

L a arquitectura radicular del Maíz (*Zea mays* L.)

Enrique Martínez de la Cruz, Elda Beltrán Peña y José López Bucio

Instituto de Investigaciones Químico Biológicas, UMSNH

Resumen

El maíz (*Zea mays* L.) es una especie monocotiledónea que pertenece a la Familia *Poaceae* de gran valor comercial y cultural en Mesoamérica. La raíz es uno de los órganos más importantes para la planta, debido a que provee soporte físico, participa en la captación de agua, nutrimentos minerales y en la síntesis de diversos metabolitos. Aunque la mayor parte de nuestro conocimiento sobre los factores que determinan la arquitectura de la raíz se ha obtenido de la planta modelo *Arabidopsis thaliana*, en años recientes se han logrado avances importantes en el entendimiento del programa de desarrollo radicular del maíz. En esta especie, el desarrollo embrionario permite la formación de una raíz primaria y de un número variable de raíces escutelares seminales. Después de la germinación, ocurre la formación de raíces de soporte denominadas raíces de corona o nodales y de un gran número de raíces laterales y adventicias. En este artículo se discute la información existente sobre la arquitectura de la raíz del maíz y los procesos fisiológicos y genéticos que participan en su configuración.

Palabras clave: *Zea mays*, arquitectura de la raíz, raíces laterales, auxinas.

Abstract

Maize (*Zea mays* L.) is a monocotyledonous species, which belongs to the *Poaceae* family of great economic and cultural value in Mesoamerica. The root system is an important organ for the plant, it provides physical support, participates in water and nutrient uptake and in the synthesis of diverse metabolites. Although most of the current knowledge about the factors that determine the root system architecture has been obtained from the model plant *Arabidopsis thaliana*, in recent years important findings came from maize. In this species, embryonic development produces a single primary root and a number of scutellar seminal roots, which later in development generates a

number of adventitious and lateral roots. In this work, we review the current information on the root system architecture of maize and the physiological and genetic processes involved in its configuration.

Keywords: *Zea mays*, root system architecture, lateral roots, auxins.

Introducción

El maíz es uno de los cultivos de mayor tradición e importancia entre los pueblos de Mesoamérica. Constituyó la base alimenticia de sus habitantes por ser uno de los alimentos con gran valor nutricional y representa una de las aportaciones más valiosas a la humanidad. El origen exacto del maíz no ha llegado a esclarecerse completamente. La propuesta más aceptada sitúa su origen a partir del teosinte, una maleza que crece de forma silvestre que está emparentado cercanamente con el maíz (Dorweiler et al., 1993).

El maíz se ha establecido recientemente como un organismo modelo en la investigación básica con la finalidad de generar información sobre la biología de los cereales (Demos-trables y Scanlon, 2009). Su ciclo de vida puede dividirse en dos grandes etapas, un estadio vegetativo que antecede a la fase reproductiva. La etapa de crecimiento vegetativo comprende desde la germinación hasta la emergencia de las inflorescencias masculinas (panoja), mientras que la etapa reproductiva involucra el desarrollo de las inflorescencias femeninas (espigas). La polinización de las espigas da lugar a la formación de los granos de la mazorca (Monasterio et al., 2007).

Los primeros estadios de desarrollo del maíz son muy sensibles a la falta de agua y nutrientes por lo que la consolidación del cultivo demanda una buena inversión en insumos y labores culturales. Los suelos donde se cultiva el maíz, no tienen la capacidad para proporcionar los nutrientes necesarios para el crecimiento eficiente de las plantas o no otorgan el rendimiento adecuado, para ello se debe recurrir al empleo de fertilizantes. El estudio de los factores que determinan la capacidad de absorción de nutrientes como el nitrógeno, el fósforo, el potasio y algunos micronutrientes es un tema de actualidad enfocado a incrementar la producción especialmente en suelos ácidos y alcalinos, los cuales representan la mayor superficie cultivable del planeta (López-Bucio et al., 2003).

La raíz del maíz al igual que en otras plantas, participa en la captación de agua y nutrientes del suelo, además provee soporte estructural y es el sitio de interacción con factores bióticos y abióticos que con frecuencia determinan la productividad del cultivo (Liedgens et al., 2000; Hochholdinger et al., 2004a; López-Bucio et al., 2003).

El desarrollo del sistema radicular del maíz puede ser embrionario y post-embrionario. El primero ocurre por una serie de divisiones asimétricas en las células del cigoto dando lugar a la formación del suspensor y al embrión. Después de las divisiones antes indicadas aparece el eje embrionario formado por el meristemo apical foliar y radicular en el coleoptilo. Finalmente, se desarrollan estructuras embrionarias tales como el primer primordio de la hoja, la raíz primaria (RP) y las raíces escutelares seminales (RES) (Fig. 1) (Chandler et al., 2008; Nardmann y Werr, 2009; Sheridan y Clark, 1994). Una vez que las

La arquitectura radicular del Maíz (*Zea mays* L.)

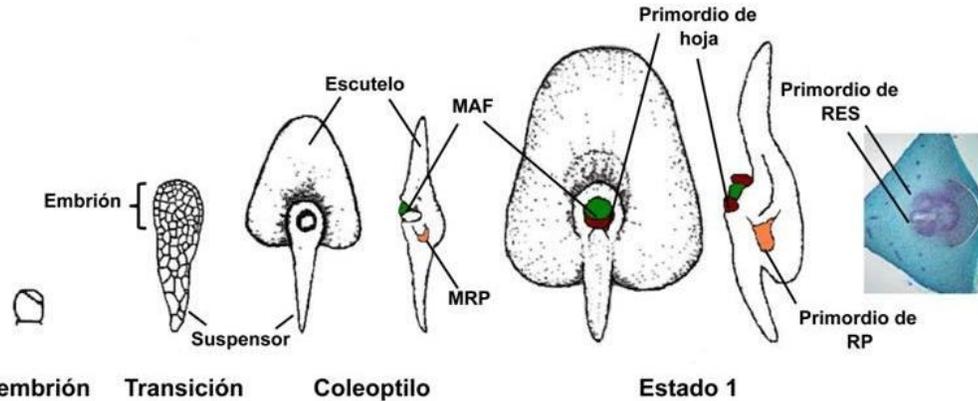
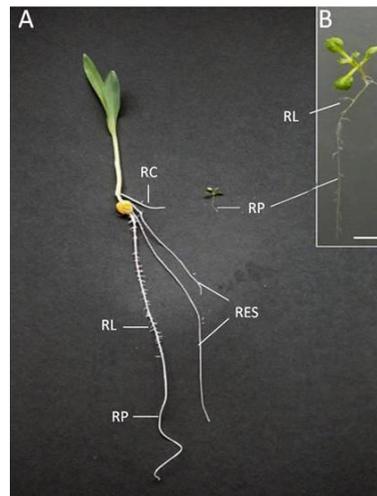


Figura 1. Representación esquemática del desarrollo embrionario de la raíz primaria y de las raíces escutelares seminales en maíz. Formación de los diferentes tejidos y órganos a partir de las divisiones asimétricas del cigoto en el estado embrionario.

condiciones ambientales son favorables comienza la germinación, iniciando así el desarrollo post-embionario que es altamente plástico y puede estar afectado tanto por reguladores de crecimiento como por el ambiente. La germinación se caracteriza por la emergencia de la radícula y avanza con el aporte de nuevas células generadas en el meristemo de la raíz, además de la expansión de las células presentes en la zona de elongación (Ishikawa y Evans, 1995). Más allá de esta región, en la zona de diferenciación ocurre la formación de pelos radiculares (Saleem et al., 2010). En conjunto, los procesos de división, elongación y diferenciación celular dan como resultado el arreglo tridimensional del sistema radical que lleva a la conformación de la arquitectura de la raíz.

Figura 2. Fotografía comparativa de la plántula de maíz (*Zea mays*) (A) y *Arabidopsis thaliana* (B) de 14 días de edad. Las fotografías muestran la complejidad de la arquitectura de la raíz de la plántula de maíz comparada con *A. thaliana*. RP: Raíz primaria; RES: Raíz escutelar seminal; RC: Raíz de corona; RL: Raíz lateral. Fotografía adaptada de Hochholdinger y Zimmermann (2008).



La arquitectura de la raíz del maíz

La raíz del maíz muestra una estructura radicular compleja comparada con el sistema radicular más simple de *Arabidopsis thaliana* (Fig. 2). En el primer caso, las raíces se forman endógenamente en el embrión y consisten de la raíz primaria y de las raíces escutelares que aparecen durante la germinación. Las raíces escutelares seminales son una parte importante para la captación inicial de agua, nutrientes y para el establecimiento de la plántula en el suelo. Las raíces post-embriónicas se forman después de la germinación y continúan creciendo hasta formar un sistema radicular altamente ramificado en las plantas adultas. El sistema radicular post-embriónico está formado por raíces de corona o nodales (RC) y de raíces aéreas (RA) que surgen tardíamente en los nodos del tallo (Fig. 3) (Esau 1965; Singh et al., 2010; Hochholdinger y Feix, 1998).

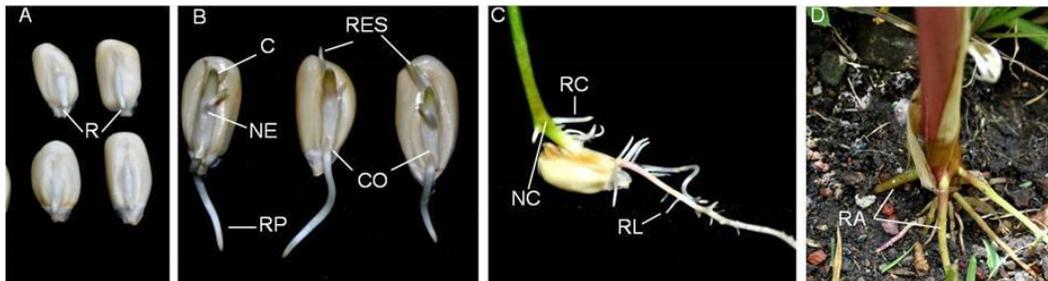


Figura 3. Desarrollo del sistema radicular del maíz. Notar la emergencia de los diferentes tipos de raíces: (A) Germinación de semillas por 48 hrs, se puede apreciar la salida de la radícula (R). (B) A los tres días de edad se puede observar la emergencia de la raíz primaria (RP) a través de la coleoriza (CO) y de las raíces escutelares seminales (RES) que se desarrollan a partir del nodo escutelar (NE). (C) A los ocho días de edad se observa la formación de las raíces de corona o nodales (RC) en el nodo del coleóptilo (NC) y de raíces laterales sobre la RP. (D) A las seis semanas de edad se aprecia la formación de las raíces aéreas (RA) en los nodos del tallo.

Las raíces laterales (RL) emergen de los diferentes tipos de raíces (Hochholdinger et al., 2004b). Las raíces escutelares y las raíces de corona forman la estructura de anclaje de la raíz, mientras que las raíces laterales aumentan el área de absorción en el suelo (Grzesiak 2009). La raíz primaria aparece después de la germinación y se hace visible cuando rompe la coleoriza (CO), mientras que las RES emergen del nodo escutelar (NE) (Fig. 3). Por otra parte, el desarrollo del sistema radicular post-embriónico se divide en dos etapas: temprano y tardío. El primero se caracteriza por dos tipos de raíces: las raíces laterales que emergen de la raíz principal y las raíces escutelares seminales que se forman entre los seis a siete días de edad (d.d.e.) de la plántula. Las raíces de corona aparecen en el primer nodo del coleóptilo (NC) entre los siete a catorce días (Singh et al., 2010; Hochholdinger et al., 2004b). El desarrollo post-embriónico tardío se caracteriza por el crecimiento de las raíces de corona y aéreas, importantes para el soporte foliar. La transición temprana a tardía del

desarrollo post-embrionario de la raíz empieza tres a cuatro semanas después de la germinación con la formación de verticilos, entonces un conjunto de raíces emergen del tallo a un mismo nivel formando las raíces de corona en el segundo nodo. Las raíces aéreas pueden formar a su vez más raíces laterales, después que han penetrado en el suelo y proveen un soporte adicional y una mayor capacidad para la absorción de agua y de nutrientes (Feldman 1994).

Participación de las hormonas vegetales en el desarrollo de la raíz del maíz

Las plantas producen moléculas orgánicas pequeñas de identidad química variable que afectan el crecimiento y desarrollo. Dichas moléculas se denominan fitohormonas o reguladores de crecimiento (Jaillais y Chory, 2010; Morquecho-Contreras y López-Bucio, 2010). Entre los compuestos que se encuentran más directamente implicados en la modulación de la arquitectura de la raíz del maíz se encuentran las auxinas, el etileno, los brasinosteroides y las giberelinas.

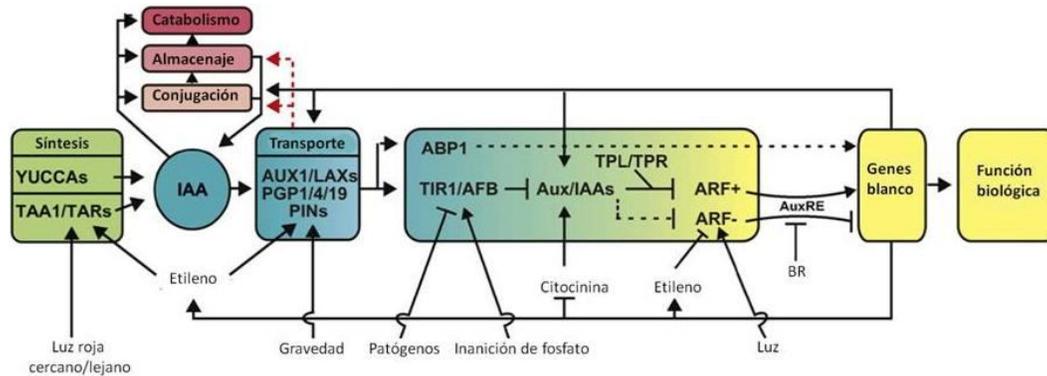


Figura 4. Modelo esquemático de la red de respuestas a auxinas y sus interacciones con señales endógenas y ambientales. El equilibrio entre la síntesis de auxinas (caja verde), la conjugación, el almacenamiento y el catabolismo (cuadros rojos), controla la poza activa de AIA (círculo azul, IAA siglas en inglés). El contenido celular de la hormona depende también de la actividad de la red de transportadores de auxinas (caja azul). La conexión entre el transporte de AIA mediado por PIN5 en el interior del retículo endoplásmico y la conjugación/almacenamiento de AIA se indica con la línea roja punteada. La percepción y señalización de auxinas está mediada por el sistema AFB-Aux/IAA-ARF (caja central grande). A bajos niveles de auxinas, las proteínas Aux/IAAs reprimen la actividad de los factores de transcripción ARFs a través de la incorporación de co-represores transcripcionales de la familia TPL/TPR. La unión de la auxina al complejo receptor SCF^{TIR1/AFB} conduce a la ubiquitinación y degradación de las proteínas Aux/IAA, liberando a los factores ARFs. Adaptado de Kieffer et al., 2010.

Las auxinas

La homeostasis de las auxinas permite el crecimiento y desarrollo favorable de las plantas y los mecanismos que controlan dicha homeostasis involucran la síntesis, catabolismo, almacenamiento, conjugación y transporte de estos compuestos (Fig. 4) (Tromas y Perrot-Rechenmann, 2010; Hernández-Mata et al., 2010). La percepción y la señalización por auxinas ocurre por los receptores SCF^{TIR1/AFB} y ABP1, los represores Aux/IAA y los activadores ARF, permitiendo finalmente la expresión o represión de genes blanco (Fig. 4). En el maíz, recientemente Jiang y colaboradores (2010), realizaron microarreglos de las células madre localizadas en el meristemo de la raíz, encontrando la expresión de genes relacionados a auxinas como los activadores *ZmARF*, los represores *ZmAUX1* y los transportadores *ZmPIN*, lo que sugiere que el sistema de respuesta a auxinas propuesto para *Arabidopsis*, también podría estar conservado en maíz.

El maíz y el arroz presentan sistemas radiculares adventicios y sólo difieren en la terminología con la que se designa a cada tipo de raíz. No existen reportes del efecto de las auxinas en el maíz por tal razón a continuación presentaremos los resultados obtenidos en arroz. Existen reportes de que la biosíntesis de auxinas es requerida para la formación de raíces de corona en plántulas de arroz que sobreexpresan el gen *OsYUCCA1* que codifica para una enzima tipo flavina monooxigenasa que convierte la triptamina a *N*-hidroxitriptamina involucrada en la síntesis de auxinas. Se ha observado que en estas plantas se incrementa el número de raíces de corona, igual efecto se encontró con la aplicación exógena de ácido indol-3-acético (AIA) (Yamamoto et al., 2007; Inukai et al., 2005; Xu et al., 2005). Por otra parte, se ha reportado que la transducción de señales de auxinas también juega un papel importante en la iniciación de las RC, debido a que la degradación del represor *OsIAA3/OsIAA* permite la transcripción de genes de respuesta temprana a auxinas en arroz (Nakamura et al., 2006; Song et al., 2009a).

Las auxinas tienen un papel importante en la formación de raíces laterales en maíz, arroz y *Arabidopsis*. En esta última especie, las auxinas controlan positivamente la formación de las raíces laterales por el establecimiento de un máximo de concentración en las células del periciclo. Dicho máximo de auxinas depende de los transportadores de eflujo *PIN* (*PIN-FORMED*) (Perili et al., 2010). En arroz, la sobreexpresión de *OsPIN1* incrementó también el número de raíces laterales. Además, se ha observado que la vía de señalización de auxinas es requerida debido a que la sobreexpresión del represor *OsIAA1* redujo el número de raíces laterales (Xu et al., 2005; Song et al., 2009b). Los defectos en la biosíntesis, señalización y transporte de auxinas causan alteraciones en la longitud de la raíz. La auxina exógena inhibe la elongación de la raíz en monocotiledóneas y dicotiledóneas. La biosíntesis de auxinas, disminuida en plantas antisentido *OsYUCCA1* y en mutantes de maíz afectadas en el gen *ZmNIT2* que codifica para una enzima que cataliza la conversión de indol-3-acetonitrilo a AIA, provocó el acortamiento de todos los tipos de raíces (Kriechbaumer et al., 2007; Woo et al., 2007; Yamamoto et al., 2007). En conclusión, a pesar de las diferencias en la morfología de la raíz entre monocotiledóneas y dicotiledóneas, altas concentraciones de auxinas en el medio de crecimiento inhiben la longitud de la raíz y promueven la

formación de raíces laterales tanto en *Arabidopsis* como en el arroz y probablemente también en el maíz (McSteen 2010).

Etileno

El etileno es una hormona de naturaleza gaseosa producida por la planta que regula diferentes procesos morfogénicos. En condiciones de estrés, cuando el suelo está saturado con agua, se ha reportado un incremento en la concentración de etileno en la raíz del maíz. Las plantas expuestas a etileno en tales condiciones tienen inhibida la elongación de las raíces escutelares seminales y se acelera la emergencia de las raíces adventicias (Jackson et al., 1981). Whalen y Feldman (1988), examinaron el crecimiento de la raíz primaria en respuesta a la aplicación exógena de etileno, encontrando una inhibición en la elongación en las células corticales. Se ha reportado que el etileno también regula el tamaño de la cofia de la raíz, la diferenciación celular y el transporte de auxinas (Ponce et al., 2005; Lee et al., 1990).

Brasinosteroides

Los brasinosteroides (BRs) son hormonas esteroidales que tienen un papel importante en el crecimiento y desarrollo de las plantas y están ampliamente distribuidas en el reino vegetal. Se han encontrado treinta y dos BRs en angiospermas, incluyendo nueve en monocotiledóneas y más de veinte en dicotiledóneas, cuatro en gimnospermas, uno en algas y otro en pteridofitas (Young-Soo et al., 2005; Fujioka y Sakurai, 1997). Se sabe que los BRs en bajas concentraciones regulan el crecimiento del brote y promueven la elongación de la raíz en *Arabidopsis* (Müssig et al., 2003), mientras que en maíz se ha reportado la presencia de BRs en la raíz y su participación en la respuesta gravitrópica (Seong-Ki et al., 2000; Young-Soo et al., 2005).

Ácido giberélico

El ácido giberélico controla la germinación de las semillas, la elongación de los tallos, la expansión de las hojas, el desarrollo de tricomas, flores y frutos (Morquecho-Contreras y López-Bucio, 2010). Recientemente, Zimmermann y colaboradores (2010) realizaron una búsqueda de genes tipo *GAST* (*gibberellic acid stimulated transcript-like*) en maíz, debido a que previamente se había reportado que al ácido giberélico estaba involucrado en la formación de raíces laterales. Los autores antes mencionados encontraron diez genes *ZmGSL* (*Zea mays gibberellic acid stimulated-like*) que codifican proteínas pequeñas de 75 a 128 aminoácidos y cuya expresión *in situ* sugirió su participación en el desarrollo de las raíces laterales. Además, el ácido giberélico (GA₃) induce también la expresión de *ZmGSL* en los primordios de raíces laterales (Zimmermann et al., 2010).

Análisis genético del desarrollo de la raíz en maíz

El desarrollo radicular en cereales está siendo caracterizado mediante el análisis de un número creciente de mutantes (Hochholdinger et al., 2004a; Hochholdinger y Tuberosa, 2009). Los fenotipos de las mutantes identificadas que influyen a la arquitectura de la raíz del maíz se pueden agrupar por sus defectos en la formación de raíces de corona, raíces laterales y/o pelos radiculares (Hochholdinger et al., 2004b). A continuación describiremos algunas de las mutantes afectadas en los diferentes factores implicados en la formación de la raíz.

Raíces de corona y aéreas

La primer mutante aislada se denominó *rt1* (*rootless 1*) (Jenkins 1930), esta se caracteriza por presentar un número reducido de raíces de corona y aéreas. La naturaleza de la lesión genética en *rt1* aún no ha sido determinada. Por otra parte, el gen *rtcs* (*rootless for crown and seminal roots*) codifica para un dominio de la proteína LOB (*lateral organ boundaries*) que contiene en el extremo carboxilo terminal una estructura de dedos de zinc que corresponde a un dominio de unión al DNA y una región tipo cierre de leucina (Taramino et al., 2007). Dicho gen es un regulador clave en la iniciación de raíces seminales escutelares embrionarias y de las raíces aéreas post-embrionarias. Esta mutante, aunque carece de raíces del brote y escutelares seminales, forma la raíz primaria y las raíces laterales de manera normal (Hetz et al., 1996).

Raíces laterales

La primer mutante identificada con defectos en la formación de raíces laterales en el maíz se denominó *lrt1* (*lateral root less 1*) (Hochholdinger y Feix, 1998). Dicha mutante es deficiente en la iniciación de las raíces laterales en la RP, RES y en las RC. Por lo antes mencionado, en la mutante *lrt1* la fase afectada es el desarrollo del sistema radicular post-embrionario tardío. Otra de las mutantes caracterizadas es *rum1* (*rootless with undetectable meristems 1*) (Woll et al., 2005), que está alterada en la iniciación de raíces escutelares seminales embrionarias y las raíces laterales post-embrionarias de la raíz primaria, mientras que la formación de RL es normal en las raíces aéreas. Otras mutantes se conocen como *slr1* y *slr2* (*short lateral roots 1 y 2*) (Hochholdinger et al., 2001) por que están alteradas en la elongación de las raíces laterales embrionarias. Sin embargo, forman raíces laterales normales en el sistema radicular de soporte foliar post-embrionario, lo que sugiere que la fase afectada es el desarrollo del sistema radicular post-embrionario tardío. La función de los genes *lrt1*, *rum1*, *slr1* y *slr2* antes mencionados no ha sido determinada.

Pelos radiculares

Los pelos radiculares son estructuras unicelulares de la epidermis que juegan un papel importante en la captación de agua y de nutrientes, incrementando el área de absorción

de la raíz (Schiefelbein 2003; Wen y Schnable, 1994). La epidermis está formada por dos tipos de células, las que forman los pelos radiculares, llamados tricoblastos y las que no los forman denominadas atricoblastos. Se han identificado tres mutantes de maíz con defectos en la elongación de pelos radiculares conocidas como *rth1*, *rth2* and *rth3* (*root hair less 1, 2 y 3*) por sus siglas en inglés. La *rth1* codifica un gen homólogo de *sec3* involucrado en la secreción de vesículas (Wen et al., 2005). Dicho gen regula el desarrollo temprano de los pelos radiculares (Wen y Schnable, 1994). Por otra parte, la mutante *rth3* codifica una proteína tipo *COBRA*. Los genes de la familia *COBRA* participan en la expansión celular y en la biosíntesis de la pared celular (Hochholdinger et al., 2008).

Conclusiones

La arquitectura del sistema radicular del maíz (*Zea mays* L.) es muy versátil. En dicha planta se presentan cinco tipos de raíces: i) primaria, ii) escutelares seminales, iii) laterales, iv) de corona y v) aéreas. Diferentes hormonas vegetales, incluyendo las auxinas, el etileno, los brasinosteroides y el ácido giberélico participan en el desarrollo del sistema radicular en maíz. Debido a la complejidad que presenta el sistema radicular en esta especie, su ciclo de vida y su importancia en la agricultura, se vislumbra que con las mutantes identificadas se podrá profundizar en los programas morfogenéticos que determinan la eficiencia de captación de agua y nutrientes, aspectos directamente relacionados con la arquitectura del sistema radical. La continuidad de las investigaciones en este campo proveerán las herramientas para el control de los procesos fisiológicos y del desarrollo en una especie de enorme arraigo en nuestra sociedad como es el maíz.

Referencias

- Chandler J., Nardmann J. y W. Werr. 2008. Plant development revolves around axes. *Trends Plant Sci.* 13: 78-84.
- Demostrables J. y M.J. Scanlon. 2009. Maize (*Zea mays*): A model organism for basic and applied research in plant biology. Cold Spring Harb. Protoc.10:doi: 10.1101/pdb.emo132.
- Dorweiler J., Stec A., Kermicle J. y J. Doebley. 1993. Teosinte glume architecture 1: a genetic locus controlling a key step in maize evolution. *Science* 262: 233-235.
- Esau K. 1965. Plant anatomy. New York: John Wiley and Sons, Inc.
- Feldman L. 1994. The maize root. P. 29–37. En: The maize handbook. (M. Freeling y V. Walbot, Eds). Springer, New York.
- Fujioka S y A. Sakurai. 1997. Brassinosteroids. *Nat. Prod. Rep.* 14: 1-10.
- Grzesiak M.T. 2009. Impact of soil compaction on root architecture, leaf water status, gas exchange and growth of maize and triticale seedlings. *Plant Root* 3: 10-16.

- Hernández-Mata G., Mellado-Rojas M.E. y E. Beltrán-Peña. 2010. Las auxinas en el control del crecimiento y desarrollo vegetal. P. 28-38. En: Fronteras en la biología del desarrollo de las plantas (E. Beltrán-Peña y J. López-Bucio, Eds.). Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Hetz W., Hochholdinger F., Schwall M. y G. Feix. 1996. Isolation and characterisation of *rtcs* a mutant deficient in the formation of nodal roots. *Plant J.* 10: 84-857.
- Hochholdinger F. y G. Feix. 1998. Early post-embryonic root formation is affected in the maize mutant *lrt1*. *Plant J.* 16: 247-255.
- Hochholdinger F. y R. Tuberosa. 2009. Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12: 172-177.
- Hochholdinger F. y R. Zimmermann. 2008. Conserved and diverse mechanisms in root development. *Curr. Opin. Plant Biol.* 11: 70-74.
- Hochholdinger F., Katrin W., Sauer M. y D. Dembonsk. 2004b. Genetic dissection of root formation in maize (*Zea mays*) reveals root-type specific development programmes. *Ann. Bot.* 93: 359-368.
- Hochholdinger F., Park W.J. y G. Feix. 2001. Cooperative action of *SLR1* and *SLR2* is required for lateral root specific cell-elongation in maize. *Plant Physiol.* 125: 1529-1539.
- Hochholdinger F., Park W.J., Sauer M. y K. Woll. 2004a. From weeds to crops: Genetic analysis of root development in cereals. *Trends Plant Sci.* 9: 42-48.
- Hochholdinger F., Wen T.J., Zimmermann R., Chimot-Marolle P., da Costa e Silva O., Bruce W., Lamkey K.R., Wienand U. y P.S. Schnable. 2008. The maize (*Zea mays* L.) *root-hairless3* gene encodes a putative GPI-anchored, monocot-specific, COBRA-like protein that significantly affects grain yield. *Plant J.* 54: 888-898.
- Inukai Y., Sakamoto T., Ueguchi-Tanaka M., Shibata Y., Gomi K., Umemura I., Hasegawa Y., Ashikari M., Kitano H. y M. Matsuoka. 2005. CROWNROOTLESS1, which is essential for crown root formation in rice, is a target of an AUXIN RESPONSE FACTOR in auxin signaling. *Plant Cell* 17: 1387-1396.
- Ishikawa H. y M.L. Evans. 1995. Specialized zones of development in roots. *Plant Physiol.* 109: 725-727.
- Jackson M.B., Drew M.C. y S.C. Gihard. 1981. Effects of applying ethylene to the root system of *Zea mays* on growth and nutrient concentration in relation to flooding tolerance. *Physiol. Plant.* 52: 23-28.
- Jaillais Y. y J. Chory. 2010. Unraveling the paradoxes of plant hormone signaling integration. *Nature* 6: 642-645.
- Jenkins M.T. 1930. Heritable characters of maize XXXIV-rootless. *J. Hered.* 21: 79-80.
- Jiang K., Zhu T., Diao Z., Huang H. y L.J. Feldman. 2010. The maize root stem cell niche: A partnership between two sister cell populations. *Planta* 231: 411-424.

- Kieffer M., Neve J. y Kepinski S. 2010. Defining auxin response contexts in plant development. *Curr Opin Plant Biol* 13:12–20.
- Kriechbaumer V., Park W.J., Piotrowski M., Meeley R.B., Gierl A. y E. Glawischnig. 2007. Maize nitrilases have a dual role in auxin homeostasis and b-cyanoalanine hydrolysis. *J. Exp. Bot.* 58: 4225–4233.
- Lee J.S., Wha-Kyung C. y M.L. Evans. 1990. Effects of ethylene on the kinetics of curvature and auxin redistribution in gravistimulated roots of *Zea mays*. *Plant Physiol.* 94: 1770-1775.
- Liedgens M., Soldati A., Stamp P. y W. Richner. 2000. Root development of maize (*Zea mays* L.) as observed with minirhizotrons in lysimeters. *Crop. Sci.* 40: 1665–1672.
- Ljung K., Hull A.K., Celenza J., Yamada M., Estelle M., Normanly M. y G. Sandberg. 2005. Sites and regulation of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* roots. *Plant Cell* 17: 1090-1104.
- López-Bucio, J., Cruz-Ramírez A. y L. Herrera-Estrella. 2003. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6: 280-287.
- McSteen P. 2010. Auxin and monocot development. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2: 1-17.
- Monasterio P., Velásquez L., Alejos G., Lugo L., Maturé W., Tablante J., Rodríguez L. y D. Araujo. 2007. Propuesta para la evaluación fenológica del cultivo de maíz en Venezuela. *Ciencia y producción vegetal. INIA Divulga* 59-63.
- Morquecho-Contreras A. y J. López-Bucio. 2010. Los reguladores del crecimiento vegetal. P. 16-25. En: *Fronteras en la biología del desarrollo de las plantas.* (E. Beltrán-Peña, J. López-Bucio, Eds). Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Müssig C., Ga-Hee S. y T. Altmann. 2003. Brassinosteroids promote root growth in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 133: 1261–1271.
- Nakamura A., Umemura I., Gomi K., Hasegawa Y., Kitano H., Sazuka T. y M. Matsuoka. 2006. Production and characterization of auxin-insensitive rice by overexpression of a mutagenized rice IAA protein. *Plant J.* 46: 297–306.
- Nardmann J. y W. Werr. 2009. Patterning of the maize embryo and the perspective of evolutionary developmental biology. P. 105-119. En: *Handbook of maize: It's biology* (J.L. Bennetzen y S.C Hake, Eds) Springer, New York.
- Perilli S., Moubayidin L. y S. Sabatini. 2010. The molecular basis of cytokinin function. *Curr. Opin. Plant Biol.* 13: 21–26.
- Ponce G., Barlow P.W., Feldman L.J. y G.I. Cassab. 2005. Auxin and ethylene interactions control mitotic activity of the quiescent centre, root cap size, and pattern of cap cell differentiation in maize. *Plant Cell Environ.* 28: 719–732.
- Raven P.H, Evert R.F. y S.E. Eichhorn. 1999. *Biology of Plants.* W.H. Freeman and Company New York.

- Saleem M., Lamkemeyer T., Schutzenmeister A., Madlung J., Sakai H., Hans-Peter P., Nordheim A. y F. Hochholdinger. 2010. Specification of cortical parenchyma and stele of maize primary roots by asymmetric levels of auxin, cytokinin, and cytokinin-regulated proteins. *Plant Physiol.* 152: 4-18.
- Schiefelbein J.W. 2003. Cell-fate specification in the epidermis: A common patterning mechanism in the root and shoot. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6: 74-78.
- Seong-Ki Kim., Chang S.C., Lee E.J., Woo-Sook C., Young-Soo K., Hwang S. y J.S. Lee. 2000. Involvement of brassinosteroids in the gravitropic response of primary root of maize. *Plant Physiol.* 123: 997–1004.
- Sheridan W.F. y Clark J.K. 1994. Fertilization and embryogeny in maize. P. 1-10 En: *The maize handbook* (M. Freeling, V. Walbot, Eds). Springer, New York.
- Singh V., Van Oosterom E. J., Jordan D.R., Messina C.D., Cooper M. y G. L. Hammer. 2010. Morphological and architectural development of root systems in sorghum and maize. *Plant Soil.* 1-2: 287-299.
- Song Y.L., Wang L. y L. Z. Xiong. 2009a. Comprehensive expression profiling analysis of *OsIAA* gene family in developmental processes and in response to phytohormone and stress treatments. *Planta* 229: 577–591.
- Song Y.L., You J. y L. Z. Xiong. 2009b. Characterization of *OsIAA1* gene, a member of rice *Aux/IAA* family involved in auxin and brassinosteroid hormone responses and plant morphogenesis. *Plant Mol. Biol.* 70: 297–309.
- Taramino G., Sauer M., Stauffer J., Multani D., Niu X., Sakai H. y F. Hochholdinger. 2007. The *rtcs* gene in maize (*Zea mays* L.) encodes a lob domain protein that is required for postembryonic shoot-borne and embryonic seminal root initiation. *Plant J.* 50: 649 – 659.
- Tomas A. y C. Perrot-Rechenmann. 2010. Recent progress in auxin biology. *C. R. Biol.* 333: 297-306.
- Wen T.J., Hochholdinger F., Sauer M., Bruce W. y P.S. Schnable. 2005. The *roothairless1* gene of maize (*Zea mays*) encodes a homolog of *sec3*, which is involved in polar exocytosis. *Plant Physiol.* 138: 1637 – 1643.
- Wen T.J. y P.S. Schnable. 1994. Analyses of mutants of three genes that influence root hair development in *Zea mays* (*Gramineae*) suggest that root hairs are dispensable. *Am. J. Bot.* 81: 833-843.
- Whalen M.C. y L.J. Feldman. 1988. The effect of ethylene on root growth of *Zea mays* Seedlings. *Can. J. Bot.* 66: 719-72.
- Woll K., Borsuk L.A., Stransky H., Nettleton D., Schnable P.S. y F. Hochholdinger. 2005. Isolation, characterization and pericycle-Specific transcriptome analyses of the novel maize lateral and seminal root initiation mutant *rum*. *Plant Physiol.* 139: 1255-1267.
- Woo Y.M., Park H.J., Suudi M., Yang J.I., Park J.J., Back K., Park Y.M. y G. An. 2007. CONSTITUTIVELY WILTED1, a member of the rice *YUCCA* gene family, is required

- for maintaining water homeostasis and an appropriate root to shoot ratio. *Plant Mol. Biol.* 65: 125–136.
- Xu M., Zhu L., Shou H.X. y P. Wu. 2005. A PIN1 family gene, *OsPIN1*, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice. *Plant Cell Physiol.* 46: 1674–1681
- Yamamoto Y., Kamiya N., Morinaka Y., Matsuoka M. y T. Sazuka. 2007. Auxin biosynthesis by the YUCCA genes in rice. *Plant Physiol.* 143: 1362–1371.
- Young-Soo Kim., Tae-Wuk K. y K. Seong-Ki. 2005. Brassinosteroids are inherently biosynthesized in the primary roots of maize, *Zea mays* L. *Phytochem.* 66: 1000–1006.
- Zimmermann R., Sakai H. y F. Hochholdinger. 2010. The gibberellic acid stimulated-like gene family in maize and its role in lateral root development. *Plant Physiol.* 152: 356–36.