

RENATO DOMICIANO SILVA ROSADO

**CARACTERIZAÇÃO DO SISTEMA RADICAL DO FEIJOEIRO E SEU USO
NO MELHORAMENTO GENÉTICO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2012

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

R788c
2012

Rosado, Renato Domiciano Silva, 1982-

Caracterização do sistema radical do feijoeiro e seu uso no
melhoramento genético / Renato Domiciano Silva Rosado. –
Viçosa, MG : Aprenda fácil, 2012.
xvii, 73f. : il. (algumas col.) ; 29cm.

Orientador: José Eustáquio de Souza Carneiro.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Feijão - Melhoramento genético. 2. Feijão - Raízes -
Qualidade. 3. Genética quantitativa. 4. Fósforo. 5. Feijão -
Morfologia. I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

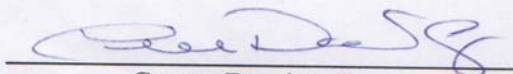
CDD 22. ed. 635.65223

RENATO DOMICIANO SILVA ROSADO

**CARACTERIZAÇÃO DO SISTEMA RADICAL DO FEIJOEIRO E SEU USO
NO MELHORAMENTO GENÉTICO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do Programa de Pós-
Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de
Doctor Scientiae.

APROVADA: 20 de março de 2012.



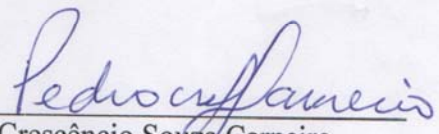
Cosme Damião Cruz



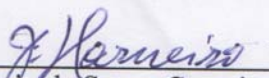
Marciane da Silva Oliveira



Rogério Faria Vieira
(Coorientador)



Pedro Crescêncio Souza Carneiro
(Coorientador)



José Eustáquio de Souza Carneiro
(Orientador)

"A coisa mais bela que o homem pode experimentar é o mistério. É essa emoção fundamental que está na raiz de toda ciência e toda arte."

- Albert Einstein -

*Aos meus pais João Bosco e Maria de Lourdes, às
minhas irmãs Luciana e Fabiana e à minha noiva
Uyara.*

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela vida.

À Universidade Federal de Viçosa (UFV), pela oportunidade de realizar o Curso.

À Pennsylvania State University – University Park – EUA, pela acolhida.

À CAPES e ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudos no país e no exterior.

À Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais (EPAMIG), Unidade Zona da Mata, pelo apoio técnico; e à FAPEMIG, pelo apoio financeiro ao projeto.

Ao Professor José Eustáquio de Souza Carneiro, pela orientação e pelo incentivo.

Ao Dr. Rogério Faria Vieira, pelos ensinamentos e pelo apoio.

Ao Dr. Jonathan Lynch e Dr. Kathleen Brown pelos ensinamentos e pelas valiosas contribuições.

Ao Professor Pedro Crescêncio Souza Carneiro, pela paciência e coorientação.

Ao Professor Cosme Damião Cruz, pelo exemplo profissional, pela amizade e pelos ensinamentos.

A todos os professores que já tive em toda a minha vida acadêmica, por terem contribuído para a minha formação e o meu crescimento.

Às secretárias dos Programas de Pós-Graduação em Fitotecnia: Tatiana e Rafaela; e da Genética: Rita, por terem estado sempre dispostas em ajudar.

Aos funcionários do DFT, em especial ao Gilberto, do Laboratório do Feijão; e aos funcionários do Campo Experimental de Coimbra (Pereira, Carlinhos, Potoca, Sebastião, Luiz Ladeira e João), pelo auxílio e convívio na condução dos experimentos.

Aos meus colegas do grupo de pesquisa de feijão da UFV Abner, Alisson, Ana Maria, Anatórcia, Bruna, Caren, Cássio, Elaine, Gilmar, Gislâyne, Jamir, José Ângelo, Laércio, Lelisângela, Lílyce, Luís Paulo, Marilene, Matheus, Nerison, Miller, Monique, Moryb, Paulete, Ramon, Renan, Rodrigo, Rosangela, Sandra, Vanessa e Vinicius e, da EPAMIG, Pedro, Adalgisa, Camila, Matheus e Telma, pelos conhecimentos transmitidos, pela ajuda na experimentação de campo e no laboratório e pelos momentos de descontração

Aos estudantes e ajudantes do Roots Lab at Penn State University: James Burridge, Samuel Camilo, Joseph Chimungu, Molly Hanlon, Claire Kirt, Eric Nord, A. Johan Prinsloo, Harini Rangarajan, Patampong Saengwilai (khwai), Moshe Silberbush, Robert Snyder, Phanchita Vejchasarn, Yong Wang, Larry Matthew York, Karine Batista e Katy Barlow, Frances Harriman e Andy Evensenla, Kristelle Esterhuizen, Matt Dommel, Austin Kirt, Masoud Amir Sayles e Michael S Williams, pela amizade e por tornarem a convivência e a pesquisa no laboratório e no campo experimental muito prazerosas.

À minha noiva Uyara Aparecida Batista, pela compreensão, pelo carinho e amor.

À minha família, por sempre acreditarem que sou capaz.

Aos meus colegas do Programa Feijão, pela paciência e pelos ensinamentos.

A todos aqueles não mencionados, por, de certa forma, terem contribuído para a concretização deste trabalho.

BIOGRAFIA

RENATO DOMICIANO SILVA ROSADO, filho de João Bosco Silva Rosado e Maria de Lourdes Domiciano Rosado, nasceu em Viçosa, Minas Gerais, Brasil, em 05 de agosto de 1982.

Em agosto de 2002, ingressou no curso de graduação em Engenharia Agrônômica na Universidade Federal de Lavras (UFLA), obtendo o título de Engenheiro-Agrônomo em fevereiro de 2007, em Lavras, Minas Gerais, Brasil.

Em março de 2007, iniciou o Programa de Pós-Graduação, em nível de Mestrado, em Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa (UFV), quando, no decorrer do curso, foi selecionado com uma bolsa do Programa Doutorado Direto (PPD) do CNPq.

Em 2008, iniciou o Programa Doutorado Direto (PPD), sendo parte de seu doutorado desenvolvido no College of Agricultural Sciences of Department of Horticulture of Penn State University (University Park – PA – EUA), como bolsista de doutorado sanduíche do CNPq, sob a orientação dos Drs. Jonathan Lynch e Kathleen Brown, no período de março a novembro de 2011.

Defendeu a tese em abril de 2012, sendo em seguida contratado como Pesquisador de Melhoramento Genético de Milho pela Geneze Sementes S/A.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	VIII
LISTA DE TABELAS	XI
RESUMO	XIV
ABSTRACT	XVI
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
IMPORTÂNCIA DA CARACTERIZAÇÃO DO SISTEMA RADICAL	3
2.1. Importância do sistema radical diante dos estresses abióticos	3
2.2. Importância do fósforo	5
2.3. Arquitetura radical	8
2.4. Recursos nutricionais	10
2.5. Enraizamento superficial	11
2.6. Estrutura da demografia radical	14
2.7. Exploração de ambientes desuniformes	15
2.8. Características morfológicas do sistema radical do feijoeiro	16
2.8.1. Raízes adventícias	16
2.8.2. Número de raízes basais e verticilo	17
2.8.3. Raízes laterais	18
2.8.4. Aerênquimas	19
2.8.5. Pelos radicais	20
2.8.10. Fenologia	22
2.9. Uso de características de raiz em programas de melhoramento	23
REFERÊNCIAS	25
CAPÍTULO 1	32
DIVERSIDADE GENÉTICA ENTRE GENÓTIPOS DE FEIJÃO COM ÊNFASE EM CARACTERÍSTICAS DO SISTEMA RADICAL	32

1. INTRODUÇÃO	33
2. MATERIAL E MÉTODOS	36
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	39
4. CONCLUSÕES	48
REFERÊNCIAS	49
CAPÍTULO 2.....	52
DESEMPENHO DO FEJJOEIRO EM RESPOSTA À MISTURA DE GENÓTIPOS CONTRASTANTES QUANTO À ARQUITETURA DE RAIZ BASAL.....	52
1. INTRODUÇÃO	53
2. MATERIAL E MÉTODOS	58
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	62
4. CONCLUSÕES	68
REFERÊNCIAS	69

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Disponibilidade global de fósforo no solo. O predomínio das cores vermelha e cinza-clara indicam disponibilidade subótima de fósforo para o crescimento de muitas espécies de plantas e a importância da disponibilidade de P como principal limitação da produtividade de plantas em ambientes terrestres..... 4
- Figura 2 - Características de raiz de feijão adaptado a solo com baixo P (à direita) em relação a genótipo não adaptado (à esquerda)..... 5
- Figura 3ab - Sistemas radiculares herbáceas do feijão, uma dicotiledônea (a), e do milho, uma monocotiledônea (b). Mudanças na orientação, alongamento, ramificação e, no caso de dicotiledôneas, crescimento secundário de cada uma das quatro classes de raiz resultam em diversidade de arquiteturas. 9
- Figura 4 - Simulação de variações na arquitetura das raízes basais de feijão..... 10
- Figura 5 - Massa da parte aérea seca aos 44 dias após o plantio de três genótipos de raízes superficiais e três de raízes profundas no campo. AP = alto P; BP = baixo P; IR = irrigado; e NI = não irrigado. 13
- Figura 6 - Raízes adventícias em feijoeiro. 17
- Figura 7 - A variação no número de verticilos em feijoeiro está relacionada com o número de raízes basais produzido..... 18

Figura 8 - A: Crescimento radial reduzido de raízes de feijão-comum em resposta ao estresse de fósforo. Seções transversais da raiz são de tecidos de idade e classes de raiz semelhantes de um mesmo genótipo. B: Efeito do estiolamento de raiz no acúmulo de biomassa da parte aérea em plantas com baixo fósforo aos 40 dias após a germinação, simulado no programa SimRoot. C: Visualização da arquitetura de raiz do feijoeiro simulado em 40 dias após a germinação. AP: alto fósforo no solo (18 mM). BP: Baixo fósforo no solo (3 mM). A visualização AP mostra um sistema de raízes sem a formação de AR.	20
Figura 9 - Conteúdo de P no feijoeiro com 28 dias de três genótipos com muitos pelos (G13, G53 e G88) e três com poucos pelos (G16, G80 e G84) em baixo P (BP), com ou sem micorriza.	21
Figura 10 - Planta com raízes basais superficiais entre plantas de raízes basais relativamente profundas.....	24
 CAPÍTULO 1	 32
DIVERSIDADE GENÉTICA ENTRE GENÓTIPOS DE FEIJÃO COM ÊNFASE EM CARACTERÍSTICAS DO SISTEMA RADICAL	32
Figura 1 - Estrutura da semente e classes de raízes do feijoeiro: A – Raízes basais, B – Raiz principal, C – Raízes adventícias, D – Raiz lateral de primeira ordem, E – Pelos radiculares na raiz principal e F – Pelos radiculares da raiz principal na ramificação de primeira ordem.....	38
 CAPÍTULO 2.....	 52
DESEMPENHO DO FEJJOEIRO EM RESPOSTA À MISTURA DE GENÓTIPOS CONTRASTANTES QUANTO À ARQUITETURA DE RAIZ BASAL.....	52
Figura 1- Arquitetura das raízes basais dos genótipos Diamante Negro (A) e Vi 10-2-1(B) crescidas em areia por 12 dias após a germinação.	59
Figura 2 - Produtividade de grãos (kg ha ⁻¹) dos genótipos Diamante Negro (DN), Vi 10-2-1 (Vi) e DN + Vi, em plantios direto e convencional, adubados e não adubados. Letras maiúsculas comparam os tratamentos adubados (colunas em cinza-claro) e letras minúsculas, os não adubados (cinza-	

claro), pelo teste de Tukey ($P < 0,05$) (média + DP). Campo Experimental da UFV. Coimbra, MG. Inverno/2009..... 67

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1	32
DIVERSIDADE GENÉTICA ENTRE GENÓTIPOS DE FEIJÃO COM ÊNFASE EM CARACTERÍSTICAS DO SISTEMA RADICAL	32
Tabela 1 - Resumo das análises de variância das características ângulo médio das raízes basais (ARB), número de verticilos (NV), número de raízes basais (NRB), nota de pelos nas raízes basais (NPB), nota de pelos na raiz principal (NPP), massa de 1.000 grãos (MMG) e produtividade de grãos kg ha ⁻¹ (PROD) de 56 genótipos do BAGF-UFV	39
Tabela 2 - Cor do tegumento (CT), tamanho da semente (TS), conjunto gênico (CG) e agrupamento das médias dos caracteres de raízes: número de verticilos (NV), número de raízes basais (NRB), nota de pelos nas raízes basais (NPB), nota de pelos na raiz principal (NPP) e ângulo médio das raízes basais (ARB) de 56 genótipos do BGF-UFV	42
Tabela 3 - Agrupamento pelo método de otimização de Tocher de 46 genótipos mesoamericanos do BAGF-UFV, considerando-se as características ângulo médio das raízes basais, número de verticilos, número de raízes basais, nota de pelos nas raízes basais e nota de pelos na raiz principal .	44
Tabela 4 - Agrupamento pelo método de otimização de Tocher de 10 genótipos andinos do BAGF-UFV, considerando-se as características ângulo médio das raízes basais, número de verticilos, número de raízes basais, nota de pelos nas raízes basais e nota de pelos na raiz principal.....	44

Tabela 5 - Contribuição relativa das variáveis (SINGH, 1981), estimativas dos autovalores e porcentagens das variâncias acumuladas e os autovetores (coeficientes de ponderação) associados a cada uma das variáveis canônicas: ângulo médio das raízes basais (ARB), número de verticilos (NV), número de raízes basais (NRB), nota de pelos nas raízes basais (NPB) e nota de pelos na raiz principal (NPP) de genótipos mesoamericanos do BAGF-UFV.....	46
Tabela 6 - Contribuição relativa das variáveis (SINGH, 1981), estimativas dos autovalores, porcentagens das variâncias acumuladas e os autovetores (coeficientes de ponderação) associados a cada uma das variáveis canônicas: ângulo médio das raízes basais (ARB), número de verticilos (NV), número de raízes basais (NRB), nota de pelos nas raízes basais (NPB) e nota de pelos na raiz principal (NPP) de genótipos andino do BAGF-UFV	47
 CAPÍTULO 2.....	52
DESEMPENHO DO FEJJOEIRO EM RESPOSTA À MISTURA DE GENÓTIPOS CONTRASTANTES QUANTO À ARQUITETURA DE RAIZ BASAL.....	52
Tabela 1 - Análise química de quatro camadas do solo em Coimbra, MG. Universidade Federal de Viçosa, 2009	58
Tabela 2 - Características do sistema radical do Diamante Negro e do Vi-10-2-1: número de verticilos (NV), número de raízes basais (NRB), nota de pelos nas raízes basais (NPB), nota de pelos na raiz principal (NPP), ângulo, em graus, das raízes basais (ARB) em relação à superfície, número de raízes adventícias (NRA), comprimento, em cm, das raízes adventícias (CRA) e número de ramificações das raízes adventícias (RRA).....	60

Tabela 1 - Resumo das análises de variância referentes à massa parte aérea seca (MPAS), teor de fósforo em % (TP), conteúdo de fósforo (CP), produtividade (PROD) e os componentes de produção: número de vagens por planta (NV), número de sementes por vagem e massa de 100 grãos (MCG), avaliados com e sem adubação nos sistemas de plantio direto e convencional. Campo Experimental da UFV, Coimbra, MG. Inverno/2009.....	63
Tabela 2 - Médias dos teores de fósforo em mg/g dos genótipos Diamante Negro (DN), Vi 10.2.1 (Vi) e mistura (DN + Vi), referentes às decomposições das interações genótipos (G) x sistemas de plantio (P) e G x Adubação (A)	64
Tabela 3 - Médias do número de vagens por planta (NV) e massa de 100 grãos em g (MCG), referentes à decomposição da interação genótipo x adubação.	65

RESUMO

ROSADO, Renato Domiciano Silva, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, março de 2012. **Caracterização do sistema radical do feijoeiro e seu uso no melhoramento genético.** Orientador: José Eustáquio de Souza Carneiro. Coorientadores: Rogério Faria Vieira, Pedro Crescêncio Souza Carneiro e Paulo Roberto Cecon.

Atualmente, no Brasil, como forma de minimizar problemas relacionados à deficiência de fósforo no solo, são utilizados corretivos e fertilizantes, adequando o solo à planta. Considerando que as reservas globais de fósforo inorgânico estão se esgotando, a estratégia seria adequar a planta ao fósforo contido no solo. Para isso é necessário detectar e explorar o uso das diferenças genótípicas, especialmente as relacionadas à arquitetura das raízes. Com esse intuito, 56 genótipos de feijão foram avaliados e caracterizados fenotipicamente quanto ao sistema radical. Posteriormente, dois genótipos contrastantes quanto à arquitetura de raízes foram utilizados na composição de uma multilinha, visando verificar se a mistura de genótipos de feijoeiro (multilinha) com características contrastantes de arquitetura de raízes basais beneficia a produtividade de grãos. O primeiro experimento constou da semeadura dos 56 genótipos em campo, utilizando-se o delineamento em blocos ao acaso. Foram avaliados os caracteres produtividade e massa de 1.000 grãos. Sementes desse experimento foram germinadas em papel de germinação e colocadas em cubas de vidro com solução nutritiva de sulfato de cálcio, usando-se o delineamento em blocos ao acaso. Foram avaliados os seguintes caracteres: número de verticilos, número de raízes basais, nota de pelos nas raízes basais, ângulo médio

das raízes basais e nota de pelos na raiz principal. Os dados foram submetidos à análise de diversidade genética, tomando-se como base o método de Tocher e de variáveis canônicas. O segundo experimento constou da avaliação dos genótipos Diamante Negro (raízes basais superficiais), Vi-10-2-1 (raízes basais profundas) e da multilinha (Diamante Negro + Vi-10-2-1), em ambientes contrastantes quanto à disponibilidade de fósforo no solo (plantio direto e convencional e adubado e não adubado), compondo um fatorial 3 x 2 x 2, no delineamento em blocos ao acaso. Nesse experimento foram avaliados: massa da parte aérea seca (MPAS), teor de fósforo (TP), conteúdo de fósforo (CP), produtividade (PROD) e os componentes de produção número de vagens por planta (NV), número de sementes por vagem e massa de 100 grãos (MCG). No primeiro experimento, com base na análise de diversidade, detectou-se que o germoplasma de feijão avaliado apresenta ampla variabilidade genética para características de raiz. Pela técnica de variáveis canônicas, o número de raízes basais, nota de pelos na raiz primária e ângulo médio das raízes basais foram, nesta ordem, as de menor importância para o grupo gênico mesoamericano; no caso do grupo gênico andino, o ângulo médio das raízes basais e nota de pelos na raiz basal foram os de menor importância. Esses resultados, comparados aos obtidos pela metodologia de Singh (1981), indicaram que há redundância entre número de raízes basais e número de verticilos e entre nota de pelos na raiz primária e nas raízes basais. Quando se repetiu o procedimento de agrupamento por Tocher, após a exclusão das variáveis menos importantes pela técnica de variáveis canônicas, obtiveram-se agrupamentos dos genótipos diferentes, indicando que, apesar de essas variáveis serem identificadas como as de menor contribuição para a diversidade dos genótipos, elas ainda contribuem com uma fração importante para discriminá-los. No segundo experimento, quando adubado, a multilinha (DN + Vi) superou a cultivar Vi 10-2-1 e se equiparou à cultivar Diamante Negro em produtividade de grãos, tanto no plantio direto quanto no convencional. Nesse caso, o pior comportamento foi do Vi, que por sinal apresenta raízes basais profundas. Em plantio convencional, não adubado, a multilinha foi bem superior às linhas puras, chegando a produzir 20% a mais que o DN e 40% a mais que o Vi.

ABSTRACT

ROSADO, Renato Domiciano Silva, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, March, 2012. **Characterization of the common bean root system and its use in genetic breeding.** Adviser: José Eustáquio de Souza Carneiro. Co-Advisers: Rogério Faria Vieira, Pedro Crescêncio Souza Carneiro and Paulo Roberto Cecon.

Currently in Brazil, in order to minimize problems related to deficiency of phosphorus from the soil, are used fertilizers to adjust the soil to the plant requirement. Whereas the global reserves of inorganic phosphorus are running out, the strategy would be to adapt the plant to the phosphorus contained in the soil. For this we need detect and explore the use of genotypic differences, especially those related to the root architecture. For this purpose, 56 bean genotypes were evaluated and characterized phenotypically on the root system. Subsequently, two different genotypes on the root architecture were used in the composition of a multi-line to see the mixture of bean genotypes (multiline) with contrasting characteristics of basal root architecture increases grain yield. The first experiment consisted of 56 genotypes that were seeded in the field, using a randomized block design. We assessed the following characters: productivity and mass of 1000 seeds. Seeds of this experiment were germinated in germination paper and placed in glass tanks with nutrient solution of calcium sulphate, using a randomized complete block design. The following characters were evaluated: number of whorls, number of basal roots, root hairs note in basal roots, average angle of basal roots and root hairs note at the tap root. The dates were subjected to analysis of genetic diversity, based on the Torcher method and Canonical Variables. In the second experiment, the genotypes

diamante negro (shallow basal roots), Vi-10-2-1 (deep basal roots) and multiline (Diamante Negro + Vi-10-2-1) were evaluated in soil with environments different phosphorus availability under no-tillage systems and conventional (with fertilized and not fertilized), forming a 3x2x2 factorial, in randomized block design. In this experiment were evaluated: shoot dry weight, phosphorus content, phosphorus content, productivity and yield components: number of pods per plant, number of seeds per pod and 100-grain mass. In the first experiment, based on the analysis of diversity, it was observed that the bean germplasm has wide genetic variability for root traits. By methodology of canonical variables, the number of basal roots, note the taproot hairs, average angle of basal roots were in this order, the less important to the mesoamerican gene pool group. For the andean gene pool group the average angle of basal roots of and note the basal roots hairs were less important. These results compared with those obtained by the method of Singh (1981) indicate that there is redundancy between the number of basal roots and number of whorls and root hairs note from the taproot and basal roots. When we repeated the clustering procedure by Tocher, after exclusion of less important variables by the technique of canonical variables, we obtained clusters of different genotypes indicating that although these variables were identified as those with lower contribution to the diversity of genotypes, they still contribute a significant fraction to discriminate against them. In the second experiment, when fertilized, the multiline (DN + Vi) overcame the Vi 10-2-1 cultivar and the diamante negro cultivar matched in grain yield in both the under no-tillage systems and conventional. In this case, was the worst performance of Vi 10-2-1 genotype, which has deep basal roots. In conventional tillage, not fertilized, the multiline was well above the pure lines, up to produce 20% more than the DN and 40% more than Vi 10-2-1.

1. INTRODUÇÃO GERAL

A produtividade das culturas é limitada pela disponibilidade de fósforo (P) em 30% a 40% das áreas cultivadas no mundo (VANCE et al., 2003). A alternativa empregada como forma de minimizar problemas relacionados à deficiência de fósforo do solo é o uso de corretivos e fertilizantes, adequando o solo à planta. No entanto, as reservas globais de P inorgânico (P) são relativamente pequenas. Calcula-se que metade delas estará esgotada entre 2040 e 2060 (LAMBERS et al., 2006). Para amenizar os problemas de deficiência de fósforo, a estratégia seria adequar a planta ao P contido no solo. A criação de genótipos com alta eficiência na aquisição de P pode garantir mais alimento para agricultores com recursos escassos para investir em adubo e permitir maior aproveitamento do P aplicado no solo pelo feijão cultivado por agricultores capitalizados. Outra estratégia para aproveitar a variabilidade genotípica de raiz do feijão é a criação de multilinhas com características contrastantes. Elas podem permitir melhor aproveitamento dos recursos do solo em condições de estresse por déficit hídrico e, ou, nutricional, em relação às linhas puras. No caso da mistura de linhagens de raízes basais superficiais com linhagens de raízes basais profundas, poder-se-iam diminuir a competição entre raízes de plantas vizinhas (RUBIO et al., 2001) e aumentar a exploração do solo por água e nutrientes. Para isso, é necessário detectar e explorar o uso das diferenças genotípicas da arquitetura das raízes. No caso do feijoeiro, suas raízes são compostas por quatro classes: primária, basal, adventícia e lateral. A raiz primária tem forte gravitropismo positivo e, na ausência de obstáculos, cresce verticalmente para baixo. Representa cerca de 10% do sistema radical, mas, se os outros tipos de raízes forem removidos, ela pode representar até 50% do total (RUBIO; LYNCH, 2007). As raízes

basais originam-se na base subterrânea do hipocótilo, isto é, na porção localizada logo acima da raiz primária. As raízes adventícias emergem no hipocótilo (acima das raízes basais) e exploram o solo próximo à superfície. As raízes laterais originam-se dessas três classes de raízes. A raiz primária alcança o comprimento de 2 a 3 cm em dois dias depois da embebição da semente; com três dias emergem as raízes basais. As raízes adventícias emergem entre 10 e 12 dias após a embebição da semente (BASU et al., 2007). Adaptações da raiz que aumentam a aquisição de P da camada superficial do solo são importantes por causa da relativa imobilidade desse nutriente no solo (VANACE et al., 2003). Características de raízes, associadas à arquitetura e que permitem melhor exploração de recursos na camada superficial do solo, são crescimento superficial das raízes basais, aumento na produção de raízes adventícias e maior dispersão de raízes laterais (LYNCH, 2007; RAMAEKERS et al., 2010). A diversidade de arquiteturas de raiz deve-se, principalmente, ao número de raízes basais e à variação do ângulo dessas raízes. O crescimento das raízes basais no tempo, com relação à gravidade, determina se essa parte do sistema radical desce rapidamente em direção ao subsolo ou permanece na camada superficial do solo. Estudos envolvendo a arquitetura de raízes do feijoeiro na deficiência de fósforo não são explorados nos programas de melhoramento no Brasil. Com isso, objetivou-se com esta tese caracterizar o sistema radical de 56 genótipos do Banco Ativo de Germoplasma de Feijão da Universidade Federal de Viçosa (BAGF-UFV), bem como avaliar o efeito de misturas de cultivares de feijoeiro (multilinha) com arquiteturas contrastantes de raízes basais.

2. REVISÃO DE LITERATURA

IMPORTÂNCIA DA CARACTERIZAÇÃO DO SISTEMA RADICAL

2.1. Importância do sistema radical diante dos estresses abióticos

O estresse por déficit hídrico e por baixa disponibilidade de nutrientes para as plantas são restrições primárias que limitam a produtividade agrícola global. Esses estresses têm-se agravado com as atuais mudanças climáticas e o mau uso dos solos pelos agricultores “extrativistas”. Estima-se que, em 2030, 47% da população humana habitará locais onde as plantas serão submetidas a estresse causado por déficit hídrico, especialmente na América Latina, na Ásia e na África subsaariana (VISSER; CORFEE-MORLOT, 2008). A baixa fertilidade do solo, especialmente a baixa disponibilidade de fósforo (Figura 1), também limita a produção agrícola nos países em desenvolvimento (LIAO et al., 2004). O baixo teor de P no solo pode reduzir em mais de 60% a produção de feijão (*Phaseolus vulgaris*) na América Latina e em mais de 75% na África (LYNCH; BEEBE, 1995; WORTMANN, 1998). Nesses países, segundo Yan e Lynch (1998), o rendimento médio é de apenas 15-20% do seu potencial, em grande parte devido a problemas com a seca e à baixa fertilidade do solo. O baixo teor de água do solo diminui a absorção dos nutrientes

pelas plantas, principalmente dos que são pouco móveis no solo, como o P. As culturas de subsistência como o feijão e milho (*Zea mays*) são as mais prejudicadas pela seca e pela deficiência nutricional, pois são cultivadas em pequenas propriedades (áreas marginais) e com uso de poucos insumos e baixo nível tecnológico (GRAHAM et al., 2003).

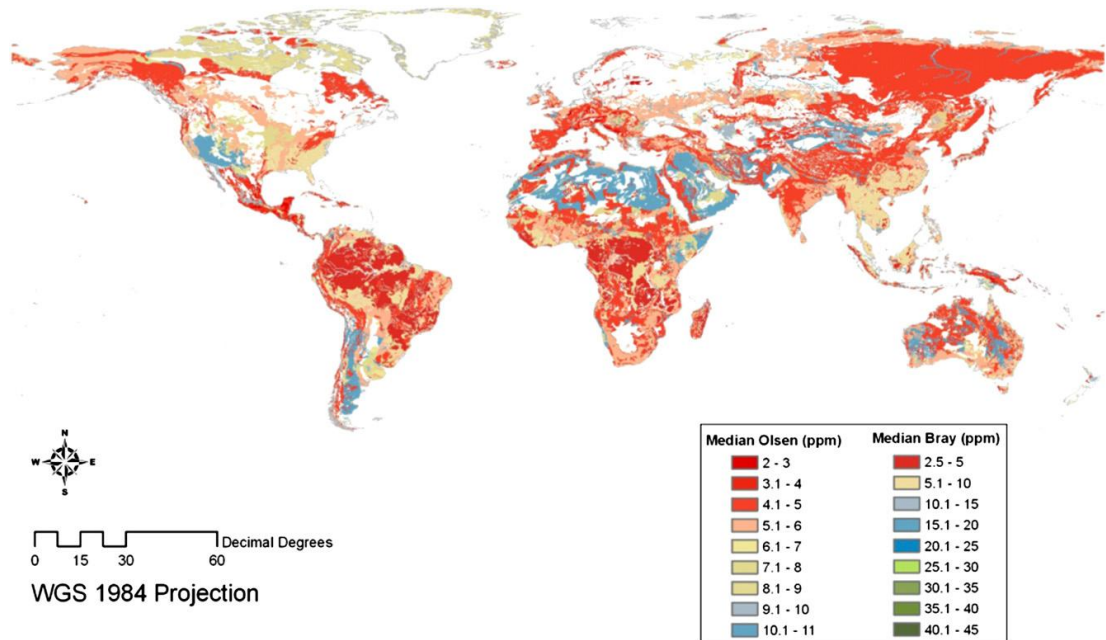


Figura 1 - Disponibilidade global de fósforo no solo. O predomínio das cores vermelha e cinza-clara indicam disponibilidade subótima de fósforo para o crescimento de muitas espécies de plantas e a importância da disponibilidade de P como principal limitação da produtividade de plantas em ambientes terrestres.

Fonte: LYNCH, 2011.

A identificação e compreensão dos mecanismos associados às raízes envolvidos na tolerância a estresses abióticos, como genótipo de feijão adaptado a solo com baixo P (Figura 2), são essenciais para o desenvolvimento de cultivares mais tolerantes à seca e com maior eficiência no uso dos nutrientes do solo.

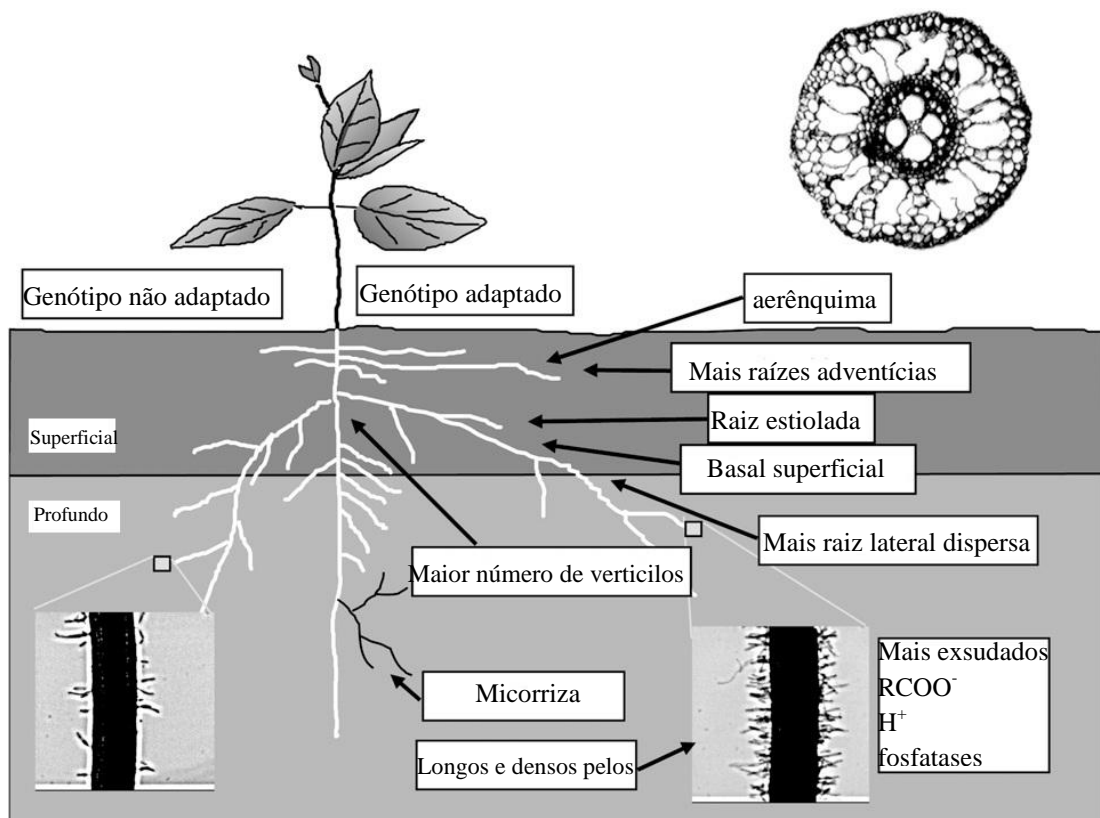


Figura 2 - Características de raiz de feijão adaptado a solo com baixo P (à direita) em relação a genótipo não adaptado (à esquerda).

Fonte: Adaptado de LYNCH, 2011.

Para incrementar a produtividade sem necessariamente aumentar os custos de produção é importante que os melhoristas de plantas selecionem genótipos em condições de estresses abióticos. A identificação e seleção de características de raiz em programas de melhoramento serão um passo importante para a melhoria da tolerância à seca e eficiente absorção e utilização de nutrientes para o crescimento das culturas nos diferentes sistemas de cultivo.

2.2. Importância do fósforo

O fósforo (P) é um macronutriente essencial para o crescimento da planta. Atua em várias funções celulares básicas: biossíntese de adenosina trifosfato-ATP, ativação de intermediários metabólicos, estruturação de ácido nucleico e

fosfolipídios (BUCHER, 2007), metabolismo do carbono e ativação de várias enzimas (LAMBERS et al., 2006). Depois do nitrogênio (N), o P é o nutriente que geralmente mais limita o crescimento da planta. O N, no entanto, é renovável, pois pode ser assimilado do ar na forma de N₂ pelas bactérias fixadoras de N (LAMBERS et al., 2006). Até metade do P do solo pode estar na forma orgânica, que precisa ser mineralizada antes de ser absorvida pela planta. A concentração de P na planta varia de 0,05 a 0,50% da massa de matéria seca (BALDWIN et al., 2001).

Embora a maioria dos solos do mundo contenha quantidade significativa de P, entre 200 e 3.000 mg por kg de solo (RICHARDSON et al., 2005), apenas pequena proporção dele (geralmente menos de 1%) é imediatamente disponível para as plantas devido ao seu comportamento físico-químico e à interação com a interface mineral do solo (RAGHOTHAMA, 1999). Em solos altamente intemperizados, como Latossolos tropicais, a deficiência de P é atribuída principalmente à forte adsorção do fosfato ao Al-Fe (FONTES; WEED, 1996). Vale ressaltar também que a disponibilidade de fósforo está em declínio em mais da metade das terras agrícolas por causa da degradação do solo.

O crescimento das plantas geralmente é limitado pela baixa disponibilidade e mobilidade de P no solo. A deficiência desse nutriente representa grande preocupação global para produção vegetal (CHEN et al., 2008; VIEIRA; CARNEIRO, 2011). Para os agricultores das nações mais pobres, a fertilização fosfatada é incomum. No entanto, para os agricultores capitalizados essa prática seria uma solução para corrigir a deficiência desse nutriente no solo. Entretanto, a fertilização com P tem limitações em estratégia de longo prazo, em razão das relativamente pequenas reservas globais de P inorgânico (P) [calcula-se que metade das reservas de P estará esgotada entre 2040 e 2060 (LAMBERS et al., 2006)], dos custos energéticos de produção do fertilizante e do custo ambiental associado com a adubação intensiva (VIEIRA; CARNEIRO, 2011).

A recuperação pela planta do P aplicado no solo é baixa, porque mais de 80% dele fica imobilizado e indisponível para absorção devido à adsorção, precipitação ou conversão à forma orgânica (SCHACHTMAN et al., 1998). Mesmo em solo adequadamente fertilizado com P, apenas 20%, ou menos, é removido pela cultura no primeiro ano de cultivo (BALDWIN et al., 2001). Por causa de sua reação com os constituintes do solo, o P chega às raízes principalmente por difusão (BALDWIN et al., 2001). A taxa dessa difusão é lenta (10^{-12} a 10^{-15} m² s⁻¹) (SCHACHTMAN et al.,

1998). Na superfície da raiz, o P é rapidamente absorvido, resultando em uma zona de depleção de 0,2 a 1,0 mm em torno da raiz. Embora a concentração de P na solução do solo raramente exceda 2 μM , nas células das plantas ele é bem mais alto, de 2 a 20 mM (BALDWIN et al., 2001; ESAU, 2006). O termo absorção ou aquisição indica a movimentação do fosfato (H_2PO_4^-) da solução do solo para o citoplasma da raiz. Para vencer a diferença de concentração de P entre a solução do solo (baixa) e o citoplasma (alta), são necessários transportadores ativos (proteínas embebidas no plasmalema) (VIEIRA; CARNEIRO, 2011).

As plantas expostas à deficiência de P ativam vários mecanismos que resultam no aumento da aquisição do P do solo ou em maior eficiência no uso do P interno. Uso eficiente de P é a capacidade da planta em produzir grande quantidade de matéria orgânica por unidade de P. Plantas eficientes no uso do P crescem relativamente mais que as ineficientes com a mesma quantidade de P adquirido (RAMAEKERS et al., 2010). Esse mecanismo tem sido explorado indiretamente pelo melhorista quando seleciona linhagens com alta produtividade. No entanto, características de raiz relacionadas à aquisição de P do solo têm sido sujeitas à seleção negativa em razão do uso de adubo em ensaios de competição entre genótipos (YAN; LYNCH, 1998).

O desenvolvimento de culturas com maior eficiência na utilização do fósforo, definida como a capacidade de crescer e produzir em solos com baixa disponibilidade desse nutriente, melhoraria substancialmente a segurança alimentar das nações em desenvolvimento, enquanto reforçaria a sustentabilidade da agricultura nos países ricos (YAN; LYNCH, 1998).

As plantas possuem uma série de adaptações fisiológicas que aumentam a aquisição de P em condições de baixa disponibilidade. Essas estratégias incluem preservação do P interno, aumento da aquisição de P através da modificação na função ou estrutura da raiz (RAUSCH; BUCHER, 2002; RICHARDSON et al., 2005) e associação simbiótica com microrganismos específicos, como as micorrizas (SHIBATA; YANO, 2003).

As pesquisas têm focado principalmente o papel da arquitetura da raiz na aquisição de água (WHITEAKER et al., 1976; HO et al., 2005), nutrientes (revisado a seguir), suporte da parte aérea (COUTTS, 1983; BAILEY et al., 2002; ZHU et al., 2010), embora outras funções importantes incluam o armazenamento e sinalização de

processos químicos e biológicos (AIKEN; SMUCKER, 1996), resistência a doenças (MURRELL; FIXEN, 2006), insetos e simbioses subterrâneas (HETRICK, 1991).

2.3. Arquitetura radical

O termo arquitetura de raiz é usado para se referir à configuração espacial de raízes. Exclui estruturas anatômicas e morfológicas de classes de raízes individuais (LYNCH; BEEBE, 1995; RUBIO et al., 2001). A arquitetura de raiz é dinâmica e ambientalmente plástica. Está de acordo com características fisiológicas específicas, agindo conjunta ou independentemente e controlando a orientação, alongação, ramificação e persistência de enraizamento da planta. A produção de exsudatos radicais pode ter efeitos diferentes sobre a aquisição de nutrientes, dependendo das características químicas do solo perto da raiz, que são influenciadas pela sua arquitetura (LYNCH, 2005).

O sistema radical básico de dicotiledôneas é mostrado na Figura 3a. Grande variedade de arquiteturas pode resultar do sistema radical das dicotiledôneas, por causa do tipo de ramificação e crescimento secundário das classes distintas de raiz (LYNCH, 2005). O sistema radical das monocotiledôneas (Figura 3b) é uma modificação do sistema radical de dicotiledôneas. Essa modificação permitiu a especialização das raízes adventícias. A formação dessas raízes é decorrente do enraizamento do mesocótilo subterrâneo, análogas às raízes adventícias decorrentes do hipocótilo de dicotiledôneas e os que possam surgir entre nós da parte aérea, incluindo os de perfilhos aéreos, especialmente em gramíneas. Com base na genética, fisiologia e evidência anatômica, Zobel (1986) propôs cinco tipos de raízes de angiospermas: principal ou primária, lateral, adventícia, basal e "colateral". A natureza das raízes "colaterais", pequenas, de curta duração, encontradas no milho, permanece controversa (RODIÑO et al., 2003).

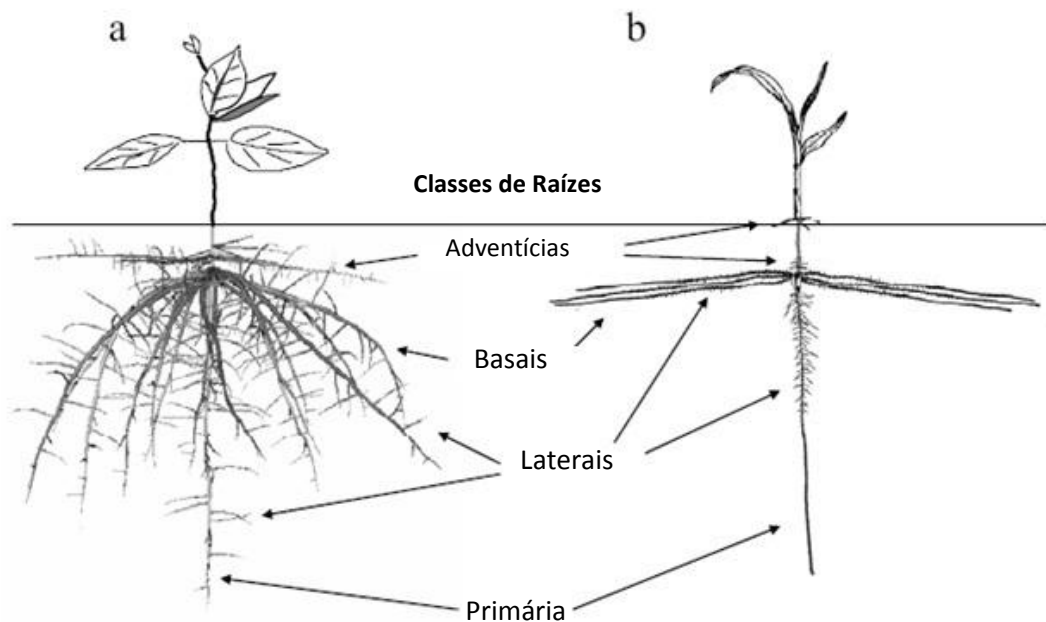


Figura 3ab - Sistemas radiculares herbáceas do feijão, uma dicotiledônea (a), e do milho, uma monocotiledônea (b). Mudanças na orientação, alongamento, ramificação e, no caso de dicotiledôneas, crescimento secundário de cada uma das quatro classes de raiz resultam em diversidade de arquiteturas.

Sistemas radicais de diversas espécies foram propostos para categorizar os tipos de raiz (CANNON, 1949), mas, considerando a plasticidade genotípica e fenotípica da arquitetura de raiz, a utilidade de tais categorias é incerta. Classes distintas de raízes têm arquiteturas, controle genético e respostas ao ambiente diferenciadas (CLARKSON, 1985; LYNCH; VAN BEEM, 1993; FISHER et al., 2002). Portanto, a arquitetura é tipicamente não uniforme dentro de um sistema radical, e a arquitetura global da raiz pode ser substancialmente alterada por mudanças relativamente pequenas no crescimento de uma única classe.

Estudos com plantas cultivadas mostram que a arquitetura da raiz varia substancialmente dentro de espécies, mesmo entre os genótipos intimamente relacionados (LYNCH; VAN BEEM, 1993; IZUMI et al., 1997; ESAU, 2006). Uma simulação da variação da arquitetura de raiz em feijão é mostrada na Figura 4. A complexidade genética da arquitetura de raiz é um desafio para os pesquisadores e uma oportunidade para o melhoramento genético.

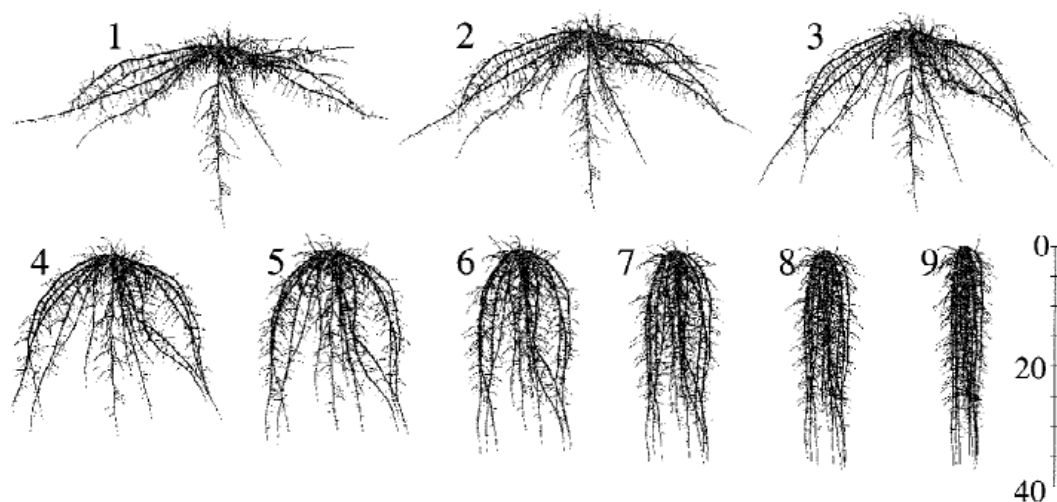


Figura 4 - Simulação de variações na arquitetura das raízes basais de feijão.

Fonte: GE et al., 2000.

2.4. Recursos nutricionais

Do ponto de vista da aquisição de nutrientes pela raiz, os recursos nutricionais podem ser divididos em grupos funcionais, incluindo: (1) Nutrientes solúveis, que chegam às raízes através de fluxo de massa, como nitrato, sulfato, cálcio e magnésio. (2) Nutrientes que se movem principalmente por difusão, como fosfato, potássio, amônio e micronutrientes metálicos (COMERFORD, 2005). Nutrientes que se movimentam por fluxo de massa também se movem por difusão. Em alguns casos, a difusão pode exceder o fluxo de massa, como no caso do nitrato (LÓPEZ-BUCIO et al., 2002). Duas outras categorias funcionais poderiam ser identificadas como (3) Nutrientes adquiridos através de simbioses microbianas (SMITH; READ, 2008) e (4) Nutrientes adquiridos através de processos de mobilização na rizosfera (BARBER, 1995). Provavelmente a arquitetura de raiz apresenta importância distinta em todos esses processos.

Em nutrientes solúveis, características arquitetônicas que facilitam a captação de água são úteis na sua aquisição. Como o fluxo de massa de nutrientes pode ocorrer a vários centímetros da superfície da raiz, a arquitetura permite a exploração extensiva do solo e acesso à água do subsolo, o que facilita a aquisição de nutrientes solúveis (CLARKSON, 1985). Na difusão, características da arquitetura que

colocalizam as raízes onde há disponibilidade de nutrientes permitem a exploração superficial do solo (superficial é para P). Características arquitetônicas que exploram determinados microambientes são importantes para nutrientes pouco móveis, especialmente com referência à química do solo. Por exemplo, a secreção de fosfatase pela raiz em resposta à limitação do P é mais eficaz nos horizontes ricos em matéria orgânica, enquanto a secreção de ácido orgânico, outra resposta da planta à limitação de fósforo, é mais eficaz em horizontes onde a disponibilidade de fósforo é limitada pelos óxidos de ferro e alumínio. Em nutrientes obtidos através de simbioses microbianas, a arquitetura de raiz pode ser importante na colonização de raízes (LYNCH, 2005). Generalizações feitas nesta revisão referem-se principalmente à aquisição de macronutrientes, que se movem em grande parte pelo fluxo de massa e por difusão na maioria dos solos.

2.5. Enraizamento superficial

Os papéis da arquitetura de raiz na aquisição de nutrientes podem ser divididos em papel "intrínseco", que diz respeito às funções internas das plantas, sem particular referência ao seu ambiente, em oposição a "extrínseco", que se refere especificamente às interações com o ambiente do solo. Uma possível função intrínseca da arquitetura de raiz na aquisição de nutrientes é a dispersão da raiz na camada superficial do solo, para minimizar a competição entre raízes da mesma planta. Em razão de a mobilidade de P ser limitada, este elemento é apenas lentamente reabastecido nas zonas de depleção próximo da raiz. Padrões arquitetônicos de raiz da mesma planta e que exploram uma mesma área podem se sobrepor nas zonas de depleção, causando competição em uma mesma classe de raiz.

A diversidade de arquiteturas de raiz deve-se, principalmente, ao número de raízes basais e à variação do ângulo dessas raízes. O crescimento das raízes basais no tempo, com relação à gravidade, determina se essa parte do sistema radical desce rapidamente em direção ao subsolo ou permanece na camada superficial do solo (VIEIRA; CARNEIRO, 2011). O ângulo e crescimento das raízes basais são regulados pelo genótipo, pela disponibilidade de P no solo e pelo etileno. Genótipos eficientes na aquisição de P são mais sensíveis ao gravitropismo em resposta à baixa disponibilidade de P no solo (LIAO et al., 2001). O verticilo mais afastado da raiz

primária dá origem a raízes mais superficiais e o mais próximo da raiz primária, às raízes mais profundas (BASU et al., 2007). O gravitropismo das raízes basais pode ser avaliado pela medição do ângulo de crescimento das raízes de plântulas com seis dias de idade, em relação a uma linha vertical. Também, pode ser estimado pela avaliação da proporção de raízes basais na camada superficial, em relação à quantidade total de raízes basais. Em ambos os casos, as plântulas são nutridas com solução sem P. Os resultados dessas avaliações em laboratório correlacionam-se com os resultados de campo (LIAO et al., 2001). Sistemas radicais que variam em relação ao gravitropismo das raízes basais, de muito superficiais (raiz 1) a muito profundas (raiz 9), são simulados na Figura 4 (página 10).

Há muitas evidências que suportam que essa característica aumenta a exploração da camada superficial do solo, onde a concentração de P geralmente é mais alta. Em estudo de simulação, Ge et al. (2000) avaliaram os efeitos das mudanças do gravitropismo das raízes basais na competição entre raízes por P (Figura 4). Verificaram que, em solo com o P uniformemente distribuído nas camadas do solo, raízes superficiais exploram mais solo por unidade de massa de raiz que as raízes profundas. Nestas, houve mais sobreposição de raízes, o que lhes diminuiu a eficiência na aquisição de P. Em solo com o P concentrado na camada superficial, a simulação revelou que raízes superficiais obtêm mais P que as profundas. Esses resultados tiveram suporte de estudos feitos em casa de vegetação e em campo (MARTINEZ et al., 1993b).

Entre algumas cultivares de feijão e genótipos usados como fontes de resistência a doenças em programas de melhoramento, plantas jovens de Carioca, Diamante Negro, Pioneiro e Talismã apresentaram raízes basais relativamente superficiais. Os genótipos TU e México 54 exibiram raízes profundas. O genótipo TO exibiu o menor número médio de raízes basais ($5,7 \pm 0,39$) (VIEIRA et al., 2008), característica que pode limitar a exploração do solo por nutrientes.

Uma desvantagem de genótipos de raízes superficiais é a relativamente menor capacidade de obter recursos, como água, das camadas profundas do solo. Ho et al. (2005) estudaram, em casa de vegetação e em campo, o desempenho de genótipos de feijão com raízes basais superficiais e profundas, em solo com baixo P (BP) e alto P (AP), combinados com irrigação (IR) ou não irrigação (NI) (Figura. 5). No campo, os genótipos de raízes profundas produziram mais massa apenas na condição AP - NI.

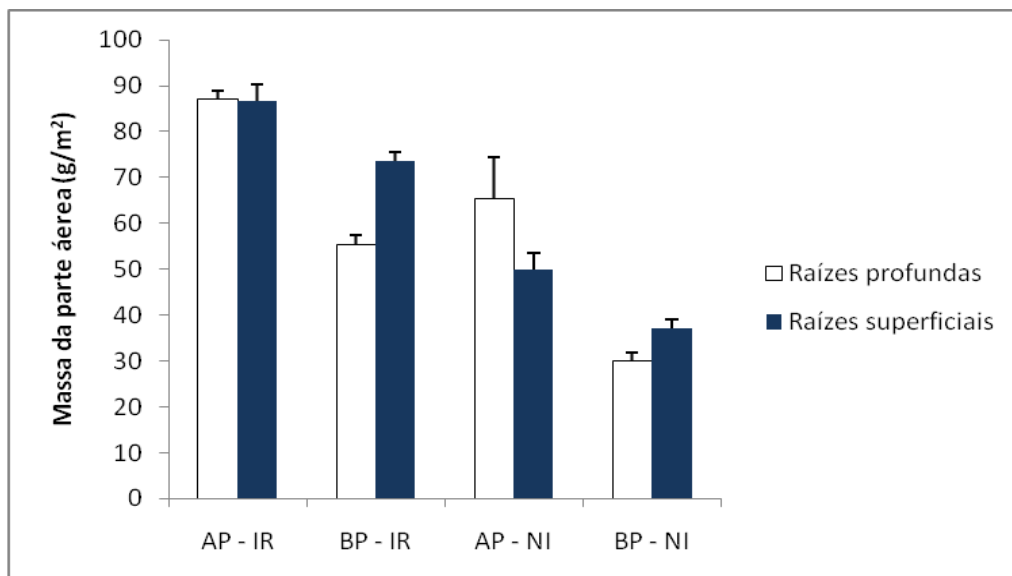


Figura 5 - Massa da parte aérea seca aos 44 dias após o plantio de três genótipos de raízes superficiais e três de raízes profundas no campo. AP = alto P; BP = baixo P; IR = irrigado; e NI = não irrigado.

Fonte: HO et al., 2005.

No entanto, há genótipos, como o BAT 477, que mantêm adequadamente parte da raiz na superfície e parte em profundidade. São genótipos adaptados a ambiente com estresses simultâneos de déficit de água e baixo P (HO et al., 2005). Estudo realizados na Colômbia reforça a ideia de que há genótipos que podem, simultaneamente, resistir à seca e render bem em solo com baixo P (BEEBE et al., 2008). Esses resultados são relevantes, pois indicam que é possível melhorar o feijão em relação aos dois fatores abióticos que mais limitam a sua produtividade.

Em feijão e soja (*Glycine max*), ângulos de crescimento das raízes basais (ACRB) e em milho, as seminais e raízes da coroa (Figura 3) aumentam a exploração superficial do solo onde o teor de P geralmente é mais alto. Para determinar a variação genotípica do ACRB para aquisição de fósforo, é importante comparar plantas que têm diferentes ACRB, mas que não segregam para as outras características da planta.

Nos estudos genéticos e moleculares para mapeamento e detecção de QTL, a utilização de RILs (linhagens endogâmicas recombinantes) é uma estratégia. As RILs são obtidas por repetidas autofecundações de progênie F₂ derivada de pais contrastantes para o fenótipo de interesse. O resultado desse processo são linhagens

homozigotas que segregam para ACRB, mas com o mesmo fundo gênico. RILs são apropriadas para a análise quantitativa de fenótipos de raiz, como o ACRB, e permitem a avaliação de um fenótipo em um conjunto de genomas relacionados, mas distintos. Também são úteis para identificar locos gênicos associados com expressão fenotípica (locos de características quantitativas [QTL]).

A análise de RILs de milho e de feijão, que varia quanto ao ACRB, mostrou que essa característica tem influência dominante na aquisição de fósforo. É responsável por até seis vezes a variação da aquisição de fósforo e três vezes a variação da produtividade de feijão em solo com baixo teor de fósforo (LYNCH; BROWN, 2001) e duas vezes a aquisição de fósforo em milho (LOARCE et al., 1996). A modelagem da raiz mostra que o ACRB é importante na aquisição de fósforo. Em solos estratificados, genótipos com as raízes superficiais aumentam a aquisição de P pela crescente exploração superficial do solo. Ademais, em solos com distribuição uniforme de P, genótipos com raízes superficiais aumentam a aquisição de fósforo e diminuem a concorrência de raízes da mesma planta (LYNCH; BROWN, 2001).

2.6. Estrutura da demografia radical

Talvez o papel intrínseco mais importante da arquitetura de raiz na aquisição de nutrientes seja a formação de tecidos em distintas classes (por exemplo, as raízes basais e adventícias e a raiz primária), distintas ordens de raiz (ou seja, a raiz primária, de primeira ordem lateral, lateral de segunda ordem etc.) e distintos estágios de desenvolvimento (por exemplo, crescimento das pontas vs. regiões maduras e distância média da ponta). Isso ocorre por causa das variações anatômicas, morfológicas, de desenvolvimento e fisiológicas das classes e ordens de raiz (AIKEN; SMUCKER, 1996; WAISEL et al., 1996; FISHER et al., 2002).

Em feijão-comum, há variação genética substancial para a alocação de raiz basal e primária e raízes adventícias (LYNCH; VAN BEEM, 1993; VIEIRA; CARNEIRO, 2011) em resposta à baixa disponibilidade de P (MILLER et al., 1998; MILLER et al., 1998; MILLER et al., 2003). Nessa espécie, classes de raiz variam substancialmente quanto a diversas características relacionadas à aquisição de fósforo, como captação cinética do fósforo, formação de aerênquima, comprimento

específico de raiz, custo de construção metabólica, densidade dos pelos e densidade de raízes laterais (MILLER et al., 1998). Genótipos adaptados a solos com baixo P produzem mais raízes adventícias em resposta ao estresse de P do que os genótipos não tolerantes (VIEIRA; CARNEIRO, 2011).

2.7. Exploração de ambientes desuniformes

A arquitetura de raiz pode ter interações com vários aspectos extrínsecos de aquisição de nutrientes, como localização dos nutrientes do solo, competição entre raízes e interação com os organismos do solo (LYNCH, 2005). Desses, o mais estudado é o papel da arquitetura de raiz na aquisição de nutrientes que têm distribuição desuniforme no solo (FETTER; FETTER, 1994).

A disponibilidade de nutrientes no solo geralmente é bastante heterogênea, tanto espacial quanto temporalmente (OLIVEIRA et al., 1987). Estratificação vertical em biodisponibilidade de nutrientes é geralmente substancial, sobretudo em solos com camadas bem desenvolvidas, como Alfissolos, Argissolos, Latossolos e Espodossolos. Em solos mais uniformes quanto à distribuição de P nessas camadas, a biodisponibilidade de nutrientes varia com a profundidade devido a fatores ambientais: oxigênio, temperatura e água, que influenciam a mobilização de nutrientes.

Os genótipos de feijão variam quanto ao plagiotropismo das raízes basais. Esse fato resulta em sistemas radicais com diferentes capacidades de exploração da superfície do solo (Figura 2). Em modelagem geométrica, sistemas radicais mais superficiais foram mais eficientes que os profundos em baixo P no solo, porque sistemas radicais superficiais reduzem a competição entre raízes, resultando em menos competição entre elas (GE et al., 2000). No entanto, em solos com maior disponibilidade de fósforo na superfície, esse efeito foi ofuscado pelo benefício de maior exploração superficial. Tais resultados da simulação são suportados por estudos de casa de vegetação e em campo (MARTINEZ et al., 1993b). Neles, a superficialidade da raiz foi significativamente correlacionada com mais P na superfície do solo (BONSER et al., 1996; LIAO et al., 2001; MORROW De La RIVA, 2010).

Talvez o aspecto mais pesquisado sobre o papel da arquitetura de raiz na aquisição de nutrientes seja a proliferação de raiz em manchas localizadas com alta disponibilidade de nutrientes (OLIVEIRA et al., 1987). A elucidação dos mecanismos de regulação fisiológica da arquitetura da raiz será importante para a compreensão de como as respostas das raízes a estímulos ambientais são integradas. Já se sabe que a auxina, o nitrato (OLIVEIRA et al., 1987) e o etileno (LYNCH; BROWN, 1997) estão envolvidos na mediação de respostas da arquitetura de raiz à disponibilidade de P. Baixa disponibilidade de fósforo estimula a produção de etileno pelas raízes, o que ajuda a manter o alongamento da raiz principal, assim dispersando raízes laterais em maior volume de solo (BORCH et al., 1999; MA et al., 2003).

A importância da plasticidade da raiz na aquisição de nutrientes pode ser mais bem interpretada dentro do contexto de um nutriente específico em determinado ambiente. De fato, não há evidências de que a proliferação das raízes responde à disponibilidade localizada de nutrientes em geral, mas apenas à disponibilidade localizada de nitrogênio e fósforo.

A arquitetura de raiz poderá ser o principal meio para atingir uma aquisição equilibrada de nutrientes de acordo com as necessidades da planta. Assim, melhor compreensão dos mecanismos fisiológicos que regem a plasticidade da raiz, juntamente com estudos mais precisos das interações genótipo e ambiente, permitirá importantes avanços conceituais nos próximos anos, o que contribuirá para o melhoramento das culturas.

2.8. Características morfológicas do sistema radical do feijoeiro

2.8.1. Raízes adventícias

É outro constituinte importante da exploração da camada superficial do solo. Os genótipos de feijão diferem muito na extensão das raízes adventícias (YAN; LYNCH, 1998).

As raízes adventícias surgem da parte subterrânea do hipocótilo, acima das raízes basais (Figura 6), e crescem horizontalmente no solo (MILLER et al., 2003);

logo, aumentam a aquisição de fósforo (VIEIRA; CARNEIRO, 2011). Em feijão, raízes adventícias têm maior comprimento específico, menor custo de construção de tecidos, mais aerênquimas e menos ramificações laterais do que as outras raízes, o que lhes permite explorar o solo com menos investimento metabólico (LYNCH et al., 2005). Genótipos de feijão com mais raízes adventícias tiveram maior crescimento e aquisição de P em solo deficiente desse nutriente. No entanto, produção excessiva de raízes adventícias pode decrescer a aquisição de P em razão do desvio de carboidratos das raízes laterais originadas das basais para elas, diminuindo o volume de solo explorado (WALK et al., 2006). Formação de raízes adventícias em feijão tem forte controle genético, com 19 QTL responsáveis por 19% a 61% da variação fenotípica no campo (OCHOA et al., 2006).

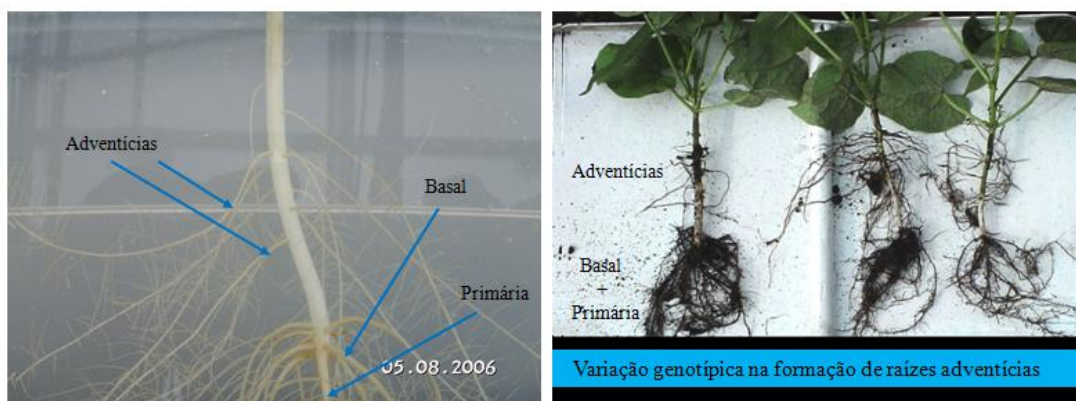


Figura 6 - Raízes adventícias em feijoeiro.

2.8.2. Número de raízes basais e verticilo

As principais estruturas das raízes de leguminosas anuais são: a raiz primária, emergente da semente; e as raízes basais, que aparecem na base do hipocótilo subterrâneo. No feijão, raízes basais ocorrem em verticilos distintos ao longo da base do hipocótilo. O número de verticilos (NV) varia de 1 a 4 entre os genótipos. Cada verticilo normalmente gera quatro raízes basais (Figura 7). O verticilo superior produz raízes mais superficiais e as inferiores, mais profundas. Em estudo de campo em Moçambique em solo com baixo fósforo, RILs com três verticilos acumularam 60% mais biomassa do que RILs com dois verticilos. O NV parece estar sob o

controle genético relativamente simples: três QTL explicam 58% da variância fenotípica para NV em feijão (MORROW De La RIVA, 2010).

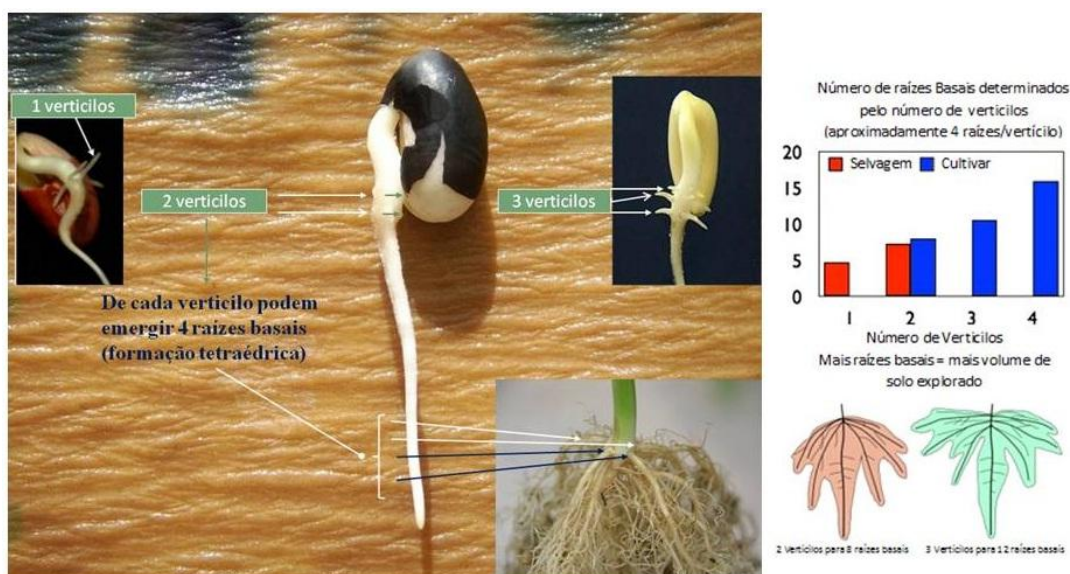


Figura 7 - A variação no número de verticilos em feijoeiro está relacionada com o número de raízes basais produzido.

2.8.3. Raízes laterais

As raízes laterais são formadas a partir das raízes adventícias, basais e primárias (Figura 3). Sua formação desvia a elongação axial do sistema radical, contribuindo para o aumento do volume de solo explorado próximo das outras classes de raiz.

A extensão de raízes laterais requer menos biomassa e investimento em P, em relação aos outros tipos de raízes (YAN; LYNCH, 1998). Teoricamente, a aquisição de P em solo desuniforme quanto à disponibilidade desse nutriente é otimizada quando há poucas raízes laterais. Essa situação permite maior alongamento do eixo principal até volume de solo mais rico em P, quando, então, é produzida grande quantidade de raízes laterais (VIEIRA; CARNEIRO, 2011). Em plantas jovens de milho, genótipos com maior produção de raízes laterais cresceram mais e adquiriram mais P (SINGH et al., 1991).

2.8.4. Aerênquimas

Os aerênquimas (AR) são grandes espaços intercelulares localizados no córtex da raiz (WHITEAKER et al., 1976). Em estudo de simulação, os aerênquimas aumentaram o crescimento de feijão em 14% em razão, principalmente, da redução do conteúdo de P no tecido da raiz e, secundariamente, da diminuição na respiração da raiz (LYNCH, 2011). O AR substitui células corticais vivas com lacuna de ar. Embora a maioria das pesquisas sobre AR relacione a sua importância à hipóxia (ARMSTRONG; DREW, 2002), o AR também pode ser induzido pela disponibilidade subótima de nitrogênio, fósforo e enxofre (DREW et al., 1989; FAN et al., 2003; COELHO et al., 2010).

Trabalhos realizados no Laboratório de Estudos de Raízes do Dr. Jonathan Lynch, nos EUA, têm mostrado que AR é uma adaptação para baixa disponibilidade de nutrientes, o que reduz o custo metabólico de exploração do solo (VIEIRA; CARNEIRO, 2011). Isso ocorre porque, ao substituir as células vivas por ar, o aerênquima diminui significativamente a respiração e a exigência de nutrientes do tecido radical. Essa situação permite maior crescimento da raiz e adequada aquisição de nutrientes a determinado investimento metabólico. Raízes de feijão que crescem em solo com estresse de fósforo têm redução no desenvolvimento secundário e expansão radial em favor do seu contínuo alongamento, processo chamado de estiolamento radicular (Figura 8A). Genótipos de feijão com maior estiolamento de raiz em estresse de fósforo têm menores custos metabólicos e exploram mais o solo (MORROW De La RIVA, 2010). Modelo de simulação no SimRoot indica que essa característica pode aumentar o crescimento da raiz em 38% nos primeiros 40 dias de crescimento com baixo fósforo (Figura 8B).

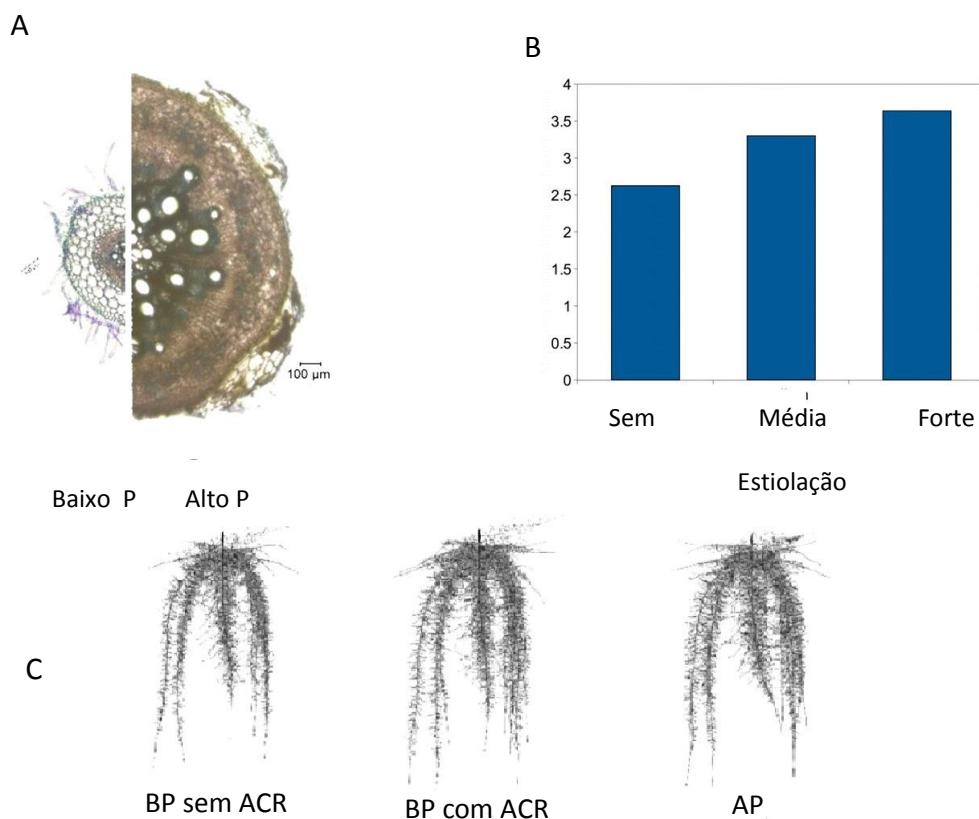


Figura 8 - A: Crescimento radial reduzido de raízes de feijão-comum em resposta ao estresse de fósforo. Seções transversais da raiz são de tecidos de idade e classes de raiz semelhantes de um mesmo genótipo. B: Efeito do estiolamento de raiz no acúmulo de biomassa da parte aérea em plantas com baixo fósforo aos 40 dias após a germinação, simulado no programa SimRoot. C: Visualização da arquitetura de raiz do feijoeiro simulado em 40 dias após a germinação. AP: alto fósforo no solo (18 mM). BP: Baixo fósforo no solo (3 mM). A visualização AP mostra um sistema de raízes sem a formação de AR.

Fonte: LYNCH, 2011.

2.8.5. Pelos radicais

Os pelos das raízes são importantes para a aquisição de P por causa da expansão das zonas efetivas de depleção de P em torno da raiz. São expansões subcelulares de células da epiderme radical, importantes na aquisição de nutrientes imóveis como fósforo (CLARKSON, 1985; OLIVEIRA et al., 1987; JUNGK, 2001). Tanto o comprimento do pelo (BATES; LYNCH, 1996) quanto sua densidade (MA

et al., 2001a) são regulados pela disponibilidade de P, o que sugere que são importantes para as plantas em solos com deficiência desse nutriente.

Modelagem geométrica indica que pelos e disponibilidade de fósforo interagem sinergicamente para melhorar a aquisição de fósforo (MA et al., 2001b). Variação no comprimento do pelo está relacionada com a aquisição de fósforo entre espécies (FÖHSE et al., 1991; GAHOONIA et al., 1999). Os pelos são alvos interessantes dos programas de melhoramento genético do feijoeiro, porque há grande variação genotípica. Efeito substancial dessa variação genotípica na eficiência de aquisição de fósforo tem controle genético relativamente simples e permite a seleção direta do fenótipo (WHITEAKER et al., 1976; YAN; LYNCH, 1998; SINGH GAHOONIA; NIELSEN, 2004).

Adaptação à deficiência de P no solo é o fato de a planta estimular o crescimento de pelos radicais, cujos custos metabólicos são baixíssimos. Ao aumentar o comprimento e densidade (número de pelos por unidade superficial de raiz) dos pelos e o fragmento da raiz ocupado por eles, a planta expande o volume de solo explorado. O conteúdo de P em feijoeiros com muitos pelos é maior que naqueles com poucos, independentemente da micorriza (Figura 9). Os pelos também ajudam a dispersar exsudados produzidos pelas raízes ao longo da rizosfera (YAN; LYNCH, 1998). Os microambientes onde essa dispersão de exsudados ocorre são determinados pela arquitetura da raiz (LYNCH; BROWN, 2001).

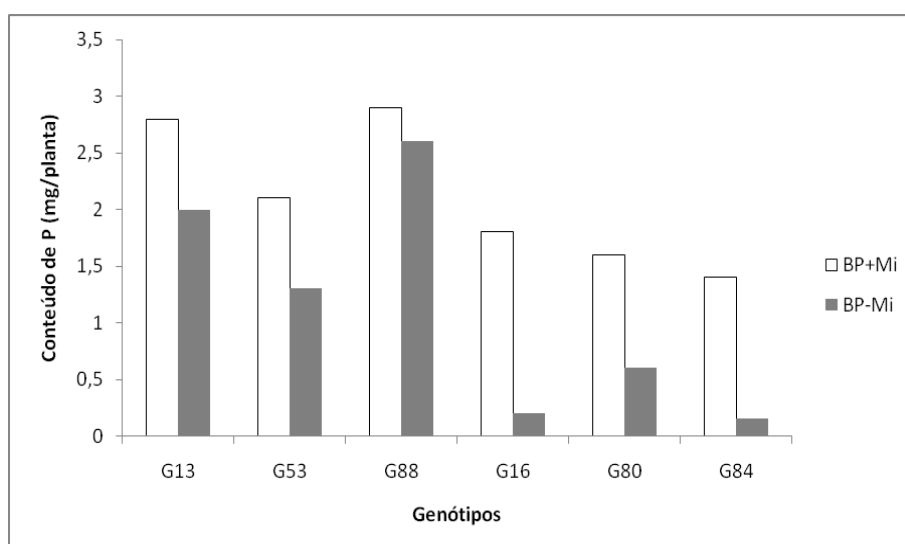


Figura 9 - Conteúdo de P no feijoeiro com 28 dias de três genótipos com muitos pelos (G13, G53 e G88) e três com poucos pelos (G16, G80 e G84) em baixo P (BP), com ou sem micorriza.

Fonte: MIGUEL, 2004.

Comprimento e densidade do pelo em milho e feijão são controlados por QTLs de efeito maior. Em feijão, eles têm correlação significativa com o rendimento em solos com baixo fósforo. Por essa razão, tal característica pode ser selecionada pelo melhorista por meio de marcadores moleculares (Van SCHOONHOVEN, 1987; LOARCE et al., 1996).

A grande variabilidade genotípica na formação de pelos, o efeito substancial dos pelos na aquisição de P (YAN; LYNCH, 1998), a oportunidade de seleção fenotípica direta (MURRELL; FIXEN, 2006) e o controle genético relativamente simples fazem dessa característica um alvo atrativo para o melhorista. O genótipo G2333 apresenta pelos em abundância nas raízes basais e primária (MURRELL; FIXEN, 2006). Ele já vem sendo usado pelos melhoristas como fonte de resistência a doenças (VIEIRA; CARNEIRO, 2011).

2.8.10. Fenologia

Limitação importante na aquisição de fósforo pelas raízes é a lentidão da difusão desse nutriente para as raízes, bem como o tempo necessário para recarga de fósforo na solução do solo. Plantas que são capazes de estender o período de tempo em que as raízes exploram o solo podem aumentar a aquisição de fósforo. Ademais, aumentariam a duração e utilização desse nutriente adquirido no tecido vegetal. Plantas anuais normalmente demoram a florescer e maturar em resposta ao estresse de fósforo.

Em *Arabidopsis*, a variação genotípica para aquisição de P e atrasos fenológicos causados pelo estresse foram fortemente correlacionados (NORD; LYNCH, 2008). Assim, ao estender o ciclo de vida das culturas e, portanto, a duração da exploração do solo pelas raízes, pode-se aumentar a aquisição de P em ambientes onde temperaturas ou disponibilidade de água não diminuem a reprodução.

2.9. Uso de características de raiz em programas de melhoramento

A criação de genótipos com alta Eficiência na Aquisição de P (EAP) pode garantir mais alimento para agricultores com recursos escassos para investir em adubo e permitir maior aproveitamento do P aplicado no solo pelo feijão cultivado por agricultores capitalizados. Avaliações de genótipos sem o uso de adubo é estratégia que pode ser ineficaz para aumentar a EAP por esses motivos (adaptado de LYNCH, 2011): (1) ocorrência, em campo, de efeitos bióticos e abióticos que dificultam a interpretação dos resultados; (2) dificuldade para identificar genótipos com características úteis de raiz num grupo de genótipos com muitas características agrônômicas (e que se interagem) que lhes permite alcançar alta produtividade; e (3) genótipos testados em valor de cultivo e uso vêm sendo selecionados com irrigação e fertilizantes. Logo, características úteis de raiz para aumentar a EAP são, provavelmente, mais disponíveis em genótipos “crioulos”.

A seleção feita nesses genótipos apenas com base na produtividade parece ser estratégia menos eficiente que a seleção de uma característica específica de reconhecida importância na EAP. São prerequisites para o sucesso dessa estratégia (LYNCH, 2011; VIEIRA; CARNEIRO, 2011): (1) identificar característica de raiz cuja eficiência no aumento da EAP seja conhecida em determinado agroecossistema; (2) possuir fontes de variabilidade genética em relação à característica selecionada; e (3) dominar metodologia simples que permita a avaliação da característica em grande número de genótipos. Mesmo em áreas irrigadas, essa estratégia pode ser eficaz. Tome-se como exemplo os feijões cultivados em plantio direto e irrigados por pivô-central. Nesse sistema de cultivo, normalmente não ocorre estresse por déficit hídrico e a concentração de P é maior na camada superficial do solo. Logo, o uso de genótipos com raízes basais superficiais supridas de pelos em abundância pode garantir alta produtividade com relativamente menor dose de adubo fosfatado. O posicionamento de grande parte do sistema radical na camada do solo mais rica em P (e com mais alto pH) também pode estimular a fixação simbiótica do N₂. Ademais, o melhor aproveitamento dos nutrientes da camada superficial desses solos por esses genótipos pode diminuir a eutrofização dos rios.

Outra estratégia para aproveitar a variabilidade genotípica do feijão no que diz respeito às características de raiz é a criação de multilinhas com características contrastantes. Elas podem permitir melhor aproveitamento dos recursos do solo em

condições de estresse por déficit hídrico e, ou, nutricional em relação às linhas puras. No caso da mistura de linhagens de raízes basais superficiais com linhagens de raízes basais profundas (Figura 10), poder-se-iam reduzir a competição entre raízes de plantas vizinhas (RUBIO et al., 2001) e aumentar a exploração do solo por água e nutrientes.

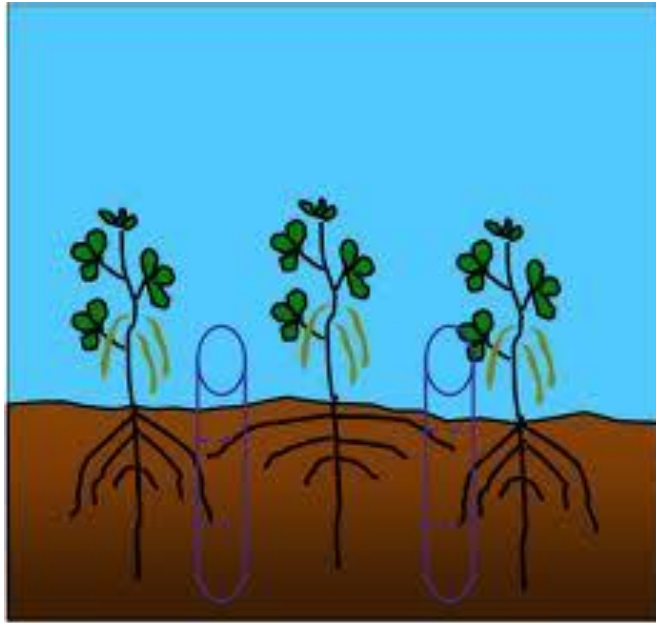


Figura 10 - Planta com raízes basais superficiais entre plantas de raízes basais relativamente profundas.

As identificações de caracteres de raiz para reforço na aquisição de fósforo permitem que os melhoristas de feijoeiro possam desenvolver novas cultivares com melhor rendimento em baixa fertilidade dos solos. Assim, nesta tese foi abordada a relação das características de raiz entre genótipos de feijão usados em programas de melhoramento. Nos próximos capítulos são discutidas a diversidade genética entre genótipos de feijão com ênfase em características do sistema radical e a avaliação da competição de misturas de linhagens contrastantes para a arquitetura de raiz.

REFERÊNCIAS

AHLGREN, S.; BAKY, A.; BERNESSON, S.; NORDBERG, A.; NORÉN, O.; HANSSON, P. A. Ammonium nitrate fertiliser production based on biomass-environmental effects from a life cycle perspective. **Bioresource technology**, v. 99, n. 17, p. 8034-8041, 2008. ISSN 0960-8524.

AIKEN, R.; SMUCKER, A.; ROOT SYSTEM REGULATION OF WHOLE PLANT GROWTH 1. **Annual review of phytopathology**, v. 34, n. 1, p. 325-346, 1996. ISSN 0066-4286.

ARMSTRONG, W.; DREW, M. Root growth and metabolism under oxygen deficiency. **Plant Roots: The hidden half. 3rd ed. WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Eds.)**. New York: Marcel Dekker, 2002. p. 729-761.

BAILEY, P. H. J.; CURREY, J.; FITTER, A. The role of root system architecture and root hairs in promoting anchorage against uprooting forces in *Allium cepa* and root mutants of *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 367, p. 333, 2002. ISSN 0022-0957.

BALDWIN, J. C.; KARTHIKEYAN, A. S.; RAGHOTHAMA, K. G. LEPS2, a phosphorus starvation-induced novel acid phosphatase from tomato. **Plant Physiology**, v. 125, n. 2, p. 728-737, 2001. ISSN 0032-0889.

BARBER, S. A. **Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach**. John Wiley & Sons Inc, 1995. ISBN 0471587478.

BASU, P.; ZHANG, Y. J.; LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Ethylene modulates genetic, positional, and nutritional regulation of root plagiogravitropism. **Functional Plant Biology**, v. 34, n. 1, p. 41-51, 2007. ISSN 1445-4416.

BATES, T.; LYNCH, J. Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability. **Plant, Cell & Environment**, v. 19, n. 5, p. 529-538, 1996. ISSN 1365-3040.

BEEBE, S. E.; RAO, I. M.; CAJIAO, C.; GRAJALES, M. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. **Crop Science**, v. 48, n. 2, p. 582-592, 2008. ISSN 0011-183X.

BONSER, A. M.; LYNCH, J.; SNAPP, S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*. **New Phytologist**, v. 132, n. 2, p. 281-288, 1996. ISSN 1469-8137.

BORCH, K.; BOUMA, T.; LYNCH, J.; BROWN, K. Ethylene: a regulator of root architectural responses to soil phosphorus availability. **Plant, Cell & Environment**, v. 22, n. 4, p. 425-431, 1999. ISSN 1365-3040.

BUCHER, M. Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. **New Phytologist**, v. 173, n. 1, p. 11-26, 2007. ISSN 1469-8137.

CANNON, W. A. A tentative classification of root systems. **Ecology**, v. 30, n. 4, p. 542-548, 1949. ISSN 0012-9658.

CHEN, J.; XU, L.; CAI, Y.; XU, J. QTL mapping of phosphorus efficiency and relative biologic characteristics in maize (*Zea mays* L.) at two sites. **Plant and soil**, v. 313, n. 1, p. 251-266, 2008. ISSN 0032-079X.

CLARKSON, D. T. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 36, n. 1, p. 77-115, 1985. ISSN 0066-4294.

COELHO, G. T. D. A. C. P.; SOUZA, I. R. P. D. E.; CARNEIRO, N. P.; SCHAFFERT, R. E.; BRANDÃO, R. L.; ALVES, V.; PAIVA, L. V.; CARNEIRO, A. A. Formação de aerênquima em raízes de milho sob estresse de fósforo. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 5, n. 03, 2010. ISSN 1980-6477.

COMERFORD, N. Soil factors affecting nutrient bioavailability. **Nutrient Acquisition by Plants**, p. 1-14, 2005.

COUTTS, M. Root architecture and tree stability. **Plant and soil**, v. 71, n. 1, p. 171-188, 1983. ISSN 0032-079X.

CRUZ, C. D. **Programa GENES: estatística experimental e matrizes**. UFV, 2006. ISBN 8572692452.

DREW, M. C.; HE, C. J.; MORGAN, P. W. Decreased ethylene biosynthesis, and induction of aerenchyma, by nitrogen-or phosphate-starvation in adventitious roots of *Zea mays* L. **Plant Physiology**, v. 91, n. 1, p. 266, 1989.

ESAU, K. **Anatomy of seed plants**. Wiley-India, 2006. ISBN 8126508205.

FAN, M.; ZHU, J.; RICHARDS, C.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, v. 30, n. 5, p. 493-506, 2003. ISSN 1445-4416.

FETTER, C. W.; FETTER, C. **Applied hydrogeology**. Prentice Hall Nueva Jersey, 1994.

FISHER, M. C. T.; EISSENSTAT, D. M.; LYNCH, J. P. Lack of evidence for programmed root senescence in common bean (*Phaseolus vulgaris*) grown at different levels of phosphorus supply. **New Phytologist**, v. 153, n. 1, p. 63-71, 2002. ISSN 1469-8137.

FÖHSE, D.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A. Phosphorus efficiency of plants. **Plant and soil**, v. 132, n. 2, p. 261-272, 1991. ISSN 0032-079X.

FONTES, M.; WEED, S. Phosphate adsorption by clays from Brazilian Oxisols: relationships with specific surface area and mineralogy. **Geoderma**, v. 72, n. 1-2, p. 37-51, 1996. ISSN 0016-7061.

GAHOONIA, T. S.; NIELSEN, N. E.; LYSHEDE, O. B. Phosphorus (P) acquisition of cereal cultivars in the field at three levels of P fertilization. **Plant and soil**, v. 211, n. 2, p. 269-281, 1999. ISSN 0032-079X.

GE, Z.; RUBIO, G.; LYNCH, J. P. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model. **Plant and soil**, v. 218, n. 1, p. 159-171, 2000. ISSN 0032-079X.

GRAHAM, P.; ROSAS, J.; ESTEVEZ DE JENSEN, C.; PERALTA, E.; TLUSTY, B.; ACOSTA-GALLEGOS, J.; ARRAES PEREIRA, P. Addressing edaphic constraints to bean production: the bean/cowpea CRSP project in perspective. **Field Crops Research**, v. 82, n. 2-3, p. 179-192, 2003. ISSN 0378-4290.

HETRICK, B. Mycorrhizas and root architecture. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 47, n. 4, p. 355-362, 1991. ISSN 1420-682X.

HO, M. D.; ROSAS, J. C.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. **Functional Plant Biology**, v. 32, n. 8, p. 737-748, 2005. ISSN 1445-4416.

IZUMI, Y.; KONO, Y.; YAMAUCHI, A.; IJIMA, M. Genotypic Variation in the Development of Seminal Root System. **Japanese Journal of Crop Science**, v. 66, 1997.

JUNGK, A. Root hairs and the acquisition of plant nutrients from soil. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 164, n. 2, p. 121-129, 2001. ISSN 1522-2624.

LAMBERS, H.; SHANE, M. W.; CRAMER, M. D.; PEARSE, S. J.; VENEKLAAS, E. J. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. **Annals of Botany**, v. 98, n. 4, p. 693-713, 2006. ISSN 0305-7364.

LIAO, H.; RUBIO, G.; YAN, X.; CAO, A.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean. **Plant and soil**, v. 232, n. 1, p. 69-79, 2001. ISSN 0032-079X.

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, n. 10, p. 959-970, 2004. ISSN 1445-4416.

LOARCE, Y.; GALLEGO, R.; FERRER, E. A comparative analysis of the genetic relationships between rye cultivars using RFLP and RAPD markers. **Euphytica**, v. 88, n. 2, p. 107-115, 1996. ISSN 0014-2336.

LÓPEZ-BUCIO, J.; HERNÁNDEZ-ABREU, E.; SÁNCHEZ-CALDERÓN, L.; NIETO-JACOBO, M. F.; SIMPSON, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the Arabidopsis root system. **Plant Physiology**, v. 129, n. 1, p. 244-256, 2002. ISSN 0032-0889.

LYNCH, J. Root architecture and nutrient acquisition. **Nutrient Acquisition by Plants**, p. 147-183, 2005.

LYNCH, J. Roots of the second green revolution. **Australian Journal Botany**; V.55, n. 493-512, 2007

LYNCH, J.; BROWN, K. M. Ethylene and plant responses to nutritional stress. **Physiologia Plantarum**, v. 100, n. 3, p. 613-619, 1997. ISSN 1399-3054.

LYNCH, J.; VAN BEEM, J. Growth and architecture of seedling roots of common bean genotypes. **Crop Science**, v. 33, n. 6, p. 1253-1257, 1993. ISSN 0011-183X.

LYNCH, J. P. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. **Plant Physiology**, v. 156, n. 3, p. 1041-1049, 2011. ISSN 0032-0889.

LYNCH, J. P.; BEEBE, S. E. Adaptation of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to low phosphorus availability. **HortScience**, v. 30, n. 6, p. 1165-1171, 1995.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Topsoil foraging—an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. **Plant and soil**, v. 237, n. 2, p. 225-237, 2001. ISSN 0032-079X.

LYNCH, J. P.; HO, M. D.; PHOSPHORUS, L. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and soil**, v. 269, n. 1, p. 45-56, 2005. ISSN 0032-079X.

MA, Z.; BASKIN, T. I.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Regulation of root elongation under phosphorus stress involves changes in ethylene responsiveness. **Plant Physiology**, v. 131, n. 3, p. 1381-1390, 2003. ISSN 0032-0889.

MA, Z.; BIELENBERG, D.; BROWN, K.; LYNCH, J. Regulation of root hair density by phosphorus availability in *Arabidopsis thaliana*. **Plant, Cell & Environment**, v. 24, n. 4, p. 459-467, 2001. ISSN 1365-3040.

MA, Z.; WALK, T. C.; MARCUS, A.; LYNCH, J. P. Morphological synergism in root hair length, density, initiation and geometry for phosphorus acquisition in *Arabidopsis thaliana*: a modeling approach. **Plant and soil**, v. 236, n. 2, p. 221-235, 2001. ISSN 0032-079X.

MARTINEZ, H.; NOVAIS, R. F.; DO SACRAMENTO, L.; RODRIGUES, L. Comportamento de variedades de soja cultivadas sob diferentes níveis de fósforo. II: Translocação do fósforo absorvido e eficiência nutricional. **Revista brasileira de ciência do solo**, v. 17, n. 2, p. 239-244, 1993b. ISSN 0100-0683.

MARTINEZ, H.; NOVAIS, R. F.; RODRIGUES, L.; DO SACRAMENTO, L. Comportamento de variedades de soja cultivadas em diferentes doses de fósforo. I: Cinética de absorção de fósforo e ajustes morfológicos da planta. **Revista brasileira de ciência do solo**, v. 17, n. 2, p. 231-238, 1993a. ISSN 0100-0683.

MILLER, C. R.; NIELSEN, K. L.; LYNCH, J. P.; BECK, D. Adventitious Root Response in Field-Grown Common Bean: A Possible Adaptive Strategy to Low-Phosphorus Conditions. **Current topics in plant physiology**, v. 18, p. 394-396, 1998. ISSN 1057-6576.

MILLER, C. R.; OCHOA, I.; NIELSEN, K. L.; BECK, D.; LYNCH, J. P. Genetic variation for adventitious rooting in response to low phosphorus availability: potential utility for phosphorus acquisition from stratified soils. **Functional Plant Biology**, v. 30, n. 9, p. 973-985, 2003. ISSN 1445-4416.

MILLER, S. S.; DRISCOLL, B. T.; GREGERSON, R. G.; GANTT, J. S.; VANCE, C. P. Alfalfa malate dehydrogenase (MDH): molecular cloning and characterization of five different forms reveals a unique nodule-enhanced MDH. **The Plant Journal**, v. 15, n. 2, p. 173-184, 1998. ISSN 1365-313X.

MORROW DE LA RIVA, L. **Root etiolation as a strategy for phosphorus acquisition in common bean**. 2010. MSc thesis, The Pennsylvania State University, University Park, PA.

MURRELL, T.; FIXEN, P. Improving fertilizer phosphorus effectiveness: challenges for the future. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PHOSPHORUS DYNAMICS IN THE SOIL-PLANT CONTINUUM. SORGO, E. M. E. Uberlândia. **Anais...** Sete Lagoas, MG: Embrapa Milho e Sorgo, 2006. p.150-151.

NORD, E. A.; LYNCH, J. P. Delayed reproduction in *Arabidopsis thaliana* improves fitness in soil with suboptimal phosphorus availability. **Plant, Cell & Environment**, v. 31, n. 10, p. 1432-1441, 2008. ISSN 1365-3040.

OLIVEIRA, I. P.; THUNG, M.; KLUTHCOUSKI, J.; AIDAR, H.; CARVALHO, J. R. P. Avaliação de cultivares de feijão quanto à eficiência no uso de fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 22, n. 1, 1987.

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

RAGHOTHAMA, K. Phosphate acquisition. **Annual Review of Plant Biology**, v. 50, n. 1, p. 665-693, 1999. ISSN 1040-2519.

RAMAEKERS, L.; REMANS, R.; RAO, I. M.; BLAIR, M. W.; VANDERLEYDEN, J. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. **Field Crops Research**, v. 117, n. 2, p. 169-176, 2010. ISSN 0378-4290.

RAUSCH, C.; BUCHER, M. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. **Planta**, v. 216, n. 1, p. 23-37, 2002. ISSN 0032-0935.

RICHARDSON, A. E.; GEORGE, T. S.; HENS, M.; SIMPSON, R. J. Utilization of soil organic phosphorus by higher plants. **Organic phosphorus in the environment. Wallingford, CAB International**, p. 165-184, 2005.

RODIÑO, A.; SANTALLA, M.; DE RON, A.; SINGH, S. A core collection of common bean from the Iberian Peninsula. **Euphytica**, v. 131, n. 2, p. 165-175, 2003. ISSN 0014-2336.

RUBIO, G., LYNCH, J. P. Competition among root classes in phaseolus vulgaris L. **Plant and Soil**, v. 290, n.1, p. 307-321. 2007. ISSN 0032-079x.

RUBIO, G.; WALK, T.; GE, Z.; YAN, X.; LIAO, H.; LYNCH, J. P. Root gravitropism and below-ground competition among neighbouring plants: a modelling approach. **Annals of Botany**, v. 88, n. 5, p. 929, 2001. ISSN 0305-7364.

SCHACHTMAN, D. P.; REID, R. J.; AYLING, S. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. **Plant Physiology**, v. 116, n. 2, p. 447-453, 1998. ISSN 0032-0889.

SHIBATA, R.; YANO, K. Phosphorus acquisition from non-labile sources in peanut and pigeonpea with mycorrhizal interaction. **Applied soil ecology**, v. 24, n. 2, p. 133-141, 2003. ISSN 0929-1393.

SINGH GAHOONIA, T.; NIELSEN, N. E. Root traits as tools for creating phosphorus efficient crop varieties. **Plant and soil**, v. 260, n. 1, p. 47-57, 2004. ISSN 0032-079X.

SINGH, S. P.; GEPTS, P.; DEBOUCK, D. G. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). **Economic Botany**, v. 45, n. 3, p. 379-396, 1991. ISSN 0013-0001.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal symbiosis**. Academic Pr, 2008. ISBN 0123705266.

VAN SCHOONHOVEN, A. **Standard system for the evaluation of bean germplasm**. Ciat, 1987. ISBN 8489206694.

VANCE, C. P.,; UHDE-STONE, C. ALLAN, D. L. Phosphorus acquisition and use critical adaptation by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, v. 157, n. 423-447, 2003.

- VIEIRA, R. F.; CARNEIRO, J.E.S. ; LYNCH, J. P. Root traits of common beans genotypes used in breeding programs for disease resistance. **Pesq. Agropecuaria Brasileira**. V.43, n.6, 707-712. 2008.
- VIEIRA, R. F.; CARNEIRO, J. E. S. Arquitetura de raízes de feijão e aquisição de fósforo do solo. In: CONGRESSO NACIONAL DE PESQUISA DO FEIJÃO, 10., 2011, Goiânia. **Anais..** Goiânia, 2011.
- VISSER, R.; CORFEE-MORLOT, J. **OECD Environmental Outlook to 2030**. 2008.
- WASEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. **Plant roots: the hidden half**. New York: Marcel Dekker, Inc., 1996. v. 1002, p. 581.43.
- WALK, T. C.; JARAMILLO, R.; LYNCH, J. P. Architectural tradeoffs between adventitious and basal roots for phosphorus acquisition. **Plant and soil**, v. 279, n. 1, p. 347-366, 2006. ISSN 0032-079X.
- WHITEAKER G; GERLOFF GC; GABELMAN WH; D., L. Intraspecific differences in growth of beans at stress levels of phosphorus. **Journal of the American Society of Horticultural Science**, v. 101, p. 472-475, 1976.
- WORTMANN, C. S. **Atlas of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) production in Africa**. Ciat, 1998. ISBN 9589439942.
- YAN, X.; LYNCH, J. P. Genetic variation for root hair density and length in the common bean in response to low phosphorus availability. **Current topics in plant physiology**, v. 19, p. 332-334, 1998. ISSN 1057-6576.
- ZHU, J.; ZHANG, C.; LYNCH, J. P. The utility of phenotypic plasticity of root hair length for phosphorus acquisition. **Functional plant biology**, v. 37, n. 4, p. 313-322, 2010. ISSN 1445-4416.

CAPÍTULO 1

DIVERSIDADE GENÉTICA ENTRE GENÓTIPOS DE FEIJÃO COM ÊNFASE EM CARACTERÍSTICAS DO SISTEMA RADICAL

1. INTRODUÇÃO

A grande variabilidade genética do feijão é organizada em dois grupos principais de germoplasma, representada pelos centros de domesticação mesoamericano (sementes pequenas) e andino (sementes grandes) (SINGH et al., 1991; MCCLEAN et al., 1993). Esses grupos foram subdivididos em raças, baseadas principalmente em características morfológicas, bioquímicas e avaliação agronômica do germoplasma correspondente (SINGH et al., 1991). Devido à preferência variada de feijões pelos consumidores e agricultores e, especialmente, às condições edafoclimáticas onde essa cultura é explorada, observou-se ampla variabilidade genética no germoplasma de feijão no Brasil (BARELLI et al., 2010). Esse fato revela que a informação sobre a diversidade interespecífica é essencial para o aproveitamento racional das fontes genéticas (GONÇALVES; MIRANDA, 1983; LOARCE et al., 1996), além de ser importante para o sucesso de programas de melhoramento.

Investigação sobre a divergência genética é importante para os programas de melhoramento, porque fornece os parâmetros essenciais para a identificação de genitores com bom potencial genético e contrastantes para fins de hibridação, permitindo que genótipos superiores sejam obtidos em populações segregantes.

As variedades tradicionais de feijão mostraram ampla variabilidade genética para as mais diversas características morfológicas, bioquímicas e agronômicas. Têm demonstrado capacidade de adaptação às diversas condições ambientais, o que pode ser observado através da resistência a doenças e do alto potencial de rendimento (RODIÑO et al., 2003).

Para que os bancos de germoplasma sejam úteis aos programas de melhoramento, é importante que o germoplasma esteja disponível e devidamente caracterizado. Essa caracterização, na maioria das vezes, se faz com base em características morfológicas da planta. Entretanto, caracteres importantes como os relacionados ao sistema radical do feijoeiro são pouco estudados e raramente utilizados em programas de melhoramento. Isso se deve, principalmente, às dificuldades na avaliação desses caracteres. Além disso, há perdas de raízes e deformação da sua arquitetura no momento da avaliação (BEEBE et al., 2006). Entretanto, os resultados de experimentos conduzidos em laboratório correlacionam-se com os obtidos em campo (BONSER et al., 1996; LIAO et al., 2001; MORROW De La RIVA, 2010), validando o sistema de avaliação de raízes em laboratório para rápida triagem de linhagens de feijão.

O sistema radical do feijoeiro é típico de planta dicotiledônea anual, composto de raiz principal, raízes basais e adventícias (RUBIO; LYNCH, 2007). Os verticilos são anéis localizados na interface raiz-caule, de onde surgem as raízes basais (MURRELL; FIXEN, 2006), e cada verticilo pode apresentar até quatro raízes basais (BASU et al., 2007). As adventícias emergem da porção subterrânea do hipocótilo, crescendo horizontal e superficialmente no solo (MILLER et al., 2003). Todas essas raízes podem se ramificar, produzindo raízes laterais de primeira e segunda ordens. Há também variação na densidade e comprimento dos pelos radiculares presentes nessas raízes (YAN; LYNCH, 1998; WALK et al., 2006; ZHU et al., 2010). Por serem expansões celulares responsáveis pela eficiência na absorção de nutrientes do solo, demandam mais estudos para compreensão dos mecanismos de tolerância da planta, por apresentarem proporção diferenciada nas diferentes classes de raiz.

A arquitetura do sistema radical determina a habilidade da planta em explorar os recursos do solo (MARTINEZ et al., 1993A; GE et al., 2000; LYNCH; BROWN, 2001; WILLIAMSON et al., 2001; FISHER et al., 2002; LÓPEZ-BUCIO et al., 2002; FAN et al., 2003). Modelos de simulação sugerem que a arquitetura desse sistema pode alterar o custo da exploração do solo e definir a capacidade de competição do sistema radical (MARTINEZ et al., 1993a; GE et al., 2000; FAN et al., 2003; WALK et al., 2006).

Estudos com arquitetura do sistema radical podem gerar informações úteis ao melhoramento genético, visando ao desenvolvimento de cultivares com maior

eficiência na aquisição de nutrientes e água do solo. Contudo, há poucas informações a respeito do sistema radical do feijoeiro, sobretudo em relação à diversidade genética para características de raiz.

O objetivo foi caracterizar o sistema radical de 56 genótipos do Banco Ativo de Germoplasma de Feijão da Universidade Federal de Viçosa (BAGF-UFV), bem como avaliar a sua diversidade genética.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Foram avaliados 56 genótipos de feijão, incluindo cultivares comerciais, linhagens-elite, fontes de resistência a patógenos e alguns genótipos do Banco Ativo de Germoplasma de Feijão da Universidade Federal de Viçosa (BAGF-UFV). Características gerais dos genótipos podem ser visualizadas na Tabela 2. O experimento foi conduzido no Campo Experimental da UFV, em Coimbra, MG, na safra da seca de 2008, utilizando-se o delineamento em blocos casualizados com quatro repetições. Foram avaliadas a produtividade e a massa de 1.000 grãos.

Das sementes colhidas em campo (por repetição) foram avaliadas, em laboratório, as seguintes características: ângulo médio das raízes basais, número de verticilos, número de raízes basais, nota de pelos nas raízes basais e nota de pelos na raiz principal.

Uma amostra de 15 sementes, por repetição, foi lavada com água sanitária (0,5%) por 1 min e colocada para embeber em água deionizada. Para uniformizar a embebição, foi realizado um pequeno corte nos seus tegumentos logo abaixo da rafe (Figura 1). Posteriormente, as sementes foram distribuídas e enroladas em papel germiteste e colocadas em um béquer contendo solução de sulfato de cálcio 0,5%. Na sequência foram transferidas para um germinador com umidade de 80% e temperatura de 28 °C, por 24 h. Depois desse tempo, foi retirado o hilo das sementes, com a finalidade de uniformizar o crescimento das raízes; em seguida, foram recolocadas no papel germiteste, permanecendo no germinador por mais 72 h. Após esses procedimentos, avaliou-se, em seis plântulas, o número de verticilos e de raízes basais, sendo a quantidade de pelos na raiz basal e na raiz principal registrada com notas, conforme Vieira et al. (2007), mas sem o uso do corante triplan blue.

Para avaliação do ângulo das raízes basais, uma amostra de 10 sementes submetidas às mesmas técnicas de assepsia descritas anteriormente foi distribuída em papel germiteste e colocada no germinador com umidade de 80% e temperatura de 28 °C, por 48 h. Em seguida, foi selecionada uma plântula por repetição, com radícula de aproximadamente 2 mm de comprimento, para ser fixada numa folha de papel germiteste dobrada ao meio e envolvida por um saco de polietileno transparente (exsicata). Essas folhas foram colocadas verticalmente em cubas de vidro retangular, com dimensões de 30 x 30 x 50 cm (largura x altura x comprimento), contendo solução de sulfato de cálcio 0,5% até a altura de 10 cm. A parte superior da exsicata ficou apoiada nas laterais da cuba e a parte inferior, imersa na solução nutritiva. Esta por capilaridade umedecia o papel, onde se desenvolveu o sistema radical.

Por 10 dias, a partir do segundo dia após a transferência das plântulas para o papel de germinação, foi marcado, na sacola plástica que o envolvia, quanto cada raiz cresceu diariamente. Ao término desse período, a parte aérea das plântulas foi excluída, e as exsicatas com as raízes foram escaneadas numa resolução de “300 dpi” em scanner “Scanjet 4c-HP”. Com o auxílio do programa de manipulação de imagens “GIMP 2.4.7” versão para Windows 2000, foram medidos os ângulos das raízes basais de todos os pontos identificados nas sacolas plásticas, dos quais foi obtida a média geral. A mensuração dos ângulos foi determinada em relação à perpendicular ao eixo de crescimento da raiz principal.

Foram realizadas análises de variância dos dados, cujas médias foram agrupadas pelo teste de Scott e Knott ($P < 0,05$). No estudo da diversidade genética para caracteres de raiz entre os 56 genótipos do BAGF-UFV, foi utilizado o agrupamento pelo método de Tocher, usando-se como medida de dissimilaridade a distância generalizada de Mahalanobis (D^2), conforme Cruz et al. (2004).

A importância relativa dos caracteres para a diversidade entre genótipos foi realizada segundo a metodologia de Singh (1981) e pela técnica de variáveis canônicas, também descritas em Cruz et al. (2004). Todas as análises foram realizadas com o auxílio do programa GENES (CRUZ, 2006).

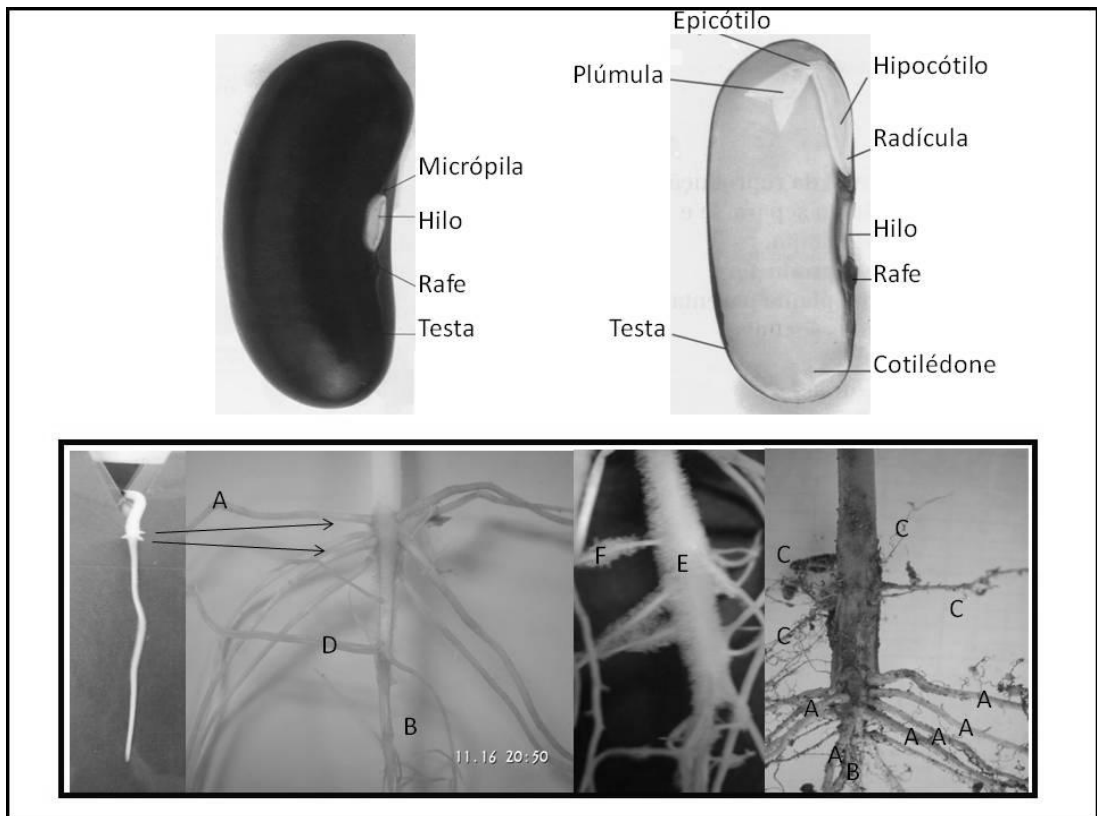


Figura 1 - Estrutura da semente e classes de raízes do feijoeiro: A – Raízes basais, B – Raiz principal, C – Raízes adventícias, D – Raiz lateral de primeira ordem, E – Pelos radiculares na raiz principal e F – Pelos radiculares da raiz principal na ramificação de primeira ordem.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Houve efeito significativo ($P < 0,001$) dos genótipos sobre o ângulo médio das raízes basais, número de verticilos, número de raízes basais, nota de pelos nas raízes basais, nota de pelos na raiz principal, massa de 1.000 grãos e produtividade de grãos (Tabela 1).

Tabela 1 - Resumo das análises de variância das características ângulo médio das raízes basais (ARB), número de verticilos (NV), número de raízes basais (NRB), nota de pelos nas raízes basais (NPB), nota de pelos na raiz principal (NPP), massa de 1.000 grãos (MMG) e produtividade de grãos kg ha^{-1} (PROD) de 56 genótipos do BAGF-UFV

FV	GL	QM						
		ARB	NV	NRB	NPB	NPP	MMG	PROD
Blocos	3	62	0.48	3.0	15	7.3	1324	5044666
Genótipos	55	362**	1.2**	12**	1.88**	2.9**	41450**	977965**
Erro	165	79	0.04	0.32	0.27	0.29	609	267388
Média Geral		39	2.4	8.7	3.7	3.7	282	1926
C. V. (%)		22	8.1	6.4	14	15	8.8	26

** Significativo pelo teste F a 1% de probabilidade.

Alguns genótipos de feijão apresentaram proporção diferenciada na quantidade de pelos radicais na raiz principal em relação às raízes basais (Tabela 2). Já se sabe que considerável variação genética existe para o comprimento deles e que são correlacionados com a aquisição de fósforo em feijão (YAN et al., 1995; MIGUEL, 2004).

Os quatro genótipos de feijões andinos com maior número de verticilos e raízes basais foram Jalo EEP 558, Jalo MG 65, Amendoim e Ouro Branco. No caso dos mesoamericanos, destacam-se os genótipos TU, BRS Requite, Roxo 90 e BRS Campeiro (Tabela 2).

Considerando a arquitetura das raízes basais (Tabela 2), observou-se que os genótipos VI-10-2-1, PI-207262 e UTF0013 apresentaram raízes mais profundas (maior ângulo em relação à perpendicular ao eixo de crescimento da raiz basal). Já os de raízes mais superficiais foram Jalo EEP 558, VR-3, Perola, Majestoso e Jalo MG 65. Os padrões fenotípicos manifestados em relação às características de arquitetura podem ser ferramentas úteis nos processos de seleção de progênies, já que são chaves adaptativas para o estresse de fósforo em agrossistemas com baixa concentração desse nutriente (LYNCH; BROWN, 2008). Raízes basais superficiais podem explorar mais eficientemente o P por aumentarem a área de forrageamento do solo.

A análise de agrupamento pelo método de Tocher separou os 46 genótipos mesoamericanos em nove grupos (Tabela 3) e os 10 genótipos andinos em cinco (Tabela 4). No grupo I ficaram 26 genótipos mesoamericanos e quatro andinos geneticamente similares (56,5% e 40% do total dos genótipos mesoamericanos e andinos, respectivamente), indicando que os possíveis cruzamentos desses genótipos entre si diminuem a possibilidade de obtenção de genótipos com desempenho superior para características de raiz. Os genótipos mesoamericanos do grupo VII – genótipo 17 (VC-3), VIII – 22 (VI-10-2-1) e IX – 25 (PI-2072629) e andinos dos grupos IV – 52 (Kabon) e V – 57 (Rainha) ficaram isolados. A formação desses grupos é de fundamental importância na escolha dos progenitores, pois as novas combinações híbridas a serem estabelecidas devem ser baseadas na magnitude de suas dissimilaridades e no potencial per se dos genitores (CRUZ et al., 2004). As cultivares reunidas em grupos mais distantes são dissimilares, podendo ser consideradas como promissoras em cruzamentos artificiais. Entretanto, além de dissimilares, é necessário que os genitores associem média elevada e variabilidade nas características que estejam sendo melhoradas. Assim, as distâncias dos genótipos mesoamericanos e andinos do grupo IX e V, respectivamente, em relação às demais do grupo I de cada grupo gênico, sugerem que estas podem proporcionar efeito heterótico elevado após a hibridação e segregantes transgressivos em gerações de populações avançadas de melhoramento. Outra possibilidade seria explorar essa heterose entre os dois grupos gênicos.

Cruz et al. (2004) sugeriram o não envolvimento de indivíduos de mesmo padrão de dissimilaridade nos cruzamentos, de modo a não restringir a variabilidade genética e, assim, evitar reflexos negativos nos ganhos a serem obtidos pela seleção. Conforme relatado por Carpentieri-Pípolo et al. (2000), as melhores combinações híbridas a serem testadas em programa de melhoramento devem envolver parentais tanto divergentes quanto de elevada performance média. De acordo com Vieira et al. (2007), o estabelecimento de grupos com genótipos com homogeneidade dentro e heterogeneidade entre os grupos é ponto crucial no estabelecimento de estratégias eficazes de melhoramento.

Pela técnica de variáveis canônicas, obtiveram-se 75,6% e 93,3% da variação total explicada pelas duas primeiras variáveis canônicas (Tabelas 5 e 6), nos grupos gênicos mesoamericanos e andinos, respectivamente.

Pela metodologia de Singh (1981), observou-se que a característica NRB foi a que mais contribuiu para a dissimilaridade genética entre os 46 genótipos mesoamericanos, contribuindo com 44,4% da diversidade (Tabela 5). A nota de pelos na raiz primária com 20,5% foi a segunda que mais contribuiu, sendo o ângulo de raiz basal a terceira, com 13,3%. A variável número de verticilo foi a que menos contribuiu com a diversidade (2,3%). Já no grupo gênico andino a contribuição relativa para todas as características de raiz ficou em torno de 20% (Tabela 6).

Tabela 2 - Cor do tegumento (CT), tamanho da semente (TS), conjunto gênico (CG) e agrupamento das médias dos caracteres de raízes: número de verticilos (NV), número de raízes basais (NRB), nota de pelos nas raízes basais (NPB), nota de pelos na raiz principal (NPP) e ângulo médio das raízes basais (ARB) de 56 genótipos do BGF-UFV

Genótipo	CT ³	TS ²	CG ¹	NV	NRB	NPB	NPP	ARB	Genótipo	CT	TS	CG	NV	NRB	NPB	NPP	ARB
1.Diamante Negro	P	M	M	2,0 ^f	7,7 ^g	2,45 ^b	2,80 ^d	37,15 ^K	14.Mexico 309	P	M	A/M	2,0 ^f	7,5 ^g	2,98 ^b	2,85 ^d	38,32 ^J
2.G2333	V	M	M	2,0 ^f	8,0 ^g	5,77 ^a	5,58 ^a	43,31 ^h	15.VR-3	R	P	M	2,1 ^f	8,0 ^g	2,83 ^b	3,32 ^c	25,45 ^q
3.Pitanga	R	P	M	2,0 ^f	7,7 ^g	3,72 ^a	3,20 ^c	39,01 ^j	16.FEB-163	R	P	M	2,2 ^f	8,3 ^f	3,03 ^b	3,50 ^c	35,20 ^m
4.Horizonte	C	M	M	2,1 ^f	7,9 ^g	4,15 ^a	3,90 ^b	44,95 ^g	17.VC-3	C	P	M	2,4 ^e	8,5 ^f	4,18 ^a	5,30 ^a	44,61 ^g
5.Majestoso	C	M	M	2,0 ^f	7,2 ^h	3,32 ^b	3,77 ^c	27,02 ^p	18.AB-136	V	P	M	2,0 ^f	8,1 ^g	4,08 ^a	4,40 ^b	38,68 ^j
6.Ouro Vermelho	V	P	M	2,0 ^f	7,6 ^g	2,97 ^b	2,55 ^d	44,22 ^g	19.Pioneiro	C	M	M	2,1 ^f	7,9 ^g	3,65 ^b	3,73 ^c	33,35 ⁿ
7.Vermelhinho	V	M	M	2,0 ^f	7,3 ^h	2,68 ^b	2,20 ^d	43,61 ^h	20.Ouro Negro	P	M	M	2,0 ^f	7,8 ^g	3,77 ^a	4,55 ^a	34,83 ^m
8.Perola	C	M	M	2,0 ^f	7,0 ^h	3,35 ^b	3,62 ^c	26,99 ^p	21.VR-12	V	P	M	2,1 ^f	8,2 ^f	3,62 ^b	4,20 ^b	29,55 ^o
9.Mexico 54	R	M	M	2,0 ^f	7,2 ^h	4,35 ^a	3,42 ^c	49,85 ^e	22.VI-10-2-1	P	M	M	2,1 ^f	8,2 ^f	3,23 ^b	3,43 ^c	71,02 ^a
10.Valente	P	P	M	2,5 ^e	8,9 ^f	3,33 ^b	3,63 ^c	41,06 ⁱ	23.Cornell 49242	P	M	M	2,0 ^f	7,6 ^g	4,00 ^a	3,43 ^c	43,41 ^h
11.Roxo 90	R	P	M	2,6 ^e	9,5 ^e	3,08 ^b	2,93 ^c	33,25 ⁿ	24. Novirex	P	M	M	2,1 ^f	8,1 ^g	3,50 ^b	3,50 ^c	34,51 ^m
12.TU	P	P	M	2,8 ^d	10,1 ^d	2,73 ^b	2,58 ^d	42,13 ⁱ	25.PI-207262 9	C	M	M	2,0 ^f	6,8 ^h	3,67 ^b	3,32 ^c	69,26 ^b
13.CNFRJ Rajado	O	M	M	2,2 ^f	7,93 ^g	2,13 ^b	1,78 ^d	54,11 ^d	26.BRS-Grafite	P	M	M	2,4 ^e	9,2 ^e	3,57 ^b	3,92 ^b	41,98 ⁱ

Continua...

Tabela 2 - Cont.

Genótipo	CT ³	TS ²	CG ¹	NV	NRB	NPB	NPP	ARB	Genótipo	CT	TS	CG	NV	NRB	NPB	NPP	ARB
27.BRS-Vereda	C	M	M	2,8 ^d	10,2 ^d	4,35 ^a	4,95 ^a	39,32 ^j	42.IAPAR-81	C	P	M	1,9 ^f	6,7 ^h	3,60 ^b	3,83 ^b	34,44 ^m
28.BRS-Expedito	P	M	M	2,5 ^e	9,4 ^e	3,45 ^b	3,82 ^b	33,64 ⁿ	43.Ouro	O	P	M	2,1 ^f	7,7 ^g	4,72 ^a	4,68 ^a	36,25 ^l
29.BRS-Campeiro	P	M	M	2,6 ^e	9,8 ^d	3,77 ^a	4,58 ^a	34,93 ^m	44.LH-11	C	P	M	1,9 ^f	6,4 ^h	4,33 ^a	4,22 ^b	48,37 ^f
30.BRS-Supremo	P	M	M	2,1 ^f	8,4 ^f	3,82 ^a	4,58 ^a	38,72 ^j	45.A-525	O	P	M	2,0 ^f	7,4 ^g	4,05 ^a	3,98 ^b	43,18 ^h
31.BRS-Talismã	C	M	M	2,0 ^f	7,7 ^g	4,38 ^a	4,67 ^a	36,03 ^l	46.A-170	O	P	M	1,9 ^f	6,5 ^h	4,20 ^a	4,62 ^a	50,49 ^e
32.BRS-Pontal	C	M	M	3,1 ^c	11,3 ^c	4,22 ^a	5,33 ^a	34,58 ^m	47.Rainha ⁺	M	G	A	2,9 ^d	10,4 ^d	3,80 ^a	3,48 ^c	54,88 ^d
33.BRS-Requite	C	P	M	2,6 ^e	9,6 ^e	3,02 ^b	2,72 ^d	35,26 ^m	48.CAL 143 ⁺	M	G	A	3,4 ^b	11,9 ^b	3,43 ^b	3,20 ^c	41,35 ⁱ
34.Rudá	C	P	M	2,0 ^f	8,1 ^g	4,03 ^a	4,30 ^b	39,36 ^j	49.Jalo EEP 558 ⁺	M	G	A	4,0 ^a	13,6 ^a	2,28 ^b	2,08 ^d	19,41 ^r
35.Carioca 1070	C	M	M	2,0 ^f	7,9 ^g	4,27 ^a	4,20 ^b	41,07 ⁱ	50.Amendoim 1 ⁺	M	G	A	3,5 ^b	12,9 ^a	3,25 ^b	2,75 ^d	39,36 ^j
36.OPS-82	C	M	M	2,0 ^f	8,1 ^g	3,55 ^b	3,88 ^b	32,90 ⁿ	51.Jalo MG 65 ⁺	M	G	A	4,0 ^a	13,5 ^a	2,87 ^b	2,07 ^d	27,24 ^p
37.GEN-12-2	C	P	M	2,0 ^f	7,9 ^g	4,03 ^a	3,52 ^c	33,28 ⁿ	52.Kabon ⁺	M	G	A	3,4 ^b	11,4 ^c	2,68 ^b	2,15 ^d	44,75 ^g
38.CNFC-9437	C	M	M	2,1 ^f	8,3 ^f	4,95 ^a	4,95 ^a	30,38 ^o	53.Carnaval ⁺	M	G	A	3,2 ^c	10,9 ^c	3,53 ^b	3,67 ^c	39,17 ^j
39.UTF0013	C	P	M	2,0 ^f	7,3 ^h	4,92 ^a	4,58 ^a	56,48 ^c	54.Radiante ⁺	M	G	A	2,8 ^d	9,9 ^d	2,93 ^b	3,13 ^c	41,31 ⁱ
40.FT-Bonito	C	P	M	2,0 ^f	7,6 ^g	3,22 ^b	3,12 ^c	29,49 ^k	55.Amendoim 2 ⁺	M	G	A	3,2 ^c	11,9 ^b	3,05 ^b	3,03 ^c	50,16 ^e
41.Rudá-R	C	P	M	2,1 ^f	7,9 ^g	3,65 ^b	3,53 ^c	44,34 ^g	56.Ouro Branco ⁺	M	G	A	3,5 ^b	12,8 ^a	4,05 ^a	3,70 ^c	36,89 ^k

Médias seguidas de mesma letra na coluna pertencem ao mesmo grupo, por meio do teste de Scott-Knott a 5% de significância.

¹Conjunto gênico: M – Mesoamericano e ⁺A – Andino, de acordo com GEPTS & BLISS (1986); ²Tamanho das sementes: P = peso de 100 sementes < 25 g; M = peso de 100 sementes ≥ 25 e ≤ 40 g; G = peso de 100 sementes > 40 g; ³Cor do tegumento das sementes; C = Carioca; V = Vermelho; M = Manteigão; O = Outros; P = Preto; e R = Roxo.

Tabela 3 - Agrupamento pelo método de otimização de Tocher de 46 genótipos mesoamericanos do BAGF-UFV, considerando-se as características ângulo médio das raízes basais, número de verticilos, número de raízes basais, nota de pelos nas raízes basais e nota de pelos na raiz principal

Grupos	Genótipos Mesoamericanos do BAGF-UFV															
1	8	34	35	4	31	36	19	24	41	45	37	3	23	21	43	20
	30	16	40	5	14	15	6	1	8	10						
2	11	33	12	28	26	29										
3	44	46	42	39	9											
4	7	13														
5	2	38														
6	27	32														
7	17															
8	22															
9	25															

Tabela 4 - Agrupamento pelo método de otimização de Tocher de 10 genótipos andinos do BAGF-UFV, considerando-se as características ângulo médio das raízes basais, número de verticilos, número de raízes basais, nota de pelos nas raízes basais e nota de pelos na raiz principal

Grupos	Genótipos Andinos do BAGF-UFV			
1	48	56	50	55
2	53	54		
3	49	51		
4	52			
5	47			

Pela técnica de variáveis canônicas, o número de raízes basais, nota de pelos na raiz primária e ângulo médio das raízes basais foram, nesta ordem, as de menor importância para o grupo gênico mesoamericano (Tabela 4); no caso do grupo gênico andinos, o ângulo médio das raízes basais e nota de pelos na raiz basal foram os de menor importância. Cabe ressaltar que a metodologia de Singh (1981) considera

apenas a variância, enquanto a técnica de variáveis canônicas e a redundância, além da variância. Esses resultados, comparados aos obtidos pela metodologia de Singh (1981), indicam que há redundância entre número de raízes basais e número de verticilos e entre nota de pelos na raiz primária e nas raízes basais.

Quando se repetiu o procedimento de agrupamento por Tocher, após a exclusão das variáveis menos importantes pela técnica de variáveis canônicas, obtiveram-se agrupamentos dos genótipos diferentes do mostrado nas Tabelas 3 e 4. Esse resultado indica que, apesar de essas variáveis serem identificadas como as de menor contribuição para a diversidade dos genótipos, elas ainda contribuem com fração importante para discriminá-los.

Tabela 5 - Contribuição relativa das variáveis (SINGH, 1981), estimativas dos autovalores e porcentagens das variâncias acumuladas e os autovetores (coeficientes de ponderação) associados a cada uma das variáveis canônicas: ângulo médio das raízes basais (ARB), número de verticilos (NV), número de raízes basais (NRB), nota de pelos nas raízes basais (NPB) e nota de pelos na raiz principal (NPP) de genótipos mesoamericanos do BAGF-UFV

Variáveis canônicas	Estimativa dos autovalores	Variância acumulada (%)	Coeficientes de ponderação (Autovetores)				
			ARB	NV	NRB	NPB	NPP
1	4,70	51,23	-0,03	0,01	0,11	0,02	-0,03
2	2,24	75,59	0,61	-0,19	1,90	3,54	5,99
3	1,08	87,26	1,87	-0,11	-0,09	-1,28	-1,51
4	0,72	95,11	-0,21	0,65	0,17	-2,10	0,91
5	0,45	100,00	0,25	1,35	-0,12	1,71	-0,62
Contribuição relativa, em %, das variáveis			13,32	9,51	44,43	12,21	20,52

Tabela 6 - Contribuição relativa das variáveis (SINGH, 1981), estimativas dos autovalores, porcentagens das variâncias acumuladas e os autovetores (coeficientes de ponderação) associados a cada uma das variáveis canônicas: ângulo médio das raízes basais (ARB), número de verticilos (NV), número de raízes basais (NRB), nota de pelos nas raízes basais (NPB) e nota de pelos na raiz principal (NPP) de genótipos andino do BAGF-UFV

Variáveis canônicas	Estimativa dos autovalores	Variância acumulada (%)	Coeficientes de ponderação (Autovetores)				
			ARB	NV	NRB	NPB	NPP
1	10,61	81,53	0,07	-2,03	-0,59	1,34	1,17
2	1,52	93,22	0,01	1,04	0,56	1,58	0,49
3	0,55	97,51	-0,05	1,63	-0,48	-1,30	2,01
4	0,24	99,42	0,02	-3,02	1,24	-1,55	1,03
5	0,07	100,00	0,07	3,69	-0,56	-1,03	1,15
Contribuição relativa, em %, das variáveis			19,13	21,35	20,02	19,22	20,26

4. CONCLUSÕES

- O germoplasma de feijoeiro apresenta ampla variabilidade genética para características de raiz.
- O número de raízes basais é o caráter que mais contribui para discriminar os genótipos de feijão do grupo gênico mesoamericano quanto às características de raiz.
- A contribuição relativa para todas as características de raiz do grupo gênico andino ficou em torno de 20%.
- O número de verticilos e de raízes basais e a nota de pelos na raiz principal e nas raízes basais são caracteres redundantes em estudos de raiz do feijoeiro.

REFERÊNCIAS

BASU, P.; ZHANG, Y. J.; LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Ethylene modulates genetic, positional, and nutritional regulation of root plagiogravitropism. **Functional Plant Biology**, v. 34, n. 1, p. 41-51, 2007. ISSN 1445-4416.

BEEBE, S. E.; YAN, M.; BLAIR, X.; PEDRAZA, M. W.; MUÑOZ, F.; TOHME, F.; LYNCH, J.; JONATHAN, P. Quantitative trait loci for root architecture traits correlated with phosphorus acquisition in common bean. **Crop science**, v. 46, n. 1, p. 413, 2006.

BONSER, A. M.; LYNCH, J.; SNAPP, S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*. **New Phytologist**, v. 132, n. 2, p. 281-288, 1996. ISSN 1469-8137.

CARPENTIERI-PÍPOLO. V.; DESTRO. D.; PRETE. C.E.C.; GONZALES. M.G.N.; POPPER. I.; ZANATTA. S.; SILVA. F.A. . Seleção de genótipos parentais de acerola com base na divergência genética multivariada. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. v.35, p.1613-1619, 2000.

CRUZ, C. D. **Programa GENES: estatística experimental e matrizes**. UFV, 2006. ISBN 8572692452.

CRUZ. C.D.; REGAZZI. A.J.; CARNEIRO. P.C.S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa. MG: Imprensa Universitária. 2004. 480 p.

FAN, M.; ZHU, J.; RICHARDS, C.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, v. 30, n. 5, p. 493-506, 2003. ISSN 1445-4416.

FISHER, M. C. T.; EISSENSTAT, D. M.; LYNCH, J. P. Lack of evidence for programmed root senescence in common bean (*Phaseolus vulgaris*) grown at different

levels of phosphorus supply. **New Phytologist**, v. 153, n. 1, p. 63-71, 2002. ISSN 1469-8137.

GE, Z.; RUBIO, G.; LYNCH, J. P. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model. **Plant and soil**, v. 218, n. 1, p. 159-171, 2000. ISSN 0032-079X.

GONÇALVES, M. C.; MIRANDA, P. Estimates of genetic variability in twelve climbing bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars. **Acta Scientiarum**, p. 55-63, 1983.

LIAO, H.; RUBIO, G.; YAN, X.; CAO, A.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean. **Plant and soil**, v. 232, n. 1, p. 69-79, 2001. ISSN 0032-079X.

LOARCE, Y.; GALLEGOS, R.; FERRER, E. A comparative analysis of the genetic relationships between rye cultivars using RFLP and RAPD markers. **Euphytica**, v. 88, n. 2, p. 107-115, 1996. ISSN 0014-2336.

LÓPEZ-BUCIO, J.; HERNÁNDEZ-ABREU, E.; SÁNCHEZ-CALDERÓN, L.; NIETO-JACOBO, M. F.; SIMPSON, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system. **Plant Physiology**, v. 129, n. 1, p. 244-256, 2002. ISSN 0032-0889.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Topsoil foraging—an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. **Plant and soil**, v. 237, n. 2, p. 225-237, 2001. ISSN 0032-079X.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Root strategies for phosphorus acquisition. **The Ecophysiology of Plant-Phosphorus Interactions**, p. 83-116, 2008.

MARTINEZ, H.; NOVAIS, R. F.; RODRIGUES, L.; DO SACRAMENTO, L. Comportamento de variedades de soja cultivadas em diferentes doses de fósforo. I: Cinética de absorção de fósforo e ajustes morfológicos da planta. **Revista brasileira de ciência do solo**, v. 17, n. 2, p. 231-238, 1993a. ISSN 0100-0683.

MCCLEAN, P. E.; MYERS, J. R.; HAMMOND, J. J. Coefficient of parentage and cluster analysis of North American dry bean cultivars. **CROP SCIENCE-MADISON**, v. 33, p. 190-190, 1993. ISSN 0011-183X.

MIGUEL, M. **Genotypic variation in root hairs and phosphorus efficiency in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.)**. 2004. MSc Thesis, Penn State University Park, PA.

MILLER, C. R.; OCHOA, I.; NIELSEN, K. L.; BECK, D.; LYNCH, J. P. Genetic variation for adventitious rooting in response to low phosphorus availability: potential utility for phosphorus acquisition from stratified soils. **Functional Plant Biology**, v. 30, n. 9, p. 973-985, 2003. ISSN 1445-4416.

MORROW DE LA RIVA, L. **Root etiolation as a strategy for phosphorus acquisition in common bean**. 2010. MSc thesis, The Pennsylvania State University, University Park, PA.

MURRELL, T.; FIXEN, P. Improving fertilizer phosphorus effectiveness: challenges for the future. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PHOSPHORUS DYNAMICS IN THE SOIL-PLANT CONTINUUM. SORGO, E. M. E. Uberlândia. **Anais...** Sete Lagoas, MG: Embrapa Milho e Sorgo, 2006. p.150-151.

RODIÑO, A.; SANTALLA, M.; DE RON, A.; SINGH, S. A core collection of common bean from the Iberian Peninsula. **Euphytica**, v. 131, n. 2, p. 165-175, 2003. ISSN 0014-2336.

RUBIO, G.; LYNCH, J. P. Compensation among root classes in *Phaseolus vulgaris* L. **Plant and Soil**, v. 290, n. 1, p. 307-321, 2007. ISSN 0032-079X.

SINGH, D. The relative importance of characters affecting genetic divergence. **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding (The)**, v. 41, n. 2, p. 237-245, 1981.

SINGH, S. P.; GEPTS, P.; DEBOUCK, D. G. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). **Economic Botany**, v. 45, n. 3, p. 379-396, 1991. ISSN 0013-0001.

WALK, T. C.; JARAMILLO, R.; LYNCH, J. P. Architectural tradeoffs between adventitious and basal roots for phosphorus acquisition. **Plant and soil**, v. 279, n. 1, p. 347-366, 2006. ISSN 0032-079X.

WILLIAMSON, L. C.; RIBRIOUX, S. P. C. P.; FITTER, A. H.; LEYSER, H. M. O. Phosphate availability regulates root system architecture in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v. 126, n. 2, p. 875-882, 2001. ISSN 0032-0889.

YAN, X.; BEEBE, S. E.; LYNCH, J. P. Genetic variation for phosphorus efficiency of common bean in contrasting soil types: II. Yield response. **Crop science**, v. 35, n. 4, p. 1094-1099, 1995. ISSN 0011-183X.

YAN, X.; LYNCH, J. P. Genetic variation for root hair density and length in the common bean in response to low phosphorus availability. **Current topics in plant physiology**, v. 19, p. 332-334, 1998. ISSN 1057-6576.

ZHU, J.; ZHANG, C.; LYNCH, J. P. The utility of phenotypic plasticity of root hair length for phosphorus acquisition. **Functional plant biology**, v. 37, n. 4, p. 313-322, 2010. ISSN 1445-4416.

CAPÍTULO 2

DESEMPENHO DO FEJJOEIRO EM RESPOSTA À MISTURA DE GENÓTIPOS CONTRASTANTES QUANTO À ARQUITETURA DE RAIZ BASAL

1. INTRODUÇÃO

Os estresses abióticos são restrições primárias que limitam a produtividade agrícola global. Esses estresses têm-se agravado com as atuais mudanças climáticas e o mau uso dos solos pelos agricultores. O rendimento médio do feijão em muitos países em desenvolvimento é apenas de 15-20% do seu potencial (YAN; LYNCH, 1998), em grande parte devido a problemas com a seca e à baixa fertilidade do solo. O baixo teor de P no solo pode reduzir em mais de 60% a produção de feijão (*Phaseolus vulgaris*) na América Latina e em mais de 75% na África (LYNCH; BEEBE, 1995; WORTMANN, 1998).

O fósforo (P) é um macronutriente essencial para o crescimento da planta. Atua em várias funções celulares básicas: na biossíntese de adenosina trifosfato (ATP), na ativação de intermediários metabólicos e como elemento estrutural em ácido nucleico e fosfolipídios (BUCHER, 2007), bem como no metabolismo do carbono e ativa várias enzimas (LAMBERS et al., 2006). Depois do nitrogênio (N), o P é, quantitativamente, o nutriente mais importante para o crescimento da planta. O N, no entanto, é renovável, pois pode ser assimilado do ar na forma de N₂ pelas bactérias fixadoras de N (LAMBERS et al., 2006). Até metade do P do solo pode estar na forma orgânica, mas esta precisa ser mineralizada antes de ser absorvida pela planta.

Embora a maioria dos solos do mundo contenha quantidade significativa de P, entre 200 e 3.000 mg.P por kg de solo (RICHARDSON et al., 2005), somente pequena proporção dele (geralmente menos de 1%) é imediatamente disponível para as plantas

devido ao seu comportamento físico-químico e à interação com a interface mineral do solo (RAGHOTHAMA, 1999). Em solos altamente intemperizados, como Latossolos tropicais, a deficiência de P é atribuída, sobretudo, à forte adsorção de fosfato ao Al-Fe (FONTES; WEED, 1996). Vale à pena ressaltar também que a disponibilidade de fósforo está em declínio em mais da metade das terras agrícolas, por causa da degradação do solo.

O crescimento das plantas geralmente é limitado pela baixa disponibilidade e mobilidade de P no solo. A deficiência desse nutriente representa grande preocupação global para produção vegetal (CHEN et al., 2008; VIEIRA; CARNEIRO, 2011). Para os agricultores das nações mais pobres, a intensiva fertilização fosfatada é incomum. Já para os agricultores capitalizados ela seria solução. Entretanto, a fertilização com P tem limitações em estratégia de longo prazo, em consequência do fato de as reservas globais de P inorgânico (P) serem relativamente pequenas [calcula-se que metade das reservas de P estará esgotada entre 2040 e 2060 (LAMBERS et al., 2006)], dos custos energéticos de produção do fertilizante e do custo ambiental associado com a adubação intensiva (VIEIRA; CARNEIRO, 2011).

A recuperação pela planta do P aplicado no solo é baixa, porque mais de 80% dele fica imobilizado e indisponível para absorção, devido à adsorção, precipitação ou conversão na forma orgânica (SCHACHTMAN et al., 1998). Mesmo em solo adequadamente fertilizado com P, apenas 20%, ou menos, é removido pela cultura no primeiro ano de cultivo (BALDWIN et al., 2001). Por causa de sua reação com os constituintes do solo, o P chega às raízes principalmente por difusão (BALDWIN et al., 2001). A taxa de difusão do P no solo é lenta (10^{-12} a 10^{-15} $m^2 s^{-1}$) (SCHACHTMAN et al., 1998). Na superfície da raiz, o P é rapidamente absorvido, resultando em uma zona de depleção de 0,2 a 1,0 mm em torno da raiz. Embora a concentração de P na solução do solo raramente exceda 2 μM , nas células das plantas ele é bem mais alto, de 2 a 20 mM (BALDWIN et al., 2001; ESAU, 2006). O termo absorção, ou aquisição, indica a movimentação do fosfato ($H_2PO_4^-$) da solução do solo para o citoplasma da raiz. Para vencer a diferença de concentração de P entre a solução do solo (baixa) e o citoplasma (alta), são necessários transportadores ativos (proteínas embebidas no plasmalema) (VIEIRA; CARNEIRO, 2011).

As plantas expostas à deficiência de P ativam vários mecanismos que resultam no aumento da aquisição do P do solo ou em maior eficiência no uso do P interno. O uso eficiente de P é a capacidade da planta em produzir grande quantidade de matéria orgânica por unidade de P. Plantas eficientes no uso do P crescem relativamente mais que as ineficientes com a mesma quantidade de P adquirida (RAMAEKERS et al., 2010). Esse mecanismo tem sido explorado indiretamente pelo melhorista quando ele seleciona linhagens com alta produtividade. No entanto, características de raiz relacionadas à aquisição de P do solo têm sido sujeitas à seleção negativa em razão do uso de adubo em ensaios de competição entre genótipos (YAN; LYNCH, 1998).

As plantas possuem uma série de adaptações fisiológicas que aumentam a aquisição de P em condições de baixa disponibilidade. Essas estratégias incluem preservação do P interno, aumento da aquisição de P através da modificação na função ou estrutura da raiz (RAUSCH; BUCHER, 2002; RICHARDSON et al., 2005) e associação simbiótica com microrganismos específicos, como as micorrizas (SHIBATA; YANO, 2003). As pesquisas têm focado principalmente o papel da arquitetura da raiz na aquisição de água (WHITEAKER et al., 1976), nutrientes, suporte da parte aérea (COUTTS, 1983, ZHU et al., 2010), embora outras funções importantes incluíssem o armazenamento e sinalização de processos químicos e biológicos (ROSADO et al., 2011), resistência a doença (VIEIRA et al., 2007), resistência a insetos e simbioses subterrâneas (HETRICK, 1991).

Nos últimos anos vem crescendo a adoção do sistema de plantio direto no Brasil. Esse sistema de cultivo caracteriza-se pela pouca movimentação do solo e pela grande quantidade de resíduos deixados em sua superfície, o que diminui significativamente as perdas de solo por erosão. Ademais, esse sistema promove a melhoria das condições físicas e químicas do solo, pois aumenta o seu teor de matéria orgânica e, conseqüentemente, melhora a sua fertilidade, principalmente nas camadas superficiais (MACHADO; SILVA, 2001; DA SILVA; DA SILVEIRA, 2002; SILVA et al., 2009). Em contrapartida, no sistema de plantio convencional, que consiste em revolvimento do solo por meio da aração e gradagem, os restos culturais são incorporados e os nutrientes, distribuídos na camada arável do solo. Portanto, os sistemas de manejo do solo

influenciam suas características físicas e químicas, interferindo, assim, no desenvolvimento e produtividade das culturas (ROCHA et al., 2011).

O feijoeiro é uma das principais culturas plantadas no outono-inverno, em sistemas irrigados, nas áreas de Cerrado brasileiro (BARBOSA FILHO et al., 2001). Essas áreas possuem solos caracterizados pela baixa fertilidade natural, com elevada acidez e presença de Al^{+3} (ERNANI et al., 2002). A alta capacidade de retenção de fósforo (P) nesses solos é uma das principais limitações à produtividade (COSTA, 2008). A alternativa empregada como forma de minimizar esse problema é o uso de corretivos e fertilizantes (OLIVEIRA et al., 1987), adequando o solo à planta. Entretanto, essa prática aumenta os custos de produção, inviabilizando, muitas vezes, a produção para pequenos produtores. Alternativas que possibilitem as plantas a se adaptarem à deficiência de P no solo poderiam ser uma estratégia para contornar esse problema. Porém, estudos a esse respeito ainda são escassos no Brasil. Assim, uma das estratégias seria identificar e explorar a variabilidade da arquitetura de raízes das culturas e associá-las à eficiência na absorção, utilização e menor competição entre raízes pelo P nos diferentes ambientes de cultivo.

O sistema radical do feijão é composto de quatro classes de raízes: primária, basal, adventícia e lateral (Figura 1). A raiz primária tem forte gravitropismo positivo e, na ausência de obstáculos, cresce verticalmente para baixo. Ela representa cerca de 10% do sistema radical, mas, se os outros tipos de raízes forem removidos, ela pode representar até 50% do total (RUBIO; LYNCH, 2007). As raízes basais originam-se na base subterrânea do hipocótilo, isto é, da porção localizada logo acima da raiz primária. Estas surgem de pontos denominados verticilos, que variam de 1 a 4, dependendo do genótipo. Normalmente, quatro raízes basais em formação tetraédrica emergem de cada verticilo. O número de raízes basais nos genótipos de feijão varia de 4 a 16, sendo mais comum entre 8 e 12. Em geral, os genótipos de origem andina (grãos grandes) têm entre 11 e 14 raízes basais (3 ou 4 verticilos) e os mesoamericanos (grãos pequenos), entre 7 e 9 (dois ou três verticilos). As raízes basais (mais as laterais que dela crescem) geralmente compreendem a maior parte do comprimento do sistema radical (LYNCH; BROWN, 2001). As raízes adventícias emergem no hipocótilo (acima das raízes basais)

e exploram o solo próximo à superfície. As raízes laterais originam-se dessas três classes de raízes.

A diversidade de arquiteturas de raiz deve-se, principalmente, ao número de raízes basais e à variação do ângulo dessas raízes. O crescimento das raízes basais no tempo, com relação à gravidade, determina se essa parte do sistema radical desce rapidamente em direção ao subsolo ou permanece na camada superficial do solo. O ângulo e crescimento das raízes basais são regulados pelo genótipo, disponibilidade de P no solo e etileno (BASU et al., 2011). Genótipos eficientes na aquisição de P são mais sensíveis ao gravitropismo em resposta à baixa disponibilidade de P no solo (LIAO et al., 2001). O verticilo mais afastado da raiz primária dá origem a raízes mais superficiais e o mais próximo da raiz primária, a raízes mais profundas (BASU et al., 2007).

A variabilidade entre espécies e variedades de plantas com relação à capacidade de absorção e utilização de P já foi demonstrada em estudos com as culturas do feijão (OLIVEIRA et al., 1987), da soja (CASTELIS, 1985; MARTINEZ et al., 1993), do milho (MACHADO et al., 1999), do arroz (FURLANI et al., 1985), do trigo (PALMER; JESSOP, 1977; ABICHEQUER; BOHNEN, 1998) e do cacau (ROSAND; MARIANO, 1985), entre outras. Entretanto, avaliações a respeito da arquitetura das diferentes classes de raiz não foram levadas em consideração e nem avaliadas nesses experimentos. Segundo Lynch (2011), a arquitetura das classes de raiz é ferramenta primordial na seleção de genótipos adaptados a estresses nutricionais e de seca. O uso de misturas de genótipos contrastantes quanto à arquitetura do sistema radical pode também ser uma forma alternativa para melhorar a exploração do solo pela planta e, ademais, diminuir a competição entre raízes na absorção de nutrientes no perfil do solo. Assim, o objetivo deste trabalho foi verificar se a mistura de genótipos de feijoeiro (multilinha) com características contrastantes de arquitetura de raízes basais beneficia a produtividade de grãos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado na Estação Experimental do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa, localizada no Município de Coimbra, Minas Gerais, cujas coordenadas geográficas são 20°50'30" de latitude sul, 42°48'30" de longitude oeste e altitude de 715 m. O experimento foi desenvolvido no período de inverno-primavera, com semeadura em julho de 2009. A área ocupada pelo experimento foi anteriormente utilizada com plantio direto de milho por dois anos. O solo da área experimental foi classificado como Argissolo Vermelho-Amarelo distrófico, textura argilosa. Na Tabela 1 são apresentados os resultados das análises do solo amostrado nas camadas de 0-5; 5-10; 10-15; e 15-20 cm.

Tabela 1 - Análise química de quatro camadas do solo em Coimbra, MG. Universidade Federal de Viçosa, 2009

Profundidade (Cm)	pH	P	K	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Al ³⁺	H+AL	SB	CTC (t)	CTC (T)	V	M	MO	P-rem	Zn	Fe	Mn	Cu	B	S
	H ₂ O	mg/dm ³		cmol/dm ³							%	dag/kg	mg/L	mg/dm ³						
0-5	5,8	6,1	143,0	2,5	1,1	0,0	3,3	4,0	4,0	7,3	55,0	0,0	3,1	28,8	2,5	64,4	80,1	1,7	0,4	82,2
5-10	5,8	5,2	92,0	2,2	0,9	0,0	3,3	3,3	3,3	6,6	50,0	0,0	2,6	27,8	2,2	45,6	66,6	1,7	0,4	62,5
10-15	6,1	6,5	106,0	2,5	1,0	0,0	3,6	3,8	3,8	7,4	51,0	0,0	2,7	28,8	2,2	75,1	84,4	1,9	0,4	47,3
15-20	5,8	3,6	81,0	2,1	0,9	0,0	3,8	3,2	3,2	7,0	46,0	0,0	2,6	29,9	1,6	36,4	55,6	1,4	0,4	60,2

pH em água, KCl e CaCl - Relação 1:2,5, P - Na - K - Fe - Zn - Mn - Cu - Extrator Mehlich 1, Ca - Mg - Al - Extrator: KCl - 1mol/L, H + Al - Extrator Acetato de Cálcio, 0,5 mol/L - pH 7,0., B - Extrator água quente, S - Extrator - Fosfato monocálcico em ácido acético, ISNa - Índice de Saturação de Sódio, SB = Soma de Bases Trocáveis, CTC (t) - Capacidade de Troca Catiônica Efetiva, CTC (T) - Capacidade de Troca Catiônica a pH 7,0, V= Índice de Saturação de Bases, m= Índice de Saturação de Alumínio, P-rem = Fósforo Remanescente, Mat. Org. (MO) = C. Org x 1,724 - Walkley-Black.

Os tratamentos foram arranjados em esquema fatorial 3 x 2 x 2, sendo três genótipos, adubados e não adubados, em plantio direto e convencional. Os genótipos utilizados foram Diamante Negro (DN), Vi 10.2.1 (Vi) e a mistura (DN+Vi). Ambos os genótipos são de crescimento indeterminado tipo II e têm grãos pretos. Na Tabela 2 são mostradas as características do sistema radical do genótipo DN e Vi. A cultivar DN apresenta raízes basais superficiais e a linhagem Vi 10.2.1, raízes basais profundas (Figura 1).



Figura 1- Arquitetura das raízes basais dos genótipos Diamante Negro (A) e Vi 10-2-1(B) crescidas em areia por 12 dias após a germinação.

Foi utilizado o delineamento em blocos ao acaso com quatro repetições. No plantio convencional, o solo foi preparado por meio de uma aração e duas gradagens. No plantio direto, realizou-se a dessecação da vegetação com o herbicida glyphosate (1,44 i.a. ha⁻¹) 10 dias antes da semeadura.

Nas parcelas adubadas, fez-se a adubação de base com 350 kg ha⁻¹ do formulado 8-28-16 (N-P₂O₅-K₂O) no sulco de plantio, na profundidade de 5 a 10 cm. A recomendação de adubação teve como base a análise do solo (Tabela 1) e as Recomendações para o Uso de Corretivos e Fertilizantes em Minas Gerais: 5^a. aproximação (POSSE et al., 2010). Não foi realizada adubação em cobertura com N. Aos 25 dias após a emergência das plantas (estádio V4), foram aplicadas 80 g.ha⁻¹ de

molibdênio nas folhas do feijoeiro, tanto nas parcelas adubadas quanto nas não adubadas. Como fonte de molibdênio, utilizou-se o molibdato de sódio. Foram feitos os tratamentos fitossanitários necessários para manter a cultura livre de pragas e doenças durante todo o seu ciclo de vida. Foram feitas irrigações por aspersão sempre que necessário, para que a água não fosse fator limitante.

Na semeadura, foram depositadas duas sementes a cada 10 cm de sulco. No caso da mistura, alternaram-se, na fileira, duas sementes/cova de cada genótipo. No estágio fenológico V3, fez-se o desbaste para uma planta a cada 10 cm. A parcela constou de cinco fileiras de 5 m, espaçadas 45 cm.

Tabela 2 - Características do sistema radical do Diamante Negro e do Vi-10-2-1: número de verticilos (NV), número de raízes basais (NRB), nota de pelos nas raízes basais (NPB), nota de pelos na raiz principal (NPP), ângulo, em graus, das raízes basais (ARB) em relação à superfície, número de raízes adventícias (NRA), comprimento, em cm, das raízes adventícias (CRA) e número de ramificações das raízes adventícias (RRA)

Genótipo	A*					B*		
	NV	NRB	NPB ¹	NPP ₁	ARB	NRA	CRA	RRA
Diamante Negro (DN)	2,0	7,7	2,45	2,80	37,1	3,66	3,66	3,00
Vi-10-2-1 (Vi)	2,1	8,2	3,23	3,43	71,0	11,2	11,5	6,16

¹ Notas de 1 (sem pelos) a 9 (muitos pelos).

* A – Raízes obtidas em câmaras de crescimento após 10 dias de germinação, B – Raízes obtidas em campo com baixo P (P = 5,1 mg/dm³ camada 0 -20 cm) após 28 dias após a germinação.

Para avaliação da massa da parte aérea seca e do seu teor de P, foram usadas cinco plantas dos genótipos individuais no estágio R7. No caso da mistura DN + Vi, foram coletadas cinco plantas do DN e cinco do Vi. Para facilitar a coleta, as plantas de cada genótipo foram marcadas com etiquetas de cores diferentes. A produtividade de grãos, em kg.ha⁻¹, foi determinada com base na produção de duas linhas de 4 m.

Para determinação dos teores de fósforo (TP) na parte aérea, foi usada 1,0 g de matéria seca moída e digerida com solução nítrico-perclórica (TEDESCO et al., 1985). As leituras foram feitas pelo método da vitamina C, modificado por Braga e Delfelipo (1974). Para o cálculo do conteúdo de P (CP), multiplicou-se a massa da parte aérea seca pelo teor de P nessa parte da planta.

Os dados foram submetidos à análise de variância, utilizando-se o programa estatístico SAEG (2007). As médias dos genótipos foram comparadas, utilizando-se o teste de Tukey a 5% de probabilidade.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os coeficientes de variação experimental (C. V.%) foram de baixa magnitude, levando-se em consideração experimentos de campo com a cultura do feijoeiro (MARQUES JÚNIOR, 1997). A média geral de produtividade de grãos, que também inclui os tratamentos não adubados, foi de 2.888 kg.ha^{-1} , portanto alta para a cultura do feijão, considerando-se que a metade das parcelas não recebeu adubação de plantio e de cobertura.

Houve efeito significativo ($P < 0,001$) somente de adubação sobre a massa da parte aérea seca (Tabela 1). Em média, a adubação aumentou em 56% a MPAS. A média da MPAS dos tratamentos que receberam adubação foi de $19,8 \text{ g.planta}^{-1}$, comparado a 12,7 nos não adubados.

Tabela 1 - Resumo das análises de variância referentes à massa parte aérea seca (MPAS), teor de fósforo em % (TP), conteúdo de fósforo (CP), produtividade (PROD) e os componentes de produção: número de vagens por planta (NV), número de sementes por vagem e massa de 100 grãos (MCG), avaliados com e sem adubação nos sistemas de plantio direto e convencional. Campo Experimental da UFV, Coimbra, MG. Inverno/2009

FV	GL	MPAS	TP	CP	PROD	NV	NS/V	MCG
(B/A)/P	12	7,3	0,0006	1,6	36979	0,96	0,0280	1,1
Genótipo (G)	2	9,5 ^{NS}	0,0152 ^{***}	0,36 ^{NS}	866730 ^{***}	24 ^{***}	0,0319 ^{NS}	21,75 ^{***}
Adubação (A)	1	609 ^{***}	0,3502 ^{***}	402 ^{***}	15959503 ^{***}	272 ^{***}	0,8190 ^{***}	1,5 ^{NS}
Sistema de								
Plantio (P)	1	16 ^{NS}	0,0040 [*]	10,3 [*]	2384753 ^{***}	50 ^{***}	0,3350 ^{**}	9,8 [*]
G X A	2	3,9 ^{NS}	0,0012 [*]	0,28 ^{NS}	16223 ^{NS}	10 ^{***}	0,0838 ^{NS}	4,6 [*]
G X P	2	9,5 ^{NS}	0,0078 ^{***}	2,3 ^{NS}	77819 ^{NS}	0,44 ^{NS}	0,0593 ^{NS}	0,99 ^{NS}
A X P	1	4,6 ^{NS}	0,0091 ^{**}	9,3 [*]	113794 ^{NS}	0,34 ^{NS}	0,0077 ^{NS}	2,2 ^{NS}
G X A X P	2	2,5 ^{NS}	0,0002 ^{NS}	1,4 ^{NS}	160865 [*]	0,15 ^{NS}	0,2296 ^{NS}	1,2 ^{NS}
Resíduo	24	4,5	0,0002	0,9	40594	0,063	0,0878	0,97
Média		16,2	0,42	7,2	2883	12,1	4,74	26,1
CV (%)		13,1	3,56	13,2	6,98	6,59	6,79	3,70

***, ** e * significativos a 0,1; 1; e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste de F.

Quanto ao teor de fósforo na planta, as interações genótipos (G) x adubação (A) e G x sistemas de plantio (P) foram significativas (Tabela 1). As interações GxA, GxP e GxAxP foram não significativas em relação ao conteúdo de fósforo na planta. Independentemente da adubação e do sistema de plantio, não foi observada significância na fonte de variação de genótipos. Entretanto, o CP foi maior nos genótipos quando adubados (10,08%) e em plantio direto (7,66%).

As médias dos teores de P dos genótipos nos sistemas de plantios direto e plantio convencional, adubados e não adubados, são apresentadas na Tabela 2. Em plantio direto, a cultivar Diamante Negro (DN) apresentou maior teor de P (0,5%) do que Vi 10.2.1 (0,41%) e do que a mistura (0,40%). No plantio convencional, embora houvesse significância em genótipos (Tabela 1), os teores de P foram muito semelhantes nos diferentes genótipos. O mesmo foi observado em relação aos teores de P nos dois

sistemas de cultivo. A variação máxima (0,07%) foi observada na cultivar DN. Nos demais genótipos, o comportamento foi o mesmo nos dois sistemas de plantio.

Tabela 2 - Médias dos teores de fósforo em mg/g dos genótipos Diamante Negro (DN), Vi 10.2.1 (Vi) e mistura (DN + Vi), referentes às decomposições das interações genótipos (G) x sistemas de plantio (P) e G x Adubação (A)

Genótipo	Decomposição G x P			
	PD		PC	
DN	0,50	a A	0,43	a B
Vi	0,41	b A	0,41	b A
DN + Vi	0,40	b A	0,42	ab A

Genótipo	Decomposição G x A			
	NA		A	
DN	0,37	a B	0,55	a A
Vi	0,32	b B	0,49	b A
DN + Vi	0,33	b B	0,48	b A

Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na HORIZONTAL e as minúsculas na VERTICAL não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Analisando a decomposição da interação G x A (Tabela 2), verificou-se, conforme esperado, que os teores de P nas plantas, independentemente do genótipo, foram maiores quando elas receberam adubação. O teor de P nos genótipos variou de 0,32 a 0,37 mg/g, quando não houve adubação e de 0,48 a 0,55 mg/g quando esta foi aplicada. Independentemente da adubação, os maiores teores de P foram encontrados na cultivar DN. Contudo, nenhum desses teores de P pode ser considerado como deficiente, já que Rosolem e Marubayashi (1994) classificaram os teores de P (mg/g), por ocasião do florescimento, em baixo ($P < 0,20$), médio (de 0,20 a 0,39) e adequado (de 0,40 a 0,70).

Quanto aos componentes de produção, observou-se interação significativa G x A para número de vagens por planta e massa de 100 grãos (Tabela 1). Quanto ao número de sementes/vagem, não foi detectado nenhum tipo de interação, nem mesmo efeito de genótipo. Em ambiente adubado, a cultivar DN teve maior número de vagens/planta e massa de 100 grãos (Tabela 3). Em ambiente não adubado, essa superioridade foi

observada somente em massa de 100 grãos. Quanto ao número de sementes/vagem, não foi detectada diferença significativa entre genótipos, independentemente da adubação e do sistema de plantio. Maior número de sementes/vagem foi observado em plantio convencional e nos tratamentos adubados.

O número de vagens por planta e o número de sementes por vagens foram os componentes de produção que contribuíram para explicar o incremento da produtividade em ambiente adubado. Em média, o número de vagens por planta foi 50% maior nesse ambiente. Levando-se em conta os componentes de rendimento, não foi observada vantagem da multinha em nenhum dos ambientes; no máximo, ela se equiparou ao Diamante Negro.

Tabela 3 - Médias do número de vagens por planta (NV) e massa de 100 grãos em g (MCG), referentes à decomposição da interação genótipo x adubação

Genótipo	NV		MCG	
	NA	A	NA	A
DN	10,3 a B	16,8 a A	27,9 a A	26,6 a A
Vi	9,60 ab B	13,0 b A	24,5 c A	25,3 b A
DN + Vi	9,18 b B	13,7 b A	26,5 b A	25,9 ab A

Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na horizontal e minúsculas na vertical não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Para produtividade de grãos, embora não tenha sido detectada significância para as interações G x A, G x P e A x P, observou-se interação tripla (G x A x P) significativa (Tabela 1). Na Figura 1 são apresentadas as médias de produtividade de grãos dos genótipos em razão da decomposição dessa interação. As maiores produtividades foram observadas nos genótipos adubados, independentemente do sistema de plantio. Em média, a adubação promoveu incremento de 53% na produtividade de grãos.

Na presença da adubação, a multinha (DN + Vi) superou a cultivar Vi 10.2.1 e se equiparou à cultivar Diamante Negro em produtividade de grãos, tanto no plantio direto quanto no convencional (Figura 1). Nesse caso, o pior desempenho foi do Vi, que por sinal apresenta raízes basais profundas. A localização espacial de raízes é uma

importante estratégia da arquitetura radical das plantas para eficiente aquisição de recursos, que são heterogêneos no tempo e no espaço do solo.

A exploração superficial do solo pela raiz em ambientes adubados é um componente importante da aquisição de nutrientes, como o fósforo e pouco móvel no solo, portanto localizado na região da adubação (LYNCH; BROWN, 2001). Como nos dois sistemas de cultivo, o nutriente concentrou-se mais na superfície do solo; teoricamente, genótipos com raízes basais mais superficiais levariam vantagem e, conseqüentemente, seriam mais produtivos (BONSER et al., 1996). Se se considerar apenas as linhas puras, o DN (raiz superficial) foi superior ao Vi (raiz profunda), e provavelmente o aumento da disponibilidade de P nas camadas superficiais do solo em diferentes sistemas de plantio tenha contribuído para isso. Resultados semelhantes foram obtidos por Rubio et al. (2003), os quais observaram que raízes basais superficiais favoreceram o crescimento dos genótipos quando o P se concentrou na superfície do solo.

Em plantio convencional, não adubado, a multilinha foi bem superior às linhas puras, chegando a produzir 20% mais que o DN e 40% mais que o Vi (Figura 1B). No estudo de Henry et al. (2008), a mistura de RILs contrastantes na arquitetura de raízes basais em condições de baixa fertilidade geralmente não traz benefício à produtividade. Como a multilinha produziu mais que os genótipos individuais, provavelmente tenha ocorrido menor competição entre suas raízes nas diferentes camadas do solo. Como o genótipo DN apresenta raiz basal superficial e o Vi raiz basal profunda, possivelmente maior exploração do solo por raízes basais com diferentes arquiteturas tenha contribuído para o incremento na produtividade da multilinha em solo homogeneizado, que compreende o plantio convencional não adubado (Figura 1). As multilinhas geralmente beneficiam a produtividade pela redução de doenças e pragas, quando os constituintes da mistura variam na resistência a esses fatores bióticos (FINCKH; WOLFE, 2006). A redução da doença ocorre devido ao aumento da distância entre plantas do componente mais suscetível da mistura. Neste estudo, contudo, em razão do controle de doenças e pragas, tal efeito não ocorreu ou foi mínimo. Estudo de simulação revela que a combinação de sistemas radicais de arquitetura semelhante resulta em relativamente maior competição intraplantas do que quando genótipos com raízes contrastantes são

combinados (RUBIO et al., 2001). Segundo Henry (2008), uma possível vantagem das multilinhas com raízes contrastantes em determinadas condições ambientais se deve à menor competição entre raízes.

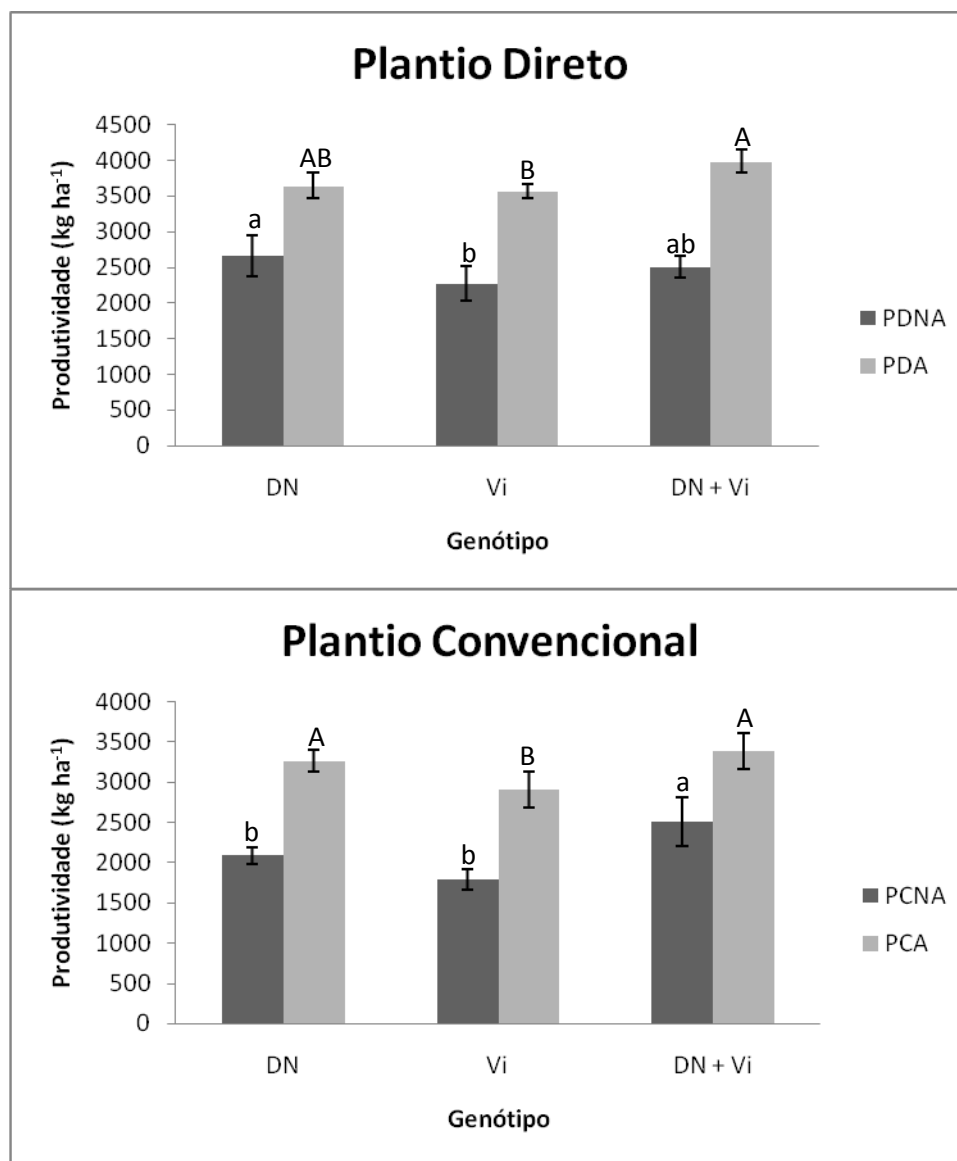


Figura 2 - Produtividade de grãos (kg ha⁻¹) dos genótipos Diamante Negro (DN), Vi 10-2-1 (Vi) e DN + Vi, em plantios direto e convencional, adubados e não adubados. Letras maiúsculas comparam os tratamentos adubados (colunas em cinza-claro) e letras minúsculas, os não adubados (cinza-claro), pelo teste de Tukey ($P < 0,05$) (média \pm DP). Campo Experimental da UFV. Coimbra, MG. Inverno/2009.

4. CONCLUSÕES

- Quando adubado, a multilinha (DN + Vi) superou a cultivar Vi 10.2.1 (raízes profundas) e se equiparou à cultivar Diamante Negro (raízes superficiais) em produtividade de grãos, tanto no plantio direto quanto no convencional.
- O genótipo Vi 10.2.1 (raízes profundas) apresentou o pior comportamento em produtividade de grãos.
- Em plantio convencional, não adubado, a multilinha foi bem superior às linhas puras, chegando a produzir 20% a mais que o DN e 40% a mais que o Vi.
- As raízes basais com diferentes arquiteturas contribuíram para o incremento na produtividade da multilinha em solo homogeneizado, que compreende o plantio convencional não adubado.

REFERÊNCIAS

- ABICHEQUER, A.; BOHNEN, H. Eficiência de absorção, translocação e utilização de fósforo por variedades de trigo. **Revista brasileira de ciência do solo**, v. 22, n. 1, p. 21-26, 1998. ISSN 0100-0683.
- BALDWIN, J. C.; KARTHIKEYAN, A. S.; RAGHOTHAMA, K. G. LEPS2, a phosphorus starvation-induced novel acid phosphatase from tomato. **Plant Physiology**, v. 125, n. 2, p. 728-737, 2001. ISSN 0032-0889.
- BARBOSA FILHO, M.; FAGERIA, N.; SILVA, O. F. **Aplicação de nitrogênio em cobertura no feijoeiro irrigado**. Embrapa Arroz e Feijão, 2001.
- BASU, P.; BROWN, K. M.; PAL, A. Detailed Quantitative Analysis of Architectural Traits of Basal Roots of Young Seedlings of Bean in Response to Auxin and Ethylene. **Plant Physiology**, v. 155, n. 4, p. 2056, 2011. ISSN 0032-0889.
- BASU, P.; ZHANG, Y. J.; LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Ethylene modulates genetic, positional, and nutritional regulation of root plagiogravitropism. **Functional plant biology**, v. 34, n. 1, p. 41-51, 2007. ISSN 1445-4416.
- BEEBE, S. E.; RAO, I. M.; CAJIAO, C.; GRAJALES, M. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. **Crop Science**, v. 48, n. 2, p. 582-592, 2008. ISSN 0011-183X.
- BUCHER, M. Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. **New Phytologist**, v. 173, n. 1, p. 11-26, 2007. ISSN 1469-8137.
- CASTELIS, A. Absorção de fósforo como critério de seleção de genótipos de soja quanto à tolerância ao alumínio. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 20, n. 10, 1985.

CHEN, J.; XU, L.; CAI, Y.; XU, J. QTL mapping of phosphorus efficiency and relative biologic characteristics in maize (*Zea mays* L.) at two sites. **Plant and soil**, v. 313, n. 1, p. 251-266, 2008. ISSN 0032-079X.

COSTA, S. E. V. G. **Distribuição de fósforo, potássio e de raízes e rendimento de milho em sistemas de manejo do solo e da adubação em longo prazo**. 2008. 106 Mestrado Faculdade de Agronomia. Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. , Porto Alegre - RS.

COUTTS, M. Root architecture and tree stability. **Plant and soil**, v. 71, n. 1, p. 171-188, 1983. ISSN 0032-079X.

DA SILVA, C. C.; DA SILVEIRA, P. M. Influência de sistemas agrícolas em características químico-físicas do solo. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 26, n. 3, p. 505-515, 2002.

ERNANI, P. R.; BAYER, C.; MAESTRI, L. Corn yield as affected by liming and tillage system on an acid Brazilian Oxisol. **Agronomy Journal**, v. 94, n. 2, p. 305-309, 2002. ISSN 0002-1962.

ESAU, K. **Anatomy of seed plants**. Wiley-India, 2006. ISBN 8126508205.

FINCKH, M.R.; WOLFE, M.S. Diversification strategies. In: COOKE, M.; JONES, D. G.; KAYE, B. (Eds.). **The epidemiology of plant diseases**. [S.l. : s.n.], 2006. p. 269-307.

FONTES, M.; WEED, S. Phosphate adsorption by clays from Brazilian Oxisols: relationships with specific surface area and mineralogy. **Geoderma**, v. 72, n. 1-2, p. 37-51, 1996. ISSN 0016-7061.

FURLANI, Á. M. C.; BATAGLIA, O. C.; LIMA, M. Eficiência de linhagens de milho na absorção e utilização de fósforo em solução nutritiva. **Bragantia**, v. 44, n. 1, p. 129-147, 1985. ISSN 0006-8705.

HETRICK, B. Mycorrhizas and root architecture. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 47, n. 4, p. 355-362, 1991. ISSN 1420-682X.

HO, M. D.; ROSAS, J. C.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. **Functional Plant Biology**, v. 32, n. 8, p. 737-748, 2005. ISSN 1445-4416.

LAMBERS, H.; SHANE, M. W.; CRAMER, M. D.; PEARSE, S. J.; VENEKLAAS, E. J. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. **Annals of Botany**, v. 98, n. 4, p. 693-713, 2006. ISSN 0305-7364.

LIAO, H.; RUBIO, G.; YAN, X.; CAO, A.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean. **Plant and Soil**, v. 232, n. 1, p. 69-79, 2001. ISSN 0032-079X.

LYNCH, J. P.; BEEBE, S. E. Adaptation of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to low phosphorus availability. **HortScience**, v. 30, n. 6, p. 1165-1171, 1995.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Topsoil foraging—an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. **Plant and Soil**, v. 237, n. 2, p. 225-237, 2001. ISSN 0032-079X.

MACHADO, C. T. T.; GUERRA, J. G.; ALMEIDA, D. L.; MACHADO, A. T. Variabilidade entre genótipos de milho para eficiência no uso de fósforo. **Bragantia**, v. 58, n. 1, p. 109-124, 1999. ISSN 0006-8705.

MACHADO, P. L. O. A.; SILVA, C. A. Soil management under no-tillage systems in the tropics with special reference to Brazil. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, v. 61, n. 1, p. 119-130, 2001. ISSN 1385-1314.

MARTINEZ, H.; NOVAIS, R. F.; DO SACRAMENTO, L.; RODRIGUES, L. Comportamento de variedades de soja cultivadas sob diferentes níveis de fósforo. II: Translocação do fósforo absorvido e eficiência nutricional. **Revista brasileira de ciência do solo**, v. 17, n. 2, p. 239-244, 1993. ISSN 0100-0683.

MARTINEZ, H.; NOVAIS, R. F.; RODRIGUES, L.; DO SACRAMENTO, L. Comportamento de variedades de soja cultivadas em diferentes doses de fósforo. I: Cinética de absorção de fósforo e ajustes morfológicos da planta. **Revista brasileira de ciência do solo**, v. 17, n. 2, p. 231-238, 1993. ISSN 0100-0683.

OLIVEIRA, I. P.; THUNG, M.; KLUTHCOUSKI, J.; AIDAR, H.; CARVALHO, J. R. P. Avaliação de cultivares de feijão quanto à eficiência no uso de fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 22, n. 1, 1987.

PALMER, B.; JESSOP, R. Some aspects of wheat cultivar response to applied phosphate. **Plant and Soil**, v. 47, n. 1, p. 63-73, 1977. ISSN 0032-079X.

POSSE, S. C. P. et al. **Informações técnicas para o cultivo do feijoeiro-comum na região central-brasileira: 2009-2011**, Vitória, ES: Incaper, 2010. 245 p.

RAGHOTHAMA, K. Phosphate acquisition. **Annual Review of Plant Biology**, v. 50, n. 1, p. 665-693, 1999. ISSN 1040-2519.

RAMAEKERS, L.; REMANS, R.; RAO, I. M.; BLAIR, M. W.; VANDERLEYDEN, J. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. **Field Crops Research**, v. 117, n. 2, p. 169-176, 2010. ISSN 0378-4290.

RAUSCH, C.; BUCHER, M. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. **Planta**, v. 216, n. 1, p. 23-37, 2002. ISSN 0032-0935.

RICHARDSON, A. E.; GEORGE, T. S.; HENS, M.; SIMPSON, R. J. Utilization of soil organic phosphorus by higher plants. **Organic phosphorus in the environment**. Wallingford, CAB International, 2005. p. 165-184.

ROCHA, P. R. R.; ARAÚJO, G. A. A.; CARNEIRO, J. E. S.; CECON, P. R.; LIMA, T. C. ADUBAÇÃO MOLÍBDICA NA CULTURA DO FEIJÃO NOS SISTEMAS DE PLANTIO DIRETO E CONVENCIONAL. **Revista Caatinga**, v. 24, n. 2, p. 9-17, 2011. ISSN 1983-2125.

ROSADO, R.; CARNEIRO, J.; VIEIRA, R.; PAULA JUNIOR, T. **Mixture of cultivar of contrasting root architecture increases common bean seed yield**. Annual Report of the Bean Improvement Cooperative, p.152-154. 2011

ROSAND, P.; MARIANO, A. Absorção diferencial de fósforo em cultivares de cacau. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 20, n. 2, 1985.

RUBIO, G.; LYNCH, J. P. Compensation among root classes in *Phaseolus vulgaris* L. **Plant and Soil**, v. 290, n. 1, p. 307-321, 2007. ISSN 0032-079X.

SAEG. **Sistema para Análises Estatísticas e Genéticas**. Viçosa, MG: Fundação Arthur Bernardes - UFV: 2007. 59 p.

SCHACHTMAN, D. P.; REID, R. J.; AYLING, S. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. **Plant Physiology**, v. 116, n. 2, p. 447-453, 1998. ISSN 0032-0889.

SHIBATA, R.; YANO, K. Phosphorus acquisition from non-labile sources in peanut and pigeonpea with mycorrhizal interaction. **Applied soil ecology**, v. 24, n. 2, p. 133-141, 2003. ISSN 0929-1393.

SILVA, A. A.; GALON, L.; FERREIRA, F.; TIRONI, S.; FERREIRA, E.; SILVA, A. F.; ASPIAZÚ, I.; AGNES, E. Sistema de plantio direto na palhada e seu impacto na agricultura brasileira.[No-tillage system and its impact on Brazilian agriculture]. **Revista ceres (Brasil)**, v. 56, n. 4, p. 496-506, jul.-ago. 2009.

VIEIRA, R. F.; CARNEIRO, J. E. S. Arquitetura de raízes de feijão e aquisição de fósforo do solo. In: CONGRESSO NACIONAL DE PESQUISA DO FEIJÃO, 10., 2011, Goiânia. **Anais...** Goiânia, 2011.

VIEIRA, R. F.; CARNEIRO, J. E. S.; LYNCH, J. P. Root traits of common bean genotypes used in breeding programs for disease resistance. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, n. 6, p. 707-712, 2008. ISSN 0100-204X.

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. ISSN 0100-204X.

WHITEAKER, G.; GERLOFF, G. C.; GABELMAN, W. H. D. L. Intraspecific differences in growth of beans at stress levels of phosphorus. **Journal of the American Society of Horticultural Science**, v. 101, n., p. 472-475, 1976.

WORTMANN, C. S. **Atlas of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) production in Africa**. Ciat, 1998. ISBN 9589439942.

YAN, X.; LYNCH, J. P. Genetic variation for root hair density and length in the common bean in response to low phosphorus availability. **Current topics in plant physiology**, v. 19, p. 332-334, 1998. ISSN 1057-6576.

ZHU, J.; ZHANG, C.; LYNCH, J. P. The utility of phenotypic plasticity of root hair length for phosphorus acquisition. **Functional plant biology**, v. 37, n. 4, p. 313-322, 2010. ISSN 1445-4416.