

Relação entre os caracteres determinantes das eficiências no uso de nitrogênio e fósforo em milho¹

Felipe Bermudez Pereira², Júlio César DoVale³, Pedro Crescêncio Souza Carneiro⁴, Roberto Fritsche-Neto⁵

RESUMO

O melhoramento genético das eficiências no uso de N (EUN) e P (EUP) é um dos meios para se obterem produtividades de grãos satisfatórias, com menores custos e de modo sustentável. Todavia, pouco se sabe a respeito da relação entre os caracteres determinantes dessas eficiências, o que tem dificultado o uso da seleção precoce e indireta. Portanto, objetivou-se, com este trabalho, identificar a relação entre os caracteres determinantes das eficiências no uso de nitrogênio e fósforo, em milho. Para isso, avaliaram-se 14 linhagens e 39 híbridos simples, em dois experimentos, em baixa e alta disponibilidade de N e P, em delineamento inteiramente ao acaso, com duas repetições, em esquema fatorial simples. Os experimentos foram conduzidos em telado. Foram utilizados tubos cilíndricos de PVC, com 4 dm³ de capacidade, preenchidos com dois tipos de substrato, de acordo com o experimento. As soluções nutritivas foram fornecidas a partir do sétimo dia após o transplante, aplicando-se 250 ml tubo⁻¹, a cada dois dias. As plantas foram colhidas em estágio de seis folhas completamente expandidas (V6) e os caracteres avaliados foram: massa da parte aérea seca (MPS), área de raiz específica (ARE), comprimento de raízes laterais (CRLat) e axiais (CRAxi) e os dois componentes da EUN e EUP, as eficiências de utilização (EUt) e a de absorção (EAb). Foram realizadas análises de variância e de trilha dos dados coletados. Os caracteres de raiz não apresentaram efeitos significativos sobre as EUN e EUP. A MPS é o principal determinante das EUN e EUP, independentemente da disponibilidade nutricional.

Palavras-chave: *Zea mays* L., estresses abióticos, seleção indireta, seleção precoce.

ABSTRACT

Relationship among determinant characters of nitrogen and phosphorus use efficiency in maize

The genetic improvement of N (EUN) and P (EUP) use efficiency is a less expensive and more sustainable way to obtain satisfactory grain yields. However, the lack of knowledge about the relationship among the determinant characters of nutrient use efficiency has made the use of early and indirect selection difficult. Therefore, the objective of this study was to identify the relationship among the determinant characters of nitrogen and phosphorus use efficiency in maize. In this study, 14 lines and 39 single-cross hybrids were tested in two experiments with low and high N and P availability, in a completely randomized simple factorial design with two replications. The experiments were conducted in a shade house. Were used PVC cylindrical tubes with 4 dm³ capacity filled with two types of substrate, according to

Recebido para publicação em 07/11/2012 e aprovado em 21/05/2013.

¹ Trabalho extraído de dissertação apresentada ao curso de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento pertencente à Universidade Federal de Viçosa. Financiado pela CAPES.

² Engenheiro-Agrônomo, Mestre. Departamento de Genética, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Avenida Pádua Dias, 11, 13418-900, Piracicaba, São Paulo, Brasil. fbermudez@usp.br (autor para correspondência).

³ Engenheiro-Agrônomo, Doutor. Departamento de Agronomia, Universidade Federal do Tocantins, Campus Universitário de Gurupi, Rua Badejós, Chácaras 69 e 72, Lote 07, 77402-970, Gurupi, Tocantins, Brasil. juliocvale@gmail.com

⁴ Engenheiro-Agrônomo, Doutor. Departamento de Biologia, Universidade Federal de Viçosa, Campus Viçosa, Avenida Peter Henry Rolfs, s/n, 36570-000, Viçosa, Minas Gerais, Brasil. carneiro@ufv.br

⁵ Engenheiro-Agrônomo, Doutor. Departamento de Fitotecnia, Universidade Federal de Viçosa, Campus Viçosa, Avenida Peter Henry Rolfs, s/n, 36570-000, Viçosa, Minas Gerais, Brasil. rfritscheneto@gmail.com

the experiment. The nutrient solutions were provided from the seventh day after transplanting, applying 250 ml tube⁻¹ every two days. Plants were harvested at the stage of six fully expanded leaves (V6) to evaluate the traits: shoot dry mass, specific root area, lateral and axial root length and the two components of EUN and EUP, i.e., the utilization (EUt) and uptake efficiency (EAb). According to the analyses of variance and path analysis of the collected data, EUN and EUP were not significantly influenced by the root traits. The main determinant character of EUN and EUP is shoot dry mass, regardless of the nutrient availability.

Key words: *Zea mays* L., abiotic stress, indirect selection, early selection.

INTRODUÇÃO

A maioria dos ambientes naturais apresenta condições desfavoráveis, em relação aos recursos que limitam a produção agrícola, principalmente no que diz respeito ao N e P (Nielsen *et al.*, 1999). Ademais, o elevado custo com adubação nitrogenada e fosfatada tem inviabilizado, em algumas situações, o aumento da produção dos pequenos agricultores, principalmente em regiões marginais de cultivo. Entretanto, em países desenvolvidos, em que quantidades demasiadas de adubos, principalmente de N, são fornecidas às culturas, ocorrem problemas especialmente nas áreas da saúde e do meio ambiente, em razão do seu grande potencial poluidor (Ahlgren *et al.*, 2008). Adicionalmente, para produzir esses fertilizantes são necessários recursos não renováveis, que se estão tornando cada vez mais escassos (Murrel & Fixen, 2006; Lopes *et al.*, 2010). Assim, entre os desafios para a produção agrícola, estão o de suprir as crescentes necessidades de alimentos da população mundial e utilizar, de forma mais eficiente, os recursos não renováveis (Borém & Ramalho, 2011). Nesse contexto, torna-se importante o desenvolvimento de cultivares eficientes no uso de N e P.

Moll *et al.* (1982) definiram a eficiência no uso de nutrientes, ou eficiência nutricional, como a relação entre a massa de grãos ou de parte aérea seca por unidade de nutriente disponível. De acordo com esses autores, a eficiência nutricional é constituída por dois componentes: (i) eficiência na absorção, mensurado pela relação entre a quantidade total de nutriente extraído pela planta e a quantidade desse nutriente disponível no solo e, (ii) eficiência na utilização, obtida pela razão entre a massa de grãos ou de parte aérea e a quantidade total de nutriente extraído pela planta. Dessa forma, ganho na eficiência nutricional pode ser alcançado por meio de aumento da eficiência na absorção e, ou, da eficiência na utilização.

O uso de métodos de avaliação precoce ou de seleção indireta em plantas é também de grande interesse, no melhoramento para estresses abióticos, pois acelera o processo de seleção, descartando, de imediato, os genótipos menos promissores, concentrando, assim, os recursos nos

potencialmente superiores (Machado *et al.*, 2004). Para isso, o conhecimento da relação entre caracteres é de grande valia, principalmente, se os caracteres de interesse apresentarem baixa herdabilidade e, ou, forem difíceis de mensurar e identificar (Cruz *et al.*, 2004). Contudo, as estimativas de correlações são medidas de associação linear e não permitem tirar conclusões sobre a relação de causa e efeito entre caracteres. Em razão disso, procede-se à análise de trilha, que consiste no estudo dos efeitos diretos e indiretos de caracteres sobre uma variável básica (Wright, 1921).

Em relação ao estágio de avaliação e seleção, sabe-se que o potencial de produção do milho é definido precocemente, por ocasião da emissão da quarta à sexta folha. O referido estágio é denominado como diferenciação floral, o qual coincide com o término da fase de diferenciação das folhas. Portanto, nessa etapa já são definidos a área foliar (Fischer & Palmer, 1984) e o número potencial de grãos que a planta deverá apresentar (Coeelho *et al.*, 2010).

Dentre os diversos caracteres que podem ser avaliados em condições de estresse abiótico, a massa de parte aérea seca pode ser um indicador de produtividade de grãos (Bignotto *et al.*, 2000). Além disso, sabe-se também que um sistema radicular eficiente é aquele que aperfeiçoa a relação entre a quantidade de recursos adquiridos e empregados para sua obtenção e manutenção (Taiz & Zeiger, 2009). Nesse sentido, diversos trabalhos buscam relacionar as características do sistema radicular com os componentes da eficiência nutricional (Chun *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2009; Zhu *et al.*, 2006).

O objetivo deste estudo foi identificar a relação entre os caracteres determinantes da eficiência no uso de nitrogênio e fósforo em milho.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram conduzidos dois experimentos, com 39 combinações híbridas experimentais e 14 linhagens de milho, em condições contrastantes de disponibilidades de N (experimento 1) e de P (experimento 2). Os genótipos utilizados são oriundos do banco de germoplasma do Programa

Milho^{®6} e foram identificados como contrastantes para a eficiência no uso de N e P. Utilizou-se o delineamento inteiramente casualizado, com duas repetições, em esquema fatorial simples (53 genótipos x dois níveis de nutriente). A parcela foi constituída de uma planta por tubo. Os experimentos foram conduzidos em telado, localizado no Campo Experimental Diogo Alves de Mello (20°45' 14"S; 42°52' 53"W, 649 metros de altitude), pertencente ao Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa, Brasil, durante o mês de outubro de 2010.

As sementes foram esterilizadas e, posteriormente, postas a germinar em bandejas de polietileno, em células individuais. Após a emergência, transplantou-se uma plântula de cada genótipo para tubos cilíndricos de PVC, com 4 dm³ de capacidade (10 cm de diâmetro x 50 cm de altura), preenchidos com dois tipos de substrato, de acordo com o experimento. O substrato do experimento 1 foi preparado com a mistura de areia lavada e vermiculita, na proporção de 1:1 (Walk *et al.*, 2006). No experimento 2, o substrato foi preparado com a mistura de 50% de areia lavada, 37,5% de vermiculita e 12,5% de solo (horizonte "B" de Latossolo Vermelho-Amarelo distrófico). O solo foi usado para adsorver o fósforo e não deixá-lo prontamente disponível para as plantas.

No experimento 1, utilizaram-se dois níveis de N, um dos quais simulou as condições ideais de nutrientes, aqui denominado por alta disponibilidade (AN) e, o segundo, por baixa (BN). A solução utilizada foi a descrita por Chun *et al.* (2005), em que a solução para AN continha 2,0 mmol.l⁻¹ e, a de BN, 0,2 mmol.l⁻¹, ou seja, dez vezes menos N do que em AN. A solução nutritiva foi fornecida a partir do sétimo dia após o transplante, aplicando-se 250 ml tubo⁻¹, a cada dois dias.

No experimento 2, o P foi adicionado na forma de superfosfato triplo. Para a alta disponibilidade (AP), misturaram-se 192 mg de P.dm⁻³, ao substrato, e, na baixa (BP), 34 mg.dm⁻³. Os demais nutrientes foram fornecidos por solução nutritiva de Hoagland & Arnon (1938), modificada, sem adição de fósforo.

As plantas foram coletadas no estádio vegetativo de seis folhas completamente expandidas (V6) e, na ocasião, a parte aérea foi separada das raízes. Os caracteres mensurados foram: massa da parte aérea seca (MPS), massa de raiz seca (MRS), comprimento de raiz lateral (CRLat), comprimento de raiz axial (CRAxi), área superficial de raiz lateral (ASLat) e área superficial de raiz axial (ASAxi). As massas de parte aérea e de raiz seca foram determinadas após secagem, até peso constante, em estufa, por 72 horas, a 60°C, com circulação forçada de ar. Os comprimentos e áreas de raiz foram obtidos por meio

do analisador de imagens WinRhizo PRO 2009c, acoplado ao scanner profissional Epson Expression XL 10000, equipado com unidade de luz adicional (TPU), conforme descrito por Bouma *et al.* (2000), utilizando-se, entretanto, a raiz inteira e não apenas amostras. Raízes com diâmetros inferiores ou iguais a 0,5 mm foram consideradas raízes laterais, e, aquelas com diâmetros acima de 0,5 mm, como raízes axiais (Trachsel *et al.*, 2009). A partir desses valores, foi obtida a área de raiz específica (ARE), pela seguinte expressão:

$$ARE = \frac{ASLat + ASAxi}{MRS}$$

Para a quantificação do teor de N, retirou-se uma amostra de 0,2 g da massa da parte aérea seca por planta e foram feitas a digestão, a destilação e a titulação, utilizando-se o método descrito por Bremner (1996). Para a quantificação do teor de P, retirou-se uma amostra de 0,1 g e foram feitas a digestão nitroperclórica e a leitura do teor de P, em espectrofotômetro, a 725 nm (Malavolta *et al.*, 1989).

Os índices de eficiência nutricional foram obtidos, conforme descrito por Moll *et al.* (1982), em mg.mg⁻¹:

$$EAbN = \frac{N(\text{planta})}{N(\text{aplicado})} \text{ e } EAbP = \frac{P(\text{planta})}{P(\text{aplicado})}$$

$$EUtN = \frac{MPS}{N(\text{planta})} \text{ e } EUtP = \frac{MPS}{P(\text{planta})}$$

$$EUN = \frac{MPS}{N(\text{aplicado})} = EUtN \times EAbN \text{ e}$$

$$EUP = \frac{MPS}{P(\text{aplicado})} = EUtP \times EAbP$$

Em razão do caráter CRLat não ter apresentado distribuição normal, procedeu-se à transformação de dados, por $\log(x + 1)$.

Inicialmente, para todos os caracteres avaliados, foram realizadas as análises de variância, de acordo com o esquema fatorial simples, ou seja, considerando-se os dois níveis de disponibilidade, de N ou de P, por meio do seguinte modelo matemático:

$$Y_{ijk} = \mu + g_i + a_j + (ga_{ij}) + \varepsilon_{ijk}$$

em que Y_{ijk} é o valor observado para o caráter no i -ésimo genótipo, no j -ésimo nível, na k -ésima repetição; μ é a média geral para o caráter; g_i é o efeito do i -ésimo genótipo ($i = 1, 2, 3, \dots, 53$), considerado como de efeito aleatório, em que $g \sim \text{NID}(0, \sigma_g^2)$; a_j é o efeito da j -ésima dose de nutriente ($j = 1, 2$), considerado como de efeito fixo, em que $a \sim \text{N}(a, a^2)$; (ga_{ij}) é o efeito da interação do i -ésimo genótipo, com a j -ésima dose do nutriente, considerado como efeito aleatório, em que $ga \sim \text{NID}(0, \sigma_{ga}^2)$; ε_{ijk} é o efeito do erro aleatório associado à observação de ordem

⁶ Programa de ensino, pesquisa e extensão do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa - MG.

ijk , em que $\varepsilon_{ijk} \sim \text{NID}(0, \sigma^2)$. O efeito de genótipos foi considerado como aleatório, pois esses representam uma amostra do germoplasma do Programa Milho® da UFV. Por outro lado, o efeito de níveis de nutriente foi considerado como fixo, pois as inferências e conclusões são específicas para cada condição de cultivo. Com isso, o modelo misto considerado foi analisado por meio de equação de quadrados mínimos, conforme descrito por Barbin (1998).

Para a realização das análises de variância individuais, ou seja, para cada nível de N ou de P, foi considerado o seguinte o modelo:

$$Y_{ik} = \mu + g_i + \varepsilon_{ik}$$

em que, Y_{ik} é o valor observado para o caráter, no i -ésimo genótipo, na k -ésima repetição; μ é a média geral para o caráter; g_i é o efeito do i -ésimo genótipo, considerado como de efeito aleatório, em que $g \sim \text{NID}(0, \sigma_g^2)$; ε_{ik} é o efeito do erro (aleatório) associado à observação de ordem ik , em que $\varepsilon \sim \text{NID}(0, \sigma^2)$.

As estimativas das correlações fenotípicas foram obtidas para todos os caracteres. Posteriormente, a partir desses valores, foi realizada a diagnose de multicolinearidade entre os caracteres explicativos e seu grau na matriz de correlação fenotípica foi estabelecido com base no número de condição (NC) (Montgomery & Peck, 1981). O desdobramento das correlações fenotípicas, em efeitos diretos e indiretos dos caracteres explicativos sobre a EU (caráter dependente), foi feito por meio da análise de trilha (Wright, 1921).

As análises de variância foram realizadas com a utilização do programa estatístico computacional *Statistical Analysis System* (SAS) versão 9.1 (SAS Institute, 2003). As diagnoses de multicolinearidade e as análises de trilha foram realizadas com auxílio do

Programa Genes - Aplicativo Computacional em Genética e Estatística (Cruz, 2006).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os dados foram analisados por meio do procedimento UNIVARIATE (SAS, 2003), para determinar se os erros experimentais das variáveis apresentavam distribuição normal de probabilidade e homogeneidade de variância (dados não mostrados).

Na análise de variância para o experimento de N, verificou-se ocorrência de diferenças significativas, entre genótipos, para todos os caracteres estudados; os níveis considerados desse nutriente foram suficientemente contrastantes para todos os caracteres, exceto para CRLat (Tabela 1). No entanto, apenas para os caracteres MPS e EUN os genótipos apresentaram comportamento diferencial, em função da disponibilidade de N (G x N).

No experimento de P, somente não houve diferença significativa entre genótipos para o caráter EUTP. De modo semelhante ao ocorrido no experimento anterior, foi observado que os níveis considerados de P foram suficientemente contrastantes para discriminar os genótipos para a maioria dos caracteres, sendo as exceções ARE, CRAxi e EAbP (Tabela 2). Esse resultado para EAbP pode ser, em parte, explicado pela diminuição proporcional do P aplicado e da concentração do P na planta, em BP, o que pode ter sido ocasionado pela adsorção de maior percentagem do P aplicado nesse nível. Ademais, para os caracteres MPS, CRLat, CRAxi e EUP, os genótipos apresentaram comportamento diferencial, em função da disponibilidade de P (G x P).

Os coeficientes de variação experimental apresentaram valores dentro do aceitável para esse tipo de estudo (Bänziger & Lafitte, 1997; Machado *et al.*, 2004; Fritsche-

Tabela 1. Resumo das análises da variância para os caracteres massa de parte aérea seca (MPS), área de raiz específica (ARE), comprimento de raiz lateral (CRLat) e axial (CRAxi), eficiência na absorção (EAbN), utilização (EUTN) e no uso de nitrogênio (EUN) em 14 linhagens e 39 combinações híbridas de milho, avaliados em dois níveis de N, Viçosa-MG, 2010

FV	GL	Quadrado Médio						
		MPS	ARE	CRLat	CRAxi	EAbN	EUTN	EUN
Genótipos (G)	52	0,17**	4E-4**	0,12**	25,68**	0,01**	24,32 ^{ns}	15,06**
Níveis de N (N)	1	8,78**	3E-3**	0,05 ^{ns}	34,65**	2,33**	4968,41**	3362,24**
GxN	52	0,04**	2E-4 ^{ns}	0,01 ^{ns}	2,95 ^{ns}	4E-3 ^{ns}	21,78 ^{ns}	6,54**
Resíduo	104	0,02	2E-4	0,01	3,09	3E-3	20,73	3,24
Média		0,60	0,12	1,24	7,50	0,19	29,30	6,07
CV(%)		24,87	11,56	9,49	23,44	30,60	15,54	29,63
$\hat{\sigma}_g^2$		0,04	5E-5	0,03	5,65	3E-3	0,90	2,96
$\hat{\sigma}_{ga}^2$		5E-3	4E-6	0	0	3E-4	0,26	0,82
\hat{h}_g^2		0,87	0,52	0,88	0,88	0,75	0,15	0,79

^{ns} não significativo e ** significativo a 0,01 de probabilidade pelo teste F. $l = a/a - 1$

Neto *et al.*, 2010), o que indica boa precisão experimental e confiabilidade das estimativas.

Nas análises individuais de N, detectaram-se diferenças significativas entre os genótipos, para a maioria dos caracteres estudados, em alta e baixa disponibilidade (Tabela 3). A exceção foi a EUtN, nos dois níveis, e ARE, em BN. As diferenças genéticas significativas observadas indicam a existência de variabilidade genética para eficiência nutricional, o que possibilita a seleção e os ganhos genéticos dentro de cada nível de N (DoVale *et al.*, 2012; Oliveira *et al.*, 2013).

As médias, as variâncias genéticas e a herdabilidade dos caracteres foram menores em BN. Isso porque, em condições de estresse, há limitação do crescimento e redução da expressão da variabilidade genética, pois os genótipos tendem a ter desempenhos semelhantes, dificultando, assim, a seleção (Coque & Gallais, 2006). As exceções foram EAbN e EUN. Elas apresentaram maior variabilidade genética, quando em baixa disponibilidade. Isso indica que o estresse por N possibilita que os genótipos expressem a variabilidade desses caracteres, proporcionando a seleção dos mais eficientes. Entretanto, a herdabilidade dos caracteres foi menor, em BN, o que indica que os demais componentes também aumentaram e em maior magnitude do que a variância genética. A média é maior em baixa disponibilidade pelo fato de a biomassa não diminuir na mesma proporção da disponibilidade dos nutrientes, ou seja, o milho diminui a concentração do nutriente na planta, com o mínimo de redução na biomassa (Hirel *et al.*, 2007).

A redução da ARE, em BN, em relação à redução, em AN, contradiz o observado por Chun *et al.* (2005), quando afirma que genótipos de milho respondem à deficiência de N pelo aumento de alocação de carbono da parte aérea para a formação de raízes, visando ao aumento da sua área superficial. Porém, não há necessidade do inves-

timento em ARE para o N, já que o N é absorvido, juntamente com a água, por fluxo de massa, não necessitando da interceptação radicular.

No experimento de P, foram verificadas diferenças significativas entre os genótipos, para a maioria dos caracteres estudados, em alta e em baixa disponibilidades (Tabela 4). A exceção foi a EUtP, nos dois níveis. Assim como observado por Brito (2009), o CRLat dos genótipos aumentou, em BP, em relação ao AP. Isso indica que as plantas investem em comprimento de raízes de menor diâmetro, quando em estresse, por deficiência desse nutriente. O P, diferentemente do N, é absorvido por difusão, o que exige grande proximidade entre a raiz e o nutriente no solo, fazendo com que maior CRLat constitua ponto chave na habilidade das plantas para adquirir P do solo (Parentoni *et al.*, 2011).

As variâncias genéticas dos caracteres de raiz e da EUP apresentaram maior valor, quando em baixa disponibilidade de P. Isso indica que o estresse por P, assim como o por N, permite que todos os caracteres de raiz expressem sua variabilidade. Já para MPS e EAbP, efeito contrário foi observado.

Para alcançar aumentos na EU de N ou de P, é necessário o aumento de seus componentes (Parentoni *et al.*, 2011; Hirel *et al.*, 2007). Segundo Corrales *et al.* (2007), quando a disponibilidade de um determinado nutriente é limitante, a EAb é mais importante que a EUt. A não significância da EUt em milho pode ser explicada pela menor redução na MPS, em relação ao teor de nutrientes nos tecidos. Com isso, há pouca redução na biomassa, enquanto a concentração do nutriente na planta reduz-se consideravelmente, fazendo que não haja grande diferença entre os genótipos.

Nas matrizes de correlação fenotípica, foi diagnosticada a presença de multicolinearidade, com nível modera-

Tabela 2. Resumo das análises da variância para os caracteres massa de parte aérea seca (MPS), área de raiz específica (ARE), comprimento de raiz lateral (CRLat) e axial (CRaxi), eficiência na absorção (EAbP), utilização (EUtP) e no uso de fósforo (EUP) em 14 linhagens e 39 combinações híbridas de milho, avaliados em dois níveis de P, Viçosa-MG, 2010

FV	GL	Quadrado Médio						
		MPS	ARE	CRLat	CRaxi	EAbP	EUtP	EUP
Genótipos (G)	52	1,27**	3E-4**	0,06**	33,72**	1E-4**	6298,64 ^{ns}	12,89**
Níveis de P (P)	1	66,94**	4E-4 ^{ns}	0,14**	6,33 ^{ns}	7E-5 ^{ns}	5431465,31**	990,45**
GxP	52	0,38**	1E-4 ^{ns}	0,01**	5,12*	4E-5 ^{ns}	7885,72 ^{ns}	4,24**
Resíduo	104	0,16	1E-4	7E-3	3,21	4E-5	5410,87	2,41
Média		1,56	0,10	1,45	10,58	0,02	343,75	5,00
CV(%)		25,72	9,63	5,69	16,95	38,68	21,40	31,07
$\hat{\sigma}_g^2$		0,28	5E-5	0,01	7,63	2E-5	221,94	2,62
$\hat{\sigma}_{ga}^2$		0,05	6E-6	1E-3	0,48	3E-7	618,71	0,46
\hat{h}_g^2		0,87	0,68	0,89	0,90	0,70	0,14	0,81

^{ns} não significativo, * significativo a 5% e ** significativo a 0,01 de probabilidade pelo teste F. $l = a/a - 1$

Tabela 3. Resumo das análises de variância para os caracteres massa de parte aérea seca (MPS), área de raiz específica (ARE), comprimento de raiz lateral (CRLat) e axial (CRAXi), eficiência na absorção (EAbN), utilização (EUtN) e no uso de nitrogênio (EUN) em 14 linhagens e 39 combinações híbridas de milho, avaliados em alta e baixa disponibilidade de N, Viçosa-MG, 2010

FV	GL	Quadrado Médio													
		MPS		ARE		CRLat		CRaxi		EAbN		EUtN		EUN	
		Alto	Baixo	Alto	Baixo	Alto	Baixo	Alto	Baixo	Alto	Baixo	Alto	Baixo	Alto	Baixo
Genótipos	52	0,18**	0,03**	4E-4*	2E-4 ^{ns}	0,08**	0,05**	16,35**	12,27**	2E-3**	0,02**	7,03 ^{ns}	39,07 ^{ns}	1,19**	20,41**
Resíduo	52	0,04	0,01	2E-4	2E-4	0,02	0,01	2,99	3,20	5E-4	6E-3	6,49	34,98	0,23	6,25
Média		0,81	0,40	0,12	0,11	1,26	1,23	7,91	7,10	0,08	0,30	24,42	34,19	2,05	10,09
CV(%)		23,23	24,77	12,11	10,87	9,85	9,10	21,85	25,20	26,20	26,80	10,43	17,30	23,24	24,77
$\hat{\sigma}_g^2$		0,07	0,01	9E-5	2E-5	0,03	0,02	6,68	4,54	1E-3	5E-3	0,27	2,05	0,48	7,08
\hat{h}_g^2		0,81	0,69	0,45	0,21	0,81	0,75	0,82	0,74	0,77	0,59	0,08	0,10	0,81	0,69

^{ns} não significativo, * significativo a 5% e ** significativo a 0,01 de probabilidade pelo teste F

Tabela 4. Resumo das análises de variância para os caracteres massa de parte aérea seca (MPS), área de raiz específica (ARE), comprimento de raiz lateral (CRLat) e axial (CRAXi), eficiência na absorção (EAbP), utilização (EUtP) e no uso de fósforo (EUP) em 14 linhagens e 39 combinações híbridas de milho, avaliados em alta e baixa disponibilidade de P, Viçosa-MG, 2010

FV	GL	Quadrado Médio													
		MPS		ARE		CRLat		CRaxi		EAbP		EUtP		EUP	
		Alto	Baixo	Alto	Baixo	Alto	Baixo	Alto	Baixo	Alto	Baixo	Alto	Baixo	Alto	Baixo
Genótipos	52	1,42**	0,26**	2E-4*	2E-4**	0,03**	0,04**	18,26**	20,07**	8E-5**	8E-5*	2093,41 ^{ns}	11643,23 ^{ns}	2,41**	14,36**
Resíduo	52	0,24	0,08	1E-4	9E-5	9E-3	4E-3	2,56	3,89	3E-5	5E-5	2362,97	8580,68	0,40	4,51
Média		2,12	0,98	0,11	0,10	1,42	1,48	10,35	10,80	0,02	0,01	180,40	510,26	2,76	7,28
CV(%)		22,88	29,16	10,17	9,00	6,79	4,39	15,47	18,25	31,86	45,45	26,95	18,15	22,88	29,16
$\hat{\sigma}_g^2$		0,59	0,09	5E-5	7E-5	0,01	0,02	7,85	8,09	3E-5	2E-5	0	1531,27	1,00	4,93
\hat{h}_g^2		0,83	0,69	0,48	0,61	0,72	0,89	0,86	0,81	0,68	0,40	0	0,26	0,83	0,69

^{ns} não significativo, * significativo a 5% e ** significativo a 0,01 de probabilidade pelo teste F

do (NC: 451,36), entre os caracteres explicativos referentes ao AN. Como todos os caracteres são importantes e não poderiam ser eliminados, a análise de trilha para esse nível de N foi realizada sob multicolinearidade. Nessa análise, não ocorreram valores de inflação das variâncias (FIVs) superiores a dez (Tabela 5). Isso indica que os coeficientes foram pouco influenciados pela multicolinearidade. Além disso, o valor da constante k , escolhido para a estabilização das estimativas, foi pequeno (0,077), ocasionando pouco *viés* na análise de regressão (Cruz *et al.*, 2004). Os coeficientes de determinação de todas as análises de trilha apresentaram valores elevados (acima

de 0,9), o que indica que grande parte da variação do caráter principal foi determinada pelos caracteres explicativos.

Os principais determinantes, em AN, da EUN, foram MPS e EAbN (Tabela 5). Eles apresentaram elevada correlação, porém seus efeitos diretos foram de baixa magnitude. Além disso, a EAbN apresentou efeito indireto, via MPS maior do que seu efeito direto sobre EUN. A ARE apresentou baixa correlação e baixo efeito direto sobre a EUN, indicando que o investimento de carbono em raízes de menor diâmetro não influencia na EUN. Os caracteres CRAxi e CRLat apresentaram correlações de alta magnitu-

Tabela 5. Estimativas dos efeitos diretos e indiretos, que envolvem a variável principal eficiência do uso do nitrogênio (EUN) e as variáveis independentes explicativas: comprimento de raiz lateral (CRLat) e axial (CRAxi), área de raiz específica (ARE), eficiência de absorção de N (EAbN) e massa da parte área seca (MPS) de 14 linhagens e 39 combinações híbridas de milho avaliados em alto e baixo N, Viçosa, MG, 2010

Caráter	Efeitos de Associação	Estimativas		
		Alto N	FIV*	Baixo N
MPS	Direto sobre EUN	0,430	7,573	0,872
	Indireto via ARE	-0,001	0,003	-
	Indireto via CRLat	0,079	2,241	0,037
	Indireto via CRAxi	0,099	2,241	0,014
	Indireto via EAbN	0,349	4,658	0,068
	Total	0,990		0,990
ARE	Direto sobre EUN	-0,025	1,122	-
	Indireto via MPS	0,022	0,017	-
	Indireto via CRLat	0,006	0,015	-
	Indireto via CRAxi	0,001	0,001	-
	Indireto via EAbN	0,048	0,087	-
	Total	0,051		-
CRLat	Direto sobre EUN	0,093	3,588	0,041
	Indireto via MPS	0,366	4,729	0,776
	Indireto via ARE	-0,002	0,005	-
	Indireto via CRAxi	0,099	2,226	0,014
	Indireto via EAbN	0,288	3,162	0,059
	Total	0,851		0,890
CRAxi	Direto sobre EUN	0,117	3,578	0,016
	Indireto via MPS	0,367	4,745	0,743
	Indireto via ARE	-0,003	0,002	-
	Indireto via CRLat	0,079	2,232	0,036
	Indireto via EAbN	0,282	3,029	0,057
	Total	0,853		0,852
EAbN	Direto sobre EUN	0,361	5,785	0,073
	Indireto via MPS	0,416	6,098	0,809
	Indireto via ARE	-0,003	0,017	-
	Indireto via CRLat	0,074	1,961	0,033
	Indireto via CRAxi	0,091	1,873	0,013
	Total	0,967		0,928
Coeficiente de determinação		0,952		0,981
Valor de k usado na análise		0,077		-
Efeito da variável residual		0,218		0,137
Determinante da matriz		0,030		-

*Fatores que inflacionam as variâncias.

de com EUN, porém seus efeitos diretos foram inferiores ao valor da variável residual. Contudo, seus efeitos indiretos, via MPS e EAbN, foram altos, corroborando a maior importância desses últimos caracteres.

Em BN, apenas MPS apresentou elevada correlação e elevado efeito direto sobre a EUN. A EAbN apresentou elevada correlação com EUN, mas teve efeito direto inferior ao valor da variável residual. Os caracteres de raiz, de modo semelhante aos observados em AN, apresentaram baixo efeito sobre EUN. Baixos efeitos diretos dos comprimentos radiculares também foram observados por DeLima (2010), indicando que a avaliação desses efeitos diretos dos comprimentos não é importante na seleção de genótipos com maior EUN, em plântulas de milho. Entre-

tanto, esses resultados contradizem Liu *et al.* (2009), que afirmam que, em BN, as plantas investem em maior sistema radicular para suplantar o estresse.

No experimento de P, o principal determinante da EUP foi a MPS, em ambos os níveis (Tabela 6). Os caracteres EAbP, CRLat e CRAxi apresentaram elevada correlação com EUP, porém seus efeitos diretos foram baixos. Entretanto, seus efeitos indiretos, via MPS, foram altos, corroborando a maior importância desse último caráter na determinação da EUP, nesse ambiente, e indicando que a seleção em MPS aumentará esses caracteres. Porém, com o efeito indireto de ARE, via MPS negativo, sua seleção acarretaria diminuição daquele. Esse resultado contradiz Taiz & Zieger (2009),

Tabela 6. Estimativas dos efeitos diretos e indiretos, que envolvem a variável principal eficiência no uso do fósforo (EUP) e as variáveis independentes explicativas: comprimento de raiz lateral (CRLat) e axial (CRAxi), área de raiz específica (ARE), eficiência na absorção de P (EAbP) e massa da parte área seca (MPS) de 14 linhagens e 39 combinações híbridas de milho avaliados em alto e baixo P, Viçosa, MG, 2010

Caráter	Efeitos de Associação	Estimativas	
		Alto P	Baixo P
MPS	Direto sobre EUP	0,926	0,884
	Indireto via ARE	0,005	0,003
	Indireto via CRLat	-1E-4	0,007
	Indireto via CRAxi	0,021	0,031
	Indireto via EAbP	0,039	0,065
	Total	0,990	0,990
ARE	Direto sobre EUP	-0,010	-0,007
	Indireto via MPS	-0,445	-0,318
	Indireto via CRLat	7E-5	-0,003
	Indireto via CRAxi	-0,013	-0,016
	Indireto via EAbP	-0,013	-0,015
	Total	-0,481	-0,360
CRLat	Direto sobre EUP	-2E-4	0,009
	Indireto via MPS	0,666	0,641
	Indireto via ARE	0,004	0,002
	Indireto via CRAxi	0,022	0,030
	Indireto via EAbP	0,028	0,043
	Total	0,719	0,725
CRAxi	Direto sobre EUP	0,026	0,037
	Indireto via MPS	0,765	0,742
	Indireto via ARE	0,005	0,003
	Indireto via CRLat	-2E-4	0,007
	Indireto via EAbP	0,031	0,049
	Total	0,826	0,839
EAbP	Direto sobre EUP	0,044	0,072
	Indireto via MPS	0,809	0,799
	Indireto via ARE	0,003	0,002
	Indireto via CRLat	-1E-4	0,006
	Indireto via CRAxi	0,018	0,025
	Total	0,874	0,903
Coeficiente de determinação		0,981	0,981
Efeito da variável residual		0,139	0,137

que afirmam que a absorção do P está ligada à área de raiz. Os caracteres de raiz não apresentaram efeitos sobre a EUP, mesmo com o aumento da média do CRLat, em BP. Isso indica que a avaliação desses caracteres também não é importante na seleção de genótipos com maior EUP, em plântulas de milho.

A relação entre MPS e EU evidencia que não basta a planta absorver o nutriente em grande quantidade, mas deve, também usá-lo com eficiência, transformando-o em área fotossintetizante e em órgãos reprodutivos.

CONCLUSÕES

A massa de parte aérea seca é o caráter determinante da eficiência no uso de nitrogênio e fósforo, independentemente da disponibilidade desses nutrientes.

Em alta disponibilidade de nitrogênio, a eficiência de absorção também contribuiu, embora em menor proporção, para a explicação da eficiência no uso de nitrogênio.

REFERÊNCIAS

- Ahlgren S, Barky A, Bernesson S, Nordberg A, Norén O & Hansson PA (2008) Ammonium nitrate fertilizer production based on biomass – environmental effects from a life cycle perspective. *Bioresource Technology*, 99:8034-8041.
- Bänziger M & Lafitte HR (1997) Efficiency of secondary traits for improving maize for low nitrogen target environments. *Crop Science*, 37:1110-1117.
- Barbin D (1998) Componentes de variância: teoria e aplicações. 2ª ed. Piracicaba, FEALQ. 120p.
- Bignotto EA, Souza EA de, Ramalho MAP, Souza JC de & Ribeiro PHE (2000) Desempenho de cultivares modernos de milho em relação a cultivares primitivos em uso no sul de Minas Gerais. In: XXIII Congresso Brasileiro de Milho e Sorgo, Uberlândia. Anais, SBMS. CD-ROM.
- Borém A & Ramalho MAP (2011) Estresses abióticos: desafios do melhoramento de plantas nas próximas décadas. In: Fritsche-Neto R & Borém A (Eds.) Melhoramento de plantas para condições de estresses abióticos. Visconde do Rio Branco, Editora Suprema. p.09-28.
- Bouma TJ, Nielson KL & Koutstaal BAS (2000) Sample preparation and scanning protocol for computerized analysis of root length and diameter. *Plant and Soil*, 218:185-196.
- Bremner JM (1996) Nitrogen total. In: Page AL (Ed.) *Methods of soil analysis*. Madison, Soil Science Society of America Press. p.1085-1121.
- Brito CM (2009) Variabilidade genética e caracterização do sistema radical de plântulas de milho para eficiência na absorção e utilização de fósforo. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 39p.
- Chun L, Mi G, Li J, Chen F & Zhang F (2005) Genetic analysis of maize root characteristics in response to low nitrogen stress. *Plant and Soil*, 276:369-382.
- Coelho AM, França GE de, Pitta GVE, Alves VMC & Hernani LC (2010) Cultivo do Milho: Nutrição e adubação do milho. Disponível em: http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Milho/CultivodoMilho_2ed/feraduba.htm. Acessado em: 25 de setembro de 2011.
- Coque M & Gallais A (2006) Genomic regions involved in response to grain yield selection at high and low nitrogen fertilization in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 112:1205-1220.
- Corrales I, Amenós M, Poschenrieder C & Barceló J (2007) Phosphorus efficiency and root exudates in two contrasting tropical maize varieties. *Journal of Plant Nutrition*, 30:887-900.
- Cruz CD (2006) Programa Genes: Biometria. Viçosa, Editora UFV. 382p.
- Cruz CD, Regazzi AJ & Carneiro PCS (2004) Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Viçosa, Editora UFV. 480p.
- DeLima RO (2010) Herança e relação entre caracteres associados à morfologia de raiz e eficiência de uso de nitrogênio em milho. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 35p.
- DoVale JC, Fritsche Neto R, Bermudez F & Miranda GV (2012) Efeitos gênicos de caracteres associados à eficiência no uso de nitrogênio em milho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 47:385-392.
- Fischer KS & Palmer FE (1984) Tropical maize. In: Goldsworthy PR & Fisher NM (Eds.) *The physiology of tropical field crops*. Chichester, John Wiley & Sons. p.231-248.
- Fritsche-Neto R, Miranda GV, DeLima RO, Souza LV & Silva J (2010) Herança de caracteres associados à eficiência de utilização do fósforo em milho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 45:465-471.
- Hirel B, Le Gouis J, Ney B & Gallais A (2007) The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *Journal of Experimental Botany*, 58:2369-2387.
- Hoagland DR & Arnon DI (1938) The water culture method for growing plants without soil. Berkeley, California Agricultural Experiment Station. 347p.
- Liu J, Chen F, Olokhnuud C, Glass ADM, Tong Y, Zhang F & Mi G (2009) Root size and nitrogen-uptake activity in two maize (*Zea mays*) inbred lines differing in nitrogen-use efficiency. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 172:230-236.
- Lopes AS, Daher E, Bastos ARR & Guilherme LRG (2010) Suprimento e extensão das reservas de nutrientes no Brasil. In: Prochnow LI, Casarin V & Stipp SR (Eds.) *Boas práticas para uso eficiente de fertilizantes*. Piracicaba, IPNI. p.283-307.
- Machado CTT, Machado AT & Furlani AMC (2004) Variação intrapopulacional em milho para características relacionadas com a eficiência de absorção e utilização de fósforo. *Revista Brasileira de Milho e Sorgo*, 3:77-91.
- Malavolta E, Vitti GC & Oliveira SA (1989) Avaliação do estado nutricional de plantas. Piracicaba, Potafos. 201p.
- Moll RH, Kamprath EL & Jackson A (1982) Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. *Agronomy Journal*, 74:562-564.
- Montgomery DC & Peck EA (1981) *Introduction to linear regression analysis*. New York, John Wiley & Sons. 504p.
- Murrel TS & Fixen PE (2006) Improving fertilizer P effectiveness: challenges for the future. In: 3rd International Symposium on Phosphorus Dynamics in the Soil-Plant Continuum, Uberlândia. Proceedings, Embrapa Milho e Sorgo. p.150-151.
- Nielsen KL, Miller CR, Beck D & Lynch JP (1999) Fractal geometry of root system: Field observations of contrasting genotype of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under different phosphorus regimes. *Plant and Soil*, 206:181-190.

- Oliveira LR, Miranda GV, DeLima RO, Fritsche-Neto R & Galvão JCC (2013) Eficiência na absorção e utilização de nitrogênio e atividade enzimática em genótipos de milho. *Revista Ciência Agronômica*, 44:614-621.
- Parentoni SN, Mendes FF & Guimarães LJM (2011) Melhoria para eficiência no uso de fósforo. In: Fritsche-Neto R & Borém A (Eds.) *Melhoramento de plantas para condições de estresses abióticos*. Visconde do Rio Branco, Editora Suprema. p.101-126.
- SAS Institute Inc. (2005) *Statistical Analysis user's guide*. Version 9.1.3, Cary, Statistical Analysis System Institute. 220p
- Taiz L & Zeiger E (2009) *Fisiologia vegetal*. 4ª ed. Porto Alegre, Artmed. 848p.
- Trachsel S, Messmer R, Stamp P & Hund A (2009) Mapping of QTLs for lateral and axile root growth of tropical maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 119:1413-1424.
- Walk TC, Jaramillo R & Lynch JP (2006) Architectural tradeoffs between adventitious and basal roots for phosphorus acquisition. *Plant Soil*, 279:347-366.
- Wright S (1921) Correlation and causation. *Journal of Agricultural Research*, 20:557-585.
- Zhu JM, Mickelson SM, Kaeppeler SM & Lynch JP (2006) Detection of quantitative trait loci for seminal root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under differential phosphorus levels. *Theoretical and Applied Genetics*, 113:1-10.