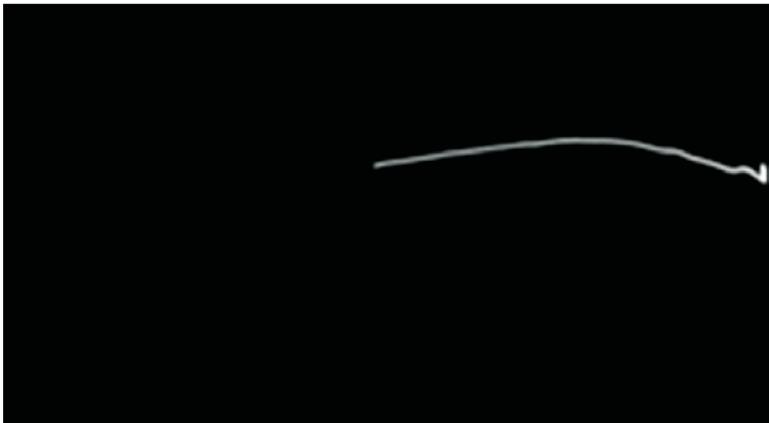


**Morfologia do Sistema Radicular de
Linhagens Recombinantes Endogâmicas
de Milho sob Baixo Nível de Fósforo**



ISSN 1679-0154

Outubro, 2012

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

Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 50

Morfologia do Sistema Radicular de Linhagens Recombinantes Endogâmicas de Milho sob Baixo Nível de Fósforo

Bárbara França Negri

Gabriel Corradi Azevedo

Fabiano Melo Matos

Cláudia Teixeira Guimarães

Sylvia Moraes de Sousa

Embrapa Milho e Sorgo

Sete Lagoas, MG

2012

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: sac@cnpms.embrapa.br

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Sidney Netto Parentoni

Secretário-Executivo: Elena Charlotte Landau

Membros: Flávia Cristina dos Santos Flávio Dessaune Tardin, Eliane

Aparecida Gomes, Paulo Afonso Viana, Guilherme Ferreira Viana 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: Sylvia Moraes de Sousa

1ª edição

1ª impressão (2012): 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

Morfologia do sistema radicular de linhagens recombinantes endogâmicas de milho sob baixo nível de fósforo / Bárbara França Negri ... [et al.]. -- Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2012.

22 p. : il. -- (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1679-0154; 50).

1. *Zea mays*. 2. Genética vegetal. 3. Raiz. I. Negri, Bárbara França. II. Série.

CDD 633.15 (21. ed.)

© Embrapa 2012

Sumário

Resumo	5
Abstract	7
Introdução	9
Material e Métodos	11
Resultados e Discussão	12
Conclusões	20
Agradecimentos	20
Referências	20

Morfologia do Sistema Radicular de Linhagens Recombinantes Endogâmicas de Milho sob Baixo Nível de Fósforo

Bárbara França Negri¹

Gabriel Corradi Azevedo²

Fabiano Melo Matos³

Cláudia Teixeira Guimarães⁴

Sylvia Moraes de Sousa⁵

Resumo

O fósforo (P) é um macronutriente essencial para as plantas, que é absorvido a partir da solução do solo na rizosfera como fosfato inorgânico (Pi), principalmente sob a forma de $H_2PO_4^-$. O sistema radicular é responsável pela absorção do Pi, que chega até a zona de absorção radicular por difusão; portanto, a arquitetura do sistema radicular é um ponto chave na aquisição de P. Este estudo teve como objetivo analisar características radiculares de plantas de milho que podem estar envolvidas na eficiência de aquisição de P. O experimento foi realizado com plântulas de milho dispostas em pastas de arquivo forradas com folhas de papel de germinação, submersas parcialmente (3 cm) em solução nutritiva contendo baixa concentração de P (2,5 μM). Foram avaliadas quatro características

¹Graduanda em Ciências Biológicas, Centro Universitário de Sete Lagoas - UNIFEMM, babinegri@hotmail.com

²Mestre em Fitossanidade e Biotecnologia, UFRRJ, Doutorando em Genética, UFMG, gabriel_portoreal@yahoo.com.br

³Graduado em Engenharia Ambiental, Centro Universitário de Sete Lagoas - UNIFEMM, fabianommatos@gmail.com

⁴Eng.-Agr., Ph.D., Pesquisadora em Genética da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, claudia@cnpmc.embrapa.br

⁵Bióloga, Ph.D., Pesquisadora em Biologia Molecular da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, smsousa@cnpmc.embrapa.br

de raízes (comprimento total, volume total, diâmetro médio e volume de raízes finas) de uma população de 145 linhagens recombinantes endogâmicas (RILs) derivadas do cruzamento entre linhagens de milho contrastantes para eficiência na aquisição de P em campo, L3 (eficiente) e L22 (ineficiente). Alta herdabilidade (79,08 a 86,09%) e baixo coeficiente de variação (7,12 a 22,79%) foram detectados para as características radiculares. A distribuição de frequências, assim com a análise de componentes principais (PCA) mostrou que a população possui ampla diversidade genética. Além disso, foi observada segregação transgressiva para as quatro características radiculares analisadas. O primeiro componente principal (PC1) explicou 68,9% da variação enquanto o segundo componente principal (PC2) explicou 26,2%. PC1 foi explicado principalmente pelo volume e pelo comprimento de raiz, enquanto o PC2 foi explicado principalmente pelo diâmetro da raiz, permitindo a identificação de RILs contrastantes para as características do sistema radicular. Estes resultados fenotípicos poderão ser utilizados no mapeamento de QTLs e na possível associação de tais parâmetros morfológicos com a eficiência de aquisição de P em milho.

Root Traits Analysis of Maize Recombinant Inbred Lines Under Low Phosphorus Condition

Abstract

Phosphorus (P) is an essential macronutrient for plants, which is acquired from the rhizosphere solution as phosphate (Pi), primarily in the form of H_2PO_4^- . The root system is responsible for Pi that is acquired by diffusion, so root system architecture plays an important role on P absorption. This study aimed to analyze maize root traits that could be involved in P acquisition efficiency. We used a paper pouch system that was partially submersed in nutrient solution (3 cm) with low P concentration ($2.5 \mu\text{M}$) under a controlled environment to evaluate four root traits (length, volume, diameter and volume of fine roots) in a population of 145 recombinant inbred lines (RILs) derived from a cross between maize genotypes which have contrasting adaptation to low P availability under field conditions, L3 (efficient) and L22 (inefficient). High heritability (79.1 to 86.1%) and low coefficient of variation (7.1 to 22%) were detected for the root traits. Frequency distribution and Principal Component Analysis (PCA) showed that the RIL population is diverse. Moreover, a transgressive segregation was observed for the four root traits. The first principal component (PC1) explained 68.9% of the variation

while the second principal component (PC2) explained 26.2%. PC1 was explained most by root volume and root length and PC2 was explained mostly by root diameter, allowing identification of the contrasting RILs for root traits. These phenotypic results may be used in the discovery of root morphology QTLs that are also involved on P acquisition efficiency in maize.

Introdução

O milho é um dos cereais mais importantes no mundo devido a sua intensa utilização na alimentação animal e humana, e mais recentemente na produção de biocombustíveis. No Brasil, em 2011/2012 foram plantados 15,1 milhões de hectares, que resultaram na produção de 69,5 milhões de toneladas de grãos (CONAB, 2012), contribuindo com aproximadamente 5% do PIB da agricultura brasileira. Apesar da produtividade do milho estar aumentando, ela ainda se encontra aquém do seu potencial.

A disponibilidade de fósforo (P) no solo é um dos fatores mais limitantes à produtividade agrícola em solos tropicais, uma vez que esse nutriente tem a menor eficiência de uso pelas plantas (BALIGAR; FAGERIA, 1997). A adubação fosfatada é realizada pela adição de altas doses de fosfatos solúveis ao solo, sendo que a maior parte do adubo adicionado torna-se indisponível devido ao processo de fixação, aumentando significativamente os custos de produção. Adicionalmente, esse nutriente não é renovável, sendo derivado da exploração de reservas minerais sedimentares ou magmáticas. Mantendo-se as estimativas de utilização de fosfatos, o pico de exploração das reservas de P será por volta de 2030, o que deve resultar em um significativo aumento nos custos, que afetará principalmente os países em desenvolvimento (VANCE; CHIOU, 2011).

Esse cenário indica que pesquisas voltadas para a obtenção de plantas mais eficientes na aquisição de P, aliadas ao desenvolvimento de tecnologias para aumentar a sua disponibilidade no solo e a eficiência no uso de fertilizantes fosfatados, serão imprescindíveis para garantir a sustentabilidade e a competitividade do agronegócio brasileiro.

A eficiência na utilização de P pelas plantas é uma característica complexa e ainda pouco conhecida. Em milho, a eficiência no uso de P em condições de campo está mais associada com a capacidade da planta em adquirir P do solo (eficiência de aquisição) do que com a sua capacidade em utilizar mais eficientemente o P no interior da planta (eficiência de utilização interna) (PARENTONI; SOUZA JÚNIOR, 2008). Os principais mecanismos ligados à eficiência de aquisição de fósforo podem ser agrupados em: modificações de atributos morfológicos da raiz, modificações de características químicas na rizosfera, alterações de características fisiológicas na cinética de absorção, alterações em processos bioquímicos e interações com microorganismos, principalmente fungos micorrízicos (MARSCHNER, 1995; LYNCH, 1995; BALIGAR et al., 2001; LYNCH; BROWN, 2012).

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

Este trabalho teve como objetivo avaliar características morfológicas do sistema radicular de linhagens recombinantes endogâmicas (RILs) de milho em solução nutritiva sob baixo P.

Material e Métodos

Materiais genéticos

Foram utilizadas 145 famílias F7 de linhagens recombinantes endogâmicas (RILs) derivadas do cruzamento entre duas linhagens de milho contrastantes para aquisição de P em campo, a L3, eficiente, e a L22, ineficiente (DE SOUSA et al., 2012), provenientes do programa de melhoramento da Embrapa Milho e Sorgo.

Caracterização morfológica do sistema radicular

As sementes de milho foram desinfetadas com hipoclorito de sódio 0,5% por 5 minutos, lavadas com água destilada e germinadas em papel de germinação em câmara de crescimento. Após quatro dias, foram selecionadas três plântulas uniformes para cada uma das quatro repetições. Para garantir o estresse de P foi retirado o endosperma, visando eliminar as reservas nutricionais da planta. Utilizou-se solução nutritiva de Magnavaca modificada (pH 5,65) (MAGNAVACA et al., 1987) com 2,5 μM de P em um sistema composto de pastas de arquivo forradas com papel de germinação (HUND et al., 2009). Os experimentos foram realizados em câmara de crescimento com temperatura diurna média de 27 ± 3 °C, noturna de 20 ± 3 °C e fotoperíodo de 12 horas, sob aeração contínua. A solução nutritiva, em contato com aproximadamente 3 cm das pastas, foi trocada a cada três dias (DE SOUSA et al., 2012).

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: comprimento total (cm), diâmetro médio (mm), volume total (cm³), e volume de raízes finas com diâmetro entre 1 e 2 mm (cm³) (DE SOUSA et al., 2012).

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado. Foi feita análise de variância (ANOVA) com comparações de médias usando o teste LSD ($p < 0,05$) usando os programas SAS (version 8.2; SAS Institute, Cary, NC) e GENES (CRUZ, 2006). A Análise de Componentes Principais (PCA) foi feita para as 145 RILs e os dois parentais (L3 e L22) utilizando variáveis-padrão com o programa SAS (versão 8.2; SAS Institute, Cary, NC).

Resultados e Discussão

Para estudar a morfologia radicular, 145 RILs de milho e seus parentais foram analisados sob baixo P. As características radiculares foram analisadas apenas em baixo P, pois um estudo anterior com os parentais, L3 e L22, mostrou que é possível detectar diversidade fenotípica com 2,5 μM de P em solução nutritiva e que não há interação genótipo x dose de P para comprimento, volume e diâmetro médio de raiz (DE SOUSA et al., 2012). As RILs apresentaram diferenças significativas ($p < 0,001$) para as quatro características analisadas (comprimento total, diâmetro médio, volume total e volume de raízes finas).

O diâmetro apresentou correlação negativa com o comprimento e volume, que foram altamente correlacionados entre si (Tabela 1). O volume total e o volume de raízes finas tiveram alta correlação. Além disso, foi observada alta herdabilidade e baixo coeficiente de variação para as quatro características (Tabela 2), indicando confiabilidade dos dados. A análise de variância fenotípica mostrou que a variância ambiental contribuiu menos do que a variância

genética, confirmando que os fenótipos observados se devem mais aos componentes genéticos do que ao ambiente.

Tabela 1. Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis comprimento total (C), diâmetro médio (D), volume total (V) e volume de raízes finas (V2).

	C	D	V	V2
C	1,00			
D	-0,60	1,00		
V	0,89	-0,24	1,00	
V2	0,67	0,04	0,88	1,00

Tabela 2. Média, coeficiente de variação (CV), herdabilidade (h^2), variância fenotípica, variância ambiental e variância genética de comprimento total (C), diâmetro médio (D), volume total (V) e volume de raízes finas (V2) de raízes de 145 RILs provenientes do cruzamento L3xL22.

	C	D	V	V2
Média	140,48	0,88	0,83	0,45
CV (%)	22,04	7,12	19,38	22,79
h^2 (%)	86,09	79,08	81,65	81,83
Variância fenotípica	1969,52	0,005	0,04	0,017
Variância ambiental	273,79	0,001	0,01	0,003
Variância genética	1695,73	0,004	0,03	0,014

Para conhecer as características radiculares da população de RILs, foi calculada a distribuição da frequência para cada uma das quatro características analisadas. Os extremos do gráfico tiveram um menor número de genótipos para todas as características (Figura 1), como seria esperado para características de herança quantitativa. O comprimento da raiz variou de 57,02 a 309,78 cm (Figura 1), com média de 140,48 cm (Tabela 2), já os valores de diâmetro médio ficaram entre 0,72 a 1,12 mm (Figura 1), com média de 0,88 mm (Tabela 2). O volume total das raízes variou de 0,44 a 1,44 cm³ (Figura 1), com média de 0,83 cm³ (Tabela 2), enquanto o volume de raízes finas foi de 0,20 a 0,82 cm³ (Figura 1), com média de 0,45 cm³ (Tabela 2).

Para comprimento e diâmetro médio, foi observado que as linhagens parentais (L3 e L22) ficaram nas classes intermediárias, enquanto que para volume total e volume de raízes finas o parental L3 ficou na classe intermediária, enquanto o parental L22 ficou em na classe extrema de menor valor (Figura 1). Apesar de os parentais pertencerem a grupos heteróticos diferentes (L3 – flint e L22 – dent) e se mostrarem geneticamente divergentes quando genotipados com outras 770 linhagens de milho usando 1034 SNPs (LU et al., 2009), eles não possuem 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 parentais (VICENTE; TANKSLEY, 1993). 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. Este tipo de segregação também foi observada para características de raízes adventícias em RILs de feijão crescidas em diferentes níveis de P (OCHOA et al., 2006). A segregação transgressiva permite a identificação de genótipos superiores para determinados caracteres de interesse agrônomo.

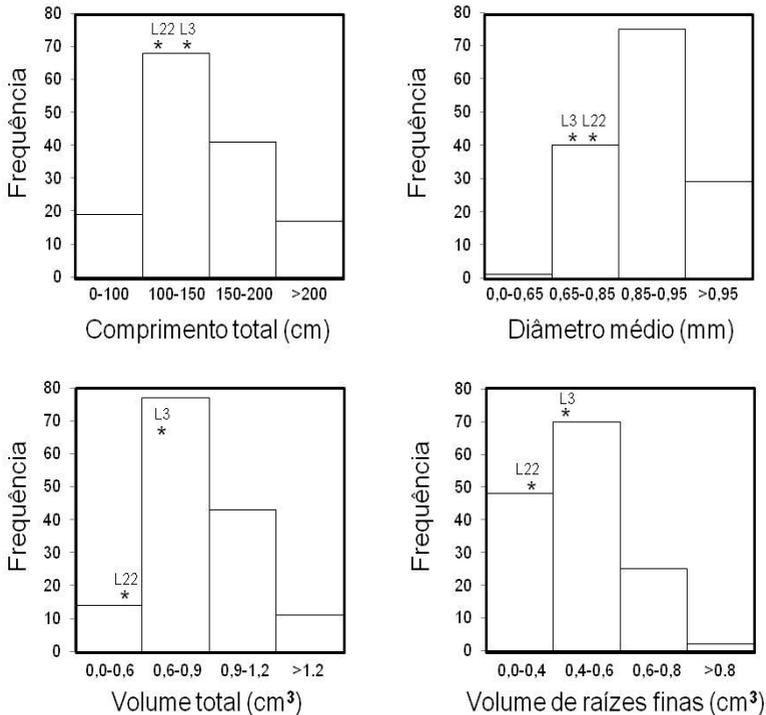


Figura 1. Frequência da distribuição de comprimento total (cm), diâmetro médio (mm), volume total (cm³) e volume de raízes finas (1-2 mm) (cm³) na população de 145 RILs provenientes do cruzamento L3xL22, crescida sob baixo P. Os parentais estão indicados por asteriscos.

A análise de componentes principais (PCA) permitiu diferenciar RILs de milho contrastantes com base nas quatro características

morfológicas de raiz analisadas. O primeiro componente principal (PC1) explicou 68,9% da variação enquanto o segundo componente principal (PC2) explicou 26,2% da variação (Figura 2). O PC1 teve coeficientes positivos de autovetores para todas as variáveis, exceto para o diâmetro médio da raiz, enquanto o PC2 teve coeficiente negativo para comprimento total (Tabela 3). O PC1 foi explicado principalmente pelo comprimento, volume total e de raízes finas, enquanto o PC2 foi explicado principalmente pelo diâmetro médio radicular. Estas análises permitiram a identificação de grupos contrastantes de RILs para características do sistema radicular (Figura 2).

Tabela 3. Análise de Componentes Principais (PCA) das características da raiz (comprimento total, diâmetro médio, volume total, volume de raízes finas). Autovetores, autovalores e a proporção acumulativa da variância total são mostrados para cada componente principal (PC).

Variáveis	PC1	PC2
Comprimento total (cm)	0,58	-0,21
Diâmetro médio (mm)	-0,26	0,84
Volume total (cm ³)	0,58	0,18
Volume de raízes finas (cm ³)	0,51	0,46
Autovetores	2,75	1,12
Variância acumulada	68,9 (%)	96,1 (%)

As imagens das raízes dos genótipos (Figura 3) exemplificam o que foi mostrado no gráfico de PCA (Figura 2). Os genótipos G109, G113 e G55 apresentaram menores valores para comprimento e volume (Figuras 2 e 3), enquanto os genótipos G66, G114 e G88 exibiram os maiores valores de comprimento e volume (Figura 2 e 3). Já os genótipos G55 e G88 apresentaram menor diâmetro

médio, enquanto G109 e G66 apresentaram maior diâmetro médio e G113 e G114 tiveram diâmetro médio intermediário (Figuras 2 e 3). Os genótipos G67 e G101 apresentaram comprimento, volume e diâmetro de raiz intermediários (Figuras 2 e 3). Esses resultados mostram que há variabilidade entre a população para as diferentes características do sistema radicular e que é possível observar fenótipos contrastantes quando são consideradas as extremidades do gráfico. Assim como na análise de frequência (Figura 1), no PCA os parentais L3 e L22 obtiveram valores intermediários para comprimento, volume total, volume de raízes finas e diâmetro médio (Figuras 2 e 3).

Variações quantitativas significativas foram observadas para as quatro características analisadas nesta população de RILs L3xL22. Esta diversidade foi consistente com relatos de variação fenotípica obtidos em população de RILs B73xMo17 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).

É importante ressaltar que o tamanho do sistema radicular é um ponto chave na aquisição de nutrientes, uma vez que quanto maior for a área do solo explorada pelo sistema radicular maior será a absorção de P (LYNCH, 2011). No entanto, é necessário considerar o custo metabólico de um sistema radicular muito desenvolvido em relação à eficiência na aquisição de P. Os resultados fenotípicos obtidos neste trabalho poderão ser utilizados no mapeamento de QTLs de morfologia radicular que também estejam envolvidos com a eficiência na aquisição de P em milho.

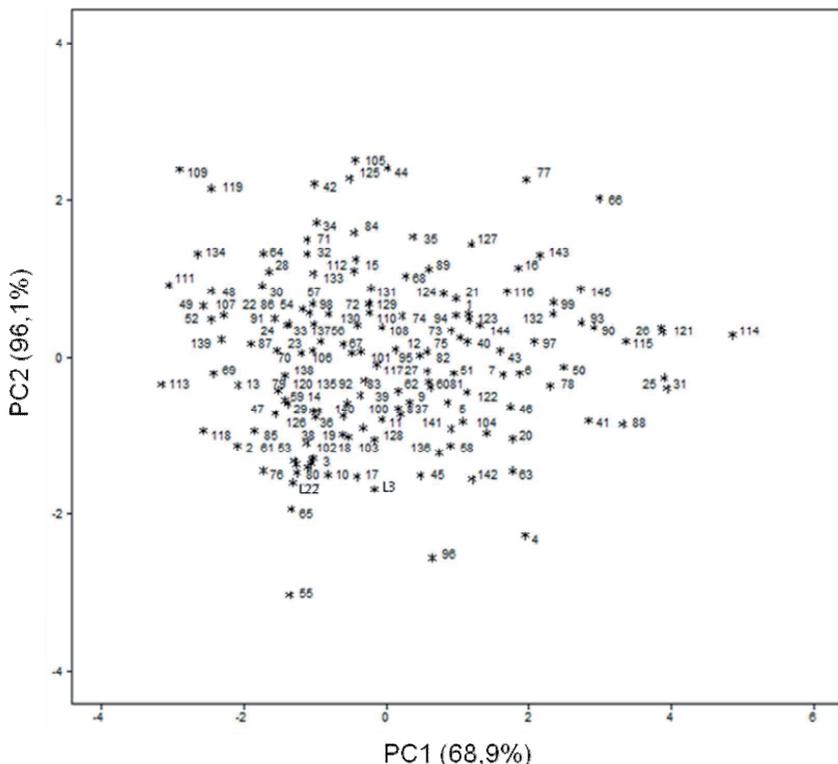


Figura 2. Análise de Componentes Principais (PCA) para as características das raízes (comprimento da raiz, diâmetro médio da raiz, volume total das raízes e volume de raízes finas). A análise de PC foi feita com características radiculares após 13 dias de tratamento em baixo P. A proporção cumulativa da variância total de cada componente principal (PC1 e PC2) é mostrada em cada eixo. Os asteriscos representam os genótipos das 145 RILs e os dois parentais (L3 e L22).

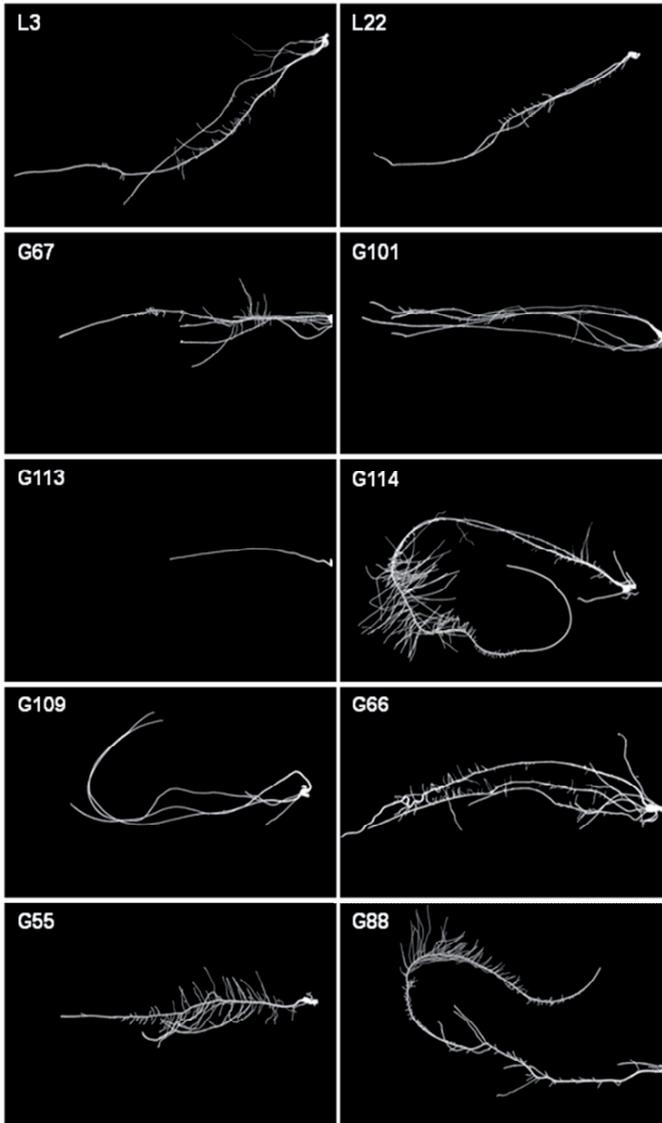


Figura 3. Imagens das raízes dos parentais (L3 e L22) e de RILs (G67, G109, G55, G101, G114, G66, G88) crescidas em solução nutritiva de Magnavaca em baixo nível de P ($2,5 \mu\text{M}$). As sementes foram germinadas por quatro dias e analisadas 13 dias após o após transplante.

Conclusões

As características radiculares das 145 RILs de milho analisadas em solução nutritiva sob baixo P apresentaram baixo coeficiente de variação e alta herdabilidade.

As análises de frequência e de componentes principais mostraram que há variabilidade fenotípica dentro da população e que houve segregação transgressiva considerando as características morfológicas de comprimento, diâmetro médio, volume total e volume de raízes finas.

Agradecimentos

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

Referências

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

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

CONAB. **Companhia Nacional de Abastecimento**. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br/index.php>>. Acesso em: 10 jul. 2012.

CRUZ, C. D. **Programa Genes**: biometria. Viçosa, MG: UFV, 2006. 382 p.

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

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

LU, Y.; YAN, J.; GUIMARÃES, C. T.; TABA, S.; HA, O. Z.; GAO, S.; CHEN, S.; LI, J.; ZHANG, S.; VIVEK, B. S.; MAGOROKOSHO, C.; MUGO, S.; MAKUMBI, D.; PARENTONI, S. N.; SHAH, T.; RONG, T.; CROUCH, J. H.; XU, Y. Molecular characterization of global maize breeding germplasm based on genome-wide single nucleotide polymorphisms. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 120, p. 93-115, 2009.

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

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

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

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

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. New roots for agriculture: exploiting the root phenome. **Philosophical Transaction**, London, v. 367, p. 1598-1604, 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.

MARSCHNER, H. **Mineral nutritional of higher plants**. 2. ed. Boston: Academic Press, 1995.

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.

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

VICENTE, M. C.; TANKSLEY, S. D. QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross. **Genetics**, Austin, v. 134, p. 585-596, 1993.

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**, New York, 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.

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

Embrapa

Milho e Sorgo



Ministério da
**Agricultura, Pecuária
e Abastecimento**

GOVERNO FEDERAL
BRASIL
PAÍS RICO É PAÍS SEM POBREZA