Boletim de Pesquisa 64 e Desenvolvimento ISSN 1679-0154 Janeiro, 2013

Análise Morfológica do Sistema Radicular do Painel de Diversidade de Milho da Embrapa Milho e Sorgo





Janeiro, 2013

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

Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 64

Análise Morfológica do Sistema Radicular do Painel de Diversidade de Milho da Embrapa Milho e Sorgo

Karla Sabrina Magalhães Barbara França Negri Sylvia Morais de Sousa

Embrapa Milho e Sorgo Sete Lagoas, MG 2013 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 Morais de Sousa

1ª edição

1ª impressão (2013): 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

Magalhães, Karla Sabrina.

Análise morfológica do sistema radicular do painel de diversidade de milho da Embrapa Milho e Sorgo / Karla Sabrina Magalhães, Bárbara França Negri, Sylvia Morais de Sousa. -- Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2013.

- 32 p.: il. -- (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1619-0154; 64).
- Raiz. 3. Morfologia vegetal. 3. Genótipo. 4. Zea mays. I. Negri, Bárbara França. II. Sousa, Sylvia Morais de. III. Título. IV. Série. CDD 633.15 (21. ed.)

Sumário

Resumo	5
Abstract	7
Introdução	9
Metodologia	11
Resultados e Discussão	12
Conclusões	20
Agradecimentos	20
Referências	21

Análise Morfológica do Sistema Radicular do Painel de Diversidade de Milho da Embrapa Milho e Sorgo

Karla Sabrina Magalhães¹ Barbara França Negri² Sylvia Morais de Sousa³

Resumo

A estrutura modular das raízes permite que as plantas respondam rapidamente ao ambiente em que elas vivem, tornando-as mais adaptáveis às mudanças ambientais, tais como a disponibilidade de água e nutrientes. Certos tipos de raízes podem ajudar a aumentar a produtividade por causa da sua maior capacidade de adquirir nutrientes e água. Nosso trabalho teve como objetivo estudar as características morfológicas do sistema radicular de um painel de diversidade do milho, composto por 200 linhagens do Programa de Melhoramento da Embrapa Milho e Sorgo. As sementes de milho foram esterilizadas e germinadas por quatro dias. As plântulas uniformes foram transferidas para pastas de papel e mantidas em solução nutritiva de Magnavaca (pH 5,6), que foi trocada a cada três dias, sob condições controladas. As raízes das plantas foram fotografadas depois de 13 dias, e as imagens

Mestranda em Bioengenharia Celular e Tecidual, Universidade Federal de São João del-Rei – UFSJ, karlasabrina@gmail.com

²Mestranda em Bioengenharia Celular e Tecidual, Universidade Federal de São João del-Rei – UFSJ, babinegri@hotmail.com

³Bióloga, Ph.D., Pesquisadora em Biologia Molecular da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG, sylvia.sousa@embrapa.br

foram processadas e analisadas com os softwares RootReader e WhinRhizo. Quatro características de raízes foram quantificadas: comprimento total, diâmetro médio, volume total e volume de raízes finas (1-2 mm). Baixo coeficiente de variação, 25,26, 6,55, 20,20 e 24,45%, e alta herdabilidade, 78,55, 81,64, 80,26 e 79,98%, foram encontrados para comprimento total, diâmetro médio, volume total e volume das raízes mais finas, respectivamente. O uso da Análise de Componentes Principais (PCA) permitiu a diferenciação dos genótipos com base nas características radiculares. PC1 explicou 65,04% e PC2, 32,90% da variação das linhagens de milho. PC1 apresentou coeficientes positivos de autovetores para todas as variáveis, exceto para diâmetro da raiz, e foi explicado principalmente pelo comprimento e volume. Já o PC2 teve coeficiente negativo de autovetores para comprimento e foi explicado principalmente pelo diâmetro. A distribuição de frequências, assim como a análise de componentes principais (PCA), mostrou que a população possui ampla diversidade genética. As informações geradas por este estudo serão úteis para o estabelecimento de estratégias de seleção precoce de plantas de milho com características morfológicas de raiz que permitam a aquisição mais eficiente de água e nutrientes.

Root morphological analysis of Embrapa Maize and Sorghum maize diversity panel

Abstract

The modular structure of roots enables them to guickly respond to their surrounding environment, making plants more adaptable to environmental changes, such as water availability and nutrient supply. Certain root system types can help increase the yield due to their higher efficiency to acquire nutrients and water. Our work aimed to study root morphological traits on a maize diversity panel, composed of two hundred inbred lines from Embrapa Maize and Sorghum breeding program. Maize seeds were sterilized and germinated for four days. Uniform seedlings were transferred to moistened paper pouches and kept in Magnavaca's solution (pH 5.6), which was changed every three days, under controlled conditions. In order to analyze and quantify root traits, roots were photographed after 13 days, and the images were processed and analyzed using RootReader and WhinRhizo software. Four root traits were quantified: root total length, root average diameter, root total volume and fine root volume (1-2 mm). Low coefficient of variation, 25.26, 6.55, 20.20 and 24.45%, and high heritability, 78.55, 81.64, 80.26 and 79.98%, were detected

for total length, average diameter, total volume and volume of fine roots, respectively. Principal Component Analysis (PCA) was applied, enabling differentiation of genotypes based on the selected root morphology traits. PC1 explained 65.04% and PC2 explained 32.90% of variation of maize lines. PC1 had positive eigenvector coefficients for all variables, except for root diameter, and was explained mostly by length and volume. PC2 had a negative eigenvector coefficient for length and was explained mostly by root diameter. Frequency distribution and Principal Component Analysis (PCA) showed that the panel population is phenotypically diverse. The information generated by this study will be useful for establishing early selection strategies for selecting maize plants more efficient in water and nutrient acquisition.

Introdução

O milho é o terceiro cereal mais cultivado no mundo e tem grande importância econômica por causa da sua utilização na alimentação humana e animal, sendo o principal componente na ração de aves, suínos e bovinos. No Brasil, na safra 2012/2013, foram plantados 14,7 milhões de hectares, que resultaram na produção de 72,2 milhões de toneladas de grãos (CONAB, 2013).

Enquanto grandes produtores utilizam grande quantidade de fertilizantes e irrigação, causando um impacto ambiental significativo, a seca e a baixa fertilidade são dois dos principais gargalos para o aumento da produção de milho por pequenos produtores. (VITOUSEK et al., 1997; PARRY, 1998; BEMAN et al., 2005; LYNCH; BROWN, 2012). Com as alterações climáticas globais, aumento de temperaturas e de estresse hídrico, os estresses abióticos deverão ficar mais severos nas próximas décadas. 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 (LYNCH; BROWN, 2012).

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 (LYNCH; BROWN, 2012). Genótipos eficientes na aquisição de água e de nutrientes com baixa mobilidade no solo podem aumentar a capacidade de exploração do solo, por meio de modificações na morfologia do sistema radicular, além de converter nutrientes em estado não utilizável em absorvível, por meio da exsudação de compostos

orgânicos ou da associação com microrganismos simbióticos (RENGEL; MARSCHNER, 2005; LYNCH, 2007).

Em muitos solos agricultáveis, o aumento da profundidade radicular leva ao aumento na aquisição de água (RICHARDS et al., 2007). Já o aumento de raízes superficiais leva ao aumento na aquisição de fósforo (P) e nitrogênio (N) (LIU et al., 2008; LAMBERS et al., 2006; ZHU et al., 2005a). Menos da metade do N aplicado é absorvido pelas plantas durante a safra. Um aumento na aquisição de N traria uma enorme redução nos custos de produção, além de reduzir a produção de gases advindos da denitrificação e da produção de fertilizantes e a poluição de água que ocorre por causa da lixiviação. Apenas 5% dos fertilizantes fosfatos são aproveitados pelas plantas cultiváveis durante a safra, portanto, um melhor aproveitamento do P reverteria em ganhos econômicos e ambientais, já que os depósitos de P são limitados e seus custos se tornam cada vez mais elevados, além de o P em excesso constituir um importante poluente (CORDELL et al., 2009; FAO, 2010).

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 (INGRAM et al., 2012). O sistema radicular deve ser, portanto, motivo de esforços para desenvolver genótipos que utilizem os recursos do solo de forma mais eficiente (LYNCH; BROWN, 2012). A variação genotípica para arquitetura radicular tem sido associada com a variação na aquisição de P (LYNCH, 2007), N (HIREL et al., 2007) e água (MANSCHADI et al., 2008; HENRY et al., 2011), e algumas características radiculares já estão sendo utilizadas no melhoramento de feijão da África e América Latina (LYNCH; BROWN, 2012).

Uma alternativa para suprir a demanda por maior produtividade em solos de baixa fertilidade e reduzir o uso de fertilizantes é explorar a variabilidade genética de painéis de diversidade, para gerar cultivares mais eficientes na aquisição de água e nutrientes. A utilização das características radiculares em programas de melhoramento de milho poderá ser facilitada pela melhor compreensão da genética, fisiologia e regulação dos elementos da arquitetura radicular. Portanto, este trabalho teve como objetivo caracterizar o sistema radicular de genótipos de um painel de diversidade de milho a fim de gerar informações para o Programa de Melhoramento de Milho da Embrapa Milho e Sorgo.

Metodologia

Materiais genéticos

Foram utilizadas 200 linhagens elites de milho do Banco de Germoplasma e do Programa de Melhoramento da Embrapa Milho e Sorgo (Tabela suplementar 1).

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 três repetições. Utilizou-se solução nutritiva de Magnavaca (pH 5,65) (MAGNAVACA et al., 1987) em um sistema composto de pastas de arquivo forradas com papel de germinação (HUND et al., 2009a). 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 (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) (SOUSA et al., 2012).

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, aplicando-se análise de variância (ANOVA) com comparações de médias feitas pelo teste LSD (p<0,05), utilizando-se os programas SAS (versão 8.2; SAS Institute, Cary, NC) e GENES (CRUZ, 2006). A Análise de Componentes Principais (PCA) foi feita utilizando variáveis-padrão com o programa SAS (versão 8.2; SAS Institute, Cary, NC).""

Resultados e Discussão

O sistema radicular de 200 genótipos do painel de diversidade da Embrapa Milho e Sorgo foi analisado em solução nutritiva 13 dias após o transplante. Os genótipos apresentaram diferenças significativas (p<0,001) para as quatro características analisadas (comprimento total, diâmetro médio, volume total e volume de raízes finas). Foi observada alta herdabilidade e baixo coeficiente de variação para as quatro características (Tabela 1), 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). O diâmetro apresentou correlação negativa com o comprimento e volume,

que foram altamente correlacionados entre si (Tabela 2). O volume total e o volume de raízes finas tiveram alta correlação. Os valores encontrados foram similares aos encontrados anteriormente para estudos de morfologia radicular de milho em linhagens (SOUSA et al., 2012) e população de linhagens recombinantes endogâmicas (RILs) (NEGRI et al., 2012).

Tabela 1. Média, coeficiente de variação (CV), herdabilidade (h²), variância fenotípica (VF), variância ambiental (VA) e variância genética (VG) de comprimento total, diâmetro médio, volume total e volume de raízes finas de raízes de 200 genótipos do painel de diversidade de milho.

Características	Média	CV (%)	h2(%)	VF	VA	VG
Comprimento total (cm)	131,17	25,26	78,55	1706,76	366,11	1340,65
Diâmetro médio (mm)	0,96	6,55	81,64	0,0072	0,0013	0,0059
Volume total (cm³)	0,91	20,20	80,26	0,0570	0,0112	0,0457
Volume raízes finas (cm³)	0,49	24,45	79,98	0,0240	0,0048	0,0192

Tabela 2. Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis comprimento total (C), diâmetro médio (D), volume total (V) e volume de raízes finas (V2).

	С	D	V	V2
С	1,00			
D	-0,57**	1,00		
V	0,83**	-0,07 ^{ns}	1,00	
V2	0,59**	0,22**	0,91**	1,00

^(**) p≤0,01 (*) p≤0,05; (ns) não significativo.

Para conhecer as características radiculares do painel de milho, foi calculada a distribuição de frequência para cada uma das características analisadas (Figura 1). Os extremos do gráfico apresentaram um menor número de genótipos para todas as características radiculares analisadas (Figura 1). O comprimento da raiz variou de 43,17 a 299,31 cm (Figura 1), com média de 131,17 cm (Tabela 2), já os valores de diâmetro médio ficaram entre 0,74 a 1,26 mm (Figura 1), com média de 0,96 mm (Tabela 2). O volume total das raízes variou de 0,41 a 1,64 cm3 (Figura 1), com média de 0,91 cm³ (Tabela 2), enquanto o volume de raízes finas foi de 0.19 a 1,10 cm³ (Figura 1), com média de 0,49 cm³ (Tabela 2). A distribuição foi similar para características do sistema radicular em RILs de milho provenientes do cruzamento entre duas linhagens contrastantes para eficiência de aquisição de P, L3 (eficiente) e L22 (ineficiente) (NEGRI et al., 2012). Além disso, foi semelhante 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) cultivadas sob diferentes níveis de P.

A arquitetura do sistema radicular é fundamental para o crescimento das plantas e sua produtividade. Um sistema radicular mais profundo leva a maior eficiência da aquisição de água e consequentemente a maior tolerância a seca (HUND et al., 2009a) e a maior produtividade (PASSIOURA, 1983). Variedades de arroz e sorgo, adaptados a seca, apresentaram sistema radicular maior, com algumas raízes de maior diâmetro (EKANAYAKE et al., 1985) e raízes mais profundas (LUDLOW et al., 1990; SANTAMARIA et al., 1990). Para entender as diferenças genotípicas que acontecem na aquisição de água, é necessário entender a diferença entre as as raízes laterais finas, com diâmetro menor do que 0,8 mm (CAHN et al., 1989; McCULLY, 1999) e as raízes seminais com maior diâmetro (HUND et al., 2009b). No sistema radicular do milho, as raízes seminais são responsáveis pelas distribuição ampla vertical

e horizontal, mais distantes da base da planta, enquanto as raízes laterais são fundamentais para a exploração de curta distância de água e nutrientes (HUND et al., 2009a; EISSENSTAT, 1992; McCULLY 1999). As raízes laterais do milho têm cerca de oito vezes mais área do que as raízes seminais, portanto, conseguem adquirir mais água (VARNEY; CANNY, 1993). Um estudo feito por Hund et al. (2009b) com duas linhagens contrastante para tolerância a seca em milho mostra que um sistema radicular mais profundo correlaciona-se com a capacidade da planta de adquirir água das camadas mais profundas, possibilitando que os estômatos fiquem abertos por mais tempo em condições limitadas de água. Os genótipos mais tolerantes a seca têm uma menor quantidade de raízes laterais na superfície, porém, possuem raízes seminais mais grossas e mais profundas (HUND et al., 2009b; HUND et al., 2008b). As raízes seminais mais profundas também são importantes para maior eficiência de N (LIU et al., 2008), enquanto as raízes laterais são importantes para a aquisição de P (LAMBERS et al., 2006; ZHU et al., 2005a) e para tolerância a baixas temperaturas (HUND et al., 2008a; HUND et al., 2007).

A análise de componentes principais (PCA) permitiu diferenciar genótipos de milho contrastantes com base nas quatro características morfológicas de raiz analisadas. O primeiro componente principal (PC1) explicou 65,04% da variação, enquanto o segundo componente principal (PC2) explicou 32,90% da variação (Figura 2). O PC1 teve coeficientes positivos de autovetores para todas as variáveis, exceto para o diâmetro médio, 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 para características do sistema radicular

(Figura 2). O estudo detalhado de características radiculares é mais frequente em RILs e seus parentais (TUBEROSA et al., 2002; ZHU et al., 2005ab; ZHU et al., 2006; LIU et al., 2008; HUND et al., 2009b; CAI et al., 2012). Há um estudo com 21 linhagens de milho temperado quanto à organização do sistema radicular embriônico (raízes primárias e seminais) (HUND et al., 2007), no entanto, esta é a primeira vez que um painel de linhagens completo foi analisado.

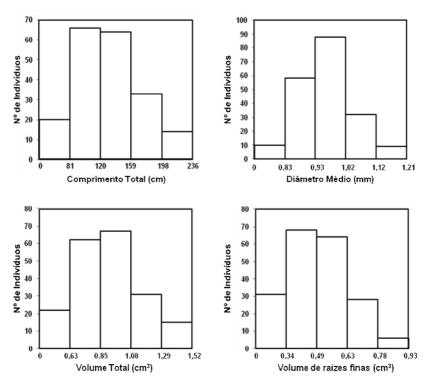


Figura 1. Frequência da distribuição das características de raiz comprimento total (cm), diâmetro médio (mm), volume total (cm³) e volume de raízes finas (1-2 mm) (cm³) na população de 200 genótipos do painel de diversidade de milho, crescida em solução nutritiva.

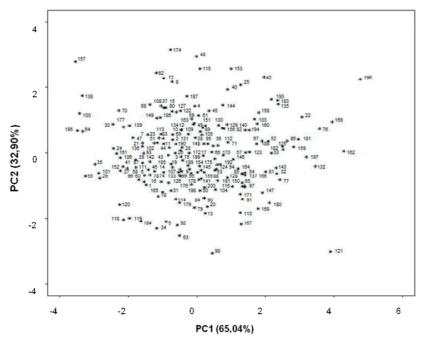


Figura 2. Análise de Componentes Principais (PCA) para as características das raízes (comprimento da raiz, diâmetro médio da raiz, volume total das raízes e volume de raízes finas). A análise de PC foi feita com características radiculares após 13 dias de crescimento em solução nutritiva. A variação de cada componente principal (PC1 e PC2) é mostrada em cada eixo. Os asteriscos representam os 200 genótipos do painel de diversidade.

As imagens das raízes dos genótipos (Figura 3) exemplificam o que foi mostrado no gráfico de PCA (Figura 2). Os genótipos G157, G118 e G195 apresentaram menores valores para comprimento e volume (Figuras 2 e 3), enquanto os genótipos G196, G121 e G162 exibiram os maiores valores de comprimento e volume (Figura 2 e 3). Já os genótipos G118 e G121 apresentaram menor diâmetro médio, enquanto G157 e G196 apresentaram maior diâmetro médio e G195 e G162 tiveram diâmetro médio intermediário (Figuras 2 e 3). Os genótipos G28 e G148 apresentaram comprimento, volume e diâmetro de raiz intermediários (Figuras 2 e 3).

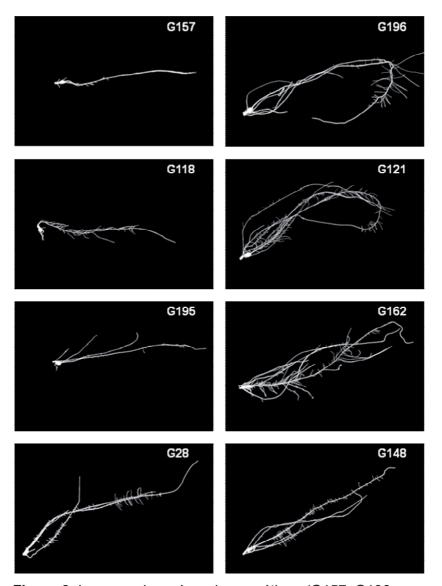


Figura 3. Imagens das raízes dos genótipos (G157, G196, G118, G121, G195, G162, G28 e G148) crescidos em solução nutritiva de Magnavaca. As sementes foram germinadas por quatro dias e analisadas 13 dias após o após transplante.

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)	0,57	-0,32
Diâmetro médio (mm)	-0,16	0,84
Volume total (cm³)	0,61	0,15
Volume de raízes finas (cm³)	0,53	0,42
Autovetores	2,60	1,32
Variância acumulada (%)	65,04	97,94

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

A análise molecular agrega informações importantes sobre as linhagens, sendo uma alternativa interessante para o estudo de relação entre as linhagens. Noventa e quatro dos duzentos genótipos utilizados nesse estudo foram genotipados usando 1034 SNPs com um total de 770 linhagens de milho temperado, tropical e subtropical do México, Zimbabwe, Quênia e China (LU et al., 2009). Os genótipos da Embrapa Milho e Sorgo se dividiram em quatro

grupos heteróticos, sendo dois flint e dois dent (LU et al., 2009), como predito pelas combinações dos dados de campo (PARENTONI et al., 2001). O próximo passo será ampliar os conhecimentos da estrutura dessa população e realizar fenotipagens em campo. Essas informações combinadas com os dados de morfologia radicular serão essenciais para selecionar as melhores combinações de linhagens e maximizar a performance de híbridos que tenham reduzida necessidade de uso de fertilizantes.

Conclusões

As características radiculares dos 200 genótipos do painel de diversidade de milho analisadas em solução nutritiva apresentaram baixo coeficiente de variação e alta herdabilidade.

As análises de frequência e de componentes principais mostraram que há variabilidade fenotípica dentro da população do painel de diversidade considerando as características morfológicas de comprimento total, 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 Embrapa, Capes, CNPq, Fapemig e GCP pelo apoio financeiro.

Referências

BEMAN, J. M.; ARRIGO, K. R.; MATSON, P. A. Agricultural runoff fuels large phytoplankton blooms in vulnerable areas of the ocean. **Nature**, London, v. 434, p. 211-214, 2005.

CAI, H.; CHEN, F.; MI, G.; ZHANG, F.; MAURER, H. P.; LIU, W.; REIF, J. C.; YUAN, L. Mapping QTLs for root system architecture of maize (*Zea mays* L.) in the field at different developmental stages. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 125, p. 1313-1324, 2012.

CAHN, M. D.; ZOBEL, R. W.; BOULDIN, D. R. Relationship between root elongation rate and diameter and duration of growth of lateral roots of maize. **Plant and Soil**, The Hague, v. 119, p. 271-279, 1989.

CONAB. **Companhia Nacional de Abastecimento**. Disponível em: http://www.conab.gov.br/index.php>. Acesso em: 10 fev. 2013.

CORDELL, D.; DRANGERT, J. O.; WHITE, S. The story of phosphorus: global food security and food for thought. **Global Environmental Change**, Guildford, v. 19, p. 292-305, 2009.

CRUZ, C. D. **Programa GENES**: aplicativo computacional em genética e estatística. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2006. 285 p.

EISSENSTAT, D. M. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 15, p. 763-782, 1992.

EKANAYAKE, I. J.; OTOOLE, J. C.; GARRITY, D. P.; MASAJO, T. M. Inheritance of root characters and their relations to drought resistance in rice. **Crop Science**, Madison, v. 25, p. 927-933, 1985. FAO. **Current world fertilizer trends and outlook to 2014**. Rome, 2010.

HENRY, A.; GOWDA, V. R. P.; TORRES, R. O.; McNALLY, K. L.; SERRAJ, R. Variation in root system architecture and drought response in rice (*Oryza sativa*): phenotyping of the OrzaSNP panel in rainfed lowland fields. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 120, p. 205-214, 2011.

HIREL, B.; LE GOUIS, J.; NEY, B.; GALLAIS, A. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 58, p. 2369-2387, 2007.

HUND, A.; RICHNER, W.; SOLDATI, A.; FRACHEBOUD, Y.; STAMP, P. Root morphology and photosynthetic performance of maize inbred lines at low temperature. **European Journal of Agronomy**, v. 27, p. 52-61, 2007.

HUND, A.; FRACHEBOUD, Y.; SOLDATI, A.; STAMP, P. Cold tolerance of maize seedlings as determined by root morphology and photosynthetic traits. **European Journal of Agronomy**, v. 28, p. 178-185, 2008a.

HUND, A.; RUTA, N.; LIEDGENS, M. Rooting depth and water use efficiency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance. **Plant and Soil**, The Hague, v. 318, p. 311-325, 2008b.

HUND, A.; TRACHSEL, S.; STAMP, P. Growth of axile and lateral roots of Maize. I Development of a phenotyping platform. **Plant and Soil**, The Hague, v. 25, p. 335-349, 2009a.

HUND, A.; RUT, N.; LIEDGENS, M. Rooting depth and water use efficiency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance. **Plant and Soil**, The Hague, v. 318, p. 311-325, 2009b.

INGRAM, P. A.; ZHU, J.; SHARIFF, A.; DAVIS, I. W.; BENFEY, P. N.; ELICH, T. High-throughput imaging and analysis of root system architecture in *Brachypodium distachyon* under differential nutrient availability. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences**, London, v. 367, p. 1559-1569, 2012.

LAMBERS, H.; SHANE, M. W.; CRAMER, M. D.; PEARSE, S. J.; VENEKLAAS, E. J. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: Matching morphological and physiological traits. **Annals of Botany**, London, v. 98, p. 693-713, 2006.

LIU, J. C.; LI, J. S.; CHEN, F. J.; ZHANG, F. S.; REN, T. H.; ZHUANG, Z. J.; MI, G. H. Mapping QTLs for root traits under different nitrate levels at the seedling stage in maize (*Zea mays* L.). **Plant and Soil**, The Haque, v. 305, p. 253-265, 2008.

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.;

CROUGH, 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.

LUDLOW, M. M.; SANTAMARIA, J. M.; FUKAI, S. Contribution of osmotic adjustment to grain-yield in Sorghum bicolor (L) Moench under water-limited conditions. 2. Water-stress after anthesis. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 41, p. 67-78, 1990.

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

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

MANSCHADI, A. M.; HAMMER, G. L.; CHRISTOPHER, J. T.; DEVOIL, P. Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Plant and Soil**, The Hague, v. 303, p. 115-129, 2008.

McCULLY, M. E. Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 50, p. 695-718, 1999.

NEGRI, B. F.; AZEVEDO, G. C.; MATOS, F. M.; GUIMARAES, C. T.; SOUSA, S. M. de. Morfologia do sistema radicular de linhagens recombinantes endogâmicas de milho sob baixo nível de fósforo. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2012. (Embrapa Milho e Sorgo. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 50).

PARENTONI, S. N.; MAGALHÃES, J. V.; PACHECO, C. A. P.; SANTOS, M. X.; ABADIE, T.; GAMA, E. E. G.; GUIMARÃES, P. E. O.; MEIRELLES, W. F.; LOPES, M. A.; VASCONCELOS, M. J. V.; PAIVA, E. Heterotic groups based on yield-specific combining ability data and phylogenetic relationship determined by RAPD markers for 28 tropical maize open pollinated varieties. **Euphytica**, Wageningen, v. 121, p. 197-208, 2001.

PARRY, R. Agricultural phosphorus and water quality: a US environmental Protection Agency perspective. **Journal of Environmental Quality**, Madison, v. 27, p. 258-261, 1998.

PASSIOURA, J. B. Roots and Drought Resistance. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 7, p. 265-280, 1983.

RENGEL, Z.; MARSCHNER, P. Nutrient availability and management in the rhizosphere: exploiting genotypic differences. **New Phytologist**, Oxford, v. 168, p. 305-312, 2005.

RICHARDS, R. A.; WATT, M.; REBETZKE, G. J. Physiological traits and cereal germplasm for sustainable agricultural systems. **Euphytica**, Wageningen, v. 154, p. 409-425, 2007.

SANTAMARIA, J. M.; LUDLOW, M. M.; FUKAI, S. Contribution of osmotic adjustment to grain-yield in *Sorghum bicolor* (L) Moench under water-limited conditions. 1. Water–stress before anthesis. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 41, p. 51-65, 1990.

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**, Victoria, v. 39, p. 925-935, 2012.

TUBEROSA, R.; SANGUINETI, M. C.; LANDI, P.; GIULIANI, M. M.; SALVI, S.; CONTI, S. Identification of QTLs for root characteristics in maize grown in hydroponics and analysis of their overlap with QTLs for grain yield in the field at two water regimes. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 48, p. 697-712, 2002.

VARNEY, G. T.; CANNY, M. J. Rates of water-uptake into the mature root-system of maize plants. **New Phytologist**, Oxford, v. 123, p. 775- 786, 1993.

VITOUSEK, P. M.; ABER, J. D.; HOWARTH, R. W.; LIKENS, G. E.; MATSON, P. A.; SCHINDLER, D. W.; SCHLESINGER, W. H.; TILMAN D. G.; VITOUSEK, P. M. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. **Ecological Applications**, Tempe, v. 7, p. 737-750, 1997.

ZHU, J.; KAEPPLER, 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.; KAEPPLER, 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.; KAEPPLER, 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.

Tabela Suplementar 1. Lista dos genótipos analisados com os respectivos pedigrees.

Número genátino	Podigraa
Número genótipo	Pedigree
1	57500.01
2	57500.02
3	57500.03
4	57500.04
5	57500.05
6	57500.06
7	57500.07
8	57500.08
9	513330.01
10	52111760
11	56800.17
12	56800.27
13	56800.43
14	56800.48
15	56800.67

16	56800.73
17	56800.79
18	56800.84
19	5127.33
20	51502020
21	521283
22	521162
23	521274
24	521280
25	521550
26	521254
27	530921
28	530837
29	531003
30	521462
31	L20
32	531360
33	531164
34	521236
35	521237
36	521306
37	521529
38	521521
39	L18 Isabel
40	2841
41	(161x228-3)-1-7 S7
42	262841-1-8-2
43	4040 S6
44	202841-1-1-2
45	504611-28-2 S10
46	228-3

47	TR6DM25
48	262841-1-4-1
49	L3
50	L93
51	TR10DM17
52	L31113-01-1-1 S6
53	161.1 S13
54	504611-01xL3-17 S4
55	(228-31612841-102-2)-1- 4 S5
56	(37333B)-3N-1-1-1-B S6
57	L2/28-3-2
58	(1199228-3)228-3)-3)-1-2-1-1 S4
59	L5046
60	L98-CIM-2-46
61	(L3 x L37)-5-1-1-1 S5
62	(L3x876518)-2-1-1-1 S5
63	L4CT - 39-1-1-B-1
64	(228-3 S3 x 876518)-4-1-1-1 S5
65	L16
66	L57
67	L64
68	L724
69	L723
70	L726
71	L1154
72	L2891
73	L13
74	L1017
75	L527
76	L845
77	L968

78	L420
79	L1011
80	L26
81	L1113-01
82	5184180-04
83	7.1
84	10.2
85	Cat AI 237/67
86	L31.2.1.2
87	L2.3.2.1
88	L22
89	L36
90	L53
91	L19
92	L520
93	30E
94	5E
95	L11
96	L1199
97	L37
98	L4
99	45611
100	512388
101	PF963173
102	PF973239
103	521176
104	531560
105	951041-03
106	CMS 61L10
107	(Pasco14xL3)xL3)-3-2-1-1-2
108	NB5318-9.1-3

109	108.1
110	520992
111	521079
112	521163
113	521255
114	521343
115	530919
116	531542
117	54018-11
118	540350-11
119	540404-11
120	54056-11
121	83.3/28
122	951021-2-2
123	951031-1-1
124	951041-2-2
125	CMS 61L2
126	19.1
127	L1147
128	L1170
129	L13.1.2
130	5133302016-08
131	5761-80
132	5780121
133	5780280
134	5780291
135	5780305
136	578034
137	L6.1.1
138	L8.3.1
139	PF9.01.2.1.1.1

140	(5046xL3)-5-2-1-1
141	L1.2.3
142	L65
143	17.2
144	L1.2.1
145	L1187
146	SP181/71
147	521223
148	530850
149	(106x228-3)-158-1-1-1
150	578073
151	5780120
152	22E
153	541011
154	521549
155	C3-49 S3
156	521538
157	G 176-11.2.1
158	530790
159	C3-86-1
160	(288xL3)xL3)-1-1
161	(5046x228-3)-2-1-1
162	NB 5318-1
163	521225
164	541350
165	541366
166	521524
167	541358
168	NB 5318-4.2
169	530939
170	521573

171	L512733
172	CML 340
173	CML 341
174	CML 343
175	CML 344
176	CML 347
177	CML 348
178	Cateto Colombia 9671
179	5761-19
180	951041-3.2
181	(C3-55 S3 x L3)-2-1-1-1 S3
182	(C3-86-1 S3 x L3)-1-2-1 S3
183	C3 x D1 105 3
184	(G85-18-1x228-3)-1-1-1 S3
185	PF 08
186	PF 19
187	(228-3x4040)-19
188	Piracicaba 14.04B
189	(TR10DM17 x 1017)-1-4
190	723726-45
191	(5046-11-28-2 x TR10DM17)-7
192	(L3 x 280)-2-6
193	(50461128-02 x L3)-15
194	Piracicaba 04.05
195	L56.3.228.9560.58
196	53.207.08
197	L BR 190
198	57330-910
199	S4-P 30F90
200	P 30F90 S1





Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

