

# Capítulo 3

---

## Biologia e fisiologia do sorgo

*Paulo César Magalhães*  
*Thiago Corrêa de Souza*  
*Kamila Rezende Dázio de Souza*

### Aspectos Gerais do Sorgo e sua Biologia

O sorgo (*Sorghum bicolor* [L.] Moench) é uma planta originária da África, contudo algumas evidências indicam que pode ter havido duas regiões de dispersão independentes (África e Índia). Segundo Doggett (1988), os sorgos cultivados atualmente se originam do silvestre *Sorghum bicolor* subsp. *arundinaceum*, e a maior variação do gênero *Sorghum* se encontra no quadrante centro-oeste da África, abaixo do Saara, na região da Etiópia-Sudão, de onde o gênero ancestral, com um número básico de cinco cromossomas, provavelmente se originou há 5.000 - 6.000 anos (Berenji et al., 2011). Sabe-se que nas Américas a introdução do sorgo foi pelo Caribe por meio dos africanos escravizados. No séc. XIX, também pela mão dos escravizados, o sorgo foi introduzido nos Estados Unidos, e nesse país, mediante estudos de melhoramento genético com cultivares antigas, é que se chegou aos tipos de sorgo cultivados hoje. No Brasil não foi diferente. O sorgo chegou através dos negros escravizados trazidos da África, mas por muito tempo a cultura foi pouco utilizada, até uma reintrodução no Rio Grande do Sul (Von Pinho et al., 2014).

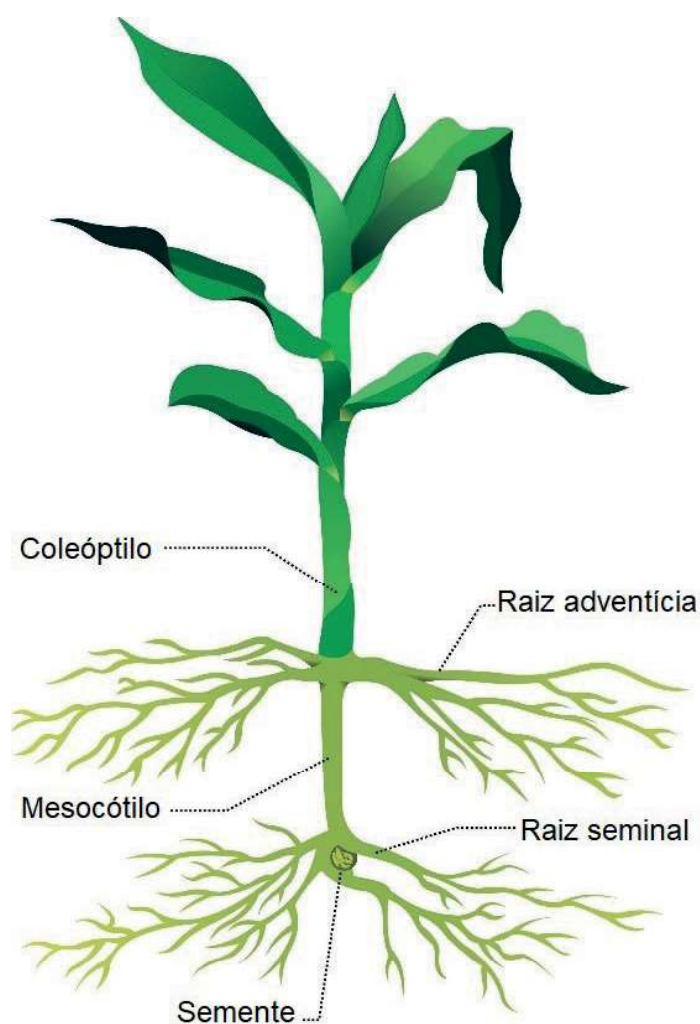
A planta de sorgo adapta-se a uma ampla variação de ambientes e produz sob condições desfavoráveis à maioria dos outros cereais. Ela possui sementes com habilidade de manter-se dormente durante o período de seca, e, com a retomada de umidade, ela volta ao crescimento, com relativa boa resistência à dessecação (Sans et al., 2003). Quando comparado ao milho, por exemplo, o sorgo possui as seguintes diferenças que favorecem sua sobrevivência em condições de menor disponibilidade hídrica: (1) sistema radicular mais desenvolvido e fibroso, capaz de melhor explorar o perfil do solo em busca de água; (2) reduzido nível de transpiração, com regulação estomática mais eficaz; (3) área foliar mais reduzida; (4) cobertura cerosa presente nos colmos e nas folhas da planta (Fornasieri Filho; Fornasieri,

2009). Por causa da sua adaptação à seca, é considerado um cultivo mais apto para as regiões áridas com chuvas escassas (Tabosa et al., 2002; Monteiro et al., 2004; Ávila, 2018). A cultura do sorgo está se expandindo cada vez mais no Brasil, principalmente no período de safrinha, em sucessão às culturas de verão (Silva, 2018).

O sorgo pode ser classificado de acordo com seu uso: 1- sorgo para grão; 2- sorgo doce; 3- sorgo forrageiro; 4- sorgo para vassoura; 5- sorgo para biomassa e outros propósitos. Ou ainda o sorgo pode ser classificado quanto às características agronômicas: 1- granífero (porte baixo, utilizado na colheita mecânica); 2- silageiro (porte alto, adaptado para a produção de silagem); 3- sacarino (adaptado para a produção de etanol e açúcar); 4- corte e pastejo (utilizado para pastejo extensivo ou corte fresco); 5- vassoura (panículas utilizadas como vassouras) (Doggett, 1988; Bennett et al., 1990; Borém et al., 2014).

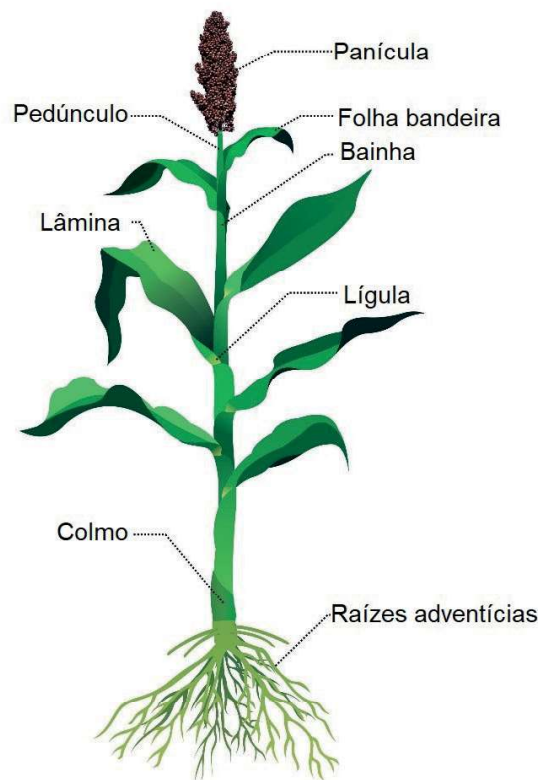
O sorgo é uma planta autógama, com baixa taxa de fecundação cruzada. A planta de sorgo apresenta metabolismo fotossintético do tipo C4, resposta fotoperiódica típica de dia curto e de altas taxas fotossintéticas. A grande maioria dos materiais genéticos comerciais de sorgo requer temperaturas superiores a 21 °C para um bom crescimento e desenvolvimento (Paul, 1990). A planta de sorgo tolera o déficit de água e o excesso de umidade no solo, mais do que a maioria dos outros cereais, e pode ser cultivada numa ampla faixa de condições de solo (Doggett, 1970; Sharma et al., 2005; Bibi et al., 2010).

O sorgo geralmente possui um sistema radicular profundo (Assefa; Staggenborg, 2011), o que lhe confere maior exploração do solo e certa tolerância ao déficit hídrico. Assim como em qualquer outra planta, as raízes mais grossas são responsáveis pela fixação da planta no solo, e as raízes finas (menor que dois milímetros) são responsáveis pela absorção de água e sais minerais (Wilcox et al., 2004). De acordo com Magalhães et al. (2014), os tipos de raízes encontrados no sorgo são primárias ou secundárias e adventícias (Figura 1). As primárias podem ser uma ou várias, são pouco ramificadas e morrem após o desenvolvimento das raízes secundárias. As secundárias se desenvolvem no primeiro nó, são bastante ramificadas e formam o sistema radicular principal. Já as adventícias podem aparecer nos nós acima do solo. Geralmente aparecem como sinal de falta de adaptação. Elas são ineficientes na absorção de água e nutrientes, sendo a função delas mais de suporte.



**Figura 1.** Sistema radicular da planta de sorgo mostrando os tipos de raízes.  
Fonte: adaptado de Paul (1990).

O caule do sorgo é do tipo colmo (Figura 2) com 7 a 24 nós, dependendo do genótipo. A quantidade de nós é determinada por genes de maturação e por sua reação ao fotoperíodo e à temperatura. Já a distância dos entrenós é influenciada por quatro genes, além do ambiente, e a distância do pedúnculo e da panícula com frequência são independentes (Magalhães et al., 2014). No sorgo sacarino, o colmo possui grande quantidade de açúcares. O sorgo possui dominância apical constituindo-se de apenas um colmo, porém esta dominância apical pode ser quebrada a partir de algum dano nesse órgão, ocorrendo brotamento de outras gemas (perfilhamento).



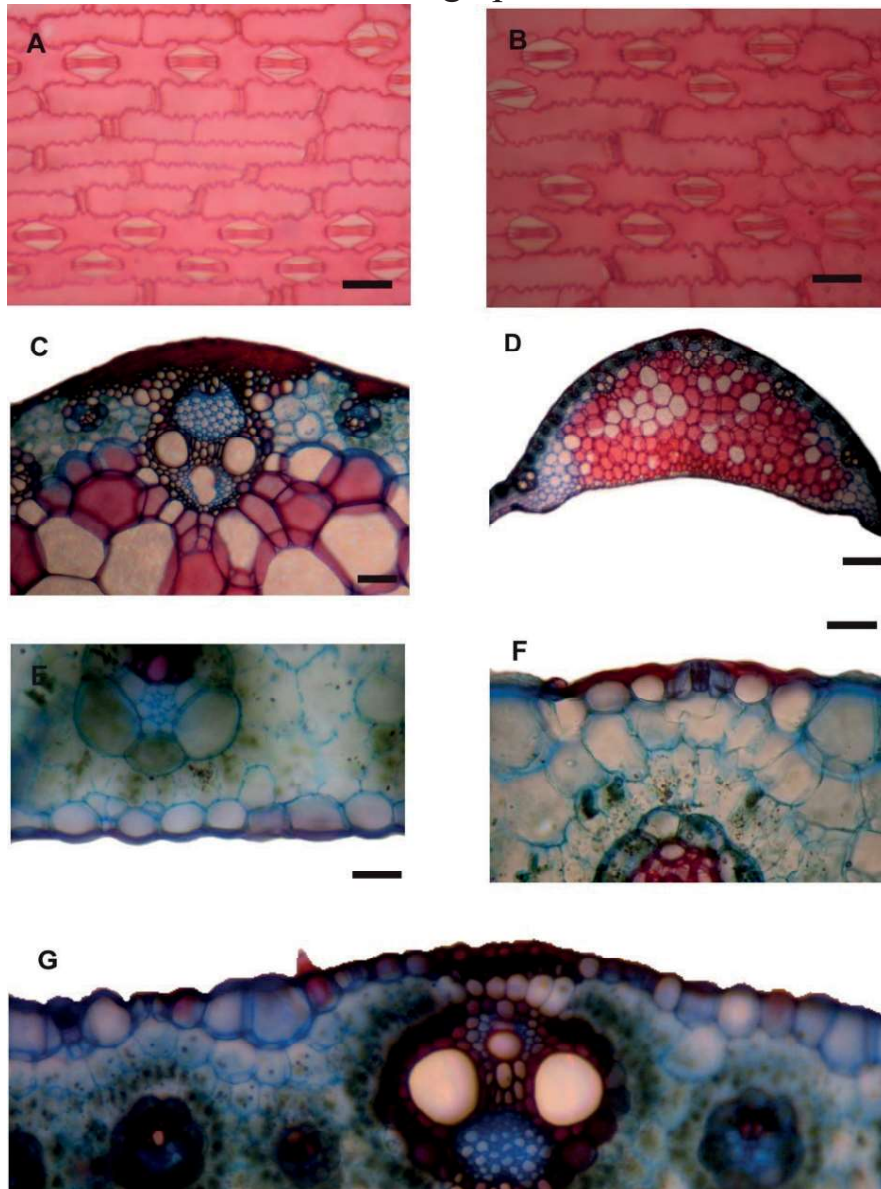
**Figura 2.** Partes da planta de sorgo.

Fonte: adaptado de Paul (1990).

A folha do sorgo é anfiestomática, ou seja, possui estômatos em ambas as faces (adaxial e abaxial) e ela é dividida em bainha, a qual se liga ao nó e envolve o internódio acima, e limbo (lâmina foliar) (Figura 2). A lígula é uma estrutura marcante no sorgo, que é a junção da bainha com o internódio (Figura 2) (Doggett, 1970). Na planta de sorgo do tipo granífero pode-se encontrar de 7 a 14 folhas, porém o número total de folhas numa planta pode chegar até 30. O comprimento da folha pode chegar a mais de 1 metro, enquanto a largura é de 0,5 a 15 cm (Von Pinho et al., 2014).

Os fatores que determinam o número de folhas no sorgo são cultivar, fotoperíodo e temperatura (Clerget et al., 2008). Pode-se encontrar plantas de sorgo com folhas posicionadas verticalmente ou horizontalmente, concentrando-se mais na base ou uniformemente distribuídas na planta. As folhas do sorgo possuem depósito de substância cerosa na junção da bainha com o limbo, o que leva a planta a perder menos água na transpiração, sendo importante para a economia de água, sobretudo em condições de estresse hídrico (Eastin, 1972; Burow et al., 2009). Ainda na epiderme foliar superior

(adaxial) podem-se observar as células buliformes, células característica de Poaceas (família do sorgo), que permanecem cheias de água e podem favorecer o enrolamento foliar (ou seja, são células motoras) em uma tentativa de diminuir a área transpiratória e economizar água (Lino, 2011). Detalhes sobre a anatomia foliar do sorgo podem ser observados na Figura 3.



**Figura 3.** A e B: Fotomicrografias de secções paradérmicas da face abaxial e adaxial respectivamente. C: feixe central da nervura central em destaque mostrando com detalhes os feixes vasculares. D: secção de corte transversal da nervura central. E e F: epiderme das faces abaxial e adaxial em cortes transversais, respectivamente. G: mesofilo em corte transversal mostrando o primeiro feixe de maior calibre no mesofilo; após a nervura central, células epidérmicas ordinárias, tricomas, células buliformes, fibras, estômatos e anatomia Kranz. Barras 50  $\mu$  (A, B, E, F) 100  $\mu$  (C, D, G).

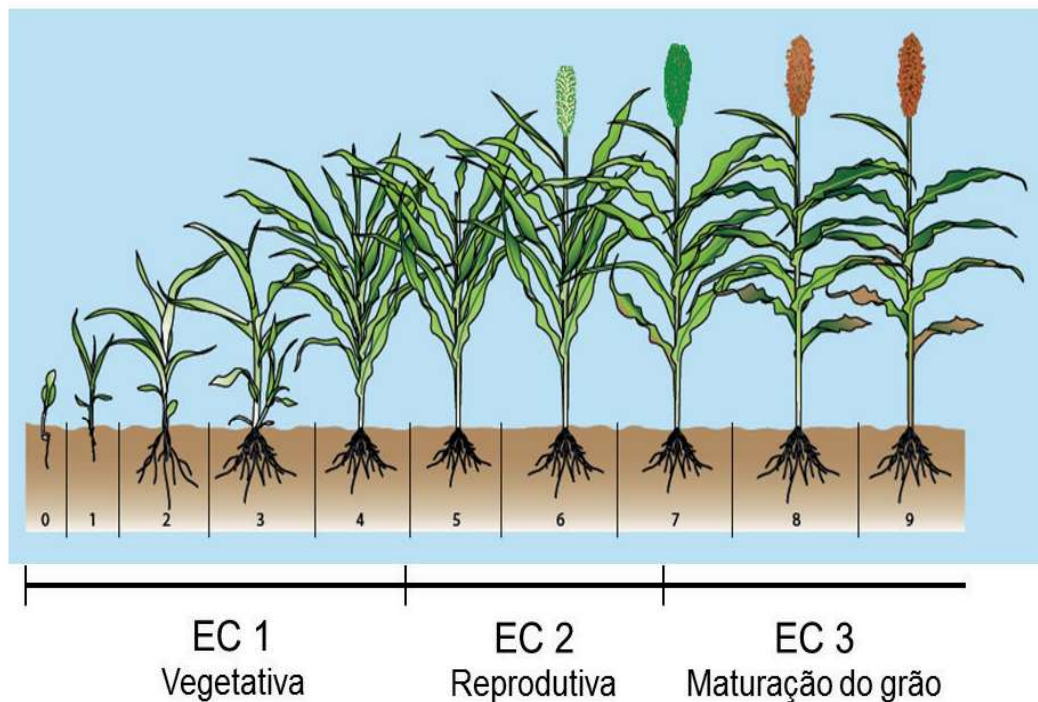
Fonte: Adaptado de Lino (2011).

A inflorescência do sorgo é do tipo panícula com um eixo central conhecido como ráquis de onde partem eixos secundários. Nos eixos há as espiguetas em pares, uma séssil e uma pedicelada. A diferenciação floral do sorgo é afetada pelo fotoperíodo e pela temperatura. O fotoperíodo pode ser definido como a resposta do desenvolvimento à duração dos períodos de luz e escuro. E deve-se lembrar de que o comprimento do dia varia de acordo com a estação do ano e a latitude.

Em sorgo são conhecidos seis genes de maturidade que afetam tempo de floração e a resposta de floração fotoperiódica: *Ma1*, *Ma2*, *Ma3*, *Ma4*, *Ma5* e *Ma6*. Os primeiros quatro genes de maturidade inibem a floração sob condições de dias longos, mas permitem a floração precoce em condições de dia curto. Comparando esse gene *Ma1* em relação aos outros três, ele causa maior sensibilidade às condições de dias longos (Bhosale et al., 2012; Calviño; Messing, 2012).

Os genótipos de sorgo forrageiro, biomassa, vassoura e sacarino são sensíveis ao fotoperíodo, sendo considerados de dias curtos (Silva et al., 2005; Almodares; Mostafafi Darany, 2006; Berenji et al., 2011; Castro et al., 2015), porém existe uma variação à sensibilidade de genótipos de sorgo (alguns são mais e outros menos sensíveis ao fotoperíodo). Além disso, diversos programas de melhoramento buscam obter genótipos insensíveis ao fotoperíodo nesses outros tipos de sorgo. Vale ressaltar que em um cultivo de segunda safra no Brasil, quando o comprimento do dia diminui, os genótipos de sorgo granífero (insensíveis ao fotoperíodo) serão os mais indicados a serem semeados, pois os outros materiais poderão (mas nem sempre) levar a quedas de produtividade em razão do florescimento precoce.

O ciclo do sorgo pode ser dividido em três fases: Vegetativa (EC1), Reprodutiva (EC2) e Período de maturação do grão (EC3) (Figura 4).



**Figura 4.** Fases de desenvolvimento do sorgo.

Fonte: Adaptado de Paul (1990).

Durante a primeira fase de crescimento das culturas, que vai do plantio até a iniciação da panícula (EC1), é muito importante a rapidez da germinação, emergência e estabelecimento da plântula, uma vez que a planta é pequena, tem um crescimento inicial lento, e um pobre controle de plantas daninhas nesta fase pode reduzir seriamente o rendimento de grãos. Embora não existam dados concretos disponíveis acerca de como os estádios iniciais da cultura podem afetar o rendimento, é lógico pensar que um bom estande, com rápida formação de folhas e sistema radicular, tornará aquela cultura apta a enfrentar possíveis estresses ambientais durante o seu ciclo (Eastin, 1972).

Os híbridos de maneira geral têm uma formação de folhas e de sistema radicular mais rápida do que linhagens ou variedades. Quando se comparam materiais forrageiros, principalmente variedades, eles são mais lentos que os graníferos (Magalhães et al., 2008).

Na fase seguinte (EC2), que compreende a iniciação da panícula até o florescimento, vários processos de crescimento, se afetados, poderão comprometer o rendimento. São eles: desenvolvimento da área foliar, sistema radicular, acumulação de matéria seca e estabelecimento de um número potencial de sementes. Esse último é provavelmente o mais crítico, desde que maior número de grãos tem sido geralmente o mais importante

componente de produção associado ao aumento de rendimento em sorgo.

Na terceira fase de crescimento (EC3), que vai da floração à maturação fisiológica, os fatores considerados mais importantes são aqueles relacionados ao enchimento de grãos (Doggett, 1970; Eastin, 1972; Paul, 1990; Barnabás et al., 2008; Lopes et al., 2011; Ávila, 2018).

Durante as três etapas de crescimento, a fotossíntese, o particionamento de fotoassimilados e a divisão e expansão celular devem estar ajustados visando um bom rendimento da cultura. É lógico pensar que o rendimento final é função tanto da duração do período de enchimento de grãos como da taxa de acumulação de matéria seca diária (Doggett, 1970).

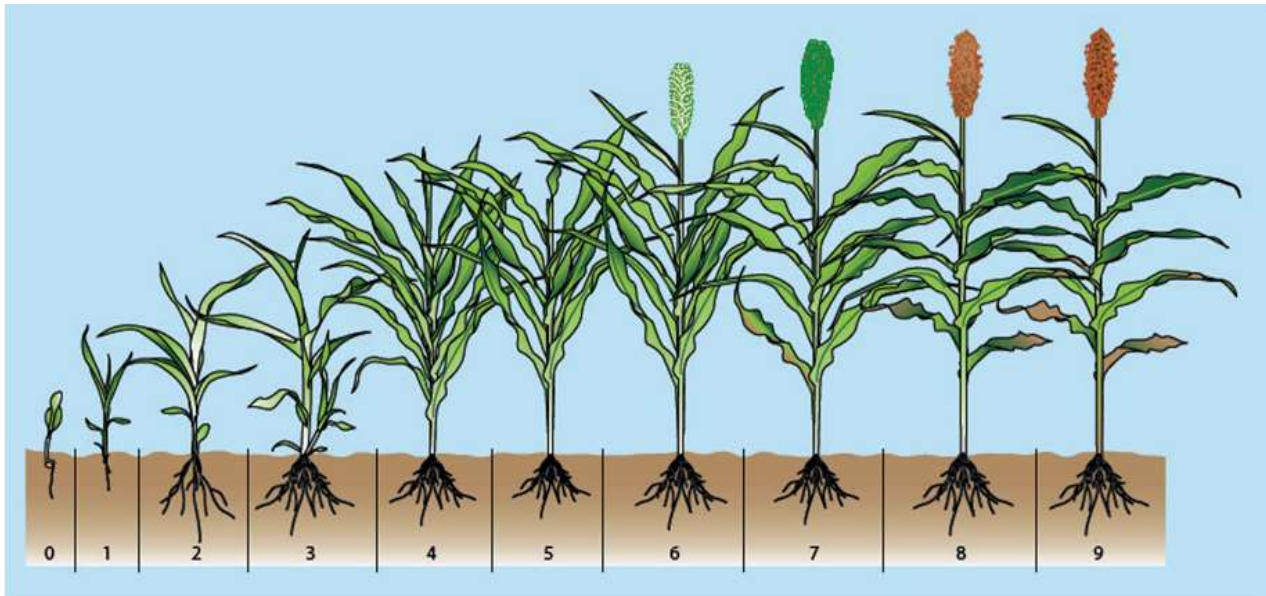
### **Estádios de Desenvolvimento do Sorgo**

O conhecimento do padrão diferencial de acúmulo de matéria seca e de nutrientes, durante o ciclo da cultura do sorgo, permite avaliar as necessidades de adequadas práticas de manejo.

Durante os primeiros 20 ou 30 dias após a emergência, as plantas crescem lentamente; depois, o crescimento e a acumulação de matéria seca são rápidos e quase lineares, até a maturação fisiológica. Até os 30-40 dias após a emergência, as plantas se constituem praticamente da bainha e da lâmina foliar; e, após este período, começa o alongamento do colmo e o ganho rápido de peso.

A melhor adequação de práticas de manejo da cultura do sorgo está associada aos estádios fenológicos da planta, que variam de acordo com cultivar, condições edafoclimáticas e práticas de manejo. As fases apresentadas a seguir, (Figura 5) representam o desenvolvimento de uma cultivar de sorgo granífero com ciclo de 100 dias, aproximadamente (Vanderlip; Reeves, 1972).





- |                            |                                  |
|----------------------------|----------------------------------|
| <b>0 – Emergência</b>      | <b>6 – Florescimento</b>         |
| <b>1 – Três folhas</b>     | <b>7 – Grão leitoso</b>          |
| <b>2 – Cinco folhas</b>    | <b>8 – Grão duro/pastoso</b>     |
| <b>3 – Oito folhas</b>     | <b>9 – Maturação fisiológica</b> |
| <b>4 – Folha bandeira</b>  |                                  |
| <b>5 – Emborrachamento</b> |                                  |

**Figura 5.** Estádios de desenvolvimento do sorgo granífero.

Fonte: Adaptado de Paul (1990).

*Estádio 0 (Emergência)* – da semente ao surgimento do coleóptilo na superfície do solo, que ocorre, geralmente, dentro de 4 a 10 dias, dependendo das condições ambientais (principalmente umidade, temperatura, oxigênio e qualidade da semente).

*Estádio 1 (Visível a lígula/colar ou cartucho da 3ª folha)* – ocorre, em condições normais, com cerca de 10 dias após a emergência.

*Estádio 2 (Visível a lígula/colar da 5ª folha)* – ocorre com três semanas após a emergência.

*Estádio 3 (Diferenciação do ponto de crescimento, visível a lígula/colar da 8ª folha)* – ocorre cerca de 30 dias após a emergência e representa a mudança do ponto de crescimento de vegetativo para reprodutivo. Esta fase é determinada pelas condições do ambiente e pelas características genéticas da cultivar. O período do plantio à diferenciação do ponto de crescimento

é de aproximadamente um terço do período necessário para a maturação fisiológica, ou ciclo da cultura. Neste período inicia o alongamento rápido do colmo, quando aproximadamente 7 a 10 folhas estão completamente desenvolvidas.

*Estádio 4 (Visível a última folha denominada de folha bandeira)* – ocorre o rápido alongamento do colmo. Todas as folhas estão completamente desenvolvidas, com exceção das últimas três ou quatro.

*Estádio 5 (Emborrachamento)* – todas as folhas estão completamente desenvolvidas, resultando a máxima área foliar. A panícula alcança seu comprimento máximo, dentro da bainha da folha bandeira.

*Estádio 6 (50% de floração)* – o período da emergência a 50% de floração (cerca de 60 dias) é de aproximadamente 2/3 do período da emergência à maturação fisiológica.

*Estádio 7 (Grão Leitoso)* – cerca de 50% da matéria seca dos grãos já foram acumulados (cerca de 70 dias após a emergência), e o peso do colmo diminui.

*Estádio 8 (Grão Pastoso)* – cerca de  $\frac{3}{4}$  de matéria seca dos grãos já foram acumulados (cerca de 85 dias após a emergência).

*Estádio 9 (Maturidade fisiológica)* – os grãos estão com 22% a 23% de umidade (cerca de 95 dias após a emergência).

## **Aspectos Gerais Sobre a Fisiologia do Estresse**

As plantas, no decorrer do seu ciclo de vida, estão propensas aos mais variados estresses, seja por variação na temperatura, excesso ou falta de água, salinidade e até mesmo exposição a metais. Dependendo do tipo de estresse, da intensidade, duração, genótipo, estágio de desenvolvimento (Larcher, 2006), os vegetais apresentam respostas morfoanatômicas e fisiológicas que os permitem sobreviver às condições adversas. No entanto, podem ocorrer variações intra e interespecíficas na tolerância das plantas ao estresse, de modo que as modificações em sua morfologia e em seu metabolismo não sejam suficientes para evitar, por exemplo, redução no crescimento e da sua produtividade. Em um cenário de mudanças climáticas

e aumento na demanda por alimentos, existe a preocupação na descoberta de cultivares que sejam capazes de lidar melhor com as condições adversas a que são expostas, sem que sofram grandes perdas em sua produtividade. A seguir, seguem algumas respostas de plantas de sorgo a diferentes condições de estresse.

## O Estresse Hídrico na Planta de Sorgo

O estresse hídrico pode ser caracterizado pelo excesso de água (alagamento e/ou encharcamento) ou pela falta de água (seca ou déficit hídrico). O excesso de água pode acontecer por má drenagem do solo, tempestades ou excesso de irrigação. A falta de água é decorrente de estiagens, má distribuição de chuvas, ocorrência de veranicos.

Em um cenário de alterações climáticas, a ocorrência de alagamento tem sido mais frequente em determinadas regiões do globo terrestre, comprometendo a produção de diversas culturas (Hausmann et al., 2012). O estresse pelo alagamento ocorre exatamente em decorrência do excesso de água no solo, que ocupa os poros livres e reduz a disponibilidade de oxigênio, assim como altera o potencial redox e eletroquímico do solo, causando alterações no pH e alterando a disponibilidade de nutrientes e outros elementos presentes no solo (Camargo et al., 1999). Dessa maneira, além das alterações morfofisiológicas em decorrência da falta de oxigênio, podem ocorrer sintomas de falta ou excesso de micronutrientes, tais como manganês e ferro (Shabala, 2011).

Com isso, dependendo das características da cultura, assim como o estágio em que ela é acometida pelo excesso de água e o tempo de estresse, podem ocorrer alterações morfológicas e metabólicas, que podem, inclusive, culminar em menor produção da cultura (Zhang et al., 2016). Em sorgo, o excesso prolongado de água é um problema para o cultivo, principalmente por reduzir a atividade das enzimas antioxidantes, fotossíntese, conteúdo relativo de água e biomassa seca de parte aérea e de raízes, além de influenciar negativamente todos os atributos relacionados à produção de bioetanol (Zhang et al., 2016).

A resposta de plantas ao alagamento depende da atuação de aquaporinas nas raízes para permitirem a entrada de água. Em um estudo acerca da regulação dos genes de aquaporinas em cultivares tolerantes e sensíveis de sorgo verificou-se um padrão de expressão típico do genótipo, do tecido amostrado e do tempo de alagamento. Existiu um padrão de

expressão diferencial de cinco genes nas cultivares tolerantes e, por serem genes relacionados à mitigação do estresse, permitiram maior tolerância dessas cultivares. Segundo os autores, a tolerância de sorgo ao alagamento está muito relacionada à expressão de determinadas famílias de aquaporinas, que exercem papel pivotante na tolerância de sorgo ao alagamento (Kadam et al., 2017).

Nesse sentido, as respostas de redução de trocas gasosas e do conteúdo relativo de água são mais pronunciadas na cultivar sensível, que inclusive também apresenta maior diferença entre a temperatura foliar e a temperatura do ar do que a cultivar tolerante. Dessa maneira, os autores confirmaram em sorgo a relação direta entre o status hídrico e as trocas gasosas com a variação da temperatura foliar. Com isso, estabeleceram a diferença de temperatura entre folha e ar como um marcador para determinar a tolerância de cultivares de sorgo ao alagamento, de modo que quanto maior diferença de temperatura, menor a tolerância (Zhang et al., 2019).

Mudanças climáticas estão relacionadas a alterações de disponibilidade hídrica e de temperatura e, por isso, há tendência de que também ocorram mais eventos de seca em determinadas áreas do globo terrestre. A seca é caracterizada pelo déficit hídrico, em que há menor disponibilidade de água para plantas, que culmina em quebra da homeostase celular, menor assimilação de carbono, resultando em menor crescimento e, conseqüentemente, menor produção (Souza et al., 2018).

Assim há necessidade de conhecimento acerca das respostas de cultivares tolerantes a esse estresse para utilizar em programas de melhoramento genético (Fracasso et al., 2016). Neste sentido, estudos realizados com linhagens de acesso permitiu a seleção de genótipos com maior tolerância ao déficit hídrico para serem cultivadas em território africano. A característica marcante dessas plantas selecionadas é a manutenção de um conteúdo relativo de água superior a 80%. Assim, plantas que possuíam mecanismos para manutenção do status hídrico apresentaram boa performance sob déficit hídrico, inclusive após a reidratação (Devnarain et al., 2016).

O sorgo possui maior tolerância ao déficit hídrico do que outras culturas de cereais, o que permite o seu plantio em regiões sujeitas à escassez hídrica (Devnarain et al., 2016). As estratégias de tolerância ao déficit hídrico variam entre os genótipos estudados. O genótipo tido como o mais tolerante apresentou maior produção de biomassa e maior índice de tolerância, menor

quantidade de fração transpirável de água do solo e elevada capacidade de recuperar o aparato foliar depois do estresse hídrico (Fracasso et al., 2016).

A seca tem efeitos sobre as plantas de sorgo pela indução de senescência prematura das folhas, que contribui para a menor produtividade dessas plantas. O déficit hídrico causa redução no N foliar, de modo que ocorre desbalanço entre C/N nas folhas maduras, induzindo senescência foliar (Chen et al., 2015). As folhas senescentes geralmente apresentam sintomas de decréscimo na fotossíntese, na eficiência fotoquímica do fotossistema II e no conteúdo de clorofila, além de expressão diferencial dos genes marcadores de senescência (Chen et al., 2015).

O aumento na relação C/N é um fator que controla o processo de senescência em plantas sob déficit hídrico. Isso foi comprovado pelo fato de que a aplicação exógena de açúcar combinada com quantidade limitada de nitrogênio promoveu a senescência foliar desencadeada pela seca (Chen et al., 2015).

Em genótipos com característica “Stay Green” sob déficit hídrico observou-se um processo de remobilização de açúcar do caule para os pedúnculos, ainda que a assimilação de carbono estivesse reduzida nas folhas fontes. Os fluxos de açúcar foram acompanhados por alterações nas atividades das enzimas do metabolismo de açúcar, assim como na expressão dos genes relacionados ao metabolismo e ao transporte de açúcares. Essa alteração do metabolismo do carboidrato está relacionada com a característica “Stay Green” (Ghate et al., 2017). Além disso, existe maior expressão de um gene relacionado à síntese de prolina no “Stay green”, cujo *locus* e promotor foram identificados (Johnson et al., 2015). Dessa maneira, verifica-se que o retardo da senescência em genótipos “Stay Green” parece estar relacionado com a alteração do metabolismo dos carboidratos, juntamente com a produção de osmólitos compatíveis, que permitem a manutenção do status hídrico do vegetal.

Conforme mencionado anteriormente no texto, a resposta ao estresse depende de vários fatores e, portanto, a resposta pode ser diferenciada, dependendo das condições a que as plantas estão submetidas (Ogbaga et al., 2014). Inclusive plantas de sorgo bem próximas filogeneticamente entre si apresentam padrão de recuperação diferenciado após o déficit hídrico (Ogbaga; Stepien, 2015).

Há relatos de que a imposição de déficit hídrico severo por um período curto aumentou a produção de grãos em relação às plantas irrigadas.

A maior produção foi acompanhada de maior peso médio de grãos, número de grãos por panícula e índice de colheita. Essas plantas apresentaram maior razão parte aérea/raiz, demonstrando a alteração do particionamento de carboidratos, com maior investimento em parte aérea do que em raízes (Adams; Erickson, 2017).

Cultivares mais tolerantes ao déficit hídrico apresentam constitutivamente maior concentração de açúcares solúveis, permitindo a manutenção da transpiração e da fotossíntese até mesmo em condições de seca extrema (Ogbaga et al., 2014). Além disso, existe uma relação direta entre a produção de osmólitos compatíveis, tais como açúcares e álcoois de açúcares, com a tolerância ao déficit hídrico, que é liderada pela eficiência no sequestro de espécies reativas de oxigênio (EROs) e manutenção prolongada das funções foliares (Ogbaga et al., 2016; Nxele et al., 2017).

Por outro lado, a seca progressiva reduziu significativamente o crescimento e o desenvolvimento do sorgo pela modulação diferenciada de várias respostas bioquímicas, relacionadas principalmente ao aumento nos danos celulares. O aumento nos danos causados pela elevada geração de EROs culminou em extensivos danos celulares ligados à redução na biomassa das plantas (Nxele et al., 2017).

Embora haja uma tolerância inerente do sorgo ao déficit hídrico, atualmente existem esforços em busca de alternativas para mitigação do estresse nessa cultura, buscando menores perdas de produção. Recentemente, a aplicação de nanopartículas de óxido de zinco e de óxido de cério no solo mitigou os efeitos da seca sobre o sorgo, acelerando o crescimento e promovendo aumento na produção das plantas (Djanaguiraman et al., 2018; Dimkpa et al., 2019). A inoculação com *Bacillus cereus*, juntamente com a suplementação foliar com silicato de potássio em plantas de sorgo, aumentou o crescimento vegetativo, conteúdo relativo de água e o conteúdo de prolina. Com isso, as plantas apresentaram maior conteúdo de pigmentos fotossintéticos, maior potencial osmótico e maior absorção de nutrientes (Saad; Abo-Koura, 2018). Além disso, a aplicação foliar de nitrato de potássio, assim como a suplementação das plantas com silício, promoveu a tolerância de plantas de sorgo ao déficit hídrico no estágio pré-florescimento (Ávila, 2018). Características comuns dessas plantas são maior absorção de nutrientes, maior status hídrico e trocas gasosas mais elevadas, culminando em maior produção.

## O Estresse por Temperatura na Planta de Sorgo

O estresse por temperatura em plantas pode ocorrer por elevadas temperaturas (calor), baixas temperaturas (frio) ou temperaturas de congelamento (Souza, 2017). Atualmente, a ocorrência desses extremos de temperatura possui influência negativa sobre os processos reprodutivos das plantas (florescimento e polinização), causando danos sobre a produção das culturas (Hatfield; Prueger, 2015). O estresse por frio em regiões tropicais é diferente de regiões temperadas. Nestas, o resfriamento ocorre de forma progressiva enquanto que nas regiões tropicais o resfriamento pode acontecer de forma abrupta após um dia quente (25 °C a 35 °C) e ensolarado (Taiz; Zeiger, 2004). Plantas adaptadas a regiões tropicais são mais sensíveis ao frio do que outras plantas de regiões temperadas (Aroca et al., 2001). Em regiões tropicais, a ocorrência da geada é caracterizada pelo frio, sendo que a camada de gelo formada na superfície foliar pode causar até mesmo ruptura das células, com queima das folhas e perda de área foliar, o que afeta negativamente a produção das plantas.

A ocorrência de temperaturas muito baixas (menor que 16 °C) durante os estágios reprodutivos leva à abscisão floral, diminuição da sincronia floral, anormalidades morfológicas florais, abortamento de óvulos, esterilidade do pólen e redução do enchimento de grãos (Bechoux et al., 2000; Thakur et al., 2010). As respostas das plantas ao estresse por altas temperaturas dependem do grau de temperatura do ar, duração e tipo de planta. O estresse por calor leva a diversas alterações na germinação, no crescimento e desenvolvimento, na reprodução e no rendimento de grãos nas plantas (Cichino et al., 2010). O estresse por elevadas temperaturas está relacionado à menor estabilidade das membranas celulares e de diversas proteínas, o que afeta a estrutura e a homeostase celulares, causando desequilíbrio metabólico e até mesmo morte celular (Mittler et al., 2012; Parrotta et al., 2016).

O cenário atual de mudanças climáticas é marcado também pelo aumento na temperatura global do planeta, o que pode causar danos à produtividade das culturas. Uma das consequências do aumento na temperatura é a desnaturação de enzimas, que perdem sua função, causando alterações metabólicas das plantas. Em contrapartida, em determinadas áreas do planeta, as plantações podem ser submetidas a temperaturas muito baixas, o que também causa alterações nas membranas celulares, eleva a formação de radicais e causa danos celulares (Guo et al., 2016). Em ambos os casos, seja de baixas ou elevadas temperaturas, os danos celulares decorrentes da

condição de estresse podem levar a alterações metabólicas, que culminarão em menor crescimento da planta e perdas na produtividade.

No caso do sorgo, a temperatura máxima tolerável, sem que haja maiores danos à produtividade, é de 37 °C (Prasad et al., 2015). Na Austrália, os materiais costumam ser tolerantes a até 36 °C (Singh et al., 2017b), porém, nos Estados Unidos, pesquisas mostram que a tolerância é reduzida a partir de 33 °C (Tack et al., 2017), quando já começam a ocorrer perdas na produtividade. Visando reduzir os efeitos das elevadas temperaturas sobre a cultura do sorgo, existem esforços de produtores em alterar a janela de plantio em alguns dias, porém ainda ocorrem perdas consideráveis. Dessa maneira, estudos têm sugerido a necessidade do desenvolvimento de cultivares que sejam mais tolerantes às elevadas temperaturas, principalmente em um cenário de aquecimento global, em que há previsões de 10% de queda na produção de sorgo em resposta ao aumento de cada 1 °C. Nesse sentido, a sugestão é que sejam utilizadas linhagens selvagens e mais robustas, que forneçam novos traços relacionados à adaptação às temperaturas máximas mais elevadas durante o florescimento, que possam ser utilizados em programas de melhoramento genético. Com isso, permitindo maior produção de sorgo sob cenário de alterações climáticas (Tack et al., 2017).

A suscetibilidade do sorgo no período reprodutivo é maior quando a elevação da temperatura ocorre entre 10 dias antes até cinco dias após a antese, ainda que por um curto período de duração. Nesse estágio, a elevação da temperatura causa redução na fertilidade das espiguetas e ausência de grãos. No entanto, quando o estresse é aplicado no início da emergência da panícula ou início do enchimento de grãos, causa decréscimo na fertilidade da espiguetas e no peso individual dos grãos (Prasad et al., 2015). O decréscimo na produção de sorgo pode ocorrer tanto sob elevadas ou baixas temperaturas. Isso é decorrente da suscetibilidade do grão de pólen à variação de temperatura, uma vez que há maior propensão à ocorrência de processos oxidativos, reduzindo a viabilidade do grão de pólen e, conseqüentemente, a produção de sementes (Djanaguiraman et al., 2018).

A tolerância de plântulas de sorgo sob elevadas temperaturas foi relacionada à maior produção de ácidos graxos insaturados para compor as membranas celulares, juntamente com melhor defesa do sistema antioxidante. Com isso, houve menor geração de espécies reativas de oxigênio e menores danos celulares nas plântulas com maior tolerância. Essas plântulas também apresentaram menores danos aos fotossistemas (menor decréscimo na



eficiência do fotossistema II - Fv/Fm) (Guo et al., 2016). Recentemente, foi verificada a existência em sorgo de uma proteína membro da família GRBP, denominada SbGRBP, que é rica em fragmentos de glicina. Esta proteína está presente no núcleo e no citosol e é modulada por  $Ca^{+2}$ /calmodulina em resposta às elevadas temperaturas, provavelmente contribuindo para a termotolerância de plantas de sorgo (Singh et al., 2017a).

A ocorrência do frio reduziu significativamente a assimilação de  $CO_2$  e foram encontradas regiões do genoma que estivessem relacionadas com, pelo menos, uma variação nas plantas sob as condições de cultivo. Foram encontrados marcadores relacionados aos traços de fluorescência da clorofila e de assimilação de carbono (fotossíntese) em diferentes cromossomos. Finalmente, nessas regiões foram encontrados genes candidatos relacionados a carotenoides, fitormônios, tioredoxina, componentes do fotossistema II e antioxidantes. Essas descobertas contribuirão para o processo de melhoramento de sorgo para tolerância ao frio (Ortiz et al., 2017).

Em razão da suscetibilidade do sorgo às variações de temperatura, estudos vêm sendo realizados para acesso a bancos de germoplasma para encontrar pontos de variação do genoma que auxiliem em programas de melhoramento dessa cultura para adaptação em regiões sujeitas a temperaturas extremas. Em plântulas, foi observada extensiva variação nas respostas às baixas e às elevadas temperaturas entre os acessos do germoplasma testados. Grande parte dos genes que eram relacionados à síntese de antocianinas e de carboidratos solúveis totais foram encontrados nos testes de plântulas sob estresse por frio. Outros que foram relacionados à síntese de açúcares e das vias de transporte de íons foram verificados em plântulas sob estresse por calor. Esse conhecimento contribuirá para o desenvolvimento de linhagens resistentes às variações de temperatura, assim como para caracterização de genes relacionados à tolerância à variação de temperatura (Chopra et al., 2017).

Experimentos em campo e condições controladas com plântulas de sorgo sob baixas temperaturas, com fenotipagem e caracterização por marcadores, identificaram prováveis regiões de cromossomos ligadas à tolerância ao frio. Após os ensaios de campo e a realização de QTL, foram encontrados prováveis genes relacionados à tolerância de plântulas de sorgo ao frio, que lhes permite crescer e se desenvolver (Parra-Londono et al., 2018).

Visando estratégias de mitigação dos efeitos negativos da elevada

temperatura, realizou-se a aplicação de extratos de moringa (*Moringa oleifera*) 3% por *priming* de sementes e/ou aplicação foliar. O extrato de moringa melhorou os parâmetros de crescimento e o conteúdo de clorofila, levando as plantas à maior produção forrageira, além da maior produção de biomassa seca (Ahmad et al., 2016). A aplicação foliar de nanopartículas de selênio em plantas de sorgo sob elevadas temperaturas cresceu a atividade das enzimas antioxidantes e reduziu a quantidade de agentes oxidantes, além de ter aumentado a quantidade de fosfolipídeos insaturados nas membranas celulares. Com isso, possibilitou maior porcentagem de germinação dos grãos de pólen, o que levou à maior produção das plantas (Djanaguiraman et al., 2018).

## **O Estresse Salino na Planta de Sorgo**

O estresse salino ocorre geralmente nas regiões áridas e semiáridas, assim como naquelas áreas que dependem da irrigação. A salinidade depende das características do solo, do manejo da irrigação e do solo, da qualidade da água e das condições climáticas (Prisco; Gomes-Filho, 2010).

A resposta à salinidade está relacionada a uma variedade de alterações fisiológicas relacionadas ao estresse osmótico, desbalanço iônico e desbalanço nutricional (Zörb et al., 2019). Inicialmente há o estresse osmótico, em que a queda no potencial osmótico externo impede a absorção de água pelas raízes e, em seguida, ocorre a toxicidade em resposta ao excesso de íons  $\text{Na}^+$  absorvidos. Essa alteração na disponibilidade de íons por causa da salinidade também altera a absorção de nutrientes, causando desbalanço nutricional (Zörb et al., 2019).

O sorgo tem apresentado redução de crescimento da planta e do alongamento foliar, acúmulo de íons tóxicos e solutos orgânicos, assim como decréscimo na concentração de  $\text{K}^+$  nas folhas. Essas alterações são mais acentuadas em plantas de genótipos sensíveis à salinidade (Lacerda et al., 2003). No que se refere à capacidade de recuperação pós-estresse, o particionamento do carbono, as alterações na absorção, transporte e realocação de sais parecem ser mais importantes para a sobrevivência das plantas do que o acúmulo de solutos orgânicos em folhas (Lacerda et al., 2005).

Existe uma variação entre as cultivares de sorgo para a tolerância à salinidade, que reflete diretamente na produção de grãos dessas cultivares sob condições de estresse salino (Hassanein et al., 2010). Estudos de

screening para determinação da tolerância de sorgo à salinidade têm sido realizados visando a indicação das cultivares mais indicadas para cultivo em áreas sujeitas à salinidade (Hassanein et al., 2010). Dessa maneira, cultivares tolerantes à salinidade estão sendo plantadas em regiões com solos salinos, onde vêm apresentando grande potencial para a produção de bioetanol quando cultivadas sob salinidade moderada (Vasilakoglou et al., 2011). As características apresentadas pelas cultivares mais tolerantes estão relacionadas ao maior crescimento e à maior produção de biomassa em relação às cultivares mais sensíveis. Isso pode se dever ao fato de que as plantas que apresentam determinada tolerância às condições de estresse podem apresentar modificações morfoanatômicas e metabólicas que as permitam lidar com o estresse sem elevado investimento em energia, de modo que haja perdas mínimas no crescimento em relação às plantas sensíveis.

Diante das variações na tolerância à salinidade, esforços vêm sendo realizados no sentido de aumento da tolerância de sorgo à salinidade. Com isso, estão ocorrendo estudos relacionados à aplicação de substâncias visando à mitigação do estresse, assim como a identificação de genes de tolerância à salinidade para programas de melhoramento genético do sorgo. Um estudo transcriptômico mostrou que há diferença na expressão de genes de regulação transcricional, transdução de sinais e metabolismo secundário entre as cultivares sensível e tolerante, principalmente receptores de quinases e fatores de transcrição (Cui et al., 2018). Em outro estudo com cultivares com tolerância contrastante à salinidade verificou-se que os genes diferencialmente expressos entre as duas cultivares eram aqueles do metabolismo do carbono. Na cultivar tolerante ocorreu aumento de genes que codificam enzima NADP<sup>+</sup> málica e sintase da sacarose, enquanto houve redução dos genes de invertase. Além disso, os genes relacionados à estrutura dos fotossistemas e ao transporte de elétrons foram menos alterados na cultivar tolerante (Sui et al., 2015).

Um estudo desenvolvido com *Sorghum bicolor*, que apresenta tolerância à salinidade, mostrou que os genes induzidos pela salinidade eram relacionados à fotossíntese, metabolismo de energia (carboidratos, lipídeos, aminoácidos, coenzimas e íons), síntese ou manutenção de constituintes da parede e da membrana celulares, transdução de sinais, regulação transcricional e canais de água (Dai et al., 2016).

Uma vez que os genes ligados à tolerância tenham sido identificados, existem processos mais prolongados para o melhoramento de sorgo para

tolerância à salinidade, no entanto, são processos mais onerosos e demorados para o resultado final. Nesse sentido, também existem pesquisadores voltados para a descoberta de produtos que sejam capazes de mitigar o efeito da salinidade sobre o sorgo.

O silício é capaz de promover a tolerância de plantas de sorgo à salinidade pela redução do estresse osmótico e iônico (Yin et al., 2013). A aplicação de silício comprovadamente reduz a absorção de íons  $\text{Na}^+$  e promove a tolerância de plantas à salinidade pela deposição nas raízes, impedindo a absorção de sal pelas raízes (Guo et al., 2016). Além disso, Si também alivia os danos causados à condutividade hidráulica das raízes pela maior expressão e atividade das aquaporinas, mantendo as trocas gasosas e reduzindo o estresse osmótico (Liu et al., 2015).

A aplicação da mistura dos extratos de substâncias húmicas e de moringa também é capaz de mitigar os efeitos da salinidade sobre plantas de sorgo. Isso se deveu à promoção do crescimento e da atividade fotoquímica dessas plantas, além de aumentar a produção de hormônios vegetais e de osmoprotetores, aumentando a atividade do sistema antioxidante em relação às plantas não tratadas (Desoky et al., 2018). Hormônios vegetais, tais como giberelinas, citocininas e ácido salicílico, atuam na promoção da tolerância à salinidade. A atuação desses fitormônios está geralmente relacionada à modulação no balanço hormonal que controla as respostas das plantas à salinidade (Nimir et al., 2015, 2017; Forghani et al., 2018; Zhu et al., 2019). Enquanto giberelinas e citocininas estão mais relacionadas com a promoção das trocas gasosas, o ácido salicílico reduz a permeabilidade da membrana celular e o conteúdo de  $\text{Na}^+$ , reduzindo o estresse iônico das plantas sob salinidade (Nimir et al., 2015). Além disso, priming de sementes com a concentração adequada desses mesmos hormônios promove a germinação, o crescimento inicial e a atividade do sistema antioxidante de plântulas de sorgo sob salinidade e elevadas temperaturas (Nimir et al., 2015; Zhu et al., 2019).

## **O Estresse por Metais na Planta de Sorgo**

Conforme apresentado anteriormente, existem variações nas respostas de plantas de sorgo a alagamento, temperaturas extremas, salinidade e déficit hídrico. Finalmente, também existem relatos de utilização do sorgo em áreas com elevadas concentrações de metais, seja visando ampliação do cultivo em áreas consideradas marginais (Dhawi et al., 2016), ou seja, pretendendo a

fitorremediação em áreas contaminadas (Jia et al., 2016; Naeini; Rad, 2018). Neste sentido, surge o questionamento acerca da utilização de cereais para revegetação de áreas de rejeitos contaminados (Sharma; Nagpal, 2018), considerando que a absorção do metal vai depender da concentração do metal no meio, da espécie utilizada e do tecido analisado (Bashmakov et al., 2017).

Estudos vêm sendo realizados na busca de cereais que sejam cultivados em locais propensos à biodisponibilidade de metais (Vamerali et al., 2010), cuja característica mais desejada é a menor taxa de translocação do metal para a parte aérea. Por outro lado, os casos de elevada translocação de metais na parte aérea dos cereais acaba sendo uma resposta interessante para programa de fitorremediação, em que há correta destinação dessas plantas para garantir a retirada dos metais do ambiente por meio de processamento da biomassa (Raskin et al., 1997). Nesses casos, a biomassa das plantas poderá, por exemplo, ser utilizada para a geração de biocombustíveis (Rizwan et al., 2017; Zuo et al., 2019).

No caso do sorgo, a espécie é tolerante ao excesso de níquel e manganês, sendo o excesso do metal mantido nas raízes (Serme et al., 2015; Naeini; Rad, 2018). Ademais, em concentrações moderadas de cádmio, plantas de sorgo absorvem o metal sem que haja prejuízos ao seu crescimento (Jia et al., 2016). Essa tolerância ao cádmio, juntamente com a elevada produção de biomassa, possibilitou a consideração do cultivo de sorgo para produção de bioetanol em áreas contaminadas com cádmio (Tian et al., 2015). A performance das plantas de sorgo também não foi alterada pela presença de cromo no substrato de cultivo, demonstrando a tolerância da espécie ao metal (Padmapriya et al., 2016). Essa espécie também pode ser cultivada em áreas sujeitas à contaminação por céσιο e estrôncio, uma vez que acumula esses metais principalmente em sua parte aérea (Wang et al., 2017a, 2017b).

O desempenho das plantas de sorgo pode ser melhorado pelo uso de técnicas que mitiguem os efeitos dos metais pesados nessas plantas. Experimentos conduzidos em casa de vegetação mostram que a inoculação com micorrizas e com bactérias promotoras de crescimento resistentes a metais favorece o crescimento e desenvolvimento de sorgo cultivado em solos marginais (Dhawi et al., 2016; El-Meihy et al., 2019). Isso ocorre exatamente porque esses microrganismos mitigam o efeito negativo dos metais pesados sobre as plantas, que sobrevivem a essas condições com maior capacidade de bioacumulação de metais (El-Meihy et al., 2019). Em campo, a aplicação

de lodo de esgoto ao solo compactado melhorou as características do solo, permitindo maior absorção de metais juntamente com melhor performance das plantas de sorgo (Zuo et al., 2019). Inclusive a utilização de lodo de esgoto municipal foi apontada como propulsora de maior acúmulo de biomassa em sorgo, favorecendo a utilização dessas plantas para produção de biocombustíveis (Kołodziej et al., 2015).

## **Referências**

ADAMS, C. B.; ERICKSON, J. E. Yield enhancement by short-term imposition of severe water deficit in the vegetative growth stage of grain sorghum. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 203, n. 4, p. 309-314, 2017.

AHMAD, W.; NOOR, M. A.; AFZAL, I.; BAKHTAVAR, M. A.; NAWAZ, M. M.; SUN, X.; ZHOU, B.; MA, W.; ZHAO, M. Improvement of sorghum crop through exogenous application of natural growth-promoting substances under a changing climate. **Sustainability**, v. 8, n. 12, article 1330, 2016.

ALMODARES, A.; MOSTAFAFI DARANY, S. M. Effects of planting date and time of nitrogen application on yield and sugar content of sweet sorghum. **Journal of Environmental Biology**, v. 27, n. 3, p. 601-605, 2006.

AROCA, R.; TOGNONI, F.; IRIGOYEN, J. J.; SANCHEZ-DIAS, M.; PARDOSSI, A. Different root low temperature response of two maize genotypes differing in chilling sensitivity. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 39, n. 12, p. 1067-1073, 2001.

ASSEFA, Y.; STAGGENBORG, S. A. Phenotypic changes in grain sorghum over the last five decades. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 197, n. 4, p. 249-257, 2011.

ÁVILA, R. **Indução de tolerância à seca em sorgo cultivado sob déficit hídrico e suplementada com silício e nitrato de potássio no pré-florescimento**. 2018. 123 p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2018.

BARNABÁS, B.; JÄGER, K.; FEHÉR, A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, n. 1, p. 11-38, 2008.

BASHMAKOV, D. I.; KLUCHAGINA, A. N.; MALEC, P.; STRZATKA, K.; LUKATKIN, A. S. Lead accumulation and distribution in maize seedlings: relevance to biomass production and metal phytoextraction. **International Journal of Phytoremediation**, v. 19, n. 11, article 6514, 2017.

BECHOUX, N.; BERNIER, G.; LEJEUNE, P. Environmental effects on the early stages of tassel morphogenesis in maize (*Zea mays* L.). **Plant, Cell and Environment**, v. 23, n. 1, p. 91-98, 2000.

BENNETT, W.; TUCKER, B.; MAUNDER, A. **Modern grain sorghum production**. Iowa: Iowa State University Press, 1990.

BERENJI, J.; DAHLBERG, J.; SIKORA, V.; DRAGANA, L. Origin, history, morphology, production, improvement, and utilization of broomcorn [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] in Serbia. **Economic Botany**, v. 65, n. 2, p. 190-208, 2011.

BHOSALE, S. U.; STICH, B.; RATTUNDE, H. F. W.; WELTZIEN, E.; HAUSSMANN, B. I. G.; HASH, C. T.; RAMU, P.; CUEVAS, H. E.; PATERSON, A. H.; MELCHINGER, A. E.; PARZIES, H. K. Association analysis of photoperiodic flowering time genes in west and central African sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. **BMC Plant Biology**, v. 12, article 32, 2012.

BIBI, A.; SADAQAT, H. A.; AKRAM, H. M.; MOHAMMED, M. I. Physiological markers for screening sorghum (*Sorghum bicolor*) germplasm under water stress condition. **International Journal of Agriculture and Biology**, v. 12, n. 3, p. 451-455, 2010.

BORÉM, A.; PIMENTEL, I.; PARRELA, R. A. C. (ed.). **Sorgo: do plantio à colheita**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2014. 275 p.

BUROW, G. B.; FRANKS, C. D.; ACOSTA-MARTINEZ, V.; XIN, Z. Molecular mapping and characterization of BLMC, a locus for profuse wax (bloom) and enhanced cuticular features of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.). **Theoretical Applied Genetics**, v. 118, p. 423-431, 2009.

CALVIÑO, M.; MESSING, J. Sweet sorghum as a model system for bioenergy crops. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 23, n. 3, p. 323-329, 2012.

CAMARGO, F. A. O.; SANTOS, G. A.; ZONTA, E. Alterações eletroquímicas em solos inundados. **Ciência Rural**, v. 29, n. 1, p. 171-180, 1999.

CASTRO, F. M. R.; BRUZI, A. T.; NUNES, J. A. R.; PARRELLA, R. A. C.; LOMBARDI, G. M. R.; ALBUQUERQUE, C. J. A.; LOPES, M. Agronomic and energetic potential of biomass sorghum genotypes. **American Journal of Plant Sciences**, v. 6, n. 6, p. 1862-1873, 2015.

CHEN, D.; WANG, S.; XIONG, B.; CAO, B.; DENG, X. Carbon/nitrogen imbalance associated with drought-induced leaf senescence in sorghum bicolor. **PLoS One**, v. 10, n. 8, e0137026, 2015.

CHOPRA, R.; BUROW, G.; BURKE, J. J.; GLADMAN, N.; XIN, Z. Genome-wide association analysis of seedling traits in diverse sorghum germplasm under thermal stress. **BMC Plant Biology**, v. 17, article 12, 2017.

CICHINO, M.; RATTALINO EDREIRA, J.; URIBELANEA, M.; OTEGUI, M. Heat stress in field-grown maize: response of physiological determinants of grain yield. **Crop Science**, v. 50, n. 4, p. 1438-1448, 2010.

CLERGET, B.; DINGKUHN, M.; GOZÉ, E.; RATUNDE, H. F. W.; NEY, B. Variability of phyllochron, plastochron and rate of increase in height in photoperiod-sensitive Sorghum varieties. **Annals of Botany**, v. 101, n. 4, p. 579-594, 2008.



CUI, J.; REN, G.; QIAO, H.; XIANG, X.; LUANG, L.; CHANG, J. Comparative transcriptome analysis of seedling stage of two sorghum cultivars under salt stress. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 37, p. 986-998, 2018.

DAI, L. Y.; DE YIN, K.; ZHANG, Y. X.; YU, C. Q. Screening and analysis of soda saline-alkali stress induced up-regulated genes in sugar sorghum. **Maydica**, v. 61, p. 1-9, 2016.

DESOKY, E. S. M.; MERWAD, A. R. M.; RADY, M. M. Natural biostimulants improve saline soil characteristics and salt stressed-sorghum performance. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 49, n. 8, p. 967-983, 2018.

DEVNARAIN, N.; CRAMPTON, B. G.; CHIKWAMBA, R.; BECKER, J. V. W.; O'KENNEDY, M. M. Physiological responses of selected African sorghum landraces to progressive water stress and re-watering. **South African Journal of Botany**, v. 103, p. 61-69, 2016.

DHAWI, F.; DATTA, R.; RAMAKRISHNA, W. Mycorrhiza and heavy metal resistant bacteria enhance growth, nutrient uptake and alter metabolic profile of sorghum grown in marginal soil. **Chemosphere**, v. 157, p. 33-41, 2016.

DIMKPA, C. O.; SINGH, U.; BINDRABAN, P. S.; ELMER, W. H.; GARDEA-TORRESDEY, J. L.; WHITE, J. C. Zinc oxide nanoparticles alleviate drought-induced alterations in sorghum performance, nutrient acquisition, and grain fortification. **Science of the Total Environment**, v. 688, p. 926-934, 2019.

DJANAGUIRAMAN, M.; PERUMAL, R.; JAGADISH, S. V. K.; CIAMPITTI, I. A.; WELTI, R.; PRASAD, P. V. V. Sensitivity of sorghum pollen and pistil to high-temperature stress. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 5, p. 1065-1082, 2018.

DOGGETT, H. (ed.). **Sorghum**. 2 ed. London: Longman, 1988.

DOGGETT, H. Physiology and agronomy. In: DOGGETT, H. (ed.). **Sorghum**. London: Longman, 1970. p. 180-211.

EASTIN, J. Photosynthesis and translocation in relation to plant development. In: RAO, N.; HOUSE, L. (ed.). **Sorghum in seventies**. New Delhi: Oxford & IBH, 1972. p. 214-246.

EL-MEIHY, R. M.; ABOU-ALY, H. E.; YOUSSEF, A. M.; TEWFIKE, T. A.; EL-ALKSHAR, E. A. Efficiency of heavy metals-tolerant plant growth promoting bacteria for alleviating heavy metals toxicity on sorghum. **Environmental and Experimental Botany**, v. 162, p. 295-301, 2019.

FORGHANI, A. H.; ALMODARES, A.; EHSANPOUR, A. A. Potential objectives for gibberellic acid and paclobutrazol under salt stress in sweet sorghum (*Sorghum bicolor* [L.] Moench cv. Sofra). **Applied Biological Chemistry**, v. 61, p. 113-124, 2018.

FORNASIERI FILHO, D.; FORNASIERI, J. **Manual da cultura do sorgo**. Jaboticabal: FUNEP, 2009.

FRACASSO, A.; TRINDADE, L. M.; AMADUCCI, S. Drought stress tolerance strategies revealed by RNA-Seq in two sorghum genotypes with contrasting WUE. **BMC Plant Biology**, v. 16, article 115, 2016.

GHATE, T.; DESHPANDE, S.; BHARGAVA, S. Accumulation of stem sugar and its remobilisation in response to drought stress in a sweet sorghum genotype and its near-isogenic lines carrying different stay-green loci. **Plant Biology**, v. 19, n. 3, p. 396-405, 2017.

GUO, Y.; LIU, S.; YANG, Z.; TIAN, S.; SUI, N. Responses of unsaturated fatty acid in membrane lipid and antioxidant enzymes to chilling stress in sweet sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) seedling. **Journal of Agricultural Science**, v. 8, n. 9, p. 71-83, 2016.

HASSANEIN, M. S.; AHMED, A. G.; ZAKI, N. M. Growth and productivity of some sorghum cultivars under saline soil condition. **Journal of Applied Science Research**, v. 6, n. 11, p. 1603-1611, 2010.

HATFIELD, J. L.; PRUEGER, J. H. Temperature extremes: effect on plant growth and development. **Weather and Climate Extremes**, v. 10, p. 4-10, 2015.

HAUSSMANN, B. I. G.; FRED RATTUNDE, H.; WELTZIEN-RATTUNDE, E.; TRAORÉ, P. S. C.; BROCKE, K. V.; PARZIES, H. K. Breeding strategies for adaptation of pearl millet and sorghum to climate variability and change in West Africa. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 198, n. 5, p. 327-339, 2012.

JIA, W.; LV, S.; FENG, J.; LI, J.; LI, X.; LI, S. Morphophysiological characteristic analysis demonstrated the potential of sweet sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) in the phytoremediation of cadmium-contaminated soils. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 23, p. 18823-18831, 2016.

JOHNSON, S. M.; CUMMINS, I.; LIM, F. L.; SLABAS, A. R.; KNIGHT, M. R. Transcriptomic analysis comparing stay-green and senescent *Sorghum bicolor* lines identifies a role for proline biosynthesis in the stay-green trait. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 22, p. 7061-7073, 2015.

KADAM, S.; ABRIL, A.; DHANAPAL, A. P.; KOESTER, R. P.; VERMERRIS, W.; JOSE, S.; FRITSCHI, F. B. Characterization and regulation of aquaporin genes of sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) moench] in response to waterlogging stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, article 862, 2017.

KOŁODZIEJ, B.; ANTONKIEWICZ, J.; STACHYRA, M.; BIELINSKA, E, J.; WISNIEWSKI, J.; LUCHOWSKA, K.; KWIATKOWSKI, C. Use of sewage sludge in bioenergy production: a case study on the effects on sorghum biomass production. **European Journal of Agronomy**, v. 69, p. 63-74, 2015.

LACERDA, C. F.; CAMBRAIA, J.; OLIVA, M. A.; RUIZ, H. A.; PRISCO, J. T. Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 49, n. 2, p. 107-120, 2003.

LACERDA, C. F.; CAMBRAIA, J.; OLIVA, M. A.; RUIZ, H. A. Changes in growth and in solute concentrations in sorghum leaves and roots during salt stress recovery. **Environmental and Experimental Botany**, v. 54, n. 1, p. 69-76, 2005.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. 3. ed. São Carlos: RiMA, 2006.

LINO, L. de O. **Características anatômicas e fisiológicas de genótipos de sorgo contrastantes para tolerância à seca**. 2011. 85 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2011.

LIU, P.; YIN, L.; WANG, S.; ZHANG, M.; DENG, X.; ZHANG, S.; TANAKA, K. Enhanced root hydraulic conductance by aquaporin regulation accounts for silicon alleviated salt-induced osmotic stress in sorghum bicolor L. **Environmental and Experimental Botany**, v. 111, p. 42-51, 2015.

LOPES, M. S.; ARAUS, J. L.; VAN HEERDEN, P. D. R.; FOYER, C. H. Enhancing drought tolerance in C 4 crops. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 9, p. 3135-3153, 2011.

MAGALHÃES, P. C.; SOUZA, T. C. de; MAY, A.; LIMA FILHO, O. F. de; SANTOS, F. C. dos; MOREIRA, J. A. A.; LEITE, C. E. do P.; ALBUQUERQUE, C. J. B.; FREITAS, R. S. de. Exigências edafoclimáticas e fisiologia da produção. In: BORÉM, A.; PIMENTEL, L. D.; PARRELLA, R. A. da C. (ed.). **Sorgo: do plantio à colheita**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2014. p. 58-88.

MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F. O. M.; RODRIGUES, J. A. S. Ecofisiologia. In: RODRIGUES, J. A. S. (ed.). **Cultivo do sorgo**. 4. ed. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2008. (Embrapa Milho e Sorgo. Sistemas de Produção, 2).

MITTLER, R.; FINKA, A.; GOLOUBINOFF, P. How do plants feel the heat? **Trends in Biochemical Sciences**, v. 37, n. 3, p. 118-125, 2012.

MONTEIRO, M. C. D.; ANUNCIÇÃO FILHO, C. J.; TABOSA, J. N.; OLIVEIRA, F. J. de; REIS, O. V. dos; BASTOS, G. Q. Avaliação do desempenho de sorgo forrageiro para o semi-árido de Pernambuco. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 3, n. 1, p. 52-61, 2004.

NAEINI, J.; RAD, M. Y. Phytoremediation capability of nickel and manganese polluted soil by *Sorghum bicolor* L. **Iranian Journal of Plant Physiology**, v. 8, n. 3, p. 2427-2435, 2018.

NIMIR, N.; NIMIR, A.; SHIYAN, L.; GUISHENG, Z.; WENSHAN, G.; BAOLUO, M.; YONGHUI, W. Comparative effects of gibberellic acid, kinetin and salicylic acid on emergence, seedling growth and the antioxidant defence system of sweet sorghum (*Sorghum bicolor*) under salinity and temperature stresses. **Crop Pasture Science**, v. 62, n. 2, p. 145-157, 2015.

NIMIR, N.; ZHOU, G.; GUO, W.; MA, B.; LU, S.; WANG, Y. Effect of foliar application of GA3, kinetin, and salicylic acid on ions content, membrane permeability, and photosynthesis under salt stress of sweet sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 97, n. 3, p. 525-535, 2017.

NXELE, X.; KLEIN, A.; NDIMBA, B. K. Drought and salinity stress alters ROS accumulation, water retention, and osmolyte content in sorghum plants. **South African Journal of Botany**, v. 108, p. 261-266, 2017.

OGBAGA, C.; STEPIEN, P. Recovery after drought in two sorghum cultivars with differing drought tolerance. **Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Przyrodniczego we Wrocławiu**, v. 112, n. 611, p. 41-52, 2015.

OGBAGA, C. C.; STEPIEN, P.; DYSON, B. C.; RATTRAY, N. J. W.; ELLIS, D. I.; GOODACRE, R.; JOHNSON, G. N. Biochemical analyses of sorghum varieties reveal differential responses to drought. **PLoS One**, v. 11, n. 5, e0154423, 2016.

OGBAGA, C. C.; STEPIEN, P.; JOHNSON, G. N. Sorghum (*Sorghum bicolor*) varieties adopt strongly contrasting strategies in response to drought. **Physiologia Plantarum**, v. 152, n. 2, p. 389-401, 2014.

ORTIZ, D.; HU, J.; SALAS FERNANDEZ, M. G. Genetic architecture of photosynthesis in *Sorghum bicolor* under non-stress and cold stress conditions. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 16, p. 4545-4557, 2017.

PADMAPRIYA, S.; MURUGAN, N.; RAGAVENDRAN, C.; THANGABALU, R.; NATARAJAN, D. Phytoremediation potential of some agricultural plants on heavy metal contaminated mine waste soils, Salem District, Tamilnadu. **International Journal of Phytoremediation**, v. 18, n. 3, p. 288-294, 2016.

PARRA-LONDONO, S.; FIEDLER, K.; KAVKA, M.; SAMANS, B.; WIECKHORST, S.; ZACHARIAS, A.; UPTMOOR, R. Genetic dissection of early-season cold tolerance in sorghum: genome-wide association studies for seedling emergence and survival under field and controlled environment conditions. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 131, p. 581-595, 2018.

PARROTTA, L.; FALERI, C.; CRESTI, M.; CAI, G. Heat stress affects the cytoskeleton and the delivery of sucrose synthase in tobacco pollen tubes. **Planta**, v. 243, p. 43-63, 2016.

PAUL, C. **Agronomia del sorgo**: programa del mejoramiento del ICRISAT para América Latina. El Salvador: Centro de Tecnología Agrícola, 1990.

PRASAD, P. V. V.; DJANAGUIRAMAN, M.; PERUMAL, R.; CIAMPITTI, I. A. Impact of high temperature stress on floret fertility and individual grain weight of grain sorghum: sensitive stages and thresholds for temperature and duration. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, article 820, 2015.

PRISCO, J.; GOMES-FILHO, E. Fisiologia e bioquímica do estresse salino em plantas. In: GHEYI, H.; DIAS, N.; LACERDA, C. (ed.). **Manejo da salinidade na agricultura**. Fortaleza: Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade, 2010. p. 143-159.

RASKIN, I.; SMITH, R. D.; SALT, D. E. Phytoremediation of metals: using plants to remove pollutants from the environment. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 8, n. 2, p. 221-226, 1997.

RIZWAN, M.; ALI, S.; QAYYUM, M. F.; OK, Y. S.; ZIA-UR-REHMAN, M.; ABBAS, Z.; HANNAN, F. Use of maize (*Zea mays* L.) for phytomanagement of Cd-contaminated soils: a critical review. **Environmental Geochemistry and Health**, v. 39, n. 2, p. 259-277, 2017.

SAAD, M. M. A.; ABO-KOURA, H. A. Improvement of Sorghum (*Sorghum bicolor* l. Moench) growth and yield under drought stress by inoculation with *Bacillus cereus* and foliar application of potassium silicate. **Environmental, Biodiversity and Soil Security**, v. 2, article 16, 2018.

SANS, L. M. A.; MORAIS, A. V. de C. de; GUIMARÃES, D. P. **Época de plantio de sorgo**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2003. 4 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Comunicado Técnico, 80).

SERME, I.; OUATTARA, K.; LOGAH, V.; TAONDA, J. B.; PALE, S.; QUANSAH, C.; ABAIDOO, C. R. Impact of tillage and fertility management options on selected soil physical properties and sorghum yield. **International Journal of Biological and Chemical Sciences**, v. 9, n. 3, p. 1154-1170, 2015.

SHABALA, S. Physiological and cellular aspects of phytotoxicity tolerance in plants: the role of membrane transporters and implications for crop breeding for waterlogging tolerance. **New Phytologist**, v. 190, n. 2, p. 289-298, 2011.

SHARMA, A.; NAGPAL, A. K. Soil amendments: a tool to reduce heavy metal uptake in crops for production of safe food. **Reviews in Environmental Science Bio/Technology**, v. 17, p. 187-203, 2018.

SHARMA, A. D.; SINGH, N.; KANG, J. K. Short-term waterlogging-induced changes in phosphatase activities in shoots and roots of sorghum seedlings: role of phosphatases during waterlogging in relation to phosphorus. **General and Applied Plant Physiology**, v. 31, n. 1/2, p. 71-79, 2005.

SILVA, A. G.; ROCHA, V. S.; CECON, P. R.; PORTUGAL, A. F.; PINA FILHO, O. C. Avaliação dos Caracteres agronômicos de cultivares de sorgo forrageiro sob diferentes condições termofotoperiódicas. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 4, n. 1, p. 28-44, 2005.

SILVA, E. M. da. **Características associadas à tolerância a seca em híbridos de sorgo contrastantes**: uma abordagem morfoanatômica, fisiológica e bioquímica. 2018. 53 p. Tese (Doutorado em Botânica Aplicada) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2018.

SINGH, S.; VIRDI, A. S.; JASWAL, R.; CHAWLA, M.; KAPOOR, S.; MOHAPATRA, S. B.; MANOJ, N.; PAREEK, A.; KUMAR, S.; SINGH, P. A temperature-responsive gene in sorghum encodes a glycine-rich protein that interacts with calmodulin. **Biochimie**, v. 137, p. 115-123, 2017a.

SINGH, V.; NGUYEN, C. T.; McLEAN, G.; CHAPMAN, S. C.; ZHENG, B.; OOSTEROM, E. J. van; HAMMER, G. L. Quantifying high temperature risks and their potential effects on sorghum production in Australia. **Field Crops Research**, v. 211, p. 77-88, 2017b.

SOUZA, T. Ecofisiologia e suas implicações no manejo cultural do milho safrinha. In: SEMINÁRIO NACIONAL [DE] MILHO SAFRINHA, 14., 2017, Cuiabá. **Construindo sistemas de produção sustentáveis e rentáveis: livro de palestras**. Sete Lagoas: Associação Brasileira de Milho e Sorgo, 2017. p. 43-85.

SOUZA, T. C. de; SOUZA, K. R. D. de; MAGALHÃES, P. C. Respostas morfofisiológicas do milho e sorgo sob déficit hídrico. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 32., 2018, Lavras. **Soluções integradas para os sistemas de produção de milho e sorgo no Brasil: livro de palestras**. Sete Lagoas: Associação Brasileira de Milho e Sorgo, 2018. p. 576-621.

SUI, N.; YANG, Z.; LIU, M.; WANG, B. Identification and transcriptomic profiling of genes involved in increasing sugar content during salt stress in sweet sorghum leaves. **BMC Genomics**, v. 16, article 534, 2015.

TABOSA, J. N.; REIS, O. V. dos; BRITO, A. R. de M. B.; MONTEIRO, M. C. D.; SIMPLÍCIO, J. B.; OLIVEIRA, J. A. C. de; SILVA, F. G. da; AZEVEDO NETO, A. D. de; DIAS, F. M.; LIRA, M. de A.; TAVARES FILHO, J. J.; NASCIMENTO, M. M. A. do; LIMA, L. E. de; CARVALHO, H. W. L. de; OLIVEIRA, L. R. de. Comportamento de cultivares de sorgo forrageiro em diferentes ambientes agroecológicos dos estados de Pernambuco e Alagoas. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 1, n. 2, p. 47-58, 2002.



TACK, J.; LINGENFELSER, J.; JAGADISH, S. V. K. Disaggregating sorghum yield reductions under warming scenarios exposes narrow genetic diversity in US breeding programs. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 114, n. 35, p. 9296-9301, 2017.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2004.

THAKUR, P.; KUMAR, S.; MALIK, J. A.; BERGER, J. D.; NAYYAR, H. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. **Environmental of Experimental Botany**, v. 67, n. 3, p. 429-443, 2010.

TIAN, Y. L.; ZHANG, H. Y.; GUO, W.; WEI, X. F. Morphological responses, biomass yield, and bioenergy potential of sweet sorghum cultivated in cadmium-contaminated soil for biofuel. **International Journal of Green Energy**, v. 12, n. 6, p. 577-584, 2015.

VAMERALI, T.; BANDIERA, M.; MOSCA, G. Field crops for phytoremediation of metal-contaminated land: a review. **Environmental Chemistry Letters**, v. 8, p. 1-17, 2010.

VANDERLIP, R.; REEVES, H. Growth stages of sorghum. **Agronomy Journal**, v. 64, n. 1, p. 13-16, 1972.

VASILAKOGLU, I.; DHIMA, K.; KARAGIANNIDIS, N.; GATSIS, T. Sweet sorghum productivity for biofuels under increased soil salinity and reduced irrigation. **Field Crops Research**, v. 120, n. 1, p. 38-46, 2011.

VON PINHO, R.; FIORINI, I.; SANTOS, A. Botânica do sorgo. In: BORÉM, A.; PIMENTEL, I.; PARRELA, R. A. C. (ed.). **Sorgo: do plantio à colheita**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2014. p. 37-57.

WANG, X.; CHEN, C.; WANG, J. Phytoremediation of strontium contaminated soil by *Sorghum bicolor* (L.) Moench and soil microbial community-level physiological profiles (CLPPs). **Environmental Science and Pollution Research**, v. 24, p. 7668-7678, 2017a.

WANG, X.; CHEN, C.; WANG, J. Cs phytoremediation by *Sorghum bicolor* cultivated in soil and in hydroponic system. **International Journal of Phytoremediation**, v. 19, n. 4, p. 402-412, 2017b.

WILCOX, C. S.; FERGUSON, J. W.; FERNANDEZ, G. C. J.; NOWAK, R. S. Fine root growth dynamics of four Mojave Desert shrubs as related to soil moisture and microsite. **Journal of Arid Environments**, v. 56, n. 1, p. 129-148, 2004.

YIN, L.; WANG, S.; LI, J.; TANAKA, K.; OKA, M. Application of silicon improves salt tolerance through ameliorating osmotic and ionic stresses in the seedling of *Sorghum bicolor*. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 35, p. 3099-3107, 2013.

ZHANG, F.; WANG, Y.; YU, H.; ZHU, K. Effect of excessive soil moisture stress on sweet sorghum: physiological changes and productivity. **Pakistan Journal of Botany**, v. 48, p. 1-9, 2016.

ZHANG, R.; ZHOU, Y.; YUE, Z.; CHEN, X.; CAO, X.; AI, X.; JIANG, C.; XING, Y. The leaf-air temperature difference reflects the variation in water status and photosynthesis of sorghum under waterlogged conditions. **PLoS One**, v. 14, n. 7, e0219209, 2019.

ZHU, G.; AN, L.; JIAO, X.; CHEN, X.; ZHOU, G.; McLAUGHLIN, N. Effects of gibberellic acid on water uptake and germination of sweet sorghum seeds under salinity stress. **Chilena Journal of Agricultural Research**, v. 79, n. 3, p. 415-424, 2019.

ZÖRB, C.; GEILFUS, C. M.; DIETZ, K. J. Salinity and crop yield. **Plant Biology**, v. 21, n. S1, p. 31-38, 2019.

ZUO, W.; GU, C.; ZHANG, W.; XU, K.; WANG, Y.; BAI, Y.; SHAN, B.; DAI, Q. Sewage sludge amendment improved soil properties and sweet sorghum yield and quality in a newly reclaimed mudflat land. **Science of the Total Environment**, v. 654, p. 541-549, 2019.