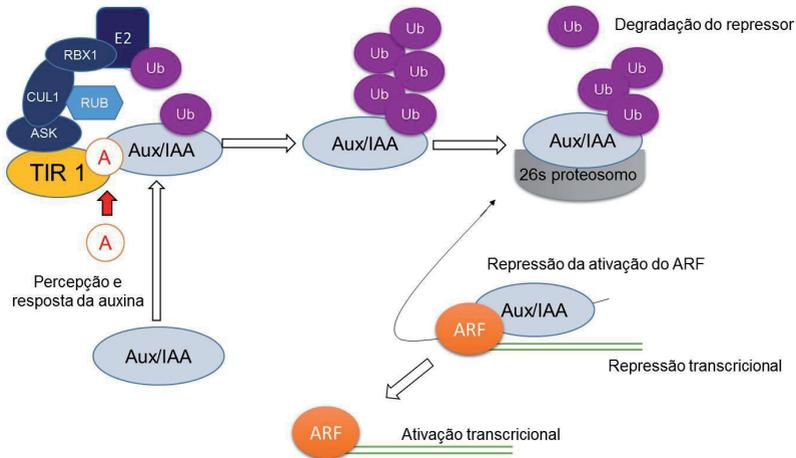


Figura 4. Modelo da ação da auxina na promoção da degradação da AUX/IAA através do SCF^{TIR1}. Auxina regula a transcrição promovendo a degradação AUX/IAA mediada pela ubiquitina. A Auxina (A) liga-se a F-box da proteína TIR1 em SCF^{TIR1} (complexo formado por ASK1 ou ASK2, CUL1 e RBX1) e estabiliza a interação entre TIR 1 e um substrato AUX/IAA. A enzima RUB modifica CUL1 para a funcionalidade de SCF. O repressor é poliubiquitinado e degradado pelo proteossomo 26S. A perda de AUX/IAA permite a transcrição de genes regulados dependente do fator de resposta de auxina (ARF). E2: enzima de conjugação de ubiquitina (Ub). Adaptado de Mockaitis e Estelle (2008).

O mutante *short-root mutant (srt5)* apresenta inibição total do crescimento das raízes seminais, coronais e alongação das raízes laterais em plântulas de arroz, mas o fenótipo é recuperado quando a planta fica adulta. A aplicação exógena de ácido abscísico (ABA) recupera parcialmente o crescimento radicular no mutante e é capaz de inibir a resistência a 2,4-D (ácido 2,4 diclorofenoxiacético), giberelina e cinetina, sugerindo

que o papel do gene *SRT5* no crescimento radicular precoce é através da homeostase dos fitormônios, no qual ABA tem um papel crítico (YAO et al., 2002).

O gene *DEEPER ROOTING 1 (DRO1)* é regulado negativamente por auxina e está envolvido no alongamento celular na ponta da raiz que causa crescimento radicular assimétrico e alteração na curvatura da raiz em resposta a gravidade. Quando o *DRO1* foi introduzido em uma cultivar de arroz com raízes superficiais ele foi capaz de alterar o ângulo das raízes seminais, tornando a planta mais tolerante à seca (UGA et al., 2013).

Raízes Pós-Embrionárias

Raiz Lateral

O desenvolvimento de raízes laterais em cereais é controlado por sinais ambientais e intrínsecos sendo que os hormônios vegetais são elementos-chave na sua regulação (DEPUYDT; HARDTKE, 2011; GARAY-ARROYO et al., 2012; VANSTRAELEN; BENKOVÁ, 2012), incluindo sua iniciação e padronização (PERET et al., 2009). Além dos fitormônios clássicos, os hormônios peptídicos, tais como membros da família CLV3/ESR, como o CLE-Like, moléculas pequenas de óxido nítrico e compostos reativos de oxigênio, também têm efeito regulador sobre diferentes aspectos do desenvolvimento radicular e no processo de ramificação. No entanto, a maior parte do conhecimento sobre controle hormonal para ramificação de raiz foi adquirida a partir de estudos com *Arabidopsis* e outras dicotiledôneas, sendo recentes os estudos em monocotiledôneas (GHANEM et al., 2011; CAUSIN et al., 2012; CHEN et al., 2012; WANG et al., 2012), que revelaram que a maioria dos mutantes de genes

envolvidos do desenvolvimento radicular em cereais possui o desenvolvimento das raízes laterais comprometidos (SMITH; DE SMET, 2012).

Os primórdios das raízes laterais são originários de um subconjunto de células (células quiescentes) na periferia da parte vascular interna da raiz. Em milho, arroz, cevada e trigo, as células quiescentes originam-se do periciclo e células da endoderme opostas ao floema. Isso contrasta com as dicotiledôneas, tais como *Arabidopsis*, em que as raízes laterais são exclusivamente provenientes do periciclo e de células opostas ao protoxilema (CASERO et al., 1995; DEMCHENKO; DEMCHENKO, 2001).

No milho, mutações nas proteínas LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN (LBD), como a expressa pelo mutante *rtcs* e seu ortólogo em arroz CRL1/ADVENTITIOUS ROOTLESS1 (ARL1), interferem na iniciação das raízes da coroa e das raízes seminais, mas não nas raízes laterais (TARAMINO et al., 2007). Porém o gene *RTCS* e seu gene homólogo *RTCL* podem estar relacionados funcionalmente com a iniciação corregulada das raízes laterais (HETZ et al., 1996; TARAMINO et al., 2007; HOCHHOLDINGER et al., 2004b).

Vários genes relacionados ao ciclo celular foram atribuídos com um papel durante a iniciação das raízes laterais, como *D-TYPE CYCLIN (CYCDs)*, que são reguladores de transição da fase G1 para a fase de síntese (SANZ et al., 2011). Os mutantes *cycd4* (NIEUWLAND et al., 2009) e *cycd2* (SANZ et al., 2011) apresentam defeitos na densidade das raízes laterais. Os mutantes *cycd4;1* têm uma alteração na fronteira no meristema apical/basal do periciclo e células do meristema basal do

periciclo mais longas, enquanto outras camadas de células não são alteradas. Em segundo lugar, *CYCD2* está relacionado na iniciação de raízes laterais induzida por auxina (SANZ et al., 2011).

O sistema de sinalização mais proeminente para formação das raízes laterais é através de quinases receptoras (RLKs). Um destes é o *RLK ARABIDOPSIS CRINKLY 4 (ACR4)*, um receptor de sinal peptídico. Após a primeira divisão celular assimétrica do periciclo para a formação de raízes laterais, as células filhas formadas expressam *ACR4*. A expressão de *ACR4* continua nas células filhas após a segunda divisão, com um padrão de expressão núcleo-específico. Portanto, o *ACR4* desempenha um papel na promoção das primeiras divisões celulares necessárias para iniciar as raízes laterais. Inversamente, de uma forma não autônoma, o *ACR4* restringe as divisões supranumerárias em células do periciclo e da columela, uma vez que a organogênese tenha começado. Essa função dupla constitui a base de um mecanismo homeostático para impedir a divisão não regulada de células pluripotentes. O papel na inibição do *ACR4* na formação de raízes laterais durante a fase inicial do processo pode ser confirmado pelos fenótipos mutantes *receptor-like kinase (acr4)* (DE SMET et al., 2008). A inibição lateral ocorre ao longo do eixo longitudinal ao eixo do periciclo, onde *ACR4* controla a divisão de células vizinhas, delimitando o sítio de iniciação de raízes laterais, o que é um pré-requisito para a geração do primórdio da raiz lateral. Simultaneamente, há inibição da raiz lateral ao longo de um eixo radial, onde *ACR4* é envolvido de forma mais ampla na prevenção da iniciação raiz lateral no polo oposto ao xilema (DE SMET et al., 2008).

Os mutantes dos genes *SHORT LATERAL ROOTS1 (SLR1 e SLR2)* tem completa deficiência na formação de raízes laterais, das raízes primárias, seminais e coronais que são formadas no nó coleoptilar, enquanto que a formação de raízes laterais a partir das raízes coronais a partir do segundo nó não é afetada, indicando que há pelo menos dois tipos de via que controlam a iniciação de raízes laterais em milho (HOCHHOLDINGER et al., 2001). O mutante *lateral rootless1 (Lrt1)* é deficiente na formação de raízes laterais apenas durante um curto período de tempo, logo após a germinação. Além disso, o mutante *Lrt1* também não forma raízes coronais apenas no nó coleoptilar, possivelmente controlando o desenvolvimento da formação de raízes pós-embriônicas (HOCHHOLDINGER; FEIX, 1998). O *LATERAL ROOT PRIMORDIA 1 (LRP1)* codifica um ativador transcricional que regula diretamente a proteína AUX1/IAA, RUM1. A expressão do *LRP1* é restrita ao primórdio da raiz e meristema e é induzida por auxina. A repressão constitutiva do *LRP1* nos mutantes *rum1* é consequência da estabilidade das proteínas mutadas RUM1 que não podem ser degradadas pelo proteossomo e se ligam constitutivamente no promotor *LRP1* e reprimem a transcrição (ZHANG et al., 2015).

Os genes *AUXIN-RESISTANT LINES (ARM1 e ARM2)* foram isolados a partir de um *screening* de plantas de arroz resistentes a *2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D)*, sendo que o mutante *arm1* apresenta redução na formação de raízes laterais, aumento na elongação de raízes seminais, diâmetro radicular e desenvolvimento do xilema reduzidos, ao passo que o mutante *arm2* tem apenas redução no número de raízes laterais e desenvolvimento do xilema comprometido. *ARM1* e *ARM2* estão envolvidos em diferentes processos de resposta nas vias

de auxina, que levam à formação de raízes laterais (CHHUN et al., 2003).

Raízes Adventícias

Raiz da Coroa

As raízes coronais, também chamadas de raízes nodais, da coroa e seminais pós-embrionárias surgem durante toda a vida da planta nos nós coleoptilares, podendo ser consideradas raízes de primeira ordem pelo fato de não emergirem de outra raiz (HOCHHOLDINGER; TUBEROSA, 2009). Essas raízes, juntamente com as raízes laterais, são de grande importância para o fornecimento de água e nutrientes, além da sustentação das plantas compondo a maior parte do sistema radicular fibroso dos cereais nas plantas adultas (HOCHHOLDINGER et al., 2004a).

Para que se inicie uma raiz coronal no nó coleoptilar, primeiramente é necessário que haja a formação do primórdio radicular da raiz. Os primórdios das raízes coronais são formados a partir de divisões celulares periclinais de células do tecido parenquimático. Essas divisões dão origem às células e aos tecidos que compõem a raiz coronal (epiderme/endoderme, células do cilindro central e células da coifa) (ITOH et al., 2005). Para que essa divisão celular ocorra é necessário que haja a formação de um gradiente de concentração do hormônio auxina, sinalizando um novo começo de um primórdio radicular (REBOUILLAT et al., 2009). O GTP:GDP ANTIPORTER/PROTEIN HOMODIMERIZATION (GNOM) é o fator de troca do nucleotídeo guanina (Guanine nucleotide-Exchange Factor - GEF) para o fator de ribosilação ADP (ARF), que é uma pequena GTPase que afeta o transporte polar de auxina e o desenvolvimento

em *Arabidopsis* (SHEVELL et al., 1994; BUSCH et al., 1996; STEINMANN et al., 1999; GELDNER et al., 2003). Em arroz, o gene *OsGNOM1*, ortólogo do gene *GNOM1* de *Arabidopsis*, codifica uma proteína associada à membrana que promove a troca de GDP/GTP e que está relacionada ao transporte da proteína transportadora de efluxo de auxina PIN1, controlando assim o transporte polar de auxina necessário para a formação do gradiente de concentração para a sinalização da divisão assimétrica apropriada de células do parênquima para o desenvolvimento de um primórdio radicular (GELDNER et al., 2003; LIU et al., 2009; PÉRET et al., 2009; RICHTER et al., 2010; LIU et al., 2009). O acúmulo de auxina nas células centrais e posteriormente nas pontas das raízes laterais sinaliza a degradação das proteínas AUX/IAA e reprime a transcrição dos genes de auxina. O gradiente de auxina permite ARF7/NPH4 e ARF19 modularem positivamente a transcrição de genes-alvo de identidade celular e formação de padrão, incluindo fatores de transcrição abaixo, como *LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN 16/ASYMMETRIC LEAVES2-LIKE 18 (LBD16/ASL18)* e *LBD29/ASL16* (OKUSHIMA et al., 2005; LEE et al., 2009; GOH et al., 2012). Mais de vinte mutantes alélicos do *GNOM* foram identificados (KOIZUMI et al., 2000; GELDNER et al., 2004; ANDERS; JÜRGENS, 2008) e a maior parte deles mostrou defeitos severos na formação das estruturas embriônica e pós-embriônica responsáveis pela formação das raízes laterais e gravitropismo, resultando em letalidade (MAYER et al., 1991; SHEVELL et al., 2000; GELDNER et al., 2004). O *GNOM* é encontrado no endossomo e catalisa a troca com nucleotídeo guanidina através do domínio SEC7, que é altamente conservado entre plantas, animais e fungos (ANDERS; JÜRGENS, 2008; GREBE et al., 2000; MOURATOU et al., 2005).

Apesar do começo da formação de primórdios ser bastante semelhante entre raízes laterais e raízes coronais, existem evidências que sugerem que o controle genético da formação de raízes laterais e coronais possuem mecanismos regulatórios diferentes. Isso é evidenciado no mutante de milho *rtcs* que não possui nenhum tipo de raiz seminal e nem coronal, mas mantém o desenvolvimento normal das raízes laterais que emergem da raiz primária (HETZ et al., 1996). O mutante *lrt1* (*lateral rootless 1*) não desenvolve raízes coronais no nó coleoptilar e nem raízes laterais na raiz primária e nas raízes seminais embrionárias (HOCHHOLDINGER; FEIX, 1998) e o mutante *rum1* não possui raiz seminal embrionária e um desenvolvimento tardio de raízes laterais nas raízes da coroa (WOLL et al., 2005). Em arroz, os mutantes *crl1* (*crownrootless 1*) e *arl1* (*adventitiousrootless 1*) não possuem raízes coronais e nem seus primórdios desenvolvidos, exibindo um fenótipo com um menor número de raízes laterais emergindo da raiz primária e uma resposta gravitacional anormal (INUKAI et al., 2001). Tanto *ARL1/CRL1* quanto *RTCS* de arroz codificam uma proteína LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN (LBD) semelhante a codificada pelos genes *LBD16* e *LBD29* de *Arabidopsis* (INUKAI et al., 2005; LIU et al., 2005; TARAMINO et al., 2007), todos eles responsivos ao hormônio auxina e pertencentes à mesma família, porém com funções diferentes. *LBD16* e *LBD29* estão envolvidos na formação raiz lateral em *Arabidopsis*, o gene *RTCS* de milho está envolvido apenas em desenvolvimento da raiz seminal e da coroa, e o gene de arroz *ARL1/CRL1*, com a formação de raízes laterais e com o desenvolvimento de raízes seminais embrionárias e da coroa (INUKAI et al., 2005; LIU et al., 2005; TARAMINO et al., 2007).

Apesar da auxina ter um papel fundamental no processo de formação das raízes seminais, as citocininas desempenham um papel importante na mediação do desenvolvimento das raízes da coroa, atuando como um regulador negativo das vias de sinalização relacionadas com auxinas (Figura 5). Em arroz, o gene *WOX11* (*WUSCHEL-Related Homeobox*) está relacionado com a iniciação e o desenvolvimento de raízes coronais e com elementos de sinalização de citocininas (ZHAO *et al.*, 2009). Alguns fatores de transcrição *WOX* estão envolvidos na manutenção do meristema da parte aérea e do sistema radicular em *Arabidopsis* e arroz (KAMIYA *et al.*, 2003; MIWA *et al.*, 2009). O mutante *wox11* possui um número reduzido de raízes da coroa e um desenvolvimento da raiz primária reduzido, porém, as plantas que superexpressam *WOX11* mostram um excesso de produção de raízes seminais. Esse gene é expresso no início dos primórdios e sua expressão é mantida na zona de divisão celular do meristema radicular, sugerindo que *WOX11* está envolvido na iniciação de raízes seminais e na manutenção do meristema radicular. *WOX11* se liga a região promotora de *RR2A* (*RESPONSE REGULATOR2A*) dos genes induzidos por citocinina e que agem como supressores de sinalização de citocinina, inibindo a sua expressão. Esses RRs do tipo A (*ARR*), por sua vez, são induzidos por citocinina e agem como supressores de sinalização de citocinina (TO *et al.*, 2004). No meristema apical da parte aérea de *Arabidopsis*, a expressão de *WUSCHEL* (*WUS*) inibe *ARR5*, *ARR6*, *ARR7* e *ARR15* enquanto a superexpressão de *ARR7* promove o fenótipo do meristema semelhante ao mutante *wus* (LEIBFRIED *et al.*, 2005). Em milho, uma mutação em *abph1* (*aberrant phyllotaxy1*), uma *ARR*, aumenta o tamanho do meristema (GIULINI *et al.*, 2004), enquanto em arroz, a superexpressão de *OsRR6* induz a redução de crescimento radicular e desenvolvimento vegetativo (HIROSE *et*

al., 2007), sugerindo que WOX interagem com ARRs no intuito de manter taxas adequadas de divisão celular nos meristemas e que provavelmente essa regulação da formação de raízes seminais seja conservada entre espécies.

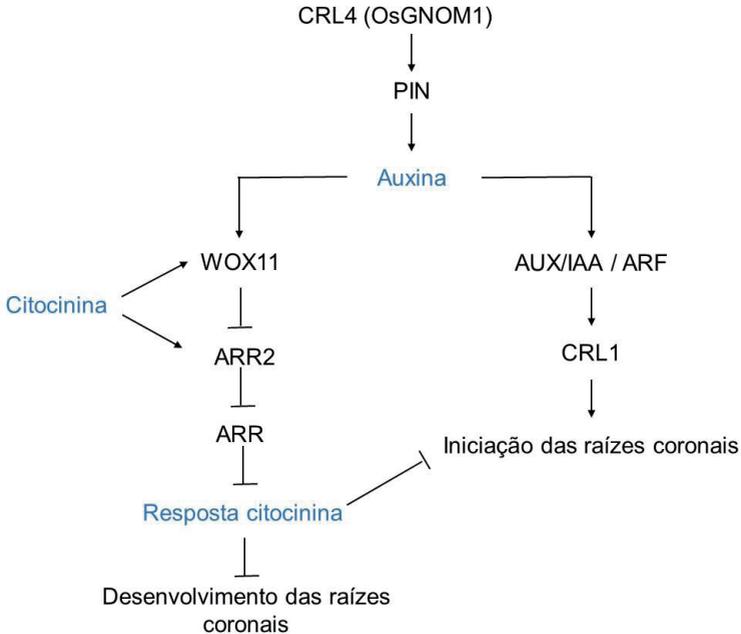


Figura 5. Controle genético e hormonal da formação das raízes coronais de arroz. A iniciação das raízes coronais é promovida pela auxina e regulada pela influência inibitória da citocinina. As setas representam a regulação positiva de um elemento no outro em rede. A linha com a barra na ponta representa a regulação negativa de um elemento no outro em rede. Adaptado de Jung e McCouch (2013).

Pelos Radiculares

Os pelos radiculares são extensões unicelulares tubulares de células da epiderme, formados na zona de maturação da raiz que desempenham um papel importante na absorção de água e de nutrientes (GILROY; JONES, 2000). Os pelos radiculares, assim como as raízes laterais, são classificados como raízes de segunda ordem por se originarem a partir de outros tipos radiculares.

Durante o desenvolvimento radicular, dois tipos de células são formadas na epiderme podendo formar pelos radiculares (tricoblastos) ou não (atricoblastos). Em *Arabidopsis*, as células imaturas da epiderme que estão localizadas no espaço intercelular, próximas a células corticais, formam pelos radiculares (SCHIEFELBEIN, 2013).

O alongamento das células ciliadas da raiz é mediada pela exocitose de vesículas secretoras, resultando em crescimento localizado. Quando três mutantes recessivos de milho, *rth1*, *rth2* e *rth3*, foram comparados com as plantas de tipo selvagem, *rth1* e *rth2* mostraram raiz normal para formação das primeiras raízes em cabeleira, mas um alongamento reduzido de raiz. O mutante *rth3* apresentou pelos radiculares muito curtos, comparável ao do mutante *rth1* (SIEBERER et al., 2005).

O atraso no desenvolvimento radicular de *rth1* pode ser em parte explicado pelo acúmulo de uma proibitina (regulador negativo do ciclo celular) na raiz primária do mutante, como demonstrado por análise do proteoma (WEN; SCHNABLE, 1994). O mutante *rth1* tem baixo crescimento, ausência de espigas e pouca produção de pendão, provavelmente causado

pela deficiência de nutrientes (WEN; SCHNABLE, 1994). O *RTH1* codifica uma proteína de 100 kDa homóloga a proteína SEC3 (subunidade do complexo de exocitose) (HETZ et al., 1996) que está envolvida na exocitose polar da ponta do pelo radicular. Os complexos de exocitose parecem desempenhar um papel importante na expansão das células das plantas de *Arabidopsis* e tabaco (HALA et al., 2008). Em comparação com *rth1*, os mutantes *rth2* e *rth3* mostram maior crescimento dos pelos radiculares.

O *RTH3* em monocotiledôneas codifica uma proteína específica COBRA-like, relacionada a expansão celular e biossíntese de celulose na parede celular primária e secundária cuja função ainda não é totalmente compreendida (BRADY et al., 2007; LIU et al., 2013). Esse gene é expresso em células epidérmicas formadoras de pelos radiculares da raiz primária e no primórdio das raízes laterais (HOCHHOLDINGER et al., 2008), e quando cultivado em campo, o mutante *rth3* mostrou uma redução na produção de grãos (HOCHHOLDINGER et al., 2008).

Considerações Finais

Com as alterações climáticas globais, os estresses abióticos como aumento de temperaturas e de estresse hídrico, deverão ficar mais severos nas próximas décadas. Atualmente, alguns produtores utilizam grande quantidade de fertilizantes, causando um impacto ambiental significativo, enquanto a baixa fertilidade é um dos principais gargalos para o aumento da produção em alguns lugares. Portanto, uma das características mais importantes para as novas cultivares é a capacidade de converter os recursos do solo em maior produtividade de forma eficiente. Neste cenário, informações detalhadas sobre

os genótipos e em especial sobre o sistema radicular são indispensáveis para o planejamento de sistemas de manejo que visem a otimização da produtividade agrícola. Modificações na morfologia do sistema radicular são particularmente importantes para aumentar a eficiência na aquisição de água e nutrientes no solo. A variação genotípica para aquisição de nutrientes do solo tem sido de modo geral ignorada pelos programas de melhoramento, que têm historicamente focado na adaptação a sistemas de alta produtividade, raramente utilizando raízes como critério de seleção. O entendimento sobre o controle genético do sistema radicular deve ser, portanto, motivo de esforços para que seja possível o desenvolvimento de genótipos que utilizem os recursos do solo de forma mais eficiente.

Referências

AIDA, M.; BEIS, D.; HEIDSTRA, R.; WILLEMSSEN, V.; BLILOU, I.; GALINHA, C.; NUSSAUME, L.; NOH, Y. S.; AMASINO, R.; SCHERES, B. The PLETHORA genes mediate patterning of the Arabidopsis root stem cell niche. **Cell**, Cambridge, v. 119, n. 1, p. 109-120, 2004.

ANDERS, N.; JÜRGENS, G. Large ARF guanine nucleotide exchange factors in membrane trafficking. **Cellular and Molecular Life Sciences**, Basel, v. 21, p. 3433-3445, 2008.

BENFEY, P. N.; LINSTEAD, P.; ROBERTS, K.; SCHIEFELBEIN, J. W.; HAUSER, M. T.; AESCHBACHER, R. A. Root development in Arabidopsis: four mutants with dramatically altered root morphogenesis. **Development**, Cambridge, n. 119, p. 57-70, 1993.

BENJAMINS, R.; SCHERES, B. Auxin: the looping star in plant development. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 59, p. 443-465, 2008.

BENNETT, M. J.; MARCHANT, A.; GREEN, H. G.; MAY, S. T.; WARD, S. P.; MILLNER, P. A.; WALKER, A. R.; SCHULZ, B.; FELDMANN, K. A. Arabidopsis AUX1 gene: a permease-like regulator of root gravitropism. **Science**, Washington, n. 273, p. 948-950, 1996.

BENKOVÁ, E.; MICHNIEWICZ, M.; SAUER, M.; TEICHMANN, T.; SEIFERTOVÁ, D.; JÜRGENS, G.; FRIML, J. Local, efflux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation. **Cell**, Cambridge, v. 115, n. 5, p. 591-602, 2003.

Brady, S. M.; Song, S.; Dhugga, K. S.; Rafalski, J. A.; Benfey, P. N. Combining expression and comparative evolutionary analysis. The *COBRA* gene family. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 143, p. 172-187, 2007.

BUSCH, M.; MAYER, U.; JURGENS, G. Molecular analysis of the Arabidopsis pattern-formation gene *GNOM*: gene structure and intragenic complementation. **Molecular and General Genetics**, New York, v. 250, p. 681-691, 1996.

CASERO, P. J.; CASIMIRO, I.; LLORET, P. G. Lateral root initiation by asymmetrical transverse divisions of pericycle cells in four plant species: *Raphanussativus*, *Helianthus annuus*, *Zea mays*, and *Daucuscarota*. **Protoplasma**, New York, v. 188, p. 49-58, 1995.

CAUSIN, H. F.; ROQUEIRO, G.; PETRILLO, E.; LÁINEZ, V.; PENA, L. B.; MARCHETTI, C. F.; GALLEGRO, S. M.; MALDONADO, S. I. The control of root growth by reactive oxygen species in *Salix nigra* Marsh seedlings. **Plant Science**, Limerick, v. 183, p. 197-205, 2012.

CHEN, Y. H.; CHAO, Y. Y.; HONG, C. Y.; KAO, C. H. Heme oxygenase is involved in nitric oxide and auxin-induced lateral root formation in rice. **Plant Cell Reports**, Berlin, v. 31, p. 1085-1091, 2012.

CHHUN, T.; TAKETA, S.; TSURUMI, S.; ICHII, M. Interaction between two auxin-resistant mutants and their effects on lateral root formation in rice (*Oryza sativa* L.). **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 54, n. 393, p. 2701-2708, 2003.

COUDERT, Y.; PERIN, C.; COURTOIS, B.; KHONG, N. G.; GANTET, P. Genetic control of root development in rice, the model cereal. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 15, p. 219-226, 2010.

DAVID-SCHWARTZ, R.; SINHA, N. Evolution and development in plants: bridging the gap. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 168, p. 49-59, 2007.

DE SMET, I.; VASSILEVA, V.; DE RYBEL, B.; LEVESQUE, M. P.; GRUNEWALD, W.; VAN DAMME, D.; VAN NOORDEN, G.; NAUDTS, M.; VAN ISTERDAEL, G.; DE CLERCO, R.; FRIML, J.; JÜRGENS, G.; INGRAM, G. C.; INZÉ, D.; BENFEY, P. N.; BEECKMAN, T. Receptor-like kinase ACR4 restricts formative cell divisions in the Arabidopsis root. **Science**, Washington, v. 322, p. 594-597, 2008.

DE SMET, I.; LAU, S.; VOSS, U.; VANNESTE, S.; BENJAMINS, R.; RADEMACHER, E. H.; SCHLERETH, A.; DE RYBEL, B.; VASSILEVA, V.; GRUNEWALD, W.; NAUDTS, M.; LEVESQUE, M. P.; EHRISMANN, J. S.; INZÉ, D.; LUSCHNIG, C.; BENFEY, P. N.; WEIJERS, D.; VAN MONTAGU, M. C.; BENNETT, M. J.; JÜRGENS, G.; BEECKMAN, T. Bimodular auxin response controls organogenesis in Arabidopsis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 107, n. 6, p. 2705-2710, 2010a.

DE SMET, I.; LAU, S.; MAYER, U.; JÜRGENS, G. Embryogenesis—the humble beginnings of plant life. **The Plant Journal**, Oxford, v. 61, n. 6, p. 959-970, 2010b.

DELLO IOIO, R.; LINHARES, F. S.; SCACCHI, E.; CASAMITJANA-MARTINEZ, E.; HEIDSTRA, R.; COSTANTINO, P.; SABATINI, S. Cytokinins determine Arabidopsis root-meristem size by controlling cell differentiation. **Current Biology**, London, v. 17, n. 8, p. 678-682, 2007. DEMCHENKO, N. P.; DEMCHENKO, K. N. Resumption of DNA synthesis and cell division in wheat roots as related to lateral root initiation. **Russian Journal of Plant Physiology**, New York, v. 48, p. 755-764, 2001.

DEN HERDER, G.; VAN ISTERDAEL, G.; BEECKMAN, T.; DE SMET, I. The roots of a new green revolution. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 15, n. 1, p. 600-607, 2010.

DEPUYDT, S.; HARDTKE, C. S. Hormone signaling cross talk in plant growth regulation. **Current Biology**, London, v. 21, p. 365-373, 2011.

DI LAURENZIO, L.; WYSOCKA-DILLER, L.; MALAMY, J.; PYSH, P.; HELARIUTTA, L.; FRESHOUR, Y.; BENFEY, P. The SCARECROW gene regulates an asymmetric cell division that is essential for generating the radial organization of the Arabidopsis root. **Cell**, Cambridge, v. 86, n. 3, p. 423-433, 1996.

DING, Z.; FRIML, J. Auxin regulates distal stem cell differentiation in Arabidopsis roots. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 107, n. 26, p. 12046-12051, 2010.

DOLAN, L.; JANMAAT, K.; WILLEMSSEN, V.; LINSTED, P.; POETHIG, S. ROBERTS, K.; SCHERES, B. Cellular organisation of the Arabidopsis thaliana root. **Development**, Cambridge, v. 119, n. 1, p. 71-84, 1993.

ERDELSKA, O.; VIDOVENCOVA, Z. Development of adventitious seminal root primordia during embryogenesis. **Biologia**, Bratislava, v. 48, p. 85-88, 1993.

FELDMAN, L. The maize root. In: FREELING, M.; WALBOT, V. (Ed.). **The maize handbook**. New York: Springer, 1994. p. 29-37.

FITTER, A. H. The ecological significance of root system architecture: an economic approach. In: ATKINSON, D. (Ed.). **Plant root growth: an ecological perspective**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1991. p. 229-243.

GALINHA, C.; HOFHUIS, H.; LUIJTEN, M.; WILLEMSSEN, V.; BLILOU, I.; HEIDSTRA, R.; SCHERES, B. PLETHORA proteins as dose-dependent master regulators of Arabidopsis root

development. **Nature**, London, v. 449, n. 7165, p. 1053-1057, 2007.

GARAY-ARROYO, A.; DE LA PAZ SÁNCHEZ, M.; GARCÍA-PONCE, B.; AZPEITIA, E.; ALVAREZ-BUYLLA, E. R. Hormone symphony during root growth and development. **Developmental Dynamics**, New York, v. 241, p. 1867-1885, 2012.

GEISLER, M.; MURPHY, A. S. The ABC of auxin transport: the role of P-glycoproteins in plant development. **FEBS Letters**, Amsterdam, v. 580, p. 1094-1102, 2006.

GELDNER, N.; ANDERS, N.; WOLTERS, H.; KEICHER, J.; KOMBERGER, W.; MULLER, P.; DELBARRE, A.; UEDA, T.; NAKANO, A.; JÜRGENS, G. The *Arabidopsis* GNOM ARF-GEF mediates endosomal recycling, auxin transport, and auxin-dependent plant growth. **Cell**, Cambridge, v. 112, p. 219-230, 2003.

GELDNER, N.; RICHTER, S.; VIETEN, A.; MARQUARDT, S.; TORRES-RUIZ, R. A.; MAYER, U.; JÜRGENS, G. Partial loss-of-function alleles reveal a role for GNOM in auxin transport-related, post-embryonic development of *Arabidopsis*. **Development**, Cambridge, v. 131, n. 2, p. 389-400, 2004.

GEWIN, V. Food: an underground revolution. **Nature**, London, v. 466, p. 552-553, 2010.

GHANEM, M. E.; HICHRI, I.; SMIGOCKI, A. C.; ALBACETE, A.; FAUCONNIER, M. L.; DIATLOFF, E.; MARTINEZ-ANDUJAR, C.; LUTTS, S.; DODD, I. C.; PÉREZ-ALFOCEA, F. Root-targeted

biotechnology to mediate hormonal signaling and improve crop stress tolerance. **Plant Cell Report**, Berlin, v. 30, p. 807-823, 2011.

GILLILAND, L. U.; ASMUSSEN, M. A.; MCKINNEY, E. C.; MEAGHER, R. B. Detection of deleterious genotypes in multigenerational studies. I. Disruptions in individual *Arabidopsis* actin genes. **Genetics**, v. 149, p.717-725, 1998.

GILROY, S.; JONES, D. L. Through form to function: root hair development and nutrient uptake. **Trends in Plant Sciences**, Oxford, v. 5, p. 56-60, 2000.

GIULINI, A.; WANG, J.; JACKSON, D. Control of phyllotaxy by the cytokinin-inducible response regulator homologue ABPHYL1. **Nature**, London, v. 430, p. 1031-1034, 2004.

GLOVER, J. D.; COX, C. M.; REGANOLD, J. P. Future farming: a return to roots? **Scientific American**, New York, v. 297, p. 82-89, 2007.

GOH, J.; JOI, S.; MIMURA, T.; FUKAKI, H. The establishment of asymmetry in *Arabidopsis* lateral root founder cells is regulated by LB16/ASL18 and related LBD/ASL proteins. **Development**, Cambridge, v. 139, p. 883-893, 2012.

GREBE, M.; GADEA, J.; STEINMANN, T.; KIENTZ, M.; RAHFELD, J. U.; SALCHERT, K.; KONCZ, C.; JÜRGENS, G. A conserved domain of the *Arabidopsis* GNOM protein mediates subunit interaction and cyclophilin 5 binding. **Plant Cell**, Rockville, v. 12, p. 343-356, 2000.

HAGEN, G. T. Auxin-responsive gene expression: genes, promoters and regulatory factors. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 49, p. 373-385, 2002.

HALA, M.; COLE, R.; SYNEK, L.; DRDAVA, E.; PECENKOVA, T.; NORDHEIM, A.; LAMKEMEYER, T.; MADLUNG, J.; HOCHHOLDINGER, F.; FOWLER, J. E.; ZARSKY, V. An exocyst complex functions in plant cell growth in *Arabidopsis* and tobacco. **Plant Cell**, Rockville, v. 20, p. 1330-1345, 2008.

HAMANN, T.; BENKOVA, E.; BÄURLE, I.; KIENTZ, M.; JÜRGENS, G. The *Arabidopsis* *BODENLOS* gene encodes an auxin response protein inhibiting MONOPTEROS-mediated embryo patterning. **Genes & Development**, Cold Spring Harbor, v. 16, n. 13, p. 1610-1615, 2002.

HELARIUTTA, Y.; FUKAKI, H.; WYSOCKA-DILLER, J.; NAKAJIMA, K.; JUNG, J.; SENA, G.; HAUSER, M. T.; BENFEY, P. N. The *SHORT-ROOT* gene controls radial patterning of the *Arabidopsis* root through radial signaling. **Cell**, Cambridge, v. 101, n. 5, p. 555-567, 2000.

HETZ, W.; HOCHHOLDINGER, F.; SCHWALL, M.; FEIX, G. Isolation and characterization of *rtcs*, a maize mutant deficient in the formation of nodal roots. **Plant Journal**, Oxford, v. 10, p. 845-857, 1996.

HIROSE, N.; MAKITA, N.; KOJIMA, M.; KAMADA-NOBUSADA, T.; SAKAKIBARA, H. Overexpression of a type-A response regulator alters rice morphology and cytokine in metabolism. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 48, p. 523-539, 2007.

HOCHHOLDINGER, F. The maize root system: morphology, anatomy and genetics. In: BENNETZEN, J.; HAKE, S. (Ed.). **Handbook of maize**. New York: Springer, 2009. p. 145-160.

HOCHHOLDINGER, F.; DEMBINSKY, D. Genetic dissection of root formation in maize (*Zea mays*) reveals root-type specific developmental programmes. **Annals of Botany**, London, v. 93, p. 359-368, 2004.

HOCHHOLDINGER, F.; FEIX, G. Early post-embryonic root formation is specifically affected in the maize mutant *lrt1*. **Plant Journal**, Oxford, v. 16, p. 247-255, 1998.

HOCHHOLDINGER, F.; PARK, W. J.; FEIX, G. Cooperative action of SLR1 and SLR2 is required for lateral root specific cell-elongation in maize. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 125, n. 3, p. 1529-1539, 2001.

HOCHHOLDINGER, F.; PARK, W. J.; SAUER, M.; WOLL, K. From weeds to crops: genetic analysis of root development in cereals. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 9, p. 42-48, 2004a.

HOCHHOLDINGER, F.; TUBEROSA, R. Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 12, p. 172-177, 2009.

Hochholdinger, F.; Wen, T. J.; Zimmermann, R.; Chimot-Marolle P.; Costa e Silva, O. da; Bruce, W.; Lamkey, K. R.; Wienand, U.; Schnable, O. S. The maize (*Zea mays* L.) *roothairless3* gene encodes a putative GPI-anchored, monocot-specific, COBRA-like protein that significantly affects grain yield. **Plant Journal**, Oxford, v. 54, p. 888-898, 2008.

HOCHHOLDINGER, F.; WOLL, K.; SAUER, M.; DEMBINSKY, D. Genetic dissection of root formation in maize (*Zea mays* L.) reveals root-type specific developmental programmes. **Annals of Botany**, London, v. 93, p. 359-368, 2004b.

HODGE, A.; BERTA, G.; DOUSSAN, C.; MERCHAN, F.; CRESPI, M. Plant root growth, architecture and function. **Plant and Soil**, The Hague, v. 321, p.153-187, 2009.

IMIN, J.; NIZAMIDIN, M.; WU, T.; ROLFE, G. Factors involved in root formation in *Medicago truncatula*. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, p. 439-451, 2007.

INUKAI, Y.; MIWA, M.; NAGATO, Y.; KITANO, H.; YAMAUCHI, A. Characterization of rice mutants deficient in the formation of crown roots. **Breeding Science**, Tokyo, v. 51, p. 123-129, 2001.

INUKAI, Y.; SAKAMOTO, T.; UEGUCHI-TANAKA, M.; SHIBATA, Y.; GOMI, K.; UMEMURA, I.; HASEGAWA, L.; ASHIKARI, M.; KITANO, H.; MATSUOKA, M. Crown rootless1, which is essential for crown root formation in rice, is a target of an AUXIN RESPONSE FACTOR in auxin signaling. **Plant Cell**, Rockville, v. 17, p. 1387-1396, 2005.

ITOH, J.; NONOMURA, K. I.; IKEDA, K.; YAMAKI, S.; INUKAI, Y.; YAMAGISHI, H.; KITANO, H.; NAGATO, Y. Rice plant development: from zygote to spikelet. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 46, p. 23-47, 2005.

JIANG, K.; FELDMAN, L. J. Regulation of root apical meristem development. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**, Palo Alto, v. 21, p. 485-509, 2005.

JUNG, J. K. H.; MCCOUCH, S. Getting to the roots of it: genetic and hormonal control of root architecture. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 1-32, 2013.

KAMIYA, N.; NAGASAKI, H.; MORIKAMI, A.; SATO, Y.; MATSUOKA, M. Isolation and characterization of a rice WUSCHEL-type homeobox gene that is specifically expressed in the central cells of a quiescent center in the root apical meristem. **Plant Journal**, Oxford, v. 35, p. 429-441, 2003.

KOIZUMI, K.; SUGIYAMA, M.; FUKUDA, H. A series of novel mutants of *Arabidopsis thaliana* that are defective in the formation of continuous vascular network: calling the auxin signal flow canalization hypothesis into question. **Development**, Cambridge, v. 127, p. 3197-3204, 2000.

LAU, S.; SHAO, N.; BOCK, R.; JÜRGENS, G.; DE SMET, I. Auxin signaling in algal lineages: fact or myth? **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 14, n. 4, p. 182-188, 2009.

LAVENUS, J.; GOH, T.; ROBERTS, I.; GUYOMARC'H, S.; LUCAS, M.; DE SMET, I.; FUKAKI, H.; BEECKMAN, T.; BENNETT, M.; LAPLAZE, L. Lateral root development in *Arabidopsis*: fifty shades of auxin. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 18, n. 8, p. 450-458, 2013.

LEE, H.; KIM, N. Y.; LEE, D. J.; KIM, J. LBD18/ASL20 regulates lateral root formation in combination with LBD16/ASL18 downstream of ARF7 and ARF19 in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 151, p. 1377-1389, 2009.

LEIBFRIED, A.; TO, J. P. C.; BUSCH, W.; STEHLING, S.; KEHLE, A.; DEMAR, M.; KIEBER, J. J.; LOHMANN, U. WUSCHEL controls meristem function by direct regulation of cytokinin-inducible response regulators. **Nature**, London, v. 438, p. 1172-1175, 2005.

LIU, H.; WANG, S.; YU, X.; YU, J.; HE, X.; ZHANG, S.; SHOU, H.; WU, P. ARL1, a LOB-domain protein required for adventitious root formation in rice. **Plant Journal**, Oxford, v. 43, p. 47-56, 2005.

LIU, L.; SHANG-GUAN, K.; ZHANG, B.; LIU, X.; YAN, M.; ZHANG, L.; SHI, Y.; ZHANG, M.; QIAN, Q.; LI, J.; ZHOU, Y. Brittle Culm1, a COBRA-Like protein, functions in cellulose assembly through binding cellulose microfibrils. **PLoS Genetics**, v. 9, n. 8, e1003704, 2013.

LIU, S.; WANG, J.; WANG, L.; WANG, X.; XUE, Y.; WU, P.; SHOU, H. Adventitious root formation in rice requires OsGNOM1 and is mediated by the OsPINs family. **Cell Research**, v. 19, p. 1110-1119, 2009.

MAJER, C.; XU, C.; BERENDZEN, K. W.; HOCHHOLDINGER, F. Molecular interactions of ROOTLESS CONCERNING CROWN AND SEMINAL ROOTS, a LOB domain protein regulating shoot-borne root initiation in maize (*Zea mays* L.). **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences**, London, v. 367, p.1542-1551, 2012.

MAYER, U.; TORRES-RUIZ, R. A.; BERLETH, T.; MISERA, S.; JURGENS, G. Mutations affecting body organization in the Arabidopsis embryo. **Nature**, London, v. 353, p. 402-407, 1991.

MIWA, H.; KINOSHITA, A.; FUKUDA, H.; SAWA, S. Plant meristems: CLAVATA3/ESR-related signaling in the shoot apical meristem and the root apical meristem. **Journal of Plant Research**, Tokyo, v. 122, p. 31-39, 2009.

MOURATOU, B.; BIOU, V.; JOUBERT, A.; COHEN, J.; SHIELDS, D. J.; GELDNER, N.; JÜRGENS, G.; MELANÇON, P.; CHERFILS, J. The domain architecture of large guanine nucleotide exchange factors for the small GTP-binding protein Arf. **BMC Genomics**, v. 6, p. 20, 2005.

MÜLLER, B.; SHEEN, J. Cytokinin and auxin interaction in root stem-cell specification during early embryogenesis. **Nature**, London, v. 453, n. 7198, p. 1094-1097, 2008.

MOCKAITIS, K.; ESTELLE, M. Auxin receptors and plant development: a new signaling paradigm. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**, Palo Alto, v. 24, p. 55-80, 2008.

NIEUWLAND, J.; MAUGHAN, S.; DEWITTE, W.; SCOFIELD, S. The D-type cyclin CYCD4;1 modulates lateral root density in Arabidopsis by affecting the basal meristem region. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 106, p. 22528-22533, 2009.

OKUSHIMA, Y.; OVERVOORDE, P. J.; ARIMA, K.; ALONSO, J. M.; CHAN, A.; CHANG, C.; ECKER, J. R.; HUGHES, B.; LUI, A.; NGUYEN, D.; ONODERA, C.; QUACH, H.; SMITH, A.; YU, G.; THEOLOGIS, A. Functional genomic analysis of the AUXIN RESPONSE FACTOR gene family members in *Arabidopsis thaliana*: unique and overlapping functions of ARF7 and ARF19. **Plant Cell**, Rockville, v. 17, p. 444-463, 2005.

PÉRET, B.; DE RYBEL, B.; CASIMIRO, I.; BENKOVÁ, E.; SWARUP, R.; LAPLAZE, L.; BEECKMAN, T.; BENNETT, M. J. Arabidopsis lateral root development: an emerging story. **Trends in Plant Sciences**, Oxford, v. 14, p. 399-408, 2009.

PETRÁŠEK, J.; MRAVEC, J.; BOUCHARD, R.; BLAKESLEE, J.; ABAS, M.; SEIFERTO VÁ, D.; WI NIEWSKA, J.; TADELE, Z.; KUBEŠ, M.; O VANO VÁ, M.; DHONUKSHE, P.; SKUPA, P.; BENKOVÁ, E.; PERRY, L.; KRECEK, P.; LEE, O. R.; FINK, G. R.; GEISLER, M.; MURPHY, A. S.; LUSCHNIG, C.; ZAZÍMALOVÁ, E.; FRIML, J. PIN proteins perform a rate-limiting function in cellular auxin efflux. **Science**, Washington, v. 312, n. 5775, p. 914-918, 2006.

PETRICKA, J.; WINTER, M.; BENFEY, N. Control of Arabidopsis root development. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 63, p. 563-590, 2012.

RADEMACHER, E. H.; LOKERSE, A. S.; SCHLERETH, A.; LLAVATA-PERIS, C. I.; BAYER, M.; KIENTZ, M.; FREIRE RIOS, A.; BORST, J. W.; LUKOWITZ, W.; JÜRGENS, G.; WEIJERS, D. Different auxin response machineries control distinct cell fates in the early plant embryo. **Developmental Cell**, Cambridge, v. 22, n. 1, p. 211-222, 2012.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal**. 8. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2014.

REBOUILLAT, J.; DIEVART, A.; VERDEIL, J. L.; ESCOUTE, J.; GIESE, G.; BREITLER, J. C.; GANTET, P.; ESPEOUT, S.; GUIDERDONI, E.; PÉRIN, C. Molecular genetics of rice root development. **Rice**, v. 2, p. 15-34, 2009.

RICHTER, S.; ANDERS, N.; WOLTERS, H.; BECKMANN, H.; THOMANN, A.; HEINRICH, R.; SCHRADER, J.; SINGH, M. K.; GELDNER, N.; MAYER, U.; JÜRGENS, G. Role of the GNOM gene in *Arabidopsis* apical-basal patterning - from mutant phenotype to cellular mechanism of protein action. **European Journal of Cell Biology**, Stuttgart, v. 89, p. 138-144, 2010.

SABATINI, S.; HEIDSTRA, R.; WILDWATER, M.; SCHERES, B. Scarecrow is involved in positioning the stem cell niche in the *Arabidopsis* root meristem. **Genes & Development**, Cold Spring Harbor, v. 17, n. 3, p. 354-358, 2003.

SANZ, L.; DEWITTE, W.; FORZANI, C.; PATELL, F.; NIEUWLAND, J.; WEN, B.; QUELHAS, P.; DE JAGER, S.; TITMUS, C.; CAMPILHO, A.; REN, H.; ESTELLE, M.; WANG, H.; MURRAY, J. The *Arabidopsis* D-type cyclin CYCD2;1 and the inhibitor ICK2/KRP2 modulate auxin-induced lateral root formation. **Plant Cell**, Rockville, v. 23, n. 2, p. 641-660, 2011.

SARKAR, A. K.; LUIJTEN, M.; MIYASHIMA, S.; LENHARD, M.; HASHIMOTO, T.; NAKAJIMAM, K.; SCHERES, B.; HEIDSTRA, R.; LAUX, T. Conserved factors regulate signaling in *Arabidopsis thaliana* shoot and root stem cell organizers. **Nature**, London, v. 446, n. 7137, p. 811-814, 2007.

SASS, J. E. Morphology. In: SPRAGUE, G. F. (Ed.). **Corn and corn improvement**. Madison: American Society of Agronomy Publishers, 1997. p. 89-110.

SCHIEFELBEIN, J. W. Cell-fate specification in the epidermis: a common patterning mechanism in the root and shoot. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 6, p. 74-78, 2013.

SCOFIELD, S.; MURRAY, J. A. H. The evolving concept of the meristem. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 60, p. v-vii, 2006.

SHEVELL, D. E.; LEU, W. M.; GILLMOR, C. S.; XIA, G.; FELDMANN, K. A.; CHUA, N. H. EMB30 is essential for normal cell division, cell expansion, and cell adhesion in *Arabidopsis* and encodes a protein that has similarity to Sec7. **Cell**, Cambridge, v. 77, p. 1051-1062, 1994.

SHEVELL, D. E.; KUNKEL, T.; CHUA, N. H. Cell wall alterations in the *Arabidopsis emb30* mutant. **Plant Cell**, Rockville, v. 12, p. 2047-2060, 2000.

SIEBERER, B. J.; KETELAAR, T.; ESSELING, J. J.; EMONS, A. M. Microtubules guide root hair tip growth. **New Phytologist**, Cambridge, v. 167, p. 711-719, 2005.

SMITH, S.; DE SMET, I. Root system architecture: insights from *Arabidopsis* and cereal crops. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences**, London, v. 367, p. 1441-1452, 2012.

STAHL, Y.; GRABOWSKI, S.; BLECKMANN, A.; KÜHNEMUTH, R.; WEIDTKAMP-PETERS, S.; PINTO, K. G.; KIRSCHNER, G. K.; SCHMID, J. B.; WINK, R. H.; HÜLSEWEDE, A.; FELEKYAN, S.; SEIDEL, C. A.; SIMON, R. Moderation of *Arabidopsis* root stemless by CLAVATA1 and ARABIDOPSIS CRINKLY4 receptor kinase complexes. **Current Biology**, v. 23, n. 5, p. 362-371, 2013.

STEINMANN, T.; GELDNER, N.; GREBE, M.; MANGOLD, S.; JACKSON, C. L.; PARIS, S.; GÄLWEILER, L.; PALME, K.;

JÜRGENS, G. Coordinated polar localization of auxin efflux carrier PIN1 by GNOM ARF GEF. **Science**, Washington, v. 286, p. 316-318, 1999.

SWARUP, R.; FRIML, J.; MARCHANT, A.; LJUNG, K.; SANDBERG, G.; PALME, K.; BENNETT, M. Localization of the auxin permease AUX1 suggests two functionally distinct hormone transport pathways operate in the Arabidopsis root apex. **Genes & Development**, Cold Spring Harbor, v. 15, n. 20, p. 2648-2653, 2001.

TARAMINO, G.; SAUER, M.; STAUFFER, J. R.; MULTANI, D.; NIU, X.; SAKAI, H.; HOCHHOLDINGER, F. The maize (*Zea mays* L.) RTCS gene encodes a LOB domain protein that is a key regulator of embryonic seminal and post-embryonic shoot-borne root initiation. **The Plant Journal**, Oxford, v. 50, p. 649-659, 2007.

TO, J. P. C.; HABERER, G.; FERREIRA, F. J.; DERUÈRE, J.; MASON, M. G.; SCHALLER, G. E.; ALONSO, J. M.; ECKER, J. R.; KIEBER, J. J. Type-A *Arabidopsis* response regulators are partially redundant negative regulators of cytokinin signaling. **Plant Cell**, Rockville, v. 16, p. 658-671, 2004.

UGA, Y.; SUGIMOTO, K.; OGAWA, S.; RANE, J.; ISHITANI, M.; HARA, N.; KITOMI, Y.; INUKAI, Y.; ONO, K.; KANNO, N.; INOUE, N.; TAKEHISA, H.; MOTOYAMA, R.; NAGAMURA, Y.; WU, J. Z.; MATSUMOTO, T.; TAKAI, T.; OKUNO, K.; YANO, M. Control of root system architecture by *DEEPER ROOTING 1* increases rice yield under drought conditions. **Nature Genetics**, New York, v. 45, p. 1097-1102, 2013.

VANSTRAELEN, M.; BENKOVÁ, E. Hormonal interactions in the regulation of plant development. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**, Palo Alto, v. 28, p. 463-487, 2012.

VON BEHRENS, I.; KOMATSU, M.; ZHANG, Y.; BERENDZEN, K. W.; NIU, X.; SAKAI, H.; TARAMINO, G.; HOCHHOLDINGER, F. *Rootless with undetectable meristem 1* encodes a monocot-specific AUX/IAA protein that controls embryonic seminal and postembryonic lateral root initiation in maize. **The Plant Journal**, Oxford, v. 66, p. 341-353, 2011.

WANG, H.; NIU, Y.; JIN, C.; CHAI, R.; TANG, C.; ZHANG, Y. Nitric oxide enhances development of lateral roots in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under elevated carbon dioxide. **Planta**, Berlin, v. 237, p. 137-144, 2012.

WEIJERS, D.; SCHLERETH, A.; EHRISMANN, J. S.; SCHWANK, G.; KIENZ, M.; JÜRGENS, G. Auxin triggers transient local signaling for cell specification in Arabidopsis embryogenesis. **Developmental Cell**, Cambridge, v. 10, n. 2, p. 265-270, 2006.

WEN, T. J.; SCHNABLE, P. S. Analyses of mutants of three genes that influence root hair development in *Zea mays* (Gramineae) suggest that root hairs are dispensable. **American Journal of Botany**, Lancaster, v. 81, p. 833-843, 1994.

WOLL, K.; BORSUK, L. A.; STRANSKY, H.; NETTLETON, D.; SCHNABLE, P. S.; HOCHHOLDINGER, F. Isolation, characterization, and pericycle-specific transcriptome analyses of the novel maize lateral and seminal root initiation mutant rum1. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 139, p. 1255-1267, 2005.

WOLL, K.; HOCHHOLDINGER, F. Isolation of a new root mutant *rum1* affected in lateral and seminal root initiation. **Maize Genetics Cooperation Newsletter**, 78, p. 59-60, 2004.

XU, C.; TAI, H.; SALEEM, M.; LUDWIG, Y.; MAJER, C.; BERENDZEN, K. W.; NAGEL, K. A.; WOJCIECHOWSKI, T.; MEELEY, R. B.; TARAMINO, G.; HOCHHOLDINGER, F. Cooperative action of the paralogous maize lateral organ boundaries (LOB) domain proteins RTCS and RTCL in shoot-borne root formation. **New Phytologist**, Cambridge, v. 207, p. 1123-1133, 2015.

YAO, S. G.; TAKETA, S.; ICHII, M. A novel short-root gene that affects specifically early root development in rice (*Oryza sativa* L.). **Plant Science**, Limerick, v. 163, p. 207-215, 2002.

ZHANG, H.; HAN, W.; DE SMET, I.; TALBOYS, P.; LOYA, R.; HASSAN, A.; RONG, H.; JÜRGENS, G.; PAUL KNOX, J.; WANG, M. H. ABA promotes quiescence of the quiescent center and suppresses stem cell differentiation in the Arabidopsis primary root meristem. **The Plant Journal**, Oxford, v. 64, n. 5, p. 764-774, 2010.

ZHANG, Y.; PASCHOLD, A.; MARCON, C.; LIU, S.; TAI, H.; NESTLER, J.; YEY, C. T.; OPITZ, N.; LANZ, C.; SCHNABLE, P. S.; HOCHHOLDINGER, F. The *Aux/IAA* gene *rum1* involved in seminal and lateral root formation controls vascular patterning in maize (*Zea mays* L.) primary roots. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 65, p. 4919-4930, 2014.

ZHANG, Y.; VON BEHRENS, I.; ZIMMERMANN, R.; LUDWIG, Y.; HEY, S.; HOCHHOLDINGER, F. LATERAL ROOT PRIMORDIA 1 of maize acts as a transcriptional activator in auxin signaling

downstream of the Aux/IAA gene rootless with undetectable meristem 1. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 66, n. 13, p. 3855-3863, 2015.

ZHAO, Y.; HU, Y.; DAI, M.; HUANG, L.; ZHOU, D. X. The WUSCHEL-related homeobox gene WOX11 is required to activate shoot-borne crown root development in Rice. **Plant Cell**, v. 21, p. 736-748, 2009.

Literatura Recomendada

CUI, H.; LEVESQUE, M. P.; VERNOUX, T.; JUNG, J. W.; PAQUETTE, A. J.; GALLAGHER, K. L.; WANG, J. Y.; BLILOU, I.; SCHERES, B.; BENFEY, P. N. An evolutionarily conserved mechanism delimiting SHR movement defines a single layer of endodermis in plants. **Science**, Washington, v. 316, p. 421-425, 2007.

HIMANEN, K.; BOUCHERON, E.; VANNESTE, S.; ALMEIDA, E. de; INZE, D.; BEECKMAN, T. Auxin-mediated cell cycle activation during early lateral root initiation. **Plant Cell**, Rockville, v. 14, p. 2339-2351, 2002.

LIVAK, K. J.; SCHMITTGEN, T. D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C(T)}$. **Methods**, San Diego, v. 25, n. 4, p. 402-408, 2001.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. New roots for agriculture: exploiting the root phenome. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences**, London, v. 367, p. 1598-1604, 2012.

PUIG, J.; PAULUZZI, G.; GUIDERDONI, E.; GANTET, P. Regulation of shoot and root development through mutual signaling. **Molecular Plant**, v. 5, n. 5, p. 974-983, 2012.

QUINT, M.; GRAY, W. M. Auxin signaling. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 9, p. 448-453, 2006.

RUÍZ-HERRERA, L.; LÓPEZ-BUCIO, J. Aluminum induces low phosphate adaptive responses and modulates primary and lateral root growth by differentially affecting auxin signaling in *Arabidopsis* seedlings. **Plant and Soil**, The Hague, v. 371, n. 1/2, p. 593-609, 2013.

