

Raízes de plantas anuais: tolerância a estresses ambientais, eficiência na absorção de nutrientes e métodos para seleção de genótipos



CGPE 11542

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

Documentos 357

**Raízes de plantas anuais:
tolerância a estresses
ambientais, eficiência
na absorção de nutrientes
e métodos para seleção
de genótipos**

*Sergio Luiz Gonçalves
Jonathan Paul Lynch
Autores*

Embrapa Soja

Rodovia Carlos João Strass, s/n, acesso Orlando Amaral, distrito da Warta,
Caixa Postal 231, CEP 86001-970, Londrina/PR
Telefone: (43) 3371 6000 Fax: (43) 3371 6100
www.embrapa.br/soja
www.embrapa.br/fale-conosco/sac/

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: *Ricardo Vilela Abdelnoor*

Secretário-Executivo: *Regina Maria Villas Bôas de Campos Leite*

Membros: *Adeney de Freitas Bueno, Adônis Moreira, Alvadi Antonio Balbinot Junior, Claudio Guilherme Portela de Carvalho, Eliseu Binneck, Fernando Augusto Henning, Liliane Márcia Mertz Henning e Norman Neumaier.*

Supervisão editorial: *Vanessa Fuzinatto Dall' Agnol*

Normalização bibliográfica: *Ademir Benedito Alves de Lima*

Editoração eletrônica: *Vanessa Fuzinatto Dall' Agnol*

1ª edição

Versão *On line* (2014).

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 Soja

Gonçalves, Sergio Luiz

Raízes de plantas anuais: tolerância a stresses ambientais, eficiência na absorção de nutrientes e métodos para seleção de genótipo [recurso eletrônico]: / Sergio Luiz Gonçalves, Jonathan Paul Lynch – Londrina: Embrapa Soja, 2014. 67 p. (Documentos/ Embrapa Soja, ISSN : 2176-2937 ; n.357).

1.Raiz. 2.Sistema radicular. 3.Anatomia vegetal. I.Lynch, Jonathan Paul.
II.Título. III.Série.

581.498 CDD (21.ed.)

© Embrapa 2014

Autores

Sergio Luiz Gonçalves

Engenheiro Agrônomo, Dr.
Pesquisador da Embrapa Soja
Londrina/PR
sergio.goncalves@embrapa.br

Jonathan Paul Lynch

Engenheiro Agrônomo, PhD
Professor de Nutrição de Plantas
The Penn State University; State College
Pennsylvania/Estados Unidos
jpl4@psu.edu

Apresentação

Após décadas de pesquisa agronômica, muito se acumulou em conhecimentos sobre as plantas cultivadas. Tais conhecimentos, básicos e multidisciplinares, envolvendo botânica, fisiologia, genética, o ambiente de cultivo, entre outros, permitiram a criação de diferentes cultivares e a geração de inúmeras técnicas de cultivo. Isso permitiu que os rendimentos fossem crescentes ao longo do tempo, possibilitando a manutenção da produção de alimentos nos patamares atuais. As pesquisas, na sua grande maioria, foram voltadas para a parte aérea, privilegiando condições ótimas, principalmente no que se refere à água e aos aspectos nutricionais. Por sua vez, devido a inúmeras dificuldades, as raízes das plantas transformaram-se num elo esquecido na conexão com a produtividade. No entanto, com a evolução do conhecimento em diversas áreas do saber, as raízes puderam ser mais bem estudadas, ficando cada vez mais evidenciada a sua importância e utilidade, apesar de ainda se conhecer muito pouco a respeito delas.

O momento atual, caracterizado por mudanças climáticas, mostra que os ambientes para as plantas poderão mudar do que era ótimo no passado para o que poderá ser incerto no futuro. Os aspectos nutricionais e hídricos, sempre garantidos por boa distribuição de chuvas e quantidades suficientes de fertilizantes passam a gerar dúvidas crescentes. E estes aspectos vistos do ponto de vista das raízes pode ser uma mudança de paradigma necessária a partir de agora.

A presente publicação aborda aspectos teóricos do desenvolvimento de raízes de plantas anuais, enfatizando-se aqueles considerados importantes agronomicamente e que poderão ter papel relevante para a seleção de genótipos adaptados a condições brasileiras, considerando germoplasma, diferentes ambientes e épocas de semeadura. Este documento trás ainda, além dos aspectos teóricos e conceituais, metodologia de obtenção de raízes e possíveis avaliações práticas, sendo uma contribuição ao ensino agrônômico e aos estudos com raízes, ainda em fase inicial no país.

Ricardo Vilela Abdelnoor

Chefe Adjunto de Pesquisa e Desenvolvimento
Embrapa Soja

Resumo

Raízes de plantas anuais: tolerância a estresses ambientais, eficiência na absorção de nutrientes e métodos para seleção de genótipos

Este trabalho descreve sucintamente a potencialidade dos sistemas radiculares das plantas para a ciência agrônoma considerando as crescentes limitações hídricas e nutricionais possíveis no cenário global atual e futuro. São detalhados conceitos teóricos sobre a funcionalidade da arquitetura da raiz, a importância de traços como os pelos radiculares e detalhes da anatomia, enfatizando a formação de aerênquimas diante de estresses ambientais, para plantas anuais, basicamente mono e dicotiledôneas. São diferenciados os tipos característicos de raízes desses tipos de plantas mostrando os ideótipos para a aquisição de água e nutrientes, notadamente fósforo e nitrogênio. É destacada a importância dos pelos radiculares para o aumento da área de absorção de fósforo das raízes, para a liberação de fósforo do solo, além da absorção de água. Os referidos detalhes anatômicos são as modificações ocorrentes nas células do córtex das raízes, formando aerênquimas diante de estresses ambientais como hipoxia, deficiência hídrica, deficiência de fósforo e de nitrogênio. Como parte metodológica são descritas técnicas de obtenção e manuseio de raízes e de avaliação dos traços destacados acima já considerados importantes para o melhoramento de plantas, sendo possível selecionar plantas com a arquitetura

ideal de raízes e plantas cujas raízes apresentem pelos em comprimento e densidade ideais para determinados ambientes. Além disso, diante de estresses, a formação de aerênquimas possibilita a planta seja mais eficiente metabolicamente. Por último foi feita uma aproximação sobre quais seriam os ideótipos de raízes considerando o cenário brasileiro, envolvendo a distribuição hídrica e as épocas de semeadura para os principais ambientes agrícolas do país e possíveis cenários de mudanças climáticas. Além de ser uma contribuição ao ensino agrônomo sobre o tema focado, em seu todo, este trabalho enfatiza a necessidade de novos trabalhos de seleção de plantas adaptadas às esperadas condições adversas, por meio de técnicas de melhoramento, sendo uma contribuição às pesquisas com raízes, ainda em fase inicial no país.

Abstract

Roots of annual plants: tolerance to environmental stresses, efficiency in absorbing nutrients and methods for selection of genotypes

This paper outlines the potential of the root systems of plants for agronomic science considering the increasing water and nutrient limitation in current and possible future global scenario. Theoretical concepts about the functionality of root architecture, the importance of traits such as root hairs and details of anatomy are discussed, emphasizing the formation of aerenchyma facing environmental stresses, to basically mono annuals and dicots. The characteristic roots of these plants are differentiated showing ideotypes to acquire water and nutrients, especially phosphorus and nitrogen. It highlighted the importance of the root hairs to the increase of phosphorus absorption area of the roots and for the release of phosphorus from the soil, in addition to water absorption. Such anatomical details are the changes occurring in the cells of the cortex of the roots, forming aerenchyma before environmental stresses such as hypoxia, water deficiency, deficiency of phosphorus and nitrogen. As part methodological techniques for obtaining and handling roots and evaluating traits highlighted above have considered important for plant breeding are described. It is possible to select plants with the optimal architecture of roots and plants whose roots hairs length and density are ideal for certain environments.

Furthermore, with stresses, the formation of aerenchyma enables the plant to be metabolically more efficient. Finally an approach was taken on what are the ideotypes of roots considering the Brazilian scenario, involving the water distribution and sowing dates for key agricultural environments in the country and possible climate change scenarios. Besides being a contribution to agronomic education on the subject focused on the whole, this work emphasizes the need for further work of selecting plants adapted to adverse conditions expected through breeding techniques, with a contribution to research on roots, still at an early stage in the country.

Sumário

Raízes de plantas anuais: tolerância a estresses ambientais, eficiência na absorção de nutrientes e métodos para seleção de genótipos	13
1. Introdução	13
2. Especificando problemas de hoje e amanhã: justificativas para a seleção de plantas adaptadas a cenários restritivos.....	15
3. A arquitetura das raízes das plantas anuais	19
3.1. O sistema radicular das monocotiledôneas.....	19
3.1.1. As raízes seminais.....	20
3.1.2. As raízes nodais.....	21
3.2. O sistema radicular das dicotiledôneas	22
3.3. Estrutura primária da raízes.....	25
4. Traços de raízes importantes contra estresses ambientais.....	27
4.1. A funcionalidade da arquitetura das raízes	27
4.2. A importância dos pelos radiculares.....	30
4.3. Características anatômicas: o significado da formação de aerênquimas	33

5. Obtenção de amostras de raízes	34
5.1. Métodos de campo	35
5.2. Métodos de casa de vegetação	37
5.2.1. A utilização de vasos	38
5.2.2. O uso de cilindros de plástico, tipo PVC (mesocosmos)	38
5.3. Métodos de laboratório	41
6. Metodologia para a avaliação de arquitetura (determinação de ângulos), pelos radiculares e aerênquimas visando a seleção de genótipos.....	42
6.1. Avaliação de arquitetura da raiz (ângulos) e verticilos radiculares	43
6.2. Avaliação de pelos radiculares	44
6.3. Avaliação de aerênquimas	46
7. Raízes para os principais ambientes agrícolas no Brasil: considerações sobre solos, clima, mudanças climáticas, zoneamentos agrícolas e ideótipos de raízes de plantas ..	47
7.1. Ambientes do Brasil (clima e solos, agricultura e raízes de plantas).....	48
7.2. Mudanças climáticas no Brasil.....	52
7.3. Raízes para hoje e amanhã	52
8. Considerações finais	56
Referências	58

Raízes de plantas anuais: tolerância a estresses ambientais, eficiência na absorção de nutrientes e métodos para seleção de genótipos

Sergio Luiz Gonçalves

Jonathan Paul Lynch

1. Introdução

Em tempos de mudanças climáticas globais, ocorre uma tendência clara da elevação de riscos de estresses ambientais para as plantas cultivadas (ST. CLAIR & LYNCH, 2010). As crescentes limitações nas reservas mundiais de fertilizantes e a redução do seu uso possibilita o vislumbre de cenários desfavoráveis à agricultura, em várias partes do mundo, num futuro não muito distante. Segundo Lynch (2007), a revolução verde ocorrida nas últimas décadas do século 20 aconteceu basicamente devido a genótipos de plantas selecionados para dar boas respostas à boa fertilidade de solos e à aplicação de fertilizantes, além de boa disponibilidade hídrica. No entanto, começaremos a ter limitações de fertilizantes e água, além da elevação de pressões por ambientes mais sustentáveis. Assim, tudo indica que não poderemos mais selecionar plantas que tenham bom desempenho apenas em ambientes favoráveis. O momento atual já é crítico, uma vez que muitos países apresentam baixo rendimento das culturas agrícolas devido à limitada fertilidade dos solos, à crescente diminuição da utilização de adubos e à deficiência hídrica. Neste cenário ganham importância as buscas por novas alternativas para contornar ou minimizar estes problemas. Uma delas, ainda segundo Lynch (2007), seria o aprofundamento de estudos sobre tolerância de plantas a estresses ambientais. Seria possível, en-

tão, selecionar genótipos com sistemas radiculares adaptados a condições de baixa fertilidade de solos, a restrições ao uso de fertilizantes e à deficiência hídrica, uma vez que, considerando recentes avanços da ciência, isso já é possível.

As dificuldades dos trabalhos com raízes fizeram com que o acúmulo de conhecimento sobre elas sempre fossem inferiores com relação às outras partes das plantas. Dificuldades de visualização, manuseio, entre outros fatores, transformaram o estudo desta parte da planta num trabalho moroso, dispendioso e de difícil execução, fazendo com que sempre ficasse relegado a segundo plano no campo da pesquisa agrônômica. Talvez pela compreensão de que, em última instância, o mais importante aspecto a ser conhecido a respeito das plantas sejam os componentes do rendimento e que, se uma planta produz bem, é porque, provavelmente, tem um sistema radicular bem formado, reconhecendo a sua importância sobre os eventos que ocorrem abaixo da superfície do solo, como absorção de água e nutrientes. No entanto, Wissuwa et al.(2009) afirmaram que as cultivares modernas, sempre selecionadas para responder a muita utilização de insumos e fertilizantes, provavelmente tenham perdido parte de sua capacidade de adaptação a ambientes desfavoráveis. Lynch (2007) relata que existe a necessidade de uma segunda revolução verde, agora feita a partir das raízes das plantas, selecionando-se os tipos de raízes ideais para diferentes tipos de ambientes e que possibilitem os rendimentos esperados mesmo em condições adversas.

Böhm (1979) descreveu vários métodos de estudos de raízes. Na época, eram comuns métodos de abertura de trincheiras, uso de trados e várias técnicas de campo. Desde as trincheiras feitas em campo, as técnicas de estudos de raízes foram evoluindo para métodos realizados em casas de vegetação, como por exemplo, a utilização de tubos de PVC (SHASHIDHAR et al., 2012) e novos substratos como meio de cultivo. Surgiram técnicas de laboratório, diferentes soluções nutritivas e meios hidropônicos. Além disso, surgiram também, os rizotrons, com visualizador em vidro, para o acompanhamento do crescimento das raízes (PRICE et al., 2012). Atualmente, já existem técnicas de avalia-

ção de raízes ainda jovens e pequenas, obtidas em laboratório, uso de imagens fotográficas e microscópicas e modelos de microscópios estereoscópios e digitais. Existem também, modelos de computador para estimativas do desenvolvimento de raízes e softwares específicos para a realização de medições e avaliações de características de raízes importantes para a seleção de genótipos agronomicamente interessantes.

O objetivo deste documento é descrever sucintamente a potencialidade dos sistemas radiculares para a ciência agrônômica diante do cenário mundial atual e futuro. Será mostrada a funcionalidade da arquitetura da raiz e outros traços importantes como os pelos radiculares e a formação de aerênquimas diante de estresses ambientais, para plantas anuais, basicamente mono e dicotiledôneas. Serão descritas técnicas de obtenção e manuseio de raízes e a determinação de traços de raízes considerados importantes para seleção e melhoramento de plantas. Por fim será feita uma aproximação sobre quais seriam os ideótipos de raízes considerando o cenário brasileiro, envolvendo as épocas de semeadura para os principais ambientes agrícolas do país e possíveis cenários de mudanças climáticas.

2. Especificando problemas de hoje e amanhã: justificativas para a seleção de plantas adaptadas a cenários restritivos

Na agricultura atual podemos considerar como pontos cruciais:

- As mudanças climáticas, que têm sido motivo de preocupação em todo o mundo. Yadav et al. (2010) afirmaram que este foi o maior tema de debates do Século XX. Inúmeros relatos mostram isso, como os do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (IPCC, 2014), prevendo aumento de riscos de fatores climáticos importantes, como distribuição irregular de chuvas e riscos de temperaturas muito elevadas, causadoras de danos às plantas.
- A agricultura de muitos países é baseada em plantas dependentes e exigentes em ambiente ótimo, considerando distribuição hídrica, fertilidade de solos e utilização de fertilizantes. No Brasil, a alta dependência de fertili-

zantes tem sido tema de muitas discussões visto que grande parte deles é importada.

- No momento atual, o fósforo (P) passa a ser motivo de preocupação em todo o mundo, visto que é um recurso natural não renovável e as suas reservas passarão a ser consideradas limitantes já nas próximas décadas. Além disso, muito do fósforo aplicado no solo é fixado, sendo um grande problema atual, uma vez que, grande parte dele, aplicado em forma de fertilizante comercial, acaba se transformando em fósforo indisponível para as plantas (GAHOONIA & NIELSEN, 2004). McClellan e Kauwenbergh (2004) descreveram a situação atual das reservas mundiais de fósforo, mas não fizeram estimativas sobre o seu futuro. Porém, várias previsões têm sido feitas a respeito do insumo, como as de Cordell et al. (2009) e Gilbert (2009), que ressaltam que a agricultura moderna é dependente do fósforo derivado do fosfato de rocha, cujas reservas poderão terminar em 50-100 anos, sendo que a sua demanda é crescente e que o pico de produção deverá ocorrer por volta de 2030, entrando depois em declínio. E colocam a escassez de fósforo como sendo uma prioridade para a segurança alimentar global. Previsões, no entanto, podem ser polêmicas, mas de qualquer forma é possível imaginar que, em qualquer cenário futuro, mesmo sendo um elemento possível de ser reciclado, ocorra um aumento crescente dos preços do fósforo, com as consequentes previsões de que isso venha a causar grandes impactos nos preços dos produtos agrícolas.
- Em muitos países em desenvolvimento a agricultura não é tecnificada, sendo basicamente de subsistência, com baixa utilização de fertilizantes e baixos rendimentos de culturas.
- O aumento da população humana em todo o mundo é tal que seremos 9 bilhões em 2050, gerando grandes preocupações na área de segurança alimentar, sobre riscos e desafios que deverão ser enfrentados (<http://www.fao.org>).
- Nas próximas décadas, os problemas ambientais deverão ser crescentes, devendo haver exigências cada vez maiores por parte de muitos setores da sociedade, por um ambiente limpo e sustentável. Muitos consideram excessivos os usos de insumos na agricultura, entre eles os fertilizantes, que muitas vezes são usados de maneira inadequada, causando poluição ambiental, como por exemplo, a contaminação de lençóis freáticos com nitrato, advindo da grande quantidade de adubos nitrogenados utilizados na agricultura.

Para países como o Brasil, apesar de todo o avanço conquistado pela ciência e tecnologia na agricultura, como por exemplo, cultivares melhoradas e de alto rendimento, tecnologias de sistemas agrícolas altamente produtivos e boas práticas agrícolas para manejo de solos, rotação de culturas e uso de plantio direto, controle racional de pragas e doenças e estudos de riscos climáticos como o zoneamento agrícola, que indica as melhores épocas de semeadura para diversas espécies agrícolas, entre outras, ainda podem ter as limitações acima descritas. Riscos de deficiência hídrica sempre ocorreram, mas poderão aumentar em diversos ambientes, juntamente com as restrições ao uso de fertilizantes, principalmente em função da alta de preços que deverá ser inevitável.

No melhoramento de plantas, historicamente, pouco se estudou as raízes das plantas considerando as limitações existentes. Szymanowska-Pulka (2013) considera que existiram muitos avanços em estudos de raízes nas últimas décadas, nas áreas de biologia celular e molecular, tendo sido dada muito pouca atenção a estudos da morfologia das mesmas, principalmente sobre a formação de raízes laterais. Mesmo atualmente, quando muito se fala em mudanças climáticas e riscos de deficiência hídrica, existem muitos trabalhos em andamento utilizando diferentes metodologias visando solucionar esses problemas. Porém, são relativamente poucas as pesquisas exclusivamente com raízes, tanto no sentido de tolerância à deficiência hídrica quanto para a melhor absorção de nutrientes. Pesquisas com o objetivo de obter genótipos tolerantes à deficiência hídrica têm sido focadas principalmente na genética e na biologia molecular, na busca de identificação de genes funcionais associados com tolerância à seca. Ranawake e Kakamura (2011) usaram esta estratégia para desenvolver um método para testar a tolerância de plântulas de arroz à desidratação. Da mesma forma, para soja, Chen et al. (2007), apresentaram o fator de tolerância à seca e a solos salinos, GmDREB2, para plantas transgênicas. Ainda para soja, Ku et al. (2010) relataram uma série de variáveis utilizadas para testar a tolerância à seca, destacando-se rendimento, eficiência do uso da água, coeficientes de tolerância à seca, índices de estresse na germinação, tolerância

a estresses durante o estágio de plântulas e na germinação. Ainda para a soja, alguns estudos com raízes foram realizados estudando ajustes que ocorrem na morfologia e no crescimento das raízes diante de deficiência hídrica (GARAY & WILHELM, 1983; BENJAMIN & NIELSEN, 2006). Xonocostle-Cázares et al. (2010), numa revisão de literatura sobre as estratégias usadas pelas plantas para tolerar deficiência hídrica em milho, trigo, cevada, arroz, algodão, sorgo, milheto, feijão e soja, destacaram que as plantas possuem muitas maneiras de adaptação aos estresses hídricos nos mais diferentes níveis. Destacaram também que as estratégias usadas pela ciência na busca de tolerância à deficiência hídrica baseiam-se em fisiologia, bioquímica e biologia molecular, enfatizando ainda trabalhos de melhoramento clássico e aqueles sobre marcadores moleculares. Destas culturas, podemos destacar um trabalho com raízes, para a cultura do arroz, feito por Kamoshita et al. (2008), que associaram QTLs (“Quantitative trait loci”) para tolerância à seca com comprimento de raízes. Contudo, nas últimas décadas, novos horizontes foram descobertos, com novas metodologias e avanços científicos e tecnológicos em diversas áreas do conhecimento possibilitaram trabalhos especificamente com anatomia e arquitetura de raízes e outros traços interessantes agronomicamente e com objetivos de estudar a tolerância à seca e melhor aquisição de nutrientes. Muitos resultados são alentadores, como demonstrado por Passioura et al. (1982) para plantas em geral; Itoh & Barber (1983) para milho; Bonser et al. (1995) para feijão; Fan et al. (2003) para feijão e milho; Wang et al. (2004), para soja; Gahoonia & Nielsen (2004) para cevada; Ho et al. (2012) para feijão; Yang et al. (2012) para arroz; Miguel et al. (2013) para feijão; Brown et al. (2013) para cevada e Uga et al. (2013) e Abiko & Obara (2014) para arroz. Cabe ressaltar aqui que muitos estudos são focados exclusivamente em aspectos morfológicos e anatômicos das raízes, estudos de aspectos visuais e com a utilização de plântulas. Ainda assim, no cenário atual, conclui-se que ainda é pequeno o número de trabalhos focados exclusivamente em raízes como estratégia de busca de tolerância à deficiência hídrica e melhor aquisição de nutrientes. Vários relatos chamam a atenção para isso, entre eles o de Trachsel et al. (2011), que alertam para a necessidade de mais trabalhos de melhoristas para seleção de genótipos de plantas com a arqui-

tetura de raiz adaptada a condições ambientais específicas. Por estes e outros motivos, existe um grande potencial de pesquisas com raízes, para diversas espécies agrícolas, na seleção e melhoramento de plantas, considerando as tendências atuais relatadas acima, os ambientes agrícolas e as diferentes épocas de semeadura.

3. A arquitetura das raízes das plantas anuais

As raízes das plantas podem crescer continuamente durante o ano. Suas funções básicas são a ancoragem e a fixação da planta no solo, absorção e condução de água e nutrientes, além de armazenamento (ex. amido). Sua proliferação, contudo, depende da disponibilidade de água e nutrientes na rizosfera (microambiente envolvendo as raízes). Numa comparação de tipos de sistemas radiculares é possível afirmar que diferem em forma, mas têm estruturas em comum (GREGORY, 2006; TAIZ & ZAIGER, 2010). A seguir destacaremos as principais diferenças na arquitetura de raízes de plantas monocotiledôneas e dicotiledôneas, além de alguns outros traços, como os pelos radiculares e detalhes de anatomia que possuem grande potencial para a agricultura atual e do futuro.

3.1. O sistema radicular das monocotiledôneas

O sistema radicular das monocotiledôneas foi descrito, particularmente para o milho por Nielsen (2013). Gregory (2006) descreveu raízes de mono e dicotiledôneas sugerindo que deve ser utilizado, na medida do possível, o sistema descritor da Sociedade Internacional de Pesquisa de Raízes (ISRR). Por ele, o sistema radicular das monocotiledôneas é composto basicamente por dois tipos de raízes, sendo o primeiro conhecido como raízes seminais e o segundo, como raízes nodais. Tanto as raízes seminais quanto as nodais crescem extensivamente formando um sistema radicular fibroso. Nesse sistema radicular as raízes têm, aproximadamente, o mesmo diâmetro, não sendo possível distinguir a raiz principal. A Figura 1 mostra uma exemplificação do sistema radicular do milho desde a germinação até os estádios V4 e V5.

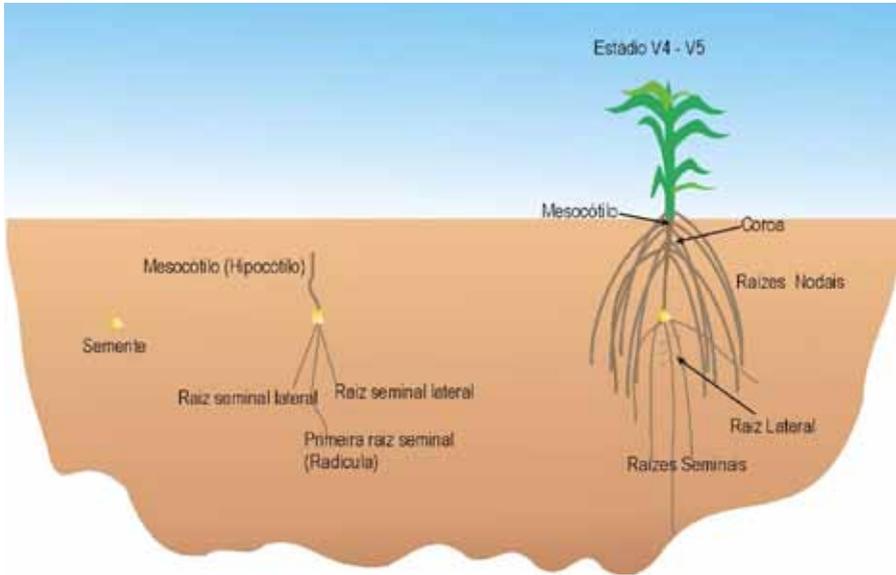


Figura 1. Sistema radicular de monocotiledôneas, exemplificado pela planta de milho, da germinação aos estádios V4-V5.

Fonte: adaptado de Nielsen (2013).

3.1.1. As raízes seminais

Em gramíneas como milho, trigo e cevada, as raízes seminais referem-se à primeira raiz e as outras provenientes do nó escutelar, quando da germinação da semente. Utilizando o exemplo das raízes do milho, Nielsen (2013) descreveu as seminais (conhecidas também como raízes da semente) como sendo, após o surgimento de eixo coleótilo-plúmula, originárias do nó escutelar, localizado no embrião, sendo compostas de radícula (que emerge da parte final da semente) e raízes seminais laterais (que emergem de trás do coleótilo). As raízes seminais suprem a plântula principalmente de água, uma vez que, nesse momento, os nutrientes para a sua sobrevivência são provenientes das reservas de amido da semente. No momento em que a plântula emerge no estágio VE, o sistema radicular seminal começa a diminuir a sua importância, visto que, desse momento em diante, tem início o sistema de raízes nodais, que se origina a partir de nós localizados no mesocótilo. Porém, a afirmativa de que a raiz seminal tem vida curta é contestável, havendo

dúvidas quanto a isso. No entanto o sistema seminal é extremamente importante, uma vez que dele depende o bom desenvolvimento inicial das plantas no campo. A Figura 2 mostra o sistema radicular seminal de raízes de trigo.

Foto: Sergio L. Gonçalves



Figura 2. Sistema de raízes seminais de trigo.

3.1.2. As raízes nodais

As raízes nodais originam-se de nós acima do mesocótilo. Para designar estas raízes são também encontrados, na literatura, termos como coroa, basais ou adventícias (GREGORY, 2006). Na descrição de Nielsen (2013) para raízes nodais (ou da coroa) de milho, o sistema nodal tem início em um nó localizado numa parte da plântula conhecido como coroa. No estágio V2, o primeiro conjunto de raízes já está visível. Esse conjunto, ou verticilo (do inglês "whorls"), é formado pelas raízes originadas em cada nó. Os verticilos ficam na zona de transição entre

a raiz e a parte aérea (mesocótilo), cada qual formando um anel e dele saindo raízes laterais, de forma radial. Sucessivamente os verticilos vão sendo formados no mesocótilo de baixo para cima, sendo que entre o 4° e o 5° nós ocorre uma distância maior que nos demais devido a uma alongação do mesocótilo, o que geralmente eleva o 6° nó para acima do solo (Figura 3). Essas raízes nodais, que ficam acima do nível do solo, funcionam de maneira idêntica às nodais que ficam abaixo do solo e são também chamadas de “brace roots”.

Foto: Sergio L. Gonçalves



Figura 3. Raízes nodais de milho acima do nível do solo são também chamadas de “brace roots”.

3.2. O sistema radicular das dicotiledôneas

As dicotiledôneas, ao contrário das monocotiledôneas, apresentam um sistema radicular que surge com uma raiz principal. Outras raízes surgem lateralmente do hipocótilo e são chamadas de raízes basais, que por sua vez também formam ramificações laterais. A raiz principal também pode formar raízes laterais, sem serem basais formadas basicamente na parte intermediária da raiz. A Figura 4 é uma adaptação da descrição de Gregory (2006) de raízes de dicotiledôneas.

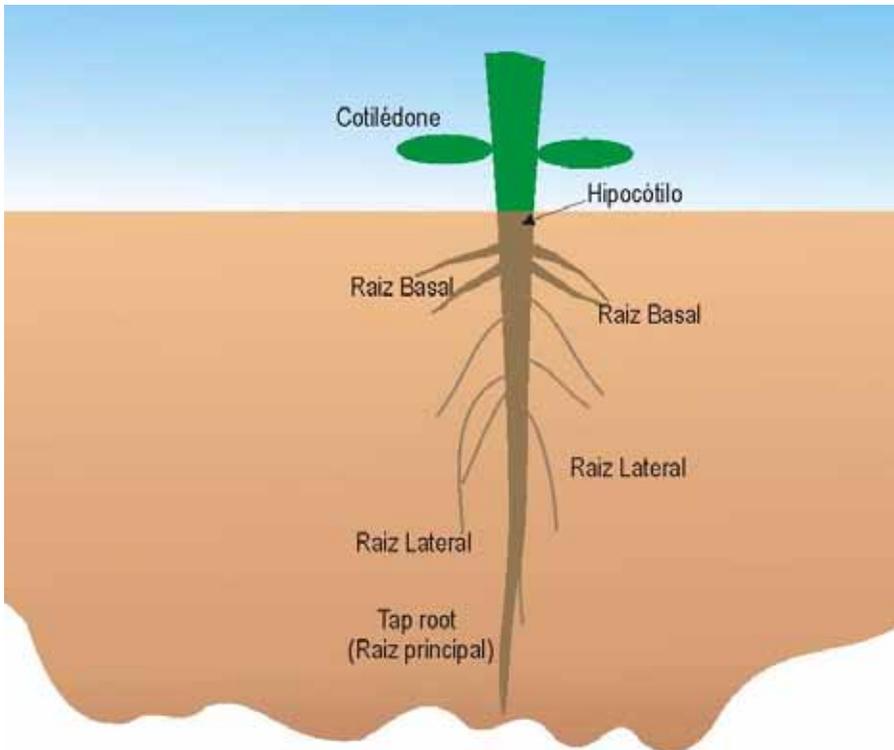


Figura 4. Sistema radicular básico e geral das dicotiledôneas

Fonte: adaptado de Gregori (2006).

É possível incluir, para as dicotiledôneas, um quarto tipo de raiz, que são as adventícias, localizadas no hipocótilo, acima das basais (Figura 5). Assim, Zobel (1986), relatou que são quatro (e não três), as raízes das dicotiledôneas, baseando-se em critérios genéticos. Concluiu que as raízes basais originam-se no periciclo, na parte baixa do hipocótilo e na parte alta da raiz principal e que elas, claramente não são adventícias em sua origem anatômica, nem lateral ou adventícia geneticamente. A Figura 5 exemplifica estes tipos de raízes para a cultura do feijoeiro.

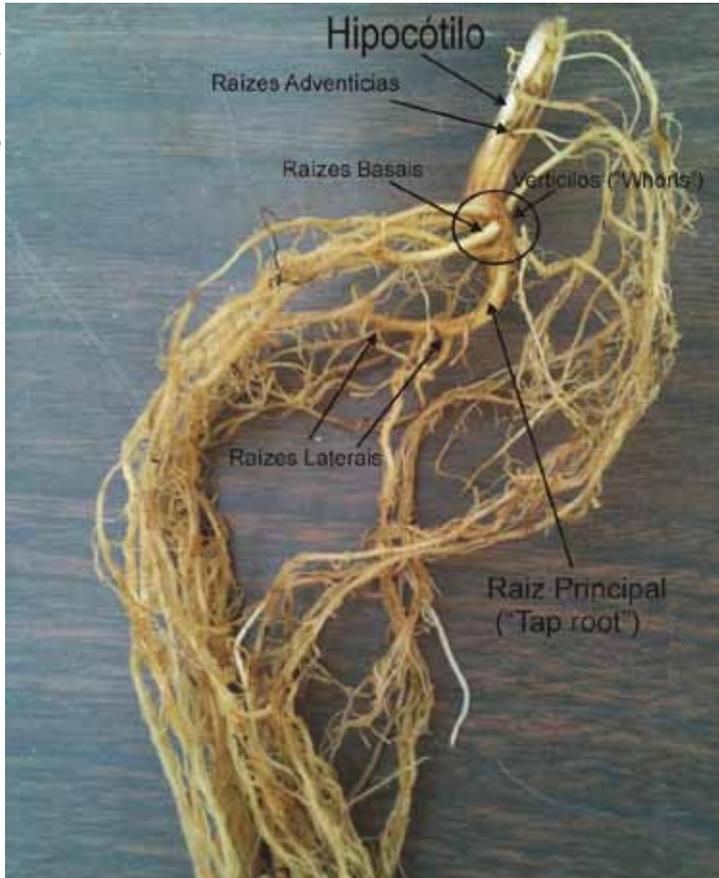


Figura 5. Sistema radicular do feijoeiro.

Na literatura, para a descrição de raízes, tanto para mono quanto para dicotiledôneas, são encontradas diferentes nomenclaturas. Às vezes, o termo sistema de raiz primária é utilizado no lugar de raiz seminal e sistema de raiz secundário no lugar de raiz nodal. Hodge et al. (2009) descrevem raiz nodal como adventícias, para cereais. Ainda sobre nomenclatura de gramíneas, vale destacar que existe, há muito tempo, muitas controvérsias e disputas, em particular sobre o termo "raiz seminal", que são originárias da semente (ESAU, 1977), uma vez que existem muitas incertezas sobre as suas funções. Apesar de o sistema

nodal ser considerado por muitos o mais importante, dúvidas existem uma vez que há evidências de que as raízes seminais sejam importantes para acessar recursos em camadas profundas do solo. Watt et al. (2008) trabalhando com trigo, cevada e triticale propuseram uma nova nomenclatura, substituindo os termos seminal e nodal por termos equivalentes às diferentes origens das raízes destas plantas. Propuseram os termos raízes das axilas primárias, raízes das axilas do nó escutelar, raízes das axilas do nó do coleóptilo e raízes das axilas do nó das folhas. No entanto, independentemente da nomenclatura e da classificação, os diversos estudos realizados até hoje mostram a funcionalidade das diferentes raízes e sua importância para a agricultura.

3.3. Estrutura primária da raízes

Tanto em mono quanto em dicotiledôneas, o desenvolvimento das raízes depende da atividade do meristema apical e de meristemas de raízes laterais (TAIZ & ZAIGER, 2010). A Figura 6 é um diagrama generalizado das raízes, explicando 3 zonas de atividade: Região de divisão celular, zona de alongamento e zona de maturação. A região de divisão fica na ponta da raiz. Chamada coifa, protege o delicado meristema e garante a expansão da raiz no solo. A coifa, coberta por mucigel (lubrificação e proteção para não secar e ajudar a penetração no solo), absorve nutrientes e interage com microorganismos. Ela tem a percepção da gravidade, o sinal que direciona o crescimento para baixo, sendo este processo chamado de resposta gravitotrópica. Na zona de alongamento as células se alongam rapidamente. As células do córtex sofrem divisões e ao final do desenvolvimento primário da raiz a camada interna é denominada endoderme. Nela ocorre um depósito de suberina em células radiais formando as estrias de Caspary. A endoderme divide a raiz em duas regiões: o córtex, que vai para o lado de fora e o "stele", para o lado de dentro. O "stele" contém os tecidos vasculares; floema (que transporta metabólitos dos ramos para a raiz) e o xilema (que transporta água e solutos para os ramos). O "stele" contém ainda o periciclo. Na zona de maturação aparecem os pelos radiculares, que aumentam muito a área de absorção de água e nutrientes e ajudam ancorar as raízes no solo (GREGORY, 2006; TAIZ & ZAIGER, 2010).

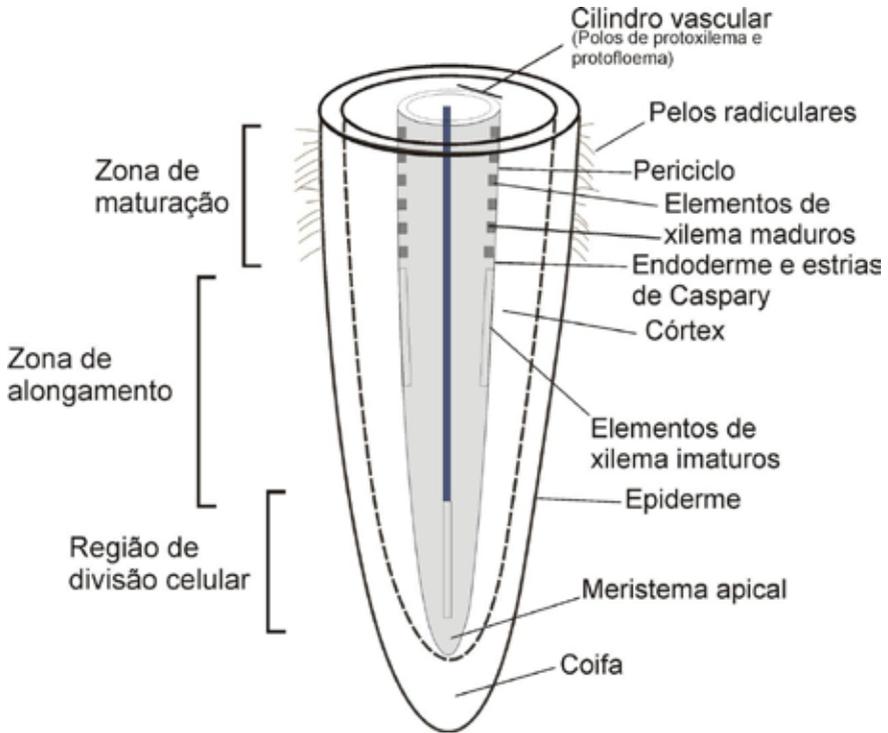


Figura 6. Representação esquemática do desenvolvimento primário de uma raiz.

Fonte: adaptado de Gregory (2006).

É possível ver a separação entre três tipos de tecidos; a epiderme, o córtex e o cilindro vascular. Numa secção transversal das raízes de plantas monocotiledôneas é possível ver significativas diferenças. Na maioria das raízes nos tecidos vasculares aparece um cilindro central, sendo que em algumas monocotiledôneas formam um cilindro oco ao redor de uma medula central (ESAU, 1977). A Figura 7 mostra um corte transversal de uma raiz seminal de trigo (esquerda) e de raiz principal de soja (direita), podendo ser observado o início da formação de uma raiz lateral.

Fotos: Tânia Galindo

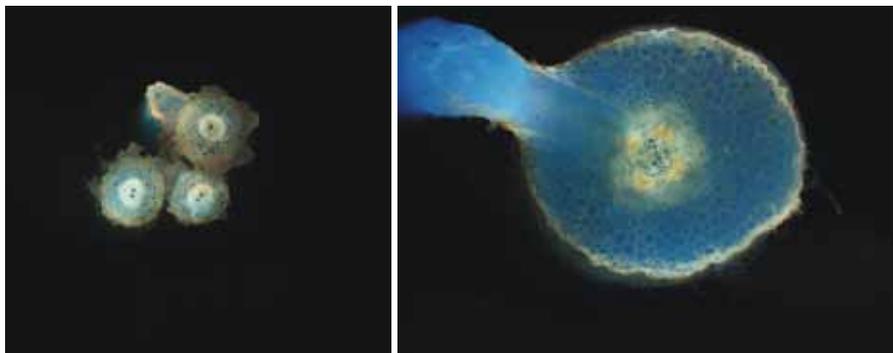


Figura 7. Corte transversal de raiz seminal de trigo (esquerda) e raiz principal de soja (direita), obtidos por “laser ablation tomography”.

4. Traços de raízes importantes contra estresses ambientais

Detalhes do que foi visto no item anterior passam a ser importantes para a ciência agrônoma. Avanços na biologia das raízes estão tornando possível a exploração da variabilidade genética existente entre genótipos, possibilitando a seleção de plantas cujas raízes conseguem melhor exploração e maior captação de recursos do solo, notadamente água e nutrientes, possibilitando a obtenção de novas cultivares (LYNCH & BROW, 2012). Pode-se colocar em evidência aqui, entre diversos fatores, que isso ocorre, principalmente, em função da arquitetura, da presença de pelos radiculares e de estruturas formadas em função de estresses ambientais, como por exemplo, a formação de aerênquimas na região cortical.

4.1. A funcionalidade da arquitetura das raízes

Os avanços metodológicos conquistados nas últimas décadas permitem um melhor entendimento da importância da arquitetura das raízes e a sua relação com a produtividade das plantas. Segundo Lynch (1995), estudos em feijoeiro mostraram que diferenças genéticas na arquitetura das raízes são mais importantes que determinadas simbioses e podem ser exploradas pelo melhoramento de plantas. Este autor descreve

ainda que, a arquitetura basicamente se refere à configuração espacial do sistema radicular, enfatizando a geometria e ângulos formados entre os diferentes tipos de raízes. Tanto nas plantas monocotiledôneas quanto nas dicotiledôneas, o ângulo formado entre as raízes primárias ou principais e as raízes laterais, ou o ângulo formado entre as raízes e a linha da superfície do solo, sejam raízes nodais ou basais, são importantes para a aquisição de água e nutrientes como fósforo, potássio (K) e nitrogênio (N). A Figura 8 ilustra as diferentes possibilidades de arquitetura de raízes entre mono e dicotiledôneas.

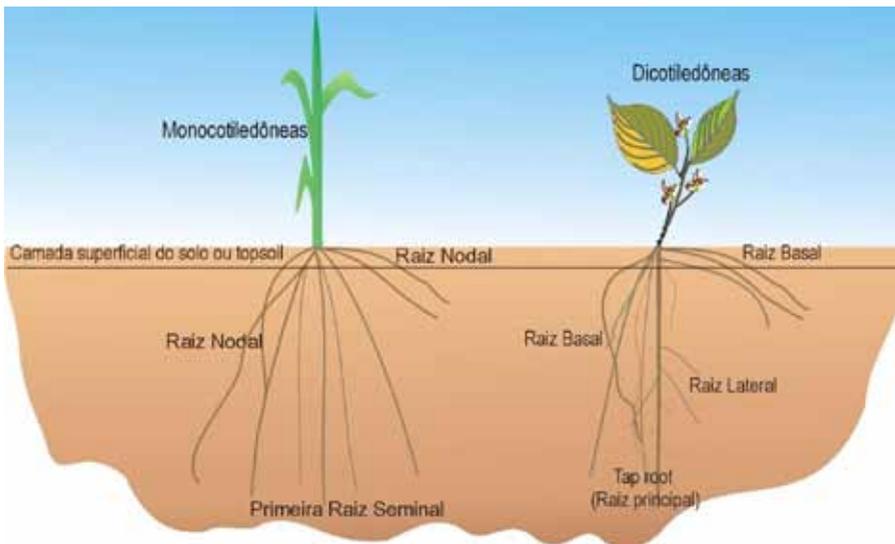


Figura 8. Arquitetura de raízes de plantas mono e dicotiledôneas, mostrando raízes nodais e basais mais superficiais (com ângulos mais abertos) à direita de cada planta e raízes nodais e basais com tendência a serem mais profundas (com ângulos mais fechados) à esquerda de cada planta.

Fonte: adaptado de Gregory (2006).

No lado esquerdo de cada planta são representadas raízes nodais e basais, respectivamente, com ângulos mais fechados entre estas raízes e as principais ou primárias. Diversos trabalhos descrevem que, quando esse ângulo é mais fechado, há uma tendência de as raízes terem maior probabilidade de aprofundamento. No lado direito da figura são

representados ângulos dessas raízes (nodais e basais) mais abertos, tornando-as mais superficiais. Essas diferenças são fundamentais e importantes fatores na absorção de água e nutrientes pelas plantas. Assim, a arquitetura é um importante fator na absorção de nutrientes de baixa mobilidade, encontrados em grande parte nas camadas superficiais do solo, como o fósforo e outros. Bonser et al. (1996), estudando a arquitetura de raízes de feijão verificaram que, em solo pobre em fósforo, as raízes basais tendem a ser mais superficiais, levando a raiz a explorar melhor a superfície do solo, que é mais rica em nutrientes. Ho et al. (2012), também estudando a arquitetura de raízes de feijão, afirmaram que sistemas radiculares superficiais melhoram a aquisição de nutrientes pelas plantas, notadamente o fósforo e que raízes com tendência a serem mais profundas são mais eficientes na absorção de água. Raízes com esse duplo perfil, conseqüentemente com dupla função, são chamadas dimórficas e poderão ser consideradas importantes melhorias a serem obtidas na seleção de raízes mais eficientes para a absorção de água e nutrientes.

O número de verticilos (sets, nós ou worls), de onde se originam as raízes basais é um importante indicador de absorção de fósforo no feijoeiro (MIGUEL et al., 2013). Estes autores concluíram que, quando a planta de feijão apresenta três verticilos, com as conseqüentes raízes basais formadas em cada um deles, a absorção de fósforo é maior do que quando a planta tem apenas um ou dois. Mostraram ainda que, com três verticilos, o sistema radicular fica mais superficial (com ângulos da raiz com relação à superfície ficando entre 10 e 45°) e que tais fatores aumentam a eficiência na absorção de fósforo. Trabalhos de melhoramento estão sendo realizados com a hibridização de plantas selecionadas com diferentes tipos de angulação de raízes laterais. Quanto a isto, vale a pena destacar o trabalho de Uga et al. (2013), em arroz para tolerância à seca no Japão. Grande parte dos genótipos japoneses de arroz possui raízes superficiais e são cultivados em áreas com boa distribuição hídrica. Com o objetivo de expandir a cultura para áreas de sequeiro e sem irrigação foi necessária a criação de cultivares com raízes mais profundas. Utilizou-se a seleção e o melhoramento de

plantas como estratégia para atingir tal objetivo. O controle genético do ângulo da raiz é uma característica quantitativa, tendo sido isolado o QTL [(deeper rooting 1 (DR01)], responsável por raízes mais profundas, portanto, mais tolerantes à seca. Alguns genótipos com estas características foram selecionados e cruzados com cultivares tradicionais, com raízes mais superficiais e o resultado foi a criação de híbridos com a arquitetura da raiz alterada para tolerância à seca em áreas de sequeiro. Com os mesmos objetivos, Jochua (2013), demonstrou a metodologia para a seleção de genótipos de feijão mais tolerantes à deficiência hídrica e boa absorção de fósforo, considerando a importância da cultura para a África e a América Latina. Além do fósforo, outro nutriente extremamente importante é o nitrogênio, que, ao contrário do fósforo e do potássio, que são praticamente imóveis e situam-se predominantemente nas camadas superficiais dos solos, tem grande mobilidade, descendo no perfil do solo, para camadas mais profundas, principalmente na forma de nitrato. Por estes motivos, raízes laterais cujos ângulos tendem a resultar em raízes mais profundas são importantes para culturas como o milho, na absorção de nitrogênio, além de água (LYNCH, 2013).

4.2. A importância dos pelos radiculares

Os pelos radiculares são células em forma tubular, sendo projeções de células epidérmicas das raízes chamadas tricloblastos. Isso ocorre na maioria das dicotiledôneas e em algumas monocotiledôneas (GREGORY, 2006; RIDGE, 1995). Eles são considerados detalhes estruturais, mas não são considerados como parte da arquitetura (LYNCH, 1995). Na literatura vários trabalhos mostram que a grande importância dos pelos radiculares está no grande aumento de área de absorção das raízes, sendo fundamentais na absorção de água e nutrientes. Destes, o mais destacado é o fósforo, que é limitante para as plantas, mas é um recurso natural não renovável. Tarafdar e Jungk (1987) estudando várias culturas, entre elas o trigo, enfatizam que o fósforo orgânico (Po) antes de ser disponível e poder ser utilizado pelas plantas tem que ser mineralizado por fosfatases. Gahoonia et al. (2001) mostraram a importância dos pelos radiculares para absorver fósforo quando em baixa dis-

ponibilidade no solo. Comparando plantas mutantes de cevada, sem pelos radiculares [(bald root barley (brb))] com a cultivar Pallas, que possui pelos de 0,8mm em média, observaram que os pelos têm atuação decisiva na rizosfera, onde fica a maior parte do fósforo. A cultivar Pallas absorveu o dobro de fósforo que a mutante, sob restrição de fósforo no solo, mostrando, na zona dos pelos radiculares, intensa atividade de fosfatases ácidas, resultando em maior absorção de fósforo orgânico que a mutante. Além disso, parece haver uma relação entre as fosfatases ácidas e os pelos radiculares, sugerindo que a presença dos pelos aumenta a atividade dessas fosfatases, ajudando a planta a absorver fósforo, bem como a mobilizar fósforo orgânico nos solos. Estudos de laboratório mostraram que a cevada com pelos longos (maiores que 1,1 mm) extrai mais fósforo da rizosfera, absorve mais fósforo onde ele é limitado e produz mais biomassa que as cultivares com pelos menores (0,63 mm). Ainda a respeito do comprimento dos pelos, Gahoonia & Nielsen (2004) mostraram a importância de pelos longos. Genótipos de cevada com longos pelos radiculares produziram mais, mesmo em solos pobres em fósforo. Nesse trabalho, testaram 38 materiais de cevada, cultivados em hidroponia e no campo, avaliando a produtividade entre cultivares com pelos longos e com pelos curtos, com aplicação e sem aplicação de fósforo. Destacaram que em condições de pouco fósforo a planta tende a diminuir os diâmetros das raízes, aumentando a área relativa e o volume de absorção das mesmas. E que nessas condições os pelos tornam-se mais longos e proporcionam maior absorção de fósforo. Assim, em condições de baixo nível de fósforo, os pelos tendem a ser mais longos. Além disso, entre os resultados viram que, se uma cultivar tem pelo longo, não dá diferença de produtividade entre aplicação ou não de fósforo. As cultivares de pelos curtos produziram menos em local com pouco fósforo, mas produziram bem com a aplicação de fósforo. O "ranking" dos resultados de laboratório foi o mesmo que o do trabalho de campo. Verificaram ainda que a aplicação de fósforo reduz o comprimento dos pelos radiculares no campo. O fato da planta, em baixa disponibilidade de fósforo, aumentar o comprimento do pelo é conhecido por plasticidade. É importante lembrar que o aumento da superfície de absorção das raízes via aumento do comprimento dos pelos

significa economia de carbono, que pode ser utilizado na produção de grãos aumentando o rendimento das plantas mesmo sem o aumento da massa das raízes. Assim, o pelo radicular, que representa apenas uma parte desprezível da massa das raízes, aumenta grandemente a sua capacidade de absorver água e nutrientes. Brown et al. (2013) propuseram um modelo de pelo radicular, cujo ideal para as plantas seriam aqueles mais longos e com mais tempo de vida do que pelos curtos e em grande densidade. Isto é de grande importância para o melhoramento de plantas, visto que existe variabilidade genética para estes traços de raízes, sendo possível a seleção de genótipos de interesse agrônômico, como fizeram Vieira et al. (2007) e Jochua (2013) para o feijoeiro.

Além do relatado acima, os pelos radiculares são fundamentais para a iniciação dos nódulos em muitas leguminosas (CATTELAN, 1995). Possuem, portanto, um papel importante no processo de fixação biológica de nitrogênio. Em soja (Figura 9), Brechenmacher et al. (2010), utilizando técnicas de metabolômica, conseguiram identificar pequenas moléculas produzidas na raiz e nos pelos radiculares durante o processo de infecção das bactérias fixadoras de nitrogênio, mostrando que os pelos radiculares têm participação decisiva na troca de moléculas que possibilitam o estabelecimento da simbiose entre a planta e a bactéria.

Foto: Sergio L. Gonçalves



Figura 9. Nodulação em soja: pelos radiculares possuem papel decisivo no estabelecimento da simbiose entre a planta e a bactéria fixadora de nitrogênio.

4.3. Características anatômicas: o significado da formação de aerênquimas

Um importante aspecto relacionado às necessidades atuais e futuras dos sistemas agrícolas diz respeito ao metabolismo das plantas.

Um dos desafios da ciência será o aumento da eficiência das plantas, uma vez que os rendimentos têm aumentado mas a proporção entre a parcela de energia fotossintética capturada e a gasta em produção tem diminuído (GREGORY & GEORGE, 2011). Este será um grande desafio para cenários atuais e futuros. Como aumentar rendimento e ao mesmo tempo reduzir energia consumida, utilizando água e nutrientes mais eficientemente, principalmente em cenários de limitações de recursos? Poorter et al. (1991), estudando os requerimentos em energia por parte das raízes das plantas, mostraram que o custo energético gasto em várias espécies com a respiração fica entre 30 a mais de 50%. Assim, o controle do uso de energia é sempre um aspecto fundamental para a sobrevivência das plantas, sendo que elas respondem naturalmente aos mais variados fatores ambientais para a adaptação a diferentes condições adversas (CHAPIN III et al., 1987). A formação de aerênquimas, por exemplo, é uma forma que várias espécies possuem de tolerar alguns tipos de estresses ambientais, como deficiência hídrica e de nutrientes (LYNCH, 2007). Aerênquimas podem ser definidos como tecidos das plantas preenchidos com gases, formados em condições normais e em condições de estresses ambientais, como por exemplo, a hipoxia. É importante para muitas culturas, incluindo milho, trigo, cevada e arroz, cuja formação é induzida basicamente por excesso de água em milho e trigo, mas sem qualquer estímulo externo em arroz (GREGORY, 2006). Apesar de esta constatação ser específica, enfatizando a hipoxia, outros estudos mostram que esse entendimento pode ser ampliado. Em milho, o aerênquima é formado pela morte programada de células corticais e o seu preenchimento com ar (ESAU, 1977). Existem dois tipos de aerênquima, baseando-se no tipo de formação. Um deles é chamado lisígeno, formado pela morte de células e outro, do tipo esquizógeno, formado por separação de células, sem haver a morte das mesmas (JACKSON et al., 1999; EVANS et al., 2003). O lisígeno ainda é dividido em dois tipos, dependendo da origem; o cons-

titutivo e o induzido, este último produzido em função de estresses ambientais (DREW et al., 1979; THOMAS et al., 2005; BAYLEY-SERRES et al. 2012; YANG et al. 2012). Além disso, esses estresses podem ser produzidos por outros eventos que prejudiquem o desenvolvimento normal da raiz, como por exemplo, a deficiência hídrica e a deficiência nutricional. Abiko e Obara (2013) relataram que, em arroz, além da formação de aerênquima ocorrer em função de falta de oxigênio, ela também ocorre em função de deficiência de nitrogênio. Em milho e feijão a formação de aerênquima está correlacionada com baixa disponibilidade de fósforo, com a consequente diminuição da respiração das raízes para a redução do custo metabólico (FAN et al., 2003).

Ainda em milho, a formação de aerênquima e a redução da respiração e consequentemente do custo metabólico das células, aumenta a produtividade. Zhu et al (2010), estudando o comportamento de linhagens com muito aerênquima, verificaram que elas apresentam mais água nas folhas com um rendimento oito vezes maior que linhagens com poucos aerênquimas em condições de seca. Também para o milho, Postma & Lynch (2011) mostraram que mais aerênquimas aumentam o crescimento da planta em condições sub-ótimas de NPK reduzindo a necessidade de fertilizantes requeridos para o máximo crescimento. Burton et al. (2012) enfatizaram o potencial para melhoramento genético de milho, considerando deficiência hídrica e deficiência nutricional, uma vez que existe variabilidade genética a ser explorada, independente de outros traços anatômicos da raiz, indicando que as amostragens para avaliação de aerênquimas devem ser feitas nas partes medianas do segundo e do terceiro verticilos, nas raízes nodais da coroa da raiz.

5. Obtenção de amostras de raízes

As raízes podem ser obtidas nos mais diferentes meios onde as plantas podem ser cultivadas, seja no campo, em vasos ou em cilindros de plástico numa casa de vegetação, em papéis de germinação utilizados em laboratório ou em sistemas hidropônicos, entre outros e em diferentes idades das plantas.

Os trabalhos realizados com raízes caracterizam-se, em grande parte por serem feitos na maioria em condições bastante controladas, analisando-se plantas jovens em ambientes geralmente limpos. Como no manuseio das raízes as mesmas correm grandes riscos de serem quebradas, os trabalhos feitos em casas de vegetação e no campo devem ser feitos com o maior número de repetições possível (GREGORY, 2006).

5.1. Métodos de campo

Os trabalhos realizados em condições de campo (Figura 10) são os mais difíceis, em função da variabilidade de tipos de solos e da grande necessidade de mão de obra. Nos solos argilosos, em função da sua estrutura, ocorre uma grande dificuldade na obtenção de amostras intactas de raízes. As amostras de campo podem ser feitas em qualquer idade das plantas, mas muitos trabalhos são feitos com coletas de raízes no estágio de florescimento como os de Liao et al.(2004) e Zhu (2010), para estudos de aerênquimas em milho e feijoeiro; o de Miguel et al. (2013), para estudos de ângulos de raízes de feijão; o de Nakamoto e Oyanagi (1994) para estudos de ângulos de raízes seminais de trigo e o de Trachsel et al. (2011) para estudos de ângulos de raízes nodais de milho.

Foto: Sergio Luiz Gonçalves



Figura 10. Abrigo de campo, na Embrapa Soja, para ensaios de simulação de deficiência hídrica.

Nos trabalhos de campo, as amostragens têm que ser feitas com todo o cuidado para que não haja destruição de partes da raiz, principalmente no florescimento, quando as raízes tendem a ter o tamanho máximo da espécie, embora isso não ocorra em todas as espécies. A observação prévia do desenvolvimento da raiz permite determinar as suas dimensões e verificar o momento adequado para a retirada de amostras. Para isso é necessário escavar o perfil, ao redor da planta, em profundidade variável, dependendo da idade da planta e do tipo de raiz a ser coletada. Depois, remover o solo da superfície e dos lados, para obter raízes intactas. A trincheira aberta mostrará o desenvolvimento das raízes em profundidade, bem como o seu desenvolvimento lateral. Após a coleta das amostras estas devem ser lavadas ainda no campo, limpas e armazenadas para as posteriores análises. Para a limpeza, as amostras maiores devem ser seccionadas e colocadas em recipientes com água e sabão onde serão lavadas com cuidado. Podem ser utilizadas peneiras para facilitar o processo, até o momento em que as raízes ou parte delas estejam limpas e prontas para serem armazenadas em recipientes de plástico contendo álcool a 75% (JOCHUA, 2013).

No caso do milho, quando é necessária a coleta das raízes da coroa, esta pode ser primeiramente demarcada ao redor da planta e pode ser feita por escavação considerando diâmetro e profundidade e a posterior retirada de toda a raiz juntamente com o solo (Figura 11).

Foto: Sergio Luiz Gonçalves



Figura 11. Plantas de milho no momento da coleta de raízes.

Em seguida, a amostra é colocada em um balde com água e sabão, permanecendo o tempo necessário para que solte totalmente as partículas sólidas do solo. O tempo necessário para este procedimento é variável, dependendo do tipo de solo. Após os procedimentos de coleta no campo as raízes estão prontas para futuras análises de laboratório. Estas podem incluir a determinação de parâmetros da arquitetura, tipos de raízes, ângulos, comprimentos, matéria seca, pelos radiculares, aerênquimas e outros.

5.2. Métodos de casa de vegetação

Muitos trabalhos foram feitos totalmente ou em parte, em condições de casas de vegetação, como os de Fan et al. (2003); Burton et al. (2012); Yang et al. (2012), entre outros. Os modos mais comuns de obtenção de raízes para estudos em casa de vegetação são a utilização de vasos; ou a utilização de cilindros de plástico, tipo PVC conhecidos como mesocosmos. Para a semeadura, a utilização de uma mistura de areia (50%), vermiculita (35%), perlita (5%) e solo (10%) permite um bom desenvolvimento das raízes e facilita a lavagem das mesmas. Para isso, a estrutura da casa de vegetação deve ser adequada, sendo fundamental a presença de tanques de lavagem (Figura 12).

Foto: Sergio Luiz Gonçalves



Figura 12. Tanques para lavagem de raízes em casa de vegetação na Penn State University, State College, Pennsylvania – EUA.

5.2.1. A utilização de vasos

Para estudos em casa de vegetação, com espécies cujo sistema radicular não seja tão profundo, caso de culturas como feijão, soja, trigo, entre outras, podem ser utilizados vasos com a mistura de vermiculita, perlita e areia (Figura 13).

Foto: Sergio Luiz Gonçalves



Figura 13. Soja cultivada em vaso para avaliação de raízes.

No momento previsto para a avaliação das raízes, a parte aérea é separada das mesmas, que então são lavadas em água corrente para posterior avaliação. Após a lavagem elas estarão prontas para as análises previstas ou para armazenamento em meio apropriado para posterior utilização.

5.2.2. O uso de cilindros de plástico, tipo PVC (mesocosmos)

Os vasos apresentam pequeno espaço não permitindo o desenvolvimento adequado de raízes de espécies com sistemas radiculares mais profundos, como por exemplo, milho, girassol, sorgo, entre outras, resultando num crescimento desordenado, prejudicando os estudos da arquitetura do sistema radicular. Nesses casos, as melhores alternativas são o uso de vasos maiores ou a utilização de grandes cilindros

do tipo PVC (Figura 14), que permitem um bom desenvolvimento das raízes em profundidade.

Foto: Sérgio Luiz Gonçalves



Figura 14. Experimento de milho em cilindros de PVC (mesocosmos).

Os cilindros do tipo PVC podem ser construídos produzindo-se um recipiente para o bom desenvolvimento de raízes longas. Muitos cilindros têm as dimensões de 3 metros de comprimento, 15 cm de diâmetro e espessura de 3 mm. Estes podem ser cortados pela metade, de modo que cada parte fique com 1,5 m de comprimento, espaço suficiente para o crescimento das raízes. Os cilindros são suportados por uma tampa também de PVC, com diâmetro de 17,8 cm, com uma perfuração central, que permite a drenagem dos mesmos. Para a sua utilização, os cilindros necessitam de um suporte, no sentido horizontal (Figura 15), que pode ser de madeira, possuindo buracos onde a tampa de PVC vai ser colocada para sustentar o cilindro. Em cada extremidade desse suporte é necessária uma viga, também de madeira, colocada na vertical, unidas por duas vigas menores no sentido horizontal, onde serão amarrados os cilindros. Por fim, na instalação de experimentos, os cilindros

devem ser colocados sobre as tampas e presos nas vigas menores do suporte com cordas elásticas (PENN STATE, 2013).

Foto: Sergio Luiz Gonçalves



Figura 15. Base de madeira e tampa em PVC para o suporte dos mesocosmos na Penn State University, State College, Pennsylvania – EUA.

Um material indispensável quando se trabalha com cilindros é a utilização de um saco plástico transparente, de 0,4 mm de espessura e 1,9 m de comprimento. Ele é colocado no interior do cilindro, onde será colocado o substrato para a semeadura e permite que todo o conteúdo do cilindro seja puxado para fora no momento da coleta das raízes. Deve-se ter o cuidado para não molhar os sacos plásticos antes de instalá-los, pois a água vai aumentar a aderência entre o plástico e o cilindro dificultando a coleta das raízes ao final do processo.

Para a semeadura, a mistura de areia, vermiculita, perlita e solo oferece drenagem adequada de água, suprimento de nutrientes e facilita a coleta das raízes. A adubação pode ser do tipo convencional, ou ser direcionada, com a ausência de determinado nutriente, por exemplo, dependendo do objetivo do ensaio. Ou ainda a adubação pode ser distribuída na forma líquida. A quantidade de água também pode ser controlada, no caso de ensaios para estudar tolerância à seca e produção de aerênquimas, entre outros.

O processo de coleta das raízes do mesocosmo é uma tarefa difícil devido à quantidade de substrato e água dentro dele que fazem com que sejam pesados na hora da coleta, exigindo mais de uma pessoa para o seu manuseio. A retirada do saco plástico de dentro do cilindro é uma tarefa a ser feita com o máximo cuidado para que não ocorra o rompimento do saco plástico, o que seria prejudicial para a integridade das raízes. Na hora da coleta das raízes a planta deve estar colocada na horizontal, numa plataforma, onde o plástico possa ser cortado vagarosamente e, com uma mangueira com bico em chuveirinho possa ter início a lavagem. Ao final do processo as raízes estarão prontas para a avaliação ou para o armazenamento em álcool e posterior utilização.

5.3. Métodos de laboratório

A estrutura de um laboratório também pode ser utilizada para os estudos de raízes, sendo possível a visualização de vários traços das raízes nos primeiros dias de vida da planta, ainda em fase de plântula. Alguns procedimentos descritos aqui foram utilizados por Vieira et al. (2007) e Jochua (2013). A principal técnica é a utilização de papéis para a germinação de sementes. Neste procedimento, primeiramente as sementes são colocadas para germinar em papel de germinação, embebido em solução de sulfato de cálcio (0.5mM) (Figura 16). Antes, porém, as sementes devem ser esterilizadas em 0.5% de hipoclorito de sódio, por 1 minuto, para remover fungos e outros microrganismos causadores de infecções na sua camada externa.

Foto: Sergio Luiz Gonçalves



Figura 16. Papel de germinação embebido em solução de sulfato de cálcio e a posterior colocação de sementes de feijão.

No segundo passo o papel é enrolado, envolvendo as sementes, que em seguida são levadas para germinação numa estufa, com temperatura de 25 a 28°C, dentro de um recipiente de vidro contendo uma solução de 0.5 mM de CaSO_4 (sulfato de cálcio), ficando no escuro por três dias, quando poderão ser retiradas para o exterior e após mais um a três dias poderão ser feitas as primeiras avaliações nas mesmas (Figura 17). Dependendo da espécie pode ser preciso esperar 1 ou 2 dias a mais para que as plantas tenham a ramificação lateral em idade de avaliação. Neste particular vale lembrar a necessidade da utilização de sementes novas, com bom poder germinativo e principalmente bom vigor, especialmente no caso de plantas dicotiledôneas como a soja. A falta de vigor atrasa o desenvolvimento da plântula, que no momento previsto para a avaliação apresenta-se ainda pequena demais e sem ramificações laterais, apresentando pelos radiculares apenas na raiz principal, prejudicando as avaliações das raízes laterais e o resultado final do ensaio.

Foto: Sergio Luiz Gonçalves



Figura 17. Plântulas de soja e feijoeiro obtidas em papel de germinação prontas para as primeiras análises.

6. Metodologia para a avaliação de arquitetura (determinação de ângulos), pelos radiculares e aerênquimas visando a seleção de genótipos

Depois de obtidas as amostras em condições de campo ou em casa de vegetação ou em laboratório, ou ainda aquelas previamente armaze-

nadas em álcool, devidamente limpas, elas estão prontas para serem avaliadas. Atualmente são feitos os mais diferentes estudos com as raízes, sendo realizadas as mais diferentes medidas, como comprimento, avaliação de peso seco, contagem do número de todos os tipos de raízes laterais, determinação de comprimento e densidade de pelos radiculares, avaliação de anatomia e outros. Em grande parte das vezes, essas avaliações são dependentes de uma estrutura para obtenção de imagens, sejam em microscópio, câmeras fotográficas, scanners ou até filmadoras, dos mais variados tipos e modelos. No caso deste trabalho, o destaque maior recai sobre a arquitetura, os pelos radiculares e o aerênquima, por serem considerados extremamente importantes no cenário atual e, portanto terão a sua metodologia de análise sucintamente descrita aqui, a seguir. O foco principal deste trabalho foi mostrar a importância destes traços de raízes, lembrando, porém que a forma de obtenção e avaliação pode ser variada, dependendo da estrutura que se tem e de possíveis adaptações que possam ser feitas.

6.1. Avaliação de arquitetura da raiz (ângulos) e verticilos radiculares

Um método convencional de medição de ângulos de raízes é a utilização de um transferidor que é utilizado em diferentes tipos de raízes de plantas anuais e a obtenção de ângulos existentes entre as raízes.

Outra maneira de realizar este trabalho é pela obtenção de fotografias em câmeras convencionais ou digitais, ou a utilização de microscópios digitais e estereoscópicos com a posterior utilização do arquivo em programas de computador especializados em medições. O ideal é que as imagens obtidas tenham um aumento de 30 vezes ou mais para maior precisão das medições. Especificamente no caso dos ângulos as medições podem ser feitas de várias formas, dependendo do referencial. Por exemplo, a Figura 18 mostra a medida do ângulo de raízes laterais com relação à raiz principal, numa plântula de soja. Tal procedimento também pode ser feito em plantas mais velhas.

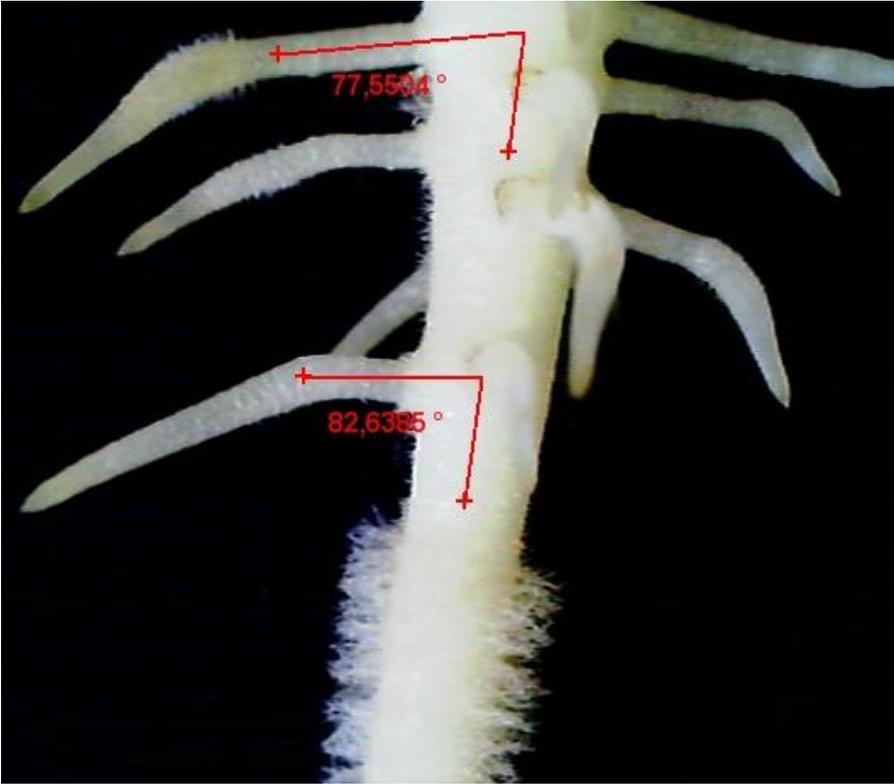


Figura 18. Medição de ângulos entre raízes em plântula de soja.

6.2. Avaliação de pelos radiculares

As duas principais avaliações feitas nos pelos radiculares são a medição do comprimento e a avaliação da sua densidade por unidade de área. Alguns trabalhos apresentam a densidade por contagem da quantidade de pelos por milímetro quadrado (JOCHUA, 2013) e outros por milímetro linear (MACKAY & BARBER, 1985). As amostras podem ser vindas de plantas frescas, de raízes lavadas ou de partes armazenadas em álcool. As imagens podem ser obtidas com ou sem corantes, dependendo do objetivo. No aumento de 30 a 40 vezes é possível a avaliação do comprimento (Figura 19) e da densidade por milímetro quadrado. A captura de imagens em aumentos maiores que 80 vezes possibilita a avaliação da densidade por milímetro linear.

Foto: Sergio Luiz Gonçalves



Figura 19. Detalhe dos pelos radiculares de raízes laterais de girassol (esquerda) e seminiais de trigo (direita).

Um ponto fundamental para a medição do comprimento dos pelos radiculares é a obtenção de imagens com uma escala para servir de referência na medição. Caso isso não seja feito, o procedimento perderá muito em exatidão e os erros na medição serão significativos. Assim, na hora da determinação do comprimento do pelo radicular na imagem, a partir da distância conhecida na escala é preciso fazer a calibragem do software utilizado para, em seguida, ser iniciada a medição dos pelos de maneira correta (Figura 20).

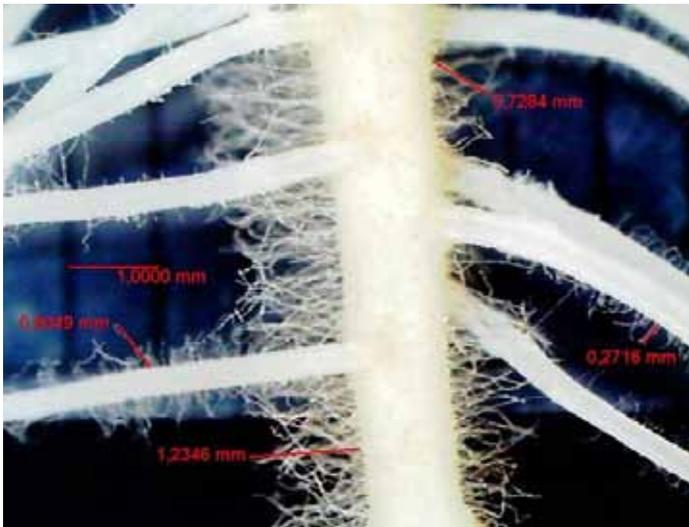


Figura 20. Determinação do comprimento de pelos radiculares de girassol.

6.3. Avaliação de aerênquimas

Os aerênquimas são formados em situações de estresses para a planta, como deficiência hídrica, nutricional ou de oxigênio. Portanto, as pesquisas com aerênquimas primeiramente condicionam as plantas a um destes estresses. Após isso, os estudos anatômicos das raízes mostram, em seções transversais, a estrutura interna dos tecidos. Os aerênquimas, conforme destacado anteriormente são formados no córtex e são facilmente visualizados. As imagens são obtidas em microscópios convencionais, dos mais variados tipos e capacidade de aumento de imagem. Neste trabalho, no entanto, algumas imagens de aerênquima foram obtidas no laboratório de raízes da Penn State University, numa máquina que secciona pedaços de raízes a laser (“laser ablation tomography”) ao mesmo tempo em que captura a imagem, tendo capacidade de obter um grande número de imagens por dia. A Figura 21 mostra um corte transversal de uma raiz nodal de milho buscando a visualização de aerênquimas.

Foto: Tânia Galindo

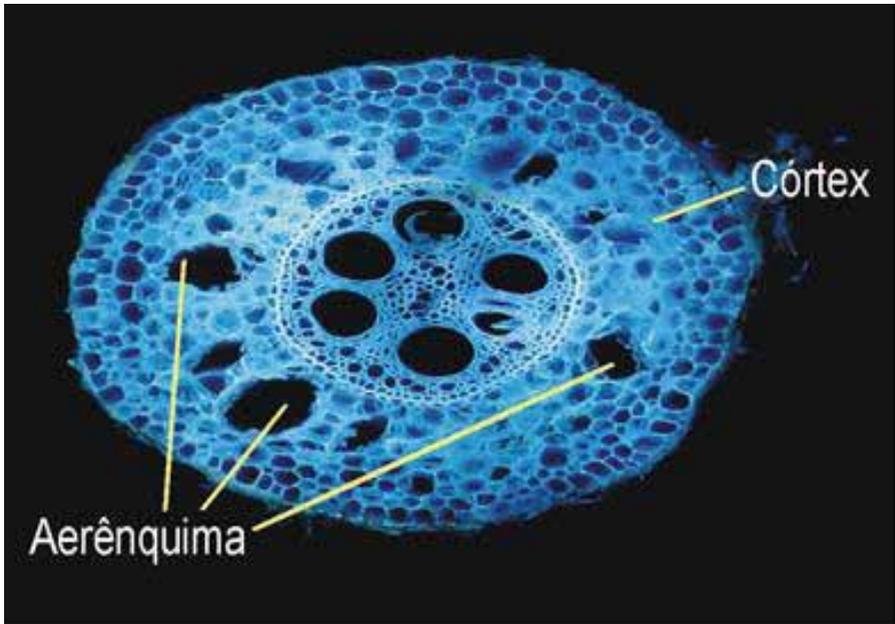


Figura 21. Aerênquimas no córtex de raiz nodal de milho), obtido por “laser ablation tomography”.

7. Raízes para os principais ambientes agrícolas no Brasil: considerações sobre solos, clima, mudanças climáticas, zoneamentos agrícolas e ideótipos de raízes de plantas

A produção agrícola mundial de cereais, especificamente milho, arroz e trigo, quase triplicou entre 1961 e 2007, passando de 877 para 2351 milhões de toneladas métricas (<http://www.fao.org>). No entanto, em função da crescente população mundial, para satisfazer a demanda do ano de 2050, a produção anual destes cereais deveria ser 37% maior. Considerando este cenário e que um terço da produção de alimentos vem de áreas irrigadas, TESTER & LANGRIDGE (2010) destacam que, para alimentar vários bilhões de pessoas, entre os principais avanços e desafios da ciência agrônoma, estará a necessidade da ampliação da diversidade genética das plantas, na busca de genótipos mais adaptados a condições adversas, como por exemplo, mais tolerantes à seca e à salinidade ou ainda que apresentem melhor eficiência no uso do nitrogênio. O mesmo pode-se dizer com relação ao fósforo.

O Brasil, ainda apresenta grande excedente de terras cultiváveis, possibilitando que o país esteja entre os principais produtores agrícolas do planeta, com potencial ainda crescente. No entanto, existe um aspecto preocupante que diz respeito à fertilidade dos solos, porque apesar de possuir alguns solos férteis, o país apresenta muitas regiões cujos solos podem ser considerados de média a baixa fertilidade e dependentes de macronutrientes. Complementando isso, o uso atual coloca o país como um grande consumidor de fertilizantes, sendo que grande parte é importada. Pelos mapas de fertilidade de solos publicados pelo USDA (Natural Resources Conservation Service), o potencial de retenção de fósforo dos solos brasileiros é muito alto, significando baixa disponibilidade do nutriente para as plantas (USDA, 2002).

7.1. Ambientes do Brasil (clima e solos, agricultura e raízes de plantas)

São diversos os ambientes brasileiros, considerando os grandes biomas e suas estratificações regionais. A agricultura tem tido grande importância em todos eles, com menor ou maior intensidade. Abordaremos aqui os aspectos climáticos (Figura 22), que estão diretamente envolvidos com a disponibilidade hídrica, mas que são fatores sobre os quais não se tem controle. Os solos também têm grande importância em função de seus aspectos físicos, sendo diferentes com relação à capacidade de retenção de água e fertilidade. No entanto, um balanço hídrico favorável sempre estará na dependência da distribuição hídrica advinda dos aspectos climáticos. Isso pode ser atenuado em função do manejo do solo e de épocas de semeadura.

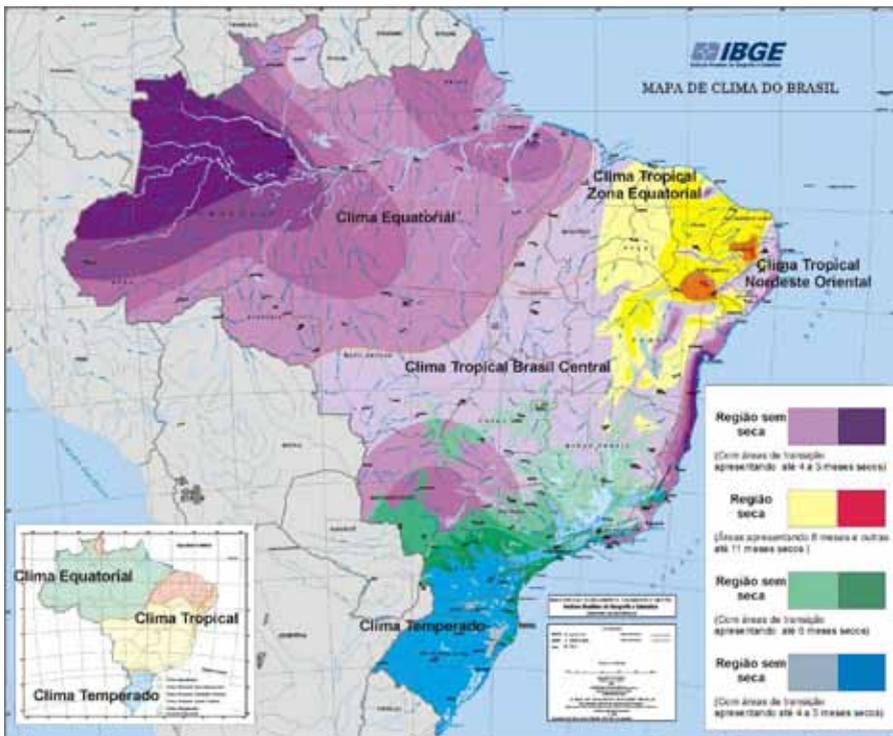


Figura 22. Mapa climático do Brasil.

Fonte: adaptado de IBGE (1978).

Pelo mapa climático (IBGE, 1978) podemos observar que o Brasil tem uma região de clima temperado, no Sul, com boa distribuição hídrica, sendo o restante do país, de clima tropical e equatorial. Nas regiões tropicais e na equatorial a distribuição hídrica é concentrada no período primavera-verão, com regiões podendo apresentar de um até três meses secos em sua maior parte. Existe nas áreas tropicais uma região semiárida. Nela, a distribuição hídrica é mais tardia com relação às demais, sendo em baixa quantidade, concentrada em meados do ano, havendo sub-regiões com até onze meses sem chuva. Na região equatorial quase toda não existe períodos secos, mas existem algumas sub-regiões com períodos de até três meses secos. Por fim é importante lembrar que a distribuição hídrica, muitas vezes e em várias regiões torna-se irregular, abaixo do esperado, ocasionando veranicos, principalmente nas safras de verão e que são extremamente prejudiciais ao desenvolvimento das plantas cultivadas.

A ocupação agrícola com culturas anuais pode ser descrita sucintamente, por região, a seguir.

- **Região de Clima Temperado:** No sul do país a distribuição hídrica é satisfatória, apresentando solos com boa capacidade de retenção de água, porém com algumas sub-regiões com solos propensos à deficiência hídrica em algumas épocas do ano. Além disso, em grande parte apresenta riscos de geadas ou baixas temperaturas para determinadas espécies. Pela regionalização e épocas de semeadura de várias culturas anuais, cultivadas sem irrigação, nesta região temos a safra normal ou primeira safra, com distribuição hídrica satisfatória entre agosto a fevereiro para feijão no Estado do Rio Grande do Sul (MALUF et al., 2001), outubro a novembro para o arroz no Paraná (WREGGE et al., 2001), entre outubro e dezembro para soja no Rio Grande do Sul (CUNHA et al., 2001), que destacaram maiores riscos de deficiência hídrica para o centro-sul do Estado; de outubro a dezembro para a soja no Paraná (FARIAS et al., 1997) e de agosto a novembro para o feijão das águas no Paraná (CARAMORI et al., 2001). Para a segunda safra ou safrinha a região é limitada devido a grandes riscos de geada principalmente no sul do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. No inverno destacamos a cultura do trigo, cujos trabalhos de regionalização de épocas de semeadura foram baseados em riscos de geadas e excessos de chuva,

sendo que para o Rio Grande do Sul são indicadas as melhores épocas de cultivo entre maio e julho e para Santa Catarina entre maio e agosto (CUNHA et al., 2001). Para o Estado do Paraná a indicação de cultivo é de março a julho, considerando riscos de geada e de deficiência hídrica (GONÇALVES et al., 1998).

- **Região de Clima Tropical:** Pelo mapa climático da Figura 22, da região norte do Paraná, que é de transição climática, em direção ao norte do país, temos climas tropicais e clima equatorial. As regiões tropicais são classificadas como sem seca, mas apresentam a particularidade da maior concentração de chuvas durante o ano entre os meses de setembro a maio, sendo que, na medida em que se avança para o norte, os períodos secos do meio do ano são cada vez maiores. Assim, enquanto no norte do Paraná os meses mais secos concentram-se entre junho e agosto, no Brasil Central eles são concentrados entre abril e setembro. Nessas regiões, os meses não secos mostram boa distribuição hídrica. Além disso, na porção nordeste oriental, as condições se invertem, existindo uma região semiárida, onde os meses secos podem durar até onze meses e cujas concentrações de chuvas ocorrem em meados do ano, geralmente entre fevereiro a julho e em quantidades limitadas. Tais condições climáticas e as respectivas distribuições hídricas determinam a ocupação dos espaços com a agricultura. Isso pode ser visto pela regionalização e épocas de semeadura de várias culturas anuais, cultivadas sem irrigação, nesta vasta região. Assim, temos a safra normal ou primeira safra, com distribuição hídrica satisfatória para o milho no mês de outubro, para os Estados de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Tocantins (SANS et al., 2001), sendo que para semeaduras mais tardias os riscos de deficiência hídrica são crescentes. Andrade et al. (2001) indicaram o cultivo de milho no Piauí (solos de textura média) entre 10 de novembro e 20 de dezembro e de soja, no mês de dezembro. Para o Estado de São Paulo, Brunini et al. (2001) indicaram como período favorável ao cultivo de milho os meses de outubro e novembro. Silva & Assad (2001) indicaram as melhores épocas de semeadura de arroz de sequeiro no Brasil Central (Goiás, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Minas Gerais, Tocantins e Bahia) entre 01 de outubro e 31 de dezembro, sendo que, de modo geral, nas semeaduras após 20 de dezembro o risco de deficiência hídrica é acentuado, com exceção do Mato Grosso, cuja semeadura

pode ir até meados de janeiro. Outra cultura importante para a região tropical é o algodoeiro (AMORIM NETO et al., 2001) que pode ser cultivado de setembro a fevereiro no Mato Grosso, entre outubro e dezembro em Minas Gerais, de dezembro a fevereiro na Bahia, Piauí e Maranhão e entre janeiro a maio, nos Estados da região tropical Nordeste oriental, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas e Sergipe. Nesta região extremo leste, os cultivos são possíveis mais para meados do ano, como é o caso de culturas produtoras de grãos em Sergipe, cultivadas entre abril e julho (SILVA, 2013). Para a segunda safra, ou safrinha, os riscos de deficiência hídrica, em todas as regiões tropicais, são mais acentuados na medida em que as semeaduras são feitas mais tardiamente. Para o norte do Paraná, temos o cultivo do milho safrinha (GONÇALVES et al., 2002), com baixo risco de geadas, porém com riscos de deficiência hídrica no florescimento à medida em que a semeadura é feita mais tardiamente, sendo que para a região a época de semeadura indicada ocorre entre janeiro e março. Em São Paulo (Brunini et al., 2001), o milho cultivado na safrinha é indicado para cultivo nos meses de fevereiro a abril, apresentando riscos de deficiência hídrica mais elevados que os da primeira safra. Nesta região, a cultura do trigo também pode ser considerada uma cultura de safrinha ou cultivado na época da safrinha. Gonçalves et al. (1998.) indicaram os períodos de março a maio para a região norte do Paraná. Cunha et al. (2001) estudando as melhores épocas de semeadura de trigo para três estados, indicaram, para o Estado do Mato Grosso do Sul, o período de março a maio, com algumas regiões necessitando irrigação. Para Goiás só o mês de fevereiro é favorável e em solos de textura argilosa, sendo que o período de abril a maio apenas é possível cultivar o trigo irrigado. Finalmente, para Minas Gerais o trigo de sequeiro só é recomendado no mês de fevereiro, na parte sul do Estado, sendo que do centro para o norte as áreas são inaptas por deficiência hídrica.

- **Região de Clima Equatorial:** É a região mais úmida do país, porém, ainda apresentando alguns meses secos. A agricultura é destaque nas áreas fora da floresta amazônica, principalmente nos Estados de Rondônia, Acre, Pará e Norte do Mato Grosso. Os cultivos agrícolas anuais são realizados nas épocas mais chuvosas, basicamente entre dezembro a maio, semelhante em parte ao que acontece nas regiões tropicais.

7.2. Mudanças climáticas no Brasil

Quando projetamos o futuro, dentro da era das mudanças climáticas, Marengo et al. (2011) afirmam que no Brasil já teve um aquecimento $0,7^{\circ}\text{C}$ nos últimos 50 anos e que deverá ter mais aumentos significativos de temperatura e redução de chuvas. Para a Amazônia, modelos estimam para o período dezembro-fevereiro, aumentos de 2°C na temperatura e diminuição nas chuvas em torno de 11%. Oliveira e Nobre (2008) também destacam os aumentos de temperaturas para o Brasil, mas afirmam que existem muitas incertezas sobre as previsões de chuvas, não havendo um consenso sobre isso, uma vez que alguns modelos projetam diminuição de chuvas, outros não indicam alterações ou indicam aumentos. Isto ocorre porque a facilidade na previsão de temperaturas é maior, sendo que a distribuição de chuvas é bem mais variável no tempo e no espaço, sendo, portanto, mais imprevisível. Este cenário de mudanças com certeza vai trazer impactos significativos na agricultura. Simulações por modelos têm sido feitas para estimar tais impactos. Uma delas é a de Pellegrino et al. (2007), que simularam cenários para a cultura da soja, no Brasil, cultivada no decêndio de 1 a 10 de outubro, para solos de textura média, considerando elevação na temperatura em 1,0; 3,0 e $5,8^{\circ}\text{C}$, mas também considerando elevação das chuvas, no caso 15%. Os resultados mostraram que o aumento de 1°C causa reduções significativas na área total e que no cenário de aumento de $5,8^{\circ}\text{C}$, a cultura ficaria restrita a apenas algumas regiões do Paraná, Minas Gerais, Mato Grosso, sul do Pará, Rondônia e oeste do Acre. É possível pensar ainda que em caso de redução de chuvas, essa área de cultivo teria uma restrição ainda maior.

7.3. Raízes para hoje e amanhã

Considerando o cenário atual e aqueles previstos para o futuro, podemos descrever aqui, uma aproximação de quais seriam os ideótipos de raízes de culturas anuais, para as regiões agrícolas brasileiras considerando o clima, os solos e as diferentes épocas de semeadura. No entanto, com qualquer cenário, poderemos esperar que as raízes das plantas tenham um papel de destaque e sejam extremamente úteis para o Brasil. Primeiramente, em cenários de altas temperaturas, solos com

texturas médias a arenosas aumentarão os níveis atuais de evapotranspiração e tenderão a mostrar riscos de deficiência hídrica em níveis superiores aos atuais, exigindo cada vez mais boas práticas de manejo do solo. E neste cenário, genótipos com raízes adaptadas a condições ambientais estressantes serão cada vez mais importantes. A Figura 23, uma adaptação de White et al. (2013), resume os ideótipos de raízes com relação à aquisição dos principais macronutrientes e água.

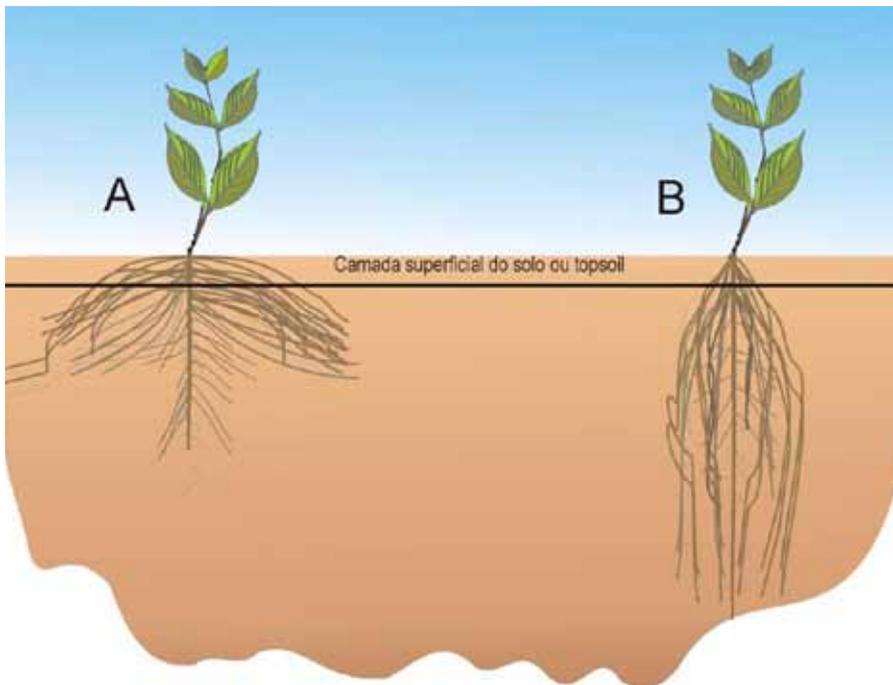


Figura 23. Ideótipos de raízes de plantas baseando-se em White et al. (2013). Na figura acima, em A, as raízes são ideais para absorção de fósforo. E em B, ideais para absorção de água e nitrogênio. White et al. (2013) ainda colocam um terceiro tipo, intermediário entre os ideótipos acima, que teria melhor capacidade de absorver potássio.

Fonte: adaptado de White et al. (2013).

É possível observar o potencial de adaptação de raízes a uma agricultura com tendências a cenários mais restritivos, havendo dois aspectos de destaque. O primeiro do ponto de vista nutricional e o segundo do ponto de vista de absorção de água. A região do solo mais rica em

nutrientes são as camadas superficiais, principalmente em nutrientes pouco móveis como fósforo e potássio, que são absorvidos pela planta por difusão (LYNCH, 2007). Assim para serem absorvidos precisam de um contato bem próximo com as raízes. Por isso, raízes com arquiteturas propensas a serem mais superficiais (principalmente raízes basais e nodais) tendem a ocupar uma área maior na camada superficial do solo, aumentando a probabilidade de absorção destes e outros nutrientes. Além disso, raízes com essa arquitetura e ricas em pelos, de preferência longos, complementam o sinergismo com a arquitetura sendo responsáveis por absorção de água, liberação e absorção de fósforo. Além disso, a riqueza em traços como a formação de aerênquimas diante de estresses aumentam as probabilidades de essas raízes suportarem estresses ambientais a um baixo custo metabólico. Portanto, esse tipo de raízes seria ideal para regiões e solos com boa disponibilidade hídrica. Logo seria ideal para cultivos das safras normais ou primeira safra, em todas as regiões do Brasil, principalmente os cerrados, que geralmente ocorrem entre setembro e janeiro, com boa disponibilidade hídrica, mesmo em cenários com uma pequena redução de chuvas. Além disso, esse tipo de raízes seria ideal para as safras de inverno na região de clima temperado, que apresenta tendência de excessos de chuva. O segundo aspecto a ser considerado é o da tolerância à deficiência hídrica e absorção de nutrientes mais solúveis em água como nitrogênio, cálcio e magnésio. Esses nutrientes tendem a descer mais no perfil do solo, para camadas mais profundas e são mais facilmente absorvidos junto com a água, por fluxo de massa durante o processo de transpiração da planta (LYNCH, 2007). Neste caso, raízes com arquiteturas mais propensas a maiores profundidades, com pelos radiculares mais longos e abundantes, com boa probabilidade de produzir aerênquimas, são fundamentais na absorção destes nutrientes e água. São as melhores raízes para ambientes mais secos. Logo, são as mais indicadas para todas as regiões com cultivos de safrinha ou segunda safra, que, conforme descrito acima, normalmente possuem água na implantação da lavoura, mas no período crítico do florescimento apresentam altos riscos de deficiência hídrica. Além disso, seriam importantes para regiões com altos riscos de veranicos. Na Austrália, Wasson et al. (2012)

apresentaram um programa de melhoramento de trigo para selecionar raízes profundas que sejam adaptadas a condições de deficiência hídrica nos períodos intermediários do ciclo da cultura. Para o Brasil estas raízes seriam imprescindíveis para os cultivos de safrinha, notadamente do norte do Paraná ao Brasil Central e principalmente na região tropical nordeste oriental, que possui o agreste e o semiárido, que mostram tendências de serem as regiões mais atingidas pelas mudanças climáticas globais. Seriam ideais também as boas práticas de manejo do solo, como o uso de plantio direto e a rotação de culturas. Um terceiro tipo de raízes pode ser considerado aqui, que são as raízes dimórficas (HO et al., 2012). Isso por possuírem uma arquitetura com boa quantidade de raízes laterais superficiais e também raízes que podem atingir boa profundidade, tendo dupla função, tanto na aquisição de nutrientes na superfície quanto água em profundidade. Tais raízes teriam bom potencial em todo o Brasil para diferentes épocas de semeadura, tanto nas safras normais quanto nos cultivos de safrinha.

Donald (1968) definiu que a planta ideal é aquela que consegue produzir o máximo de matéria seca com o menor custo energético possível. Porém, as afirmativas de que as plantas investem grande parte da sua energia em crescimento de raízes (GREGORY & GEORGE, 2011) em função da sua manutenção e que a proporção fotossíntese/produção tem diminuído, são importantes fatores para reflexão sobre estudos do metabolismo celular. Os pelos radiculares representam um sinal de grande importância na evolução das plantas. Durante a sua evolução as plantas passaram de ambientes aquáticos para ambientes terrestres e passaram a produzir, entre outras adaptações, pelos radiculares para melhor adaptação a ambientes mais secos (RAVEN & EDWARDS, 2001). A produção de aerênquimas diante de estresses não é menos importante. Os resultados de Zhu et al. (2010) mostraram isto, com o milho produzindo até oito vezes mais em ambientes secos. Outro aspecto importante, relacionado com baixos custos metabólicos é o da anatomia do córtex das raízes. Células corticais maiores e em menor número, tendem a reduzir a respiração e conseqüentemente os custos metabólicos de plantas de milho, da mesma forma como acontece com

o aerênquima, sendo importantes na tolerância à seca (LYNCH 2014, comunicação pessoal; LYNCH et al., 2014). Outro aspecto importante relacionado com baixo custo metabólico diz respeito ao número de raízes laterais. Diante de estresses nutricionais, por exemplo, a planta tende a promover o crescimento de raízes, na busca de nutrientes (CHAPIN III et al., 1987). Mas neste processo a energia gasta passa a ser muito alta. Assim, o número excessivo de raízes, principalmente laterais curtas e com um grande diâmetro, pode ser um fator negativo. Por isso o genótipo ideal seria aquele que possua um bom número de raízes laterais, porém não em excesso. Que possuam mais raízes laterais secundárias de menor de menor diâmetro e, principalmente, possua grande número e longos pelos radiculares e que, além disso, tenha a capacidade de produzir aerênquimas e células corticais maiores diante de estresses. Isso reduziria em muito o custo metabólico total das plantas, que poderiam gastar menos energia em manutenção de raízes e órgãos e conseqüentemente teriam melhores condições de investir em aumento de produção de grãos, por exemplo.

8. Considerações finais

Nesta revisão foi dada ênfase a aspectos morfológicos e anatômicos de raízes que podem ser selecionados em função de ambientes de hoje e de cenários futuros. Na era das mudanças climáticas as incertezas sobre as chuvas continuam. As temperaturas deverão subir, com maiores perdas de água por evapotranspiração. Por isso técnicas de manejo de solo serão sempre importantes, juntamente com novos tipos de raízes, que diferentemente do que acontece hoje, deverão ser mais bem consideradas, porque aquelas que são suficientes hoje poderão não ser suficientes amanhã. E se as raízes nunca tiveram a merecida atenção por parte da ciência agrônômica as mudanças que estão acontecendo talvez forcem a isso, obrigatoriamente.

O que se sabe a respeito das raízes ainda é muito pouco em comparação aos conhecimentos que temos sobre as outras partes das plantas. E muito sobre o que sabemos hoje está restrito ao conhecimento em nível de espécie. Inicia-se agora, um momento em que muitos avanços

podem ser conseguidos em nível de conhecimentos sobre diferenças entre genótipos dentro de uma mesma espécie, visto que existe variabilidade genotípica para diferentes traços de raízes. Saber qual o genótipo possui os mais longos pelos radiculares, saber aquele com maior propensão a produzir mais aerênquimas diante de estresses, aquele que possui um número equilibrado de raízes laterais ou que tem maior tendência de aprofundar raízes, etc, poderão fazer significativas diferenças para os cenários de hoje e amanhã. A utilização de soluções nutritivas e estudos feitos em laboratório com plântulas ou a utilização de meios de cultivo como vermiculita, areia e perlita em casas de vegetação têm facilitado em muito os trabalhos com raízes. A germinação de sementes em papel e os estudos ainda com plântulas permitem “screenings” iniciais que possibilitam as primeiras seleções dos genótipos desejados. Além disso, várias técnicas podem ser associadas a estudos para tolerância a frio, a solos salinos e a elementos tóxicos como o alumínio, por exemplo.

O melhor conhecimento sobre raízes permitirá a melhoria da modelagem de raízes, melhorando mapeamentos de regiões e épocas de semeadura com maior precisão do que se tem feito hoje. Isso porque, os modelos de simulação utilizados hoje em mapeamentos são muito deficientes em raízes, não levando em conta aspectos fundamentais como a arquitetura, a presença de pelos radiculares, além de diferenças genotípicas, entre outros traços importantes das raízes. Por fim, o melhoramento de plantas, que sempre selecionou genótipos adaptados a ótimos ambientes em termos nutricionais e hídricos, terá um papel importante na seleção de plantas adaptadas a ambientes estressantes. Buscando nos bancos de germoplasmas, nas variedades ou nas cultivares comerciais, as raízes de plantas que poderão ter uma importante contribuição para a solução de problemas relacionados à superpopulação humana e à segurança alimentar.

Agradecimentos

À Embrapa e ao Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento pela oportunidade da realização do treinamento como “visiting scholar” e a liberação de auxílio econômico durante o período de estudo.

À Pennsylvania State University, localizada em State College, Pennsylvania – EUA, na figura do Dr. Jonathan P. Lynch, pela oportunidade do treinamento e do aprendizado, do tempo despendido para produtivas discussões, da estrutura de pesquisa sempre à disposição, pela positiva convivência e amizade.

À Tânia Galindo, “PhD candidate” na Pennsylvania State University, pela sessão de imagens obtidas por “laser ablation tomography” no Laboratório de Raízes da referida universidade.

Ao Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA), na figura dos curadores Randall Nelson (soja), Harold Bockelman (trigo) e Laura Marek (girassol) pela cessão das sementes dos genótipos utilizados neste estudo.

Referências

ABIKO, T.; OBARA, M. Enhancement of porosity and aerenchyma formation in nitrogen-deficient rice roots. **Plant Science**, v. 215-216, p. 76-83, 2014. DOI: 10.1016/j.plantsci.2013.10.016

AMORIM NETO, M. da S.; ARAÚJO, A. E. de; CARAMORI, P.H.; GONÇALVES, S.L.; WREGGE, M.S.; LAZZAROTTO, C.; LAMAS, F.M.; SANS, L.M.A. Zoneamento agroecológico e definição de época de semeadura do algodoeiro no Brasil. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Passo Fundo, v. 9, n. 3, p. 422-428, 2001.

ANDRADE JÚNIOR, A.S. de; SENTELHAS, P.C.; LIMA, M.G. de; AGUIAR, M. de J.N.; LEITE, D.A.S. Zoneamento agroclimático para as culturas de milho e de soja no estado do Piauí. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Passo Fundo, v. 9, n. 3, p. 544-550, 2001.

BAILEY-SERRES, J.; LEE, S.C.; BRINTON, E. Waterproofing crops: effective flooding survival strategies. **Plant Physiology**, v. 160, n. 4, p. 1698-1709, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.112.208173>

BENJAMIN, J.G.; NIELSEN, D.C. Water deficit effects on roots distribution of soybean, field pea and chickpea. **Fields Crops Research**, v. 97, n. 2-3, p. 248-253, 2006.

BÖHN, W. **Methods of studying root systems**. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1979. 190p. (Ecological studies, 33).

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

BRECHENMACHER, L.; LEI, Z.; LIBAULT, M.; FINDLEY, S.; SUGAWARA, M.; SADOWSKY, M.J.; SUMNER, L.W.; STACEY, G. Soybean metabolites regulated in root hairs in response to the symbiotic bacterium *Bradyrhizobium japonicum*. **Plant Physiology**, v. 153, p. 1808-1822, 2010. DOI: 10.1104/pp.110.157800.

BROWN, L.K.; GEORGE, T.S.; DUPUY, L.X.; WHITE, P.J. A conceptual model of root hair ideotypes for future agricultural environments: what combination of traits should be targeted to cope with limited P availability? **Annals of Botany**, v. 112, p. 317-330, 2013. DOI: 10.1093/aob/mcs231.

BRUNINI, O.; ZULLO JR, J.; PINTO, H.S.; ASSAD, E.; SAWAZAKI, E.; DUARTE, A.P.; PATTERNIANI, M.E.P. Riscos climáticos para a cultura de milho no estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Passo Fundo, v. 9, n. 3, p. 519-526, 2001.

BURTON, A.L.; LYNCH, J.P.; BROWN, K.M. Spatial distribution and phenotypic variation in root cortical aerenchyma of maize (*Zea mays* L.). **Plant and Soil**, v. 367, p. 263-274, 2013. DOI: 10.1007/s11104-012-1453-7.

CARAMORI, P.H.; GONÇALVES, S.L.; WREGE, M.; CAVIGLIONE, J.H.; OLIVEIRA, D.; FARIA, R.; LOLLATO, M.A.; MARIOT, E.; KRANZ, W.; PARRA, M. & BIANCHINI, A. Zoneamento de riscos climáticos e definição de datas de semeadura de feijão no Paraná. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Passo Fundo, v. 9, n. 3, p. 477-485, 2001.

CATTELAN, A.J. Aumento no numero de pelos radiculares em plântulas de soja inoculadas com bactérias promotoras do crescimento. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO SOBRE MICROBIOLOGIA DO SOLO, 3.; REUNIÃO DE LABORATÓRIOS PARA RECOMENDAÇÃO DE ESTIRPES DE RHIZOBIUM E BRADYRHIZOBIUM, 6., 1994, Londrina. **Microbiologia do solo: desafios para o século XXI - anais**. Londrina: IAPAR/EMBRAPA-CNPSO, 1995. p. 393-397.

CHAPIN III, F.S.; BLOOM, A.J.; FIEL, C.B.; WARING, R.H. Plant responses to multiple environmental factors: physiological ecology provides tools for studying how interacting environmental resources control plant growth. **BioScience**, v. 37, n. 1, p. 49-57, 1987.

CHEN, M.; WANG, Q.Y.; CHENG, X.G.; XU, Z.S.; LI, L.C.; YE, X.Z.; XIA, L.Q.; MA, Y.Z. GmDREB2, a soybean DRE-binding transcription factor, conferred drought and high salt tolerance in transgenic plants. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, v. 353, p. 299-305, 2007. DOI:10.1016/j.bbrc.2006.12.027.

CORDELL, D.; DRANGERT, J. O.; WHITE, S. The story of phosphorus: global food security and food for thought. **Global Environmental Change**, v. 19, p. 292-305, 2009. DOI: 10.1016/j.gloenvcha.2008.10.009.

CUNHA, G.R. da; BARNI, N.A.; HAAS, J.C.; MALUF, J.R.T.; MATZENAUER, R.; PASINATO, A.; PIMENTEL, M.B.M.; PIRES, J.L.F. Zoneamento agrícola e época de semeadura para soja no Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Passo Fundo, v. 9, n. 3, p. 446-459, 2001.

CUNHA, G. R. da; HAAS, J. C.; MALUF, J. R. T.; CARAMORI, P. H.; ASSAD, E. D.; BRAGA, H. J.; ZULLO JÚNIOR, J.; LAZZAROTTO, C.; GONÇALVES, S.; WREGE, M.; BRUNETTA, D.; DOTTO, S. R.; PINTO, H. S.; BRUNINI, O.; THOMÉ, V. M. R.; ZAMPIERI, S. L.; PASINATO, A.; PIMENTEL, M. B. M.; PANDOLFO, C. Zoneamento agrícola e época de semeadura para trigo no Brasil. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 9, n. 3, p. 400-414, 2001.

DONALD, C.M. The breeding of crop ideotypes. **Euphytica**, v. 17, p. 385-403, 1968.

DREW, M.C.; JACKSON, M.B.; GIFFARD, S. Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. **Planta**, v. 147, p. 83-88, 1979.

ESAU, K. **Anatomy of seed plants**. 2. ed. New York: John Wiley and Sons, 1977. 576p.

EVANS, D.E. Aerenchyma formation. **New Phytologist**, v. 161, p. 35-49, 2003.

FAN, M.; ZHU, J.; RICHARDS, C.; KATHLEEN, M.B.; LYNCH, J.P. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, v. 30, p. 493-506, 2003.

FARIAS, J.R.B.; ALMEIDA, I.R. de; GARCIA, A. **Zoneamento agroclimático da cultura da soja para o Estado do Paraná**. Londrina: EMBRAPA-CNPSo, 1997. 84 p. (EMBRAPA-CNPSo. Documentos, 102).

GAHOONIA, T.S.; NIELSEN, N.E. Barley genotypes with long root hairs sustain high grain yields in low-P. **Plant and Soil**, v. 262, p. 55-62, 2004.

GAHOONIA, T.S.; NIELSEN, N.E.; JOSHI, P.A.; JAHOR, A. A root hairless barley mutant for elucidating genetic of root hairs and phosphorus uptake. **Plant and Soil**, v. 235, p. 211-219, 2001.

GARAY, A.F.; WILHELM, W. Root system characteristics of two soybean isolines undergoing water stress condition. **Agronomy Journal**, v. 75, p. 973-977, 1983.

GILBERT, N. The disappearing nutrient. **Nature**, v. 461, p. 716-718, 2009. DOI:10.1038/461716a.

GONÇALVES, S.L.; CARAMORI, P.H.; WREGGE, M.S.; BRUNETTA, D.; DOTTO, S. Regionalização para épocas de semeadura de trigo no estado do Paraná. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 6, p. 239-248, 1998.

GONÇALVES, S.L.; CARAMORI, P.H.; WREGGE, M.S.; SHIOGA, P.; GERAGE, A.C. Épocas de semeadura do milho "safrinha", no Estado do Paraná, com menores riscos climáticos. **Acta Scientiarum**, v. 24, n. 5, p. 1287-1290, 2002.

GREGORY, P. **Plant roots: growth, activity and interaction with soils**. Oxford: Blackwell Publishing, 2006. 318 p.

GREGORY, P.J.; GEORGE, T.S. Feed nine billion: the challenge to sustainable crop production. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 15, p. 5233-5239, 2011. DOI: 10.1093/jxb/err232

HO, M.D.; ROSAS, J.C.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Roots architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. **Functional Plant Biology**, v. 32, p. 737-748, 2005.

HODGE, A., BERTA, G.; DOUSSAN, C.; MERCHAN, F.; CRESPI, M. Plant root growth, architecture and function. **Plant and Soil**, v. 331, p. 153-187, 2009. DOI: 10.1007/s11104-009-9929-9

IBGE. **Mapa de climas do Brasil**. Brasília: IBGE, 1978. 1 mapa, color., 12 cm x 15 cm. Escala 1: 5.000.000.

IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change. **Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability**. v. II: Regional Aspects; chap. 27: Central and South America. Disponível em <<http://www.ipcc.ch/report/ar5/wg2/>>. Acesso em 29 jul. 2014.

ITOH, S.; BARBER, S.A. Phosphorus uptake by six plant species as related to root hairs. **Agronomy Journal**, v. 75, p. 457-461, 1983.

JACKSON, M.B.; ARMSTRONG, W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. **Plant Biology**, v. 1, p. 274-287, 1999.

JOCHUA, C.N. **Deploying root traits for african bean breeding**. 2013. 129f. Dissertation in Horticulture (Degree of Doctor of Philosophy) - The Pennsylvania State University, The Graduate School, College of Agricultural Sciences, USA.

KAMOSHITA, A.; BABU, C.R. BOOPATHI, N.M.; FUKAI, S. Phenotypic and genotypic analysis of drought-resistance traits for development of rice cultivars adapted to rainfed environments. **Field Crops Research**, v. 109, p. 1-23, 2008.

KU, Y.S.; AU-YEUNG, W.K.; YOUNG, Y.L.; LI, M.W.; WEN, C.Q.; LIU, X.; LAM, H.M. Drought stress and tolerance in soybean. In: BOARD, J.E. (ed.). **A comprehensive survey of international soybean research - genetics, physiology, agronomy and nitrogen relationships**. Intech, 2013. DOI: 10.5772/52945. Disponível em: <<http://www.intechopen.com/books/a-comprehensive-survey-of-international-soybean-research-genetics-physiology-agronomy-and-nitrogen-relationships/drought-stress-and-tolerance-in-soybean>>. Acesso em: 29 jul. 2014.

LIAO, H.; YAN, X.; RUBIO, G.; BEEBE, S.E.; BLAIR, M.W.; LYNCH, J.P. Genetic mapping of basal root gravitropism and phosphorus acquisition efficiency in common bean. **Functional Plant Biology**, v. 31, p. 959-970, 2004.

LYNCH, J.P. Rhizoeconomics: the roots of shoot growth limitations. **Hort-Science**, v. 42, n. 5, p. 1107-1109, 2007.

LYNCH, J.P. Root architecture and plant productivity. **Plant Physiology**, v. 95, p. 7-13, 1995.

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

LYNCH, J.P. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize roots systems. **Annals of Botany**, v. 112, p. 347-357, 2013. DOI: 10.1093/aob/mcs293.

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

LYNCH, J.P.; CHIMUNGU, J. G.; BROWN, K.M. Root anatomical phenes associated with water acquisition from drying soil: target for crop improvement. **Journal of Experimental Botany**, 2014. 12 p. DOI: 10.1093/jxb/eru162.

MACKAY, A.D.; BARBER, S.A. Effect of soil moisture and phosphate level on root hair growth of corn roots. **Plant and Soil**, v. 86, p. 321-331, 1985.

MALUF, J.R.T.; CUNHA, G.; MATZENAUER, R.; PASINATO, A.; PIMENTEL, M.; CAIAFFO, M. Zoneamento de riscos climáticos para a cultura de feijão no Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 9, n. 3, p. 468-476, 2001.

MARENGO, J.; NOBRE, C.; CHOU, C.; TOMASELLA, J.; SAMPAIO, G.; ALVES, L.M.; OBREGON, G.; SOARES, W.; BETTS, R.; KAY, G. **Riscos das mudanças climáticas no Brasil: análise conjunta Brasil-Reino Unido sobre os impactos das mudanças climáticas na Amazônia**. São José dos Campos: INPE, 2011. 56p.

McCLELLAN, G.H.; van KAUWENBERGH, S.J. World phosphate deposits. In: **Use of phosphates rocks for sustainable agriculture**. FAO Land and Water Development and the International Atomic Energy Agency, 2004.

MIGUEL, A.; WIDRIG, A.; VIEIRA, R.F.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. Basal root whorl number: a modulator of phosphorus acquisition in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Annals of Botany**, v. 112, n. 6, p. 973-82, 2013. DOI: 10.1093/aob/mct164.

NAKAMOTO, T.; OYANAGI, A. The direction of growth of seminal roots of *Triticum aestivum* L. and experimental modification thereof. **Annals of Botany**, v. 73, p. 363-367, 1994.

NIELSEN, R.L. **Root development in young corn**. West Lafayette: Purdue University, 2013. (Purdue University. Department of Agronomy, Corny news network articles). Disponível em: <<http://www.kingcorn.org/news/timeless/Roots.html>>. Acesso em 2 mai. 2013.

OLIVEIRA, G. S.; NOBRE, C. A. Mudanças climáticas. In: TASSARA, E. T. de O. (coord.), RUTKOWSKI, E.W. (org.). **Mudanças climáticas e mudanças socio-ambientais globais: reflexões sobre alternativas de futuro**. Brasília; UNESCO, IBECC, 2008. p. 15-31.

PASSIOURA, J.B. Roots and drought resistance. **Agricultural Water Management**, v. 7, p. 265-280, 1983.

PELLEGRINO, G.Q.; ASSAD, E.D.; MARIN, F.R. Mudanças climáticas globais e a agricultura no Brasil. **Revista Multiciência**, n. 8, p. 139-162, mai. 2007.

PENN STATE. Roots Lab. **Cilindros para avaliação de raízes**. 2013. Disponível em: <<http://plantscience.psu.edu/research/labs/roots/methods/metodologia-de-pesquisa/cilindros-para-avaliacao-de-raizes>>. Acesso em 19 nov. 2013.

PORTER, H.; WERF, A.; ATKIN, O.K.; LAMBERS, H. Respiratory energy requirements of roots vary with the potential growth rate of a plant species. **Physiologia Plantarum**, v. 83, p. 469-475, 1991.

POSTMA, J.A.; LYNCH, J.P. Complementarity in root architecture for nutrient uptake in ancient maize/bean and maize/bean/squash polycultures. **Annals of Botany**, v. 110, p. 521-534, 2012. DOI: 10.1093/aob/mcs082 .

PRICE, A.H.; SHRESTHA, R.; PIFANELLI, P.; LUPOTT, E.; CASELA, L. Soil-filled glass rhizotrons for visualizing roots. In: SHASHIDHAR, H.E.; HENRY, A.; HARDY, B. (ed.). **Methodologies for root drought studies in rice**. Los Baños: International Rice Research Institute, 2012. p. 9-14

RANAWAKE, A.L.; NAKAMURA, C. Development of a method for testing dehydration tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) and its application to a recombinant inbred line population. **Tropical Agricultural Research & Extension**, v. 14, n. 3, p. 76-83, 2011.

RAVEN, J.A.; EDWARDS, D. Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, p. 381-401, 2001.

RIDGE, R. W. Recent developments in the cell and molecular biology of root hairs. **Journal of Plant Research**, v. 108, p. 399-405, 1995.

SANS, L.M.; ASSAD, E.D.; GUIMARÃES, D.; AVELLAR, G. Zoneamento de riscos climáticos para a cultura de milho na Região Centro-Oeste do Brasil e para o estado de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 9, n. 3, p. 527-535, 2001.

SHASHIDHAR, H.E.; GOWDA, H.S.V.; RAVEENDRA, G.M.; KUNDUR, P.J. KUMAR, G.N.; SUPRABHA, N.; UPADHYA, P; SONAM, R. PVC tubes to characterize roots and shoots to complement field plant productivity studies. In: SHASHIDHAR, H.E.; HENRY, A.; HARDY, B. (ed.). **Methodologies for root drought studies in rice**. Los Baños: International Rice Research Institute, 2012. p. 15-21.

SILVA, A.A.G. da; BATISTA, W. ; BARROS, A.; FACCIOLI, G.; SOUSA, I. **Zoneamento agrícola de risco climático para grãos no Estado de Sergipe**. Aracaju: Embrapa Tabuleiros Costeiros, 2013. 3p. Disponível em: <[http://www.cpatc.embrapa.br/index.php?idpagina=artigos&artigo=8577&showaquisicao= true](http://www.cpatc.embrapa.br/index.php?idpagina=artigos&artigo=8577&showaquisicao=true)>. Acesso em 29 jul. 2014.

SILVA, S. C.; ASSAD, E.D. Zoneamento de riscos climáticos para o arroz de sequeiro nos estados de Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Tocantins e Bahia. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 9, n. 3, p. 536-543, 2001.

ST.CLAIR, S.B.; LYNCH, J.P. The opening of Pandora´s box: climate change impacts on soil fertility and crop nutrition in the developing countries. **Plant and Soil**, v. 335, p. 101-115, 2010. DOI: 10.1007/s11104-010-0328-z.

SZYMANOWSKA-PULKA, J. Form matters: morphological aspects of lateral root development. **Annals of Botany**, v. 112, p. 1643-1654, 2013. DOI: 10.1093/aob/mcs231.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant physiology**. 5th ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2010. 782p.

TARAFDAR J.C.; JUNGK, A. Phosphatase activity in the rhizosphere and its relation to depletion of soil organic phosphorus. **Biology and Fertility of Soils**, v. 3, p. 199-204, 1987.

TESTER, M.; LANGRIDGE, P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. **Science**, v. 327, p. 818-822, 2010. DOI: 10.1126/science.1183700.

THOMAS, A.L. GUERREIRO, S.M.; SODEK, L. Aerenchyma formation and recovery from hypoxia of the flooded root system of nodulated soybean. **Annals of Botany**, v. 96, p. 1191-1198, 2005. DOI: 10.1093/aob/mci272.

TRACHSEL, S.; KAEPLER, S.M.; BROWN, K.; LYNCH, J.P. Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. **Plant and Soil**, v. 341, n. 1, p. 75-87, 2011. DOI: 10.1007/s11104-010-0623-8.

UGA, Y.; SUGIMOTO, K.; OGAWA, S.; RANE, J.; ISHITANI, M.; HARA, N.; KITOMI, Y.; INUKAI, Y.; ONO, K.; KANNO, N.; INOUE, H.; TAKEHISA, H.; MOTOYAMA, R.; NAGAMURA, Y.; WU, J.; 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**, v. 45, p. 1097-1102, 2013. DOI:10.1038/ng.2725.

USDA. Natural Resources Conservation Service. **Phosphorus retention potential**. Washington: USDA, 2002. 1 mapa, color., 11 pol. x 17 pol. Escala 1: 100.000.000. Disponível em: <http://www.nrcs.usda.gov/Internet/FSE_DOCUMENTS/nrcs142p2_053177.zip>. Acesso em 8 abr. 2014.

VIEIRA, R. F.; JOCHUA, C.N.; LYNCH, J.P. Method for evaluation of root hairs of common bean genotypes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 9, p. 1365-1368, 2007.

WANG, L.; LIAO, H.; YAN, X.; ZHUANG, B.; DONG, Y. Genetic variability for root hair traits as related to phosphorus status in soybean. **Plant and Soil**, v. 261, p. 77-84, 2004.

WASSON, A.P.; RICHARDS, R.A.; CHATRATH, R.; MISRA, S.C.; SAI PRASAD, S.V.; TEBETZKE, G.J.; KIRKEGAARD, J.A. CHRISTOPHER, J.; WATT, M. Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 9, p. 3485-98, 2012. DOI: 10.1093/jxb/ers111.

WATT, M.; MAGEE, L.J.; McCULLY, M.E. Types, structure and potential for axial water flow in the deepest roots of field-grown cereals. **New Phytologist**, v. 178, p. 135-146, 2008.

WHITE, P.J.; GEORGE, T.S. GREGORY, P.; GLYN BENGOUGH, A.; HALLET, P.D.; McKENZIE, B.M. Matching roots to their environment. **Annals of Botany**, v. 112, p. 207-222, 2013. DOI: 10.1093/aob/mct123.

WISSUWA, M.; MAZZOLA, M.; PICARD, C. Novel approaches in plant breeding for rhizosphere-related traits. **Plant and Soil**, v. 321, p. 409-430, 2009.

WREGGE, M.S.; CARAMORI, P.H.; GONÇALVES, S.L.; COLASANTE, L.O.; FUKOSHIMA, M.; ABUD, N.S. Determinação de épocas de semeadura do arroz de sequeiro, *Oriza sativa*, no Estado do Paraná. **Acta Scientiarum**, v. 23, n. 5, p. 1179-1183, 2001.

XONOCOSTLE-CÁZARES, B.; RAMIREZ-ORTEGA, F.A.; FLORES-ELENES, L.; RUIZ-MEDRANO, R. Drought tolerance in crop plants. **American Journal of Plant Physiology**, v. 5, p. 241-256, 2010. DOI: 10.3923/ajpp.2010.241.256.

YADAV, S.S.; McNEIL, D.; REDDEN, R.; PATIL, S.A. (Ed.). **Climate change and management of cool season grain legume crops**. Dordrecht: Springer, 2010. 460 p.

YANG, X.; LI, Y.; REN, B.; DING, L.; GAO, C.; SHEN, Q.; GUO, S. Drought-induced root aerenchyma formation restricts water uptake in rice seedlings supplied with nitrate. **Plant Cell Physiology**, v. 53, n. 3, p. 495-504, 2012. DOI: 10.1093/pcp/pcs003.

ZHU, J. BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). **Plant, Cell & Environment**, v. 33, p. 740-749, 2010. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2009.02099.x.

ZOBEL, R.W. Rhizogenetics (root genetics) of vegetable crops. **HortScience**, v. 21, n. 4, p. 956-959, 1986.