

Capítulo 12

Melhoramento de sorgo para tolerância à seca

*Cicero Beserra de Menezes
Karla Jorge da Silva
Geraldo Afonso de Carvalho Junior
Paulo César Magalhães
Robert Eugene Schaffert*

Introdução

O plantio de sorgo no Brasil ocorre principalmente durante a segunda safra nas regiões de Cerrado. Esse sistema pode apresentar limitações, como acidez do solo, fertilização subótima e eventos recorrentes de seca e temperatura, os quais podem desfavorecer ainda mais os cultivos de outros cereais, tais como o milho. Além disso, com a demanda crescente de fontes alternativas de proteína vegetal, novas fronteiras estão sendo abertas para o cultivo de sorgo, por exemplo, a região do Matopiba (Maranhão-Tocantins-Piauí-Bahia). Tal expansão apresenta desafios similares aos cultivos tradicionais do Cerrado. Assim, características como alto potencial produtivo, tolerância à acidez do solo, eficiência na aquisição de nutrientes sob condições de baixa fertilidade e tolerância à seca são indispensáveis nas cultivares recomendadas para esses sistemas.

Tolerância à Seca em Sorgo

A tolerância à seca é definida como a capacidade da planta de suportar o déficit hídrico, mantendo atividades fisiológicas adequadas para estabilizar e proteger a integridade celular e metabólica. Em sorgo, a expressão da tolerância à seca é o resultado da interação de múltiplos fatores ambientais e processos fisiológicos da planta (Tuinstra et al., 1998; Assefa et al., 2010), por meio de mecanismos de escape, prevenção da desidratação e tolerância à desidratação (Ludlow, 1993; Blum, 2004; Shehzad; Okuno, 2014; Fracasso et al., 2016).

O estresse hídrico pode ocorrer basicamente em duas épocas durante o desenvolvimento da planta de sorgo: em pré e pós-florescimento. No pré-

florescimento, o estresse ocorre entre as fases de diferenciação da panícula e de florescimento (estádios E4-E6). Já em pós-florescimento, o estresse acontece durante o enchimento de grãos (estádios E6-E8) (Nguyen et al., 1997b). Em ambos os estádios, o estresse reduz o rendimento de grãos substancialmente (Figura 1).

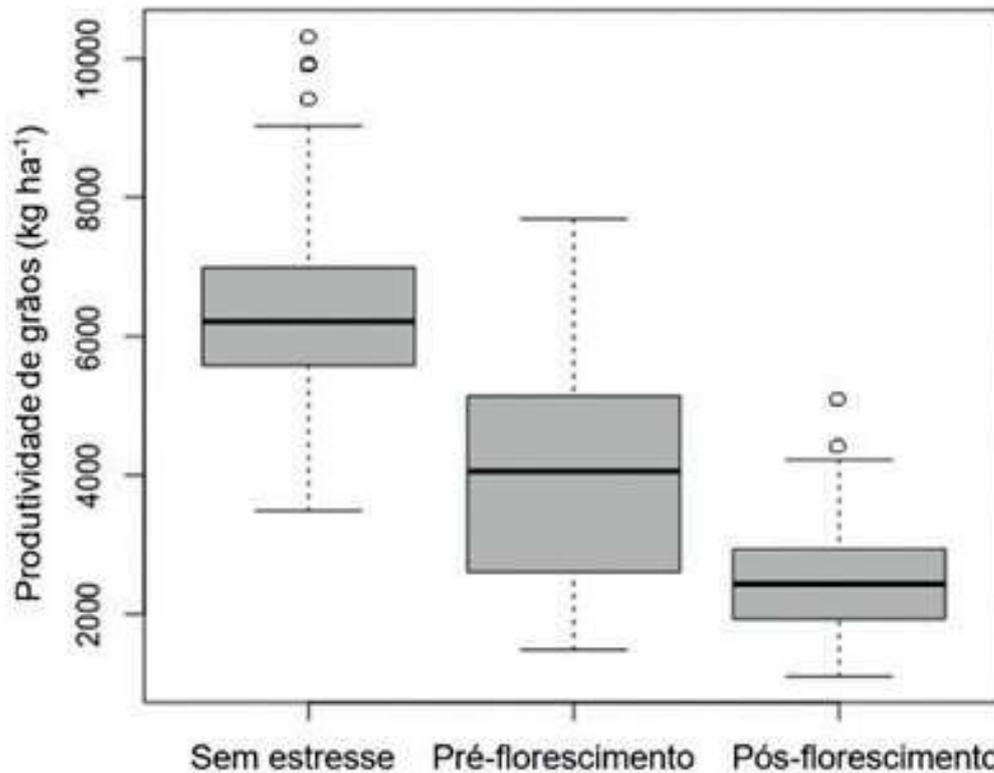


Figura 1. Produtividade de grãos em híbridos de sorgo cultivados sob três condições de água (sem déficit hídrico, déficit hídrico em pré-florescimento e déficit hídrico em pós-florescimento). Nova Porteirinha-MG, 2018.

Fonte: Batista (2018).

Mecanismos de Escape

A maturação precoce é um mecanismo de “escape da seca”, em que a cultura completa seu ciclo antes do início de déficits severos de umidade no solo. No plantio de segunda safra, onde o estresse pós-florescimento é comum, cultivares de maturação precoce podem escapar do estresse no final do seu ciclo. O aumento da precocidade reduz as taxas de evapotranspiração e a densidade de raízes em sorgo (Blum, 1979; Reddy; Patil, 2015), o que tende a reduzir a produtividade. Até certo ponto, a perda de rendimento pode ser compensada pelo aumento da densidade de plantio, mas essa estratégia deve ser estudada com cautela, pois depende do sistema de produção.

Desta forma, é importante que os programas de melhoramento

desenvolvam cultivares de ciclos variados (superprecoce, normal e tardio) no seu portfólio. Materiais de ciclos mais longos podem ser posicionados no início da janela de plantio, e híbridos superprecoces podem ficar para o fechamento dela. Híbridos que florescem entre 50 e 65 dias após a germinação são encontrados no mercado nacional, faixa desejável para o cultivo em segunda safra.

Prevenção da Desidratação

A prevenção da seca é um mecanismo para minimizar a falta de água ou garantir níveis satisfatórios de hidratação nos tecidos durante períodos de seca, mantendo o turgor e o volume das células. Tal mecanismo é possível através da absorção agressiva de água via sistema radicular extenso ou da redução da perda de água pela transpiração e outras vias não estomáticas, por exemplo, as cutículas da planta (Ludlow; Muchow, 1990; Amelework et al., 2015). O sorgo apresenta ambas as características, permitindo maiores níveis de tolerância em comparação a outros cereais.

O sorgo consegue extrair água de camadas profundas do solo porque possui mais raízes secundárias por unidade de raízes primárias do que outros cereais. Por exemplo, em comparação com o milho, o sorgo tem o dobro de raízes secundárias por unidade de raiz primária (Martin, 1930). Genótipos com grande número de raízes seminais e grande diâmetro de vasos nas raízes nodais e seminais apresentam maior tolerância à seca (Bawazir; Idle, 1989). Além disso, o sistema radicular do sorgo é mais extenso, fibroso e possui maior número de pelos absorventes (Magalhães et al., 2015).

As paredes celulares permitem às células vegetais desenvolverem enormes pressões hidrostáticas internas, denominadas pressão de turgor. A manutenção da pressão de turgor é essencial para muitos processos fisiológicos, incluindo expansão celular, abertura estomática, transporte no floema e vários processos de transporte através de membranas. A pressão de turgor também contribui para a rigidez e a estabilidade mecânica de tecidos vegetais não lignificados (Taiz et al., 2017).

Outra característica importante no sorgo é a presença de cera epicuticular. Acredita-se que altas concentrações de ceras aumentam a tolerância à seca nas plantas por causa de redução da temperatura e da perda de vapor d'água nas folhas (Jordan et al., 1983, 1984).

Tolerância à Desidratação

A tolerância à seca é um mecanismo pelo qual a planta mantém o metabolismo mesmo com baixo potencial hídrico. O desenvolvimento, a estrutura e as propriedades da superfície do dossel, a capacidade de ajustar a área foliar de acordo com a disponibilidade de umidade e os atributos funcionais, como o ajuste osmótico (AO), desempenham papéis importantes na regulação do uso de água pelas plantas cultivadas (Taiz et al., 2017).

O potencial de água da folha indica o status de água de toda a planta, e a manutenção de alto potencial está associada a mecanismos de prevenção de desidratação. Antes da floração, as plantas evitam a desidratação mantendo um alto potencial de água da folha, enquanto após a floração, as plantas evitam a desidratação mantendo maior turgor em um determinado nível de estresse de umidade (Rosenow et al., 1983). A condutância estomática e o enrolamento das folhas são considerados indicadores fisiológicos confiáveis de tolerância à seca (Kadioglu; Terzi, 2007) e associados com potencial de água na folha (Bittman; Simpson, 1989). O enrolamento da folha aumenta o fechamento estomático, aumentando a resistência da folha à perda de água (Amelework et al., 2015) ao diminuir a radiação incidente (Heckathorn; DeLucia, 1991).

Sob estresse moderado, o retardo no enrolamento das folhas pode estar associado ao crescimento e à produção das plantas. No entanto, sob condições severas de seca e estresse por calor, maior enrolamento das folhas pode estar associado a melhores chances de recuperação quando o estresse por umidade for aliviado (Blum et al., 1992).

O ajuste osmótico pode ser definido como o acúmulo ativo de solutos dentro do tecido da planta (tanto nas raízes quanto na parte aérea) em resposta à redução do potencial hídrico do solo, o que ajuda a manter o turgor de ambos, na medida em que as plantas são submetidas ao estresse hídrico (Morgan, 1984). Os solutos protegem as plantas do estresse por meio da contribuição para o ajuste osmótico, desintoxicação de espécies reativas de oxigênio reativo e estabilização de membranas e estruturas naturais de enzimas e proteínas (Farooq et al., 2009). O estresse hídrico pode causar peroxidação da membrana lipídica por espécies ativadas de oxigênio como resultado do comprometimento do transporte de elétrons nas plantas. A peroxidação lipídica no sorgo é muito mais baixa e ocorre mais tarde durante o estresse hídrico do que em outras culturas (Zhang; Kirkham, 1996b). Este processo também contribui para a tolerância do sorgo à seca.

No sorgo, a prolina (Sivaramakrishnan et al., 2006), a glicina betáina (Yang et al., 2003) e os açúcares funcionam como osmólitos que protegem as células da desidratação (Wood; Goldsbrough, 1997). O acúmulo de glicina betáina nas células pode ajudar as plantas a manter a água dentro das células ou proteger o componente celular da desidratação (Yang et al., 2003). Waldren e Teare (1974) observaram que, em condições de estresse hídrico, a prolina livre aumentou mais de 200 vezes no sorgo e mais de 60 vezes na soja. No entanto, o acúmulo de prolina livre não parece ser um bom indicador de estresse hídrico porque o sinal não ocorre até que haja uma necessidade crítica de água.

Em razão de todos esses fatores, o sorgo requer menos água para se desenvolver, sendo que o florescimento é o período mais crítico à falta de água (Aldrich et al., 1982). Por exemplo, o sorgo necessita de 271 kg de água para produzir 1 kg de matéria seca, enquanto o milho e o trigo necessitam de 372 e 505 kg de H₂O/kg de matéria seca, respectivamente.

Durante o ciclo, o sorgo granífero requer por volta de 25 mm de chuva após o plantio, 250 mm durante o crescimento e 25 a 50 mm durante a maturidade para uma produção satisfatória de grãos (Doggett, 1970). Quando comparado ao milho, o sorgo se sobressai em termos produtivos em condições de estresse hídrico. Porém, mesmo sendo um dos cereais mais tolerantes à seca, a espécie pode sofrer danos significativos durante o desenvolvimento da planta quando a restrição hídrica é intensa (Menezes et al., 2015; Batista, 2018).

Dentre os sintomas de suscetibilidade ao estresse hídrico em pré-florescimento destacam-se o enrolamento das folhas, presença de folhas mais eretas, descoloração de folhas, queima das pontas e bordas da lâmina foliar, efeito cela (maior produção nas panículas das extremidades do talhão), redução do tamanho do pedúnculo, aparecimento de falhas na panícula (*blasting*), aborto de flores e redução do tamanho da panícula (Rosenow et al., 1996; Jordan; Sullivan, 1982; Reddy et al., 2006). Além dos efeitos mencionados, o estresse em pré-florescimento também causa redução da altura da planta e acelera o período de florescimento (Batista, 2018).

Já a suscetibilidade à seca em pós-florescimento ocasiona morte prematura da planta, colapso do colmo, acamamento, aumento da suscetibilidade à podridão por *Macrophomina* e expressiva redução no tamanho da semente, principalmente na base da panícula (Reddy et al., 2006; Krupa et al., 2017). Comparativamente, efeitos antagônicos podem

ocorrer em órgãos específicos da planta se o estresse ocorre em pré ou pós-florescimento. Se o estresse ocorrer em pré-florescimento e a umidade voltar, o grão crescerá normalmente. Porém, se o estresse ocorrer em pós-florescimento, o tamanho do grão reduz de forma substancial (Batista, 2018). A diminuição da produtividade causada pelo estresse em pré-florescimento ocorre pela redução do número de grãos na panícula, ao contrário do que ocorre no estresse pós-florescimento, em que a redução do tamanho do grão é mais importante.

O índice de clorofila da planta reduz com o corte da irrigação no pré-florescimento, mas volta a aumentar se a umidade do solo retorna, mostrando recuperação na capacidade fotossintética da planta de sorgo. No estresse pós-florescimento, o índice de clorofila reduz significativamente após 30 dias de estresse, afetando o enchimento do grão, com consequente queda na produtividade (Batista, 2018).

Por causa da complexidade da interação entre plantas e estresse hídrico, não existe uma característica isolada que possa indicar a tolerância à seca. Portanto, devemos nos concentrar em uma abordagem holística para desenvolver cultivares mais adaptadas a essa condição (Magalhães; Durães, 2003).

Genética da Resistência à Seca

Alguns caracteres em sorgo, tais como *stay-green*, volume de raiz, índice de área foliar, altura de planta e índice de colheita, mostraram altos valores para coeficientes de variação fenotípico e genotípico, com estimativas altas de herdabilidade e ganho genético esperado, indicando a presença de efeito aditivo no controle destes caracteres (Vinodhana et al., 2009). Observou-se também alta variação genotípica para massa seca de raiz e perda de massa de folhas excisadas entre caracteres relacionados à folha no estágio de plântula (Ali et al., 2009).

Menezes et al. (2015), avaliando rendimento de grãos em 25 linhagens de sorgo em campo, em condições de controle e com a presença de estresse hídrico, encontraram herdabilidade média no sentido amplo de 88% para rendimento de grãos, mostrando que é possível fazer seleção de sorgo para tolerância à seca em campo. *Stay-green*, teor de clorofila, fluorescência da clorofila, temperatura do dossel e eficiência de transpiração são características de componentes secundários de produção. Tais caracteres possuem valores de herdabilidade moderados a altos sob estresse hídrico

(Harris et al., 2007; Kumar et al., 2008; Roháček et al., 2008; Liu et al., 2010; Kapanigowda, 2011; Mutava et al., 2011; Talebi, 2011).

Kapanigowda (2011) observou alta herdabilidade, em sentido amplo (0,77- 0,90), para eficiência de transpiração em sorgo. Mutava et al. (2011) relataram ampla variabilidade em 300 genótipos, envolvendo as diferentes raças de sorgo, para conteúdo de clorofila, temperatura de folha, fluorescência da clorofila (rendimento quântico do fotossistema II), índice de colheita e rendimento de grãos. Al-Naggar et al. (2007) relataram que as estimativas de herdabilidade no sentido restrito foram geralmente maiores no ambiente sem estresse do que sob estresse hídrico e variaram de 12,5% para massa de 1.000 grãos a 50,5% para área foliar sob ausência de estresse, e de 6,4% para conteúdo relativo de água a 35,4% para área foliar no ambiente com estresse hídrico.

Existem cinco tipos distintos de expressão de *stay-green* na planta em que a ocorrência de modificações fisiológicas e genéticas pode ser detectada. Dois ou mais tipos de *stay-green* podem aparecer combinados numa planta. O tipo A ocorre quando as folhas e os caules mantêm sua área fotossintética ativa por mais tempo, sofrendo um atraso na senescência da planta. No tipo B, a senescência ocorre no período normal de desenvolvimento da planta, mas ocorre de forma relativamente lenta. No tipo C, também conhecido como *stay-green* cosmético, há acúmulo de pigmentos na superfície da folha, dando a impressão de que há uma redução da senescência. No entanto, a taxa de degradação da proteína e da clorofila ocorre normalmente abaixo da superfície verde. O tipo D é recorrente nos herbários e no congelamento de vegetais, nos quais a cor verde é mantida com a morte rápida das folhas por congelamento, fervura ou secagem. O tipo E é descrito como aquele com maior teor de clorofila nos tecidos fotossintéticos, e esse aumento da concentração resulta em atraso no amarelecimento das folhas e caules (semelhante ao tipo A) e manutenção do tecido verde, mesmo com reduzida capacidade de fixação de dióxido de carbono (Thomas; Howarth, 2000).

O *stay-green* é uma característica importante no sorgo uma vez que está associada à tolerância à seca em pós-florescimento. Genótipos com alta expressão de *stay-green* completam o enchimento de grãos normalmente sob estresse hídrico e exibem maior resistência à podridão seca e ao acamamento. A importância do *stay-green* no desenvolvimento do dossel, anatomia foliar, crescimento radicular, captação de água e rendimento de grãos foi relatado por Borrell et al. (2014a, 2014b). As variedades com *stay-green* superam as

variedades senescentes sob estresse em pós-florescimento.

O *stay-green* é um caractere complexo do ponto de vista genético e fisiológico, exibindo padrões diversos de expressão e interação com o ambiente (Oosterom et al., 1996; Thomas; Howarth, 2000). A expressão do *stay-green* se torna mais proeminente quando as condições de crescimento da cultura são favoráveis antes da floração, seguido por um estresse durante o estágio de enchimento dos grãos. A base genética e fisiológica do *stay-green* foi estudada usando diferentes germoplasmas de sorgo (Tuinstra et al., 1997; Crasta et al., 1999; Subudhi et al., 2000; Tao et al., 2000; Xu et al., 2000; Kebede et al., 2001; Haussmann et al., 2002). Apesar do efeito maior de um gene dominante, os trabalhos mostram que *stay-green* é um caráter poligênico com grande influência ambiental (Henzell et al., 1992; Walulu et al., 1994; Oosterom et al., 1996).

Vários QTLs associados a *stay-green* em ensaios de seca em pós-florescimento foram mapeados (Tuinstra et al., 1997, 1998; Crasta et al., 1999; Tao et al., 2000; Xu et al., 2000; Subudhi et al., 2000; Kebede et al., 2001; Haussmann et al., 2002; Sanchez et al., 2002). Marcadores moleculares ligados a esses QTLs estão disponíveis (Hash et al., 2003; Harris et al., 2007; Kassahun et al., 2009). Os estudos moleculares identificaram quatro QTLs principais designados como Stg1, Stg2, Stg3 e Stg4, bem como muitos QTLs de efeito menor (Sabadin et al., 2012). Stg1 e Stg2 foram mapeados no cromossomo 3 do sorgo, explicando aproximadamente 20% e 30% da variância fenotípica, respectivamente (Xu et al., 2000; Sanchez et al., 2002; Harris et al., 2007). Stg3 está localizado no cromossomo 2; e Stg4, no 5, respondendo por 16% e 10% da variância fenotípica, respectivamente (Sanchez et al., 2002; Harris et al., 2007). A combinação de alelos positivos em Stg2 e Stg3 explicou aproximadamente a metade da variância fenotípica para a característica, excedendo a soma dos efeitos individuais dos QTLs (Subudhi et al., 2000). Tuinstra et al. (1997) relataram a colocalização de QTLs de *stay-green* e de produção de grãos sob estresse de seca, sugerindo que o(s) gene(s) subjacente(s) ao *stay-green* também pode(m) resultar em maior rendimento de grãos sob estresse de seca.

Diferentes QTLs foram mapeados para *stay-green* utilizando-se a linhagem E36-1 como um dos parentais. Os resultados indicaram que esta fonte possui alelos favoráveis para vários QTLs relacionados a *stay-green*. Tal efeito não foi detectado em estudos anteriores quando as fontes B35 (BTx642) e SC56 foram utilizadas. As linhagens B35, SC56 e E36-1,

doadoras de alelos favoráveis para a expressão do *stay-green*, demonstram que QTLs para tal característica estão amplamente distribuídos dentre os 10 cromossomos do sorgo (Reddy et al., 2006). Além de Stg2 e Stg3, outro QTL, o StgB, foi identificado, cujos genes subjacentes estão associados às enzimas-chave do metabolismo da clorofila (Rama Reddy et al., 2014).

Tuinstra et al. (1996) encontraram seis regiões genômicas distintas associadas à tolerância à seca em pré-florescimento em sorgo em uma população de RILs derivada do cruzamento entre os parentais Tx7078 e B35 (Tuinstra et al. 1996). Esses loci foram responsáveis por aproximadamente 40% da variação fenotípica total para produção de grãos sob seca em pré-florescimento e foram detectados em uma variedade de ambientes. Kebede et al. (2001) identificaram quatro QTLs que conferem tolerância à seca em pré-florescimento em sorgo a partir de RILs derivadas do cruzamento entre as linhagens SC56 e Tx7000. No entanto, esses QTLs não eram consistentes em todos os ambientes. Kebede et al. (2001) também notaram uma forte associação entre a tolerância à seca em pré-florescimento e maturação.

Awika et al. (2017) mapearam 28 QTLs associados à redução da temperatura do dossel, quantidade de cera epicuticular e dias para florescimento em 5 cromossomos distintos do sorgo. A maioria dos alelos associados a maiores valores de produção de cera e menores valores de temperatura do dossel estava associada à tolerância à seca e veio do parental Tx7000.

Características de morfologia radicular também podem ser utilizadas para acelerar a seleção para tolerância à seca. As plantas de sorgo apresentam sistema radicular fibroso, característico das gramíneas, que pode atingir profundidades de até 1,5 a 2,4 m (Kimber, 2000). Os estudos da morfologia radicular têm sido feitos por meio da avaliação de características como comprimento, volume, densidade, número, ângulo, área de superfície, diâmetro e massa seca.

Estudar a base genética e fisiológica de características de raízes em cereais é por definição uma tarefa desafiadora. Porém, alguns métodos de fenotipagem podem ser utilizados com certa eficiência (Joshi et al., 2016; Wasaya et al., 2018). Atualmente, os métodos mais utilizados para fenotipagem de raiz são realizados em condições controladas em cultivo hidropônico, câmaras de gel, solo e outros substratos artificiais, e no campo. Para cada método existem vantagens e desvantagens, sendo que a estrutura física do programa é que define qual método usar. Aliados a novas plataformas

de imagem 2D e 3D e recursos computacionais, esses métodos permitem a caracterização morfológica de raiz com alta resolução, precisão e acurácia (Wasaya et al., 2018). A Tabela 1 apresenta alguns dados sumarizados sobre diferentes métodos de fenotipagem de raiz.

Tabela 1. Propriedades de alguns métodos utilizados para fenotipagem de morfologia radicular em sorgo.

Método de fenotipagem	Característica avaliada	Estádio de fenotipagem	Referências
Cilindros de PVC	Comprimento e taxa de alongamento	5 folhas	Singh et al. (2010, 2012)
Câmara de acrílico/ Rhizotrons	Comprimento, volume, diâmetro, número e área	5 folhas	Singh et al. (2010), Joshi et al. (2017), Martins et al. (2020)
Polietileno Glicol (PEG)	Comprimento, massa fresca e massa seca	14 DAS	Bibi et al. (2012), Gill et al. (2002)
Papel de germinação	Comprimento, volume, número, área	20 DAS	Parra-Londono et al. (2018)
Vasos de plástico/ WinRhizo	Comprimento, massa, densidade, área de superfície e volume	21 DAS	Nour e Weibel (1978), Cherif-Ari et al. (1990), Omany (1994), Liang et al. (2017), Magalhães et al. (2016)
Câmara radicular	Ângulo nodal	21 DAS	Singh et al. (2010), Joshi et al. (2017)
Camada de cera e parafina	Habilidade de penetração	24 DAS	Price et al. (2000)
Minirhizotrons	Comprimento, volume, número e área	27 DAS	Parra-Londono et al. (2018)

Continua..

Tabela 1. Continuação

Método de fenotipagem	Característica avaliada	Estádio de fenotipagem	Referências
RootTrak (Tomografia computadorizada)	Profundidade máxima do sistema radicular e largura máxima do sistema radicular	95 DAS	Gomez et al. (2018)
Shovelomics	Número de raízes seminal e basal, ângulo nodal, ramificação e profundidade	Florescimento ou Maturação	Trachsel et al. (2011), Liang et al. (2017), Batista (2018)
Trincheira	Comprimento, ângulo, volume	Florescimento	Bohm (1979)
Line source/ tomografia elétrica	Absorção de água	Imposição do estresse 47 DAS. Avaliação 139 DAS	Srayeddin e Doussan (2009)
Monólito	Comprimento de raiz, massa seca	Florescimento	Redin et al. (2018)
Rhizobox	Biomassa, peso seco	35 DAS	Hylander (2006), Chu et al. (2016)
Tubetes de plástico/ Winrhizo	Volume, comprimento, diâmetro, massa seca, razão raiz/parte aérea	4 folhas	Hanson (2015), Julio et al. (2020)

Adaptado de: Joshi et al. (2016); DAS = dias após semeadura

Como visto na Tabela 1, várias características morfológicas podem ser avaliadas em sorgo visado tolerância à seca, sendo o ângulo nodal umas das mais estudadas. Raízes com ângulo mais estreito alcançam maior profundidade no solo, onde conseqüentemente haverá maior disponibilidade de água (Trachsel et al., 2011).

O sorgo possui uma única raiz seminal primária (Singh et al., 2010) que se origina como uma radícula no embrião e se torna visível apenas dois ou três dias após a germinação. As raízes pós-embrionárias emergem de nós

consecutivos no subsolo e acima do solo, e são chamadas de raízes nodais e adventícias, respectivamente. O ângulo nodal do sorgo aparece após 21 dias (estádio de cinco a seis folhas), não sendo possível sua avaliação antes disso. Vários QTLs associados a ângulo nodal já foram descritos na literatura, os quais podem contribuir para a seleção de genótipos para tolerância à seca.

Quatro QTLs para ângulo de raiz nodal (qRA1_5, qRA2_5, qRA1_8, qRA1_10), três QTLs para massa seca de raiz (qRDW1_2, qRDW1_5, qRDW1_8) e oito QTLs para volume de raiz, massa fresca de raiz e massa seca de raiz foram identificados por Mace et al. (2012) e Rajkumar et al. (2013). Além disso, um dos QTLs para ângulos da raiz está colocalizado com QTL para *stay-green* no sorgo e associado ao rendimento de grãos (Mace et al., 2012). Outros dois QTL (qRT6 e qRT7) associados a raízes adventícias foram mapeados no cromossomo 6 e 7 do sorgo (Li et al., 2014).

Singh et al. (2011) avaliaram a herança do ângulo da raiz nodal e da massa seca da raiz em um conjunto de 44 linhagens e 30 híbridos. Foi observado que ambas as características possuem controle poligênico, com herdabilidade moderada, e significativo efeito da capacidade específica de combinação.

Estratégias de Melhoramento para Tolerância à Seca

A mitigação dos impactos proporcionados pela seca pode ser obtida através da seleção de cultivares que apresentem desenvolvimento satisfatório em condições de estresse. Vale ressaltar que o estágio de crescimento da planta em que o estresse hídrico ocorre, assim como a intensidade e a duração dele, é muito importante para determinar a resposta do sorgo ao estresse. Para tanto, estratégias de melhoramento genético de plantas para tolerância à seca têm sido amplamente discutidas (Reddy et al., 2009; Tari et al., 2013).

Quatro abordagens básicas de melhoramento para tolerância à seca foram propostas:

1. Seleção para alto rendimento de grãos em condições ideais (ambiente favorável) e assumir que isso proporcionará uma vantagem adaptativa em condições subótimas (ambiente desfavorável).
2. Seleção para alto rendimento por meio de seleção empírica em campo no ambiente-alvo sob estresse controlado de seca.
3. Incorporar os mecanismos fisiológicos e/ou morfológicos que conferem

tolerância à seca em programas de melhoramento tradicionais.

4. Identificar características-chaves que conferem tolerância à seca em estádios de crescimento específicos e sua introgressão no germoplasma de alto rendimento.

Antes que qualquer estratégia seja definida é preciso avaliar a disponibilidade de variabilidade genética para caracteres associados à tolerância à seca para que a seleção seja eficiente. Para tanto, ter uma boa coleção de germoplasma é crucial para que fontes de tolerância sejam identificadas e utilizadas como doadores. Apesar de bancos de germoplasma serem particulares de cada empresa, alguns estudos identificaram importantes fontes para caracteres específicos relacionados à tolerância à seca, algumas dessas disponíveis no domínio público (Tabela 2).

Tabela 2. Fontes de germoplasma de sorgo tolerante à seca citados na literatura.

Estádio de crescimento	Germoplasma	Referência
Emergência das plântulas	IS 4405, IS 4663, IS 17595, IS 1037, VZM1-B, 2077B, IS 2877, IS 1045, D 38093, D 38060, ICSV 88050, ICSV 88065 e SPV 354	Vidyabhushanam et al.(1982), Reddy et al. (2004)
Plântulas novas	ICSB 3, SCSB 6, ICSB 11, ICSB 37, ICSB 54 e ICSB 88001	Vidyabhushanam et al.(1982), Reddy et al. (2004)
	80265, 80114, SS-95-4, SS-97-7 e 80377	Bibi et al. (2010)
Pré-florescimento	ICSV 378, ICSV 572, ICSB 58 e ICSB 196	Vidyabhushanam et al.(1982), Reddy et al. (2004)
	Tx7078, TAM 422, Tx7000, Tx430, BTx623, BTx3197, Tx2536, Tx2737, Tx432, P898012, P954035, SC23-14, SC103-14, SC414-12E, SC701-14, 1790E, 82BDM499, P37-3, P40-1, TngBrESw, Early Hegari, CSM-63, Ajabsido, Koro Kollo, Segalolone e El Mota	Rosenow et al. (1996)

Continua...

Tabela 2. Continuação

Estádio de crescimento	Germoplasma	Referência
Pós-florescimento	E 36-1, DJ 1195, DKV 4, DKV 17, DKV 18 e ICSB 17	Vidyabhushanam et al.(1982), Reddy et al. (2004)
	SC23-14, SC33-14, SC35-14, B35, SC38-14, SC56-14, SC237-14, SC265-14, SC328-14, SC599-14, SC599-6, SC701-14, SC1017-14, P898012, P954035, BKS9, KS19, Tx2908, 1790E, 1778, R1922, 88V1080, NSA440, Karper 669, csm-63, QL36 e BQL41	Rosenow et al. (1996)
	EG 885, EG 469, EG 481, EG 849, Hamelmalo, EG 836 e EG 711	Negash (2015)
	IS 23514 e Phule Chitra	Rakshit et al. (2016)

A seleção direta para tolerância à seca em sorgo é complexa e muitas vezes pouco eficiente e cara. Por isso, várias características morfofisiológicas ajudam na seleção indireta de materiais tolerantes. Caracteres como vigor de plântulas, capacidade de perfilhamento, período de maturação da cultura, plasticidade do desenvolvimento, presença de cera, número de grãos por panícula, massa de 1.000 grãos, índice de colheita, biomassa total, cobertura precoce do solo, eficiência no uso da água, condutância estomática, conteúdo de clorofila, temperatura do dossel, índice de estabilidade da membrana, índice de estabilidade, perfil de enraizamento, condutividade hidráulica das raízes, particionamento de fotoassimilados, mobilização de carboidratos e alterações nos níveis hormonais podem ser utilizados como características secundárias durante a seleção por meio de índices de seleção (Rakshit; Bellundagi, 2019; Batista, 2018; Oliveira et al., 2020).

Com o intuito de otimizar a seleção de genótipos de sorgo produtivos, estáveis e tolerantes à seca, índices de seleção foram propostos usando como referência o rendimento de grãos em ambientes com e sem estresse (Tabela 3). Os melhores índices são aqueles que: i) apresentam alta correlação com o rendimento de grãos em condições controle e de estresse hídrico e ii) apresentam coeficiente de variação baixo, o que possibilita a identificação de genótipos com alto rendimento e tolerância à seca (Farshadfar; Elyasi, 2012).

Tabela 3. Índices de seleção para tolerância à seca e fórmulas.

Índice	Fórmula	Referência
Produtividade média (MP)	$(*Y_{pi} + Y_{si}) / 2$	Rosielle e Hamblin (1981)
Desempenho relativo médio (MRP)	$(Y_{si}/Y_s) + (Y_{pi}/Y_p)$	Hossain et al. (1999)
Índice de suscetibilidade ao estresse (SSI)	$1 - (Y_{si}/Y_{pi}) / SI$, onde a intensidade do estresse $(SI) = 1 - (Y_s/Y_p)$	Fischer e Maurer (1978)
Índice de tolerância ao estresse (TOL)	$Y_{pi} - Y_{si}$	Rosielle e Hamblin (1981)
Produtividade média geométrica (GMP)	$\sqrt{Y_{pi} \times Y_{si}}$	Fernandez (1992)
Índice de eficiência relativa (REI)	$(Y_{si}/Y_s) * (Y_{pi}/Y_p)$	Hossain et al. (1999)
Índice de tolerância ao estresse (STI)	$(Y_{si} \times Y_{pi}) / (Y_p)^2$	Fernandez (1992)
Média harmônica de rendimento (HM)	$2 * (Y_{pi} * Y_{si}) / (Y_{pi} + Y_{si})$	Dadbakhsh et al. (2011)
Índice de sensibilidade à seca (SDI)	$(Y_{pi} - Y_{si}) / Y_{pi}$	Farshadfar e Javadinia (2011)
Índice relativo de seca (RDI)	$(Y_{si}/Y_{pi}) / (Y_s/Y_p)$	Fischer e Wood (1979)
Índice de resistência à seca (DI)	$Y_{si} \times (Y_{si}/Y_{pi}) / (Y_s)$	Lan (1998)
Índices modificados de tolerância ao estresse 1 (MSTIk1)	$((Y_{pi})^2 / (Y_p)^2) \times STI$	Farshadfar e Sutka (2002)
Índices modificados de tolerância ao estresse 2 (MSTIk2)	$((Y_{si})^2 / (Y_s)^2) \times STI$	Farshadfar e Sutka (2002)

* Y_{si} e Y_{pi} : produtividade de grãos para o genótipo i nas condições com e sem restrição hídrica, respectivamente; Y_s e Y_p : média da produtividade de grãos de todos os híbridos nas condições com e sem restrição hídrica, respectivamente.

Os índices GMP (produtividade média geométrica); MRP (desempenho relativo médio) e STI (Índice de suscetibilidade ao estresse) têm apresentado maior correlação com rendimento de grãos em ambas as condições de controle e estresse, assim como coeficientes de variação baixos,

que auxiliam a discriminar os genótipos (Menezes et al., 2015; Elmunsor, et al., 2014; Batista et al., 2019).

Entre as características mais trabalhadas no melhoramento para tolerância à seca estão o *stay-green* e caracteres do sistema radicular. As plantas que permanecem verdes e completam normalmente o estágio de enchimento de grãos são consideradas tolerantes, apresentando paralelamente resistência ao acamamento e à podridão-de-*Macrophomina* na maioria dos casos. O caule verde da planta também favorece a resistência ao acamamento e à podridão-de-carvão (Rosenow et al., 1996; Nguyen et al., 1997a; Xu et al., 2000).

A seleção para *stay-green* deve ser realizada com as plantas em um mesmo estágio de desenvolvimento, para garantir que a senescência tardia não seja por causa da baixa demanda de solutos (Borrell et al., 2014a), por exemplo, uma cultivar precoce em estágio de enchimento de grãos comparada a outra cultivar tardia em estágio vegetativo (sem competição entre planta e panícula). Esta última vai permanecer mais verde por mais tempo. Para introgressão do *stay-green* em materiais-elites pode-se usar retrocruzamento assistido por marcadores moleculares. O uso de QTLs associados ao *stay-green* pode acelerar os ganhos de seleção para esta característica. Tuinstra et al. (1998), usando NILs, encontraram associações positivas entre essas duas características, reforçando o potencial de seleção indireta com base em *stay-green* para melhorar a produtividade de grãos sob estresse hídrico em sorgo.

O índice de colheita da panícula mensurado em condições de estresse é um bom indicador da tolerância terminal à seca em sorgo. Em conjunto com o potencial de rendimento de grãos e precocidade, é responsável por grande parte da variação genotípica no rendimento de grãos sob estresse de seca pós-florescimento. O número de grãos por panícula e a massa de 1.000 grãos são componentes do rendimento, sendo muito afetados nas condições de seca pós-florescimento, levando a uma redução no índice de colheita da panícula (Santos et al., 2005).

Medidas fisiológicas, tais como potencial de água na folha e ajustamento osmótico, apresentam baixa correlação com diferenças em rendimento sob estresse. Esse fato pode levar frequentemente a uma situação na qual materiais mais suscetíveis, porém com potencial produtivo maior, superam materiais genéticos considerados tolerantes, mas com potencial produtivo mais baixo em condições de estresse hídrico (Magalhães; Durães, 2003). Sendo assim, essas medidas são pouco eficazes na seleção de

genótipos para este fim. Em condições em que é difícil medir a eficiência da transpiração e condutância estomática, o enrolamento das folhas é um bom indicador de tolerância à seca (Amelework et al., 2015).

A queima de folhas é considerada uma característica fenotípica simples que permite que grandes populações sejam avaliadas (Andrews et al., 1983).

A tolerância à desidratação é a característica mais difícil de trabalhar através do melhoramento convencional de plantas. As plântulas são submetidas a severos níveis de umidade e estresse térmico e, então, o dano à membrana pode ser avaliado pelo vazamento de eletrólitos (Blum; Ebercon, 1981). Zhang e Kirkham (1996a) descobriram que o teor de malondialdeído é um indicador de estresse hídrico.

Em pós-florescimento, o aumento da tolerância à desidratação, resultando no crescimento contínuo da folha e diminuição da senescência durante a seca leve ou moderada, pode ter um efeito positivo na produção agrícola. Para tanto, muitos programas utilizam a seleção para *stay-green* como forma de aumentar a tolerância à seca em sorgo.

Como a translocação é mais resistente ao déficit hídrico do que a fotossíntese e a respiração (Boyer, 1976), a capacidade de armazenar e mobilizar grandes quantidades de carboidratos, para o ajuste osmótico ou para enchimento de grãos sob seca pós-florescimento, deve melhorar a capacidade da cultivar de funcionar sob condições de seca (Bidinger et al., 1987). Tangpremsri et al. (1995) concluíram que o efeito adverso do estresse hídrico poderia ser reduzido selecionando-se genótipos de sorgo com alto ajuste osmótico. No entanto, nenhuma relação entre ajuste osmótico e crescimento ou produção em condições de campo (Blum et al., 1989) foi relatada, enquanto uma correlação negativa entre ajuste osmótico e produção foi relatada por Grumet et al. (1987).

Cultivares usadas na época de pós-chuva na Índia, como M35-1 e CSH 8, têm maior capacidade de diminuir seu potencial osmótico sob estresse do que a cultivar CSH6, que é plantada na estação chuvosa (Seetharama et al., 1982). Pouco progresso foi alcançado no melhoramento para tolerância à seca usando ajuste osmótico ou qualquer uma das outras características fisiológicas, em razão do entendimento limitado dessas características que conferem tolerância à seca e da dificuldade em procedimentos de avaliação.

O ácido abscísico (ABA) tem um papel importante na indução da mobilização de assimilados das folhas para os grãos após o florescimento

(Tietz et al., 1981). Em situações intermitentes de déficit de umidade, os carboidratos armazenados determinam a capacidade de um genótipo de se recuperar do estresse (Sheldrake; Narayanan, 1979).

Sob condições de estresse pós-florescimento, a fotossíntese líquida diminui, e a proporção de translocação de carboidratos solúveis armazenados para enchimento de grãos torna-se maior (Fischer, 1979). Embora o acúmulo de níveis mais altos de reservas de carboidratos não estruturais durante o estágio de pré-florescimento seja vantajoso, isso envolve uma penalidade para o potencial de rendimento sob condições ideais e leva à limitação da translocação. Essa translocação também predispõe o caule a infecções fúngicas ou acamamento, causando enfraquecimento do caule, como a podridão-do-carvão no sorgo (*Macrophomina phaseolina*) (Rosenow et al., 1983).

Raio X com espectrometria de fluorescência foi usado para determinar as concentrações de elementos químicos em variedades tolerantes e suscetíveis, em estágio de *seedlings* e no grão seco de sorgo. Na avaliação em estágio de *seedlings*, a concentração de Fe diminuiu no grupo tolerante e aumentou no grupo suscetível, conforme a planta ia envelhecendo. Já no grão seco, genótipos tolerantes à seca mostraram maiores concentrações de K e Fe (Abu Assar et al., 2002). Potássio tem papel na regulação dos estômatos, que é um dos principais mecanismos de controle do regime hídrico das plantas. K também atua como um soluto somático predominante nos vacúolos, mantendo um alto nível de água nos tecidos, mesmo em condições de seca.

A utilidade da tolerância à desidratação pode ser percebida apenas se for colocada em um material genético que tenha outros mecanismos relacionados à manutenção da produção em ambientes com déficit hídrico. Gaosegelwe e Kirkham (1990) sugeriram que o potencial de água na folha pode ser usado como uma maneira fácil e rápida de selecionar genótipos de sorgo para evitar a seca.

Na Tabela 4 são apresentados alguns métodos de avaliação de plantas de sorgo visando a seleção para tolerância à seca. O grande objetivo destes métodos é reduzir a mão de obra e aumentar o número de plantas a serem avaliadas no programa. Uma forma de reduzir o tempo é avaliando as plantas o mais cedo possível, porém muitas características avaliadas em estágio de plântula não possuem alta correlação com rendimento de grãos, servindo somente como forma de *screening* inicial para eliminar genótipos mais suscetíveis.

Tabela 4. Alguns métodos usados para avaliação de tolerância à seca em sorgo

Método	Característica avaliada	Época de avaliação	Referência
Polietilenoglicol (PEG 6000 ou 8000)	Indução de calo in vitro	quatro semanas após incubação	Smith et al. (1985), Singh e Chaudhary (1998), Tsago et al. (2013, 2014)
Polietilenoglicol (PEG 6000)	Comprimento e massa fresca da parte aérea, comprimento e massa fresca e seca da raiz	14 DAS	Bibi et al. (2012)
	Tamanho, forma e ajuste osmótico do grão de pólen	24 horas após	Patil e Ravikumar (2011)
Manitol	Germinação, Potencial osmótico do embrião e endosperma	14 h após geminação	Gill et al. (2002)
Solução de 0,3% de iodeto de potássio	Senescência e abscisão foliar	Plântula	Singh e Chaudhary, (1998)
30 minutos em alta temperatura	<i>Stay-green</i> , sacarose	Florescimento	Burke et al. (2010)
Extração de cera da planta	Cera epicuticular	63 DAS	Premachandra et al. (1993)
Tanque com areia e carvão	Emergência	6 DAS	Reddy (1985)
	Comprimento do mesocótilo	5 DAG	Reddy et al. (2005)

Continua...

Tabela 4. Continuação

Método	Característica avaliada	Época de avaliação	Referência
Vasos em casa de vegetação	Recuperação de plântulas	24 DAG	Reddy (1985), Reddy et al. (2005)
	Condutância estomática, potencial osmótico, pressão de turgor, comprimento do caule e comprimento da raiz	10 DAS	Bibi et al. (2010)
	K, Fe, Zn, Cu, Ni, Rb e Si	5 DAG 60 DAG	Abu Assar et al. (2002)
	Prolina	32 DAS	Waldren e Teare, (1974) Sivaramakrishnan et al. (2006)
Em campo – pré-florescimento	Produção de grãos, <i>stay-green</i> , índice de clorofila, ângulo de raiz	21 dias após o estresse	Reddy et al. (2005), Batista (2018), Souza et al. (2020)
Em campo – pós-florescimento	Produção de grãos, <i>stay-green</i> , índice de clorofila, ângulo de raiz, condutância estomática, conteúdo de clorofila, área foliar, índice de trilha	Colheita (< 18% de umidade do grão)	Reddy et al. (2005), Batista (2018), Souza et al. (2020), Oliveira et al. (2020)
Em campo - Simulação com dessecante	Produção de grãos; massa de grãos	14 DAF	Ongom et al. (2016)

DAS: dias após semeadura. DAG: dias após germinação. DAF: dias após florescimento.

Para seleção de genótipos de sorgo tolerantes ao estresse hídrico deve-se considerar a imprevisibilidade do ambiente durante o cultivo. Dessa forma, é de grande importância a avaliação em diferentes ambientes para possibilitar a identificação dos genótipos mais adaptados e estáveis. Outra dificuldade encontrada nas avaliações em campo é a significativa interação entre genótipos e anos de avaliação, a qual muitas vezes foi maior do que a interação entre genótipos e condições de estresse, mostrando que fatores do

clima são importantes na manifestação fenotípica do caráter tolerância à seca em sorgo (Menezes et al., 2015; Batista et al., 2017).

O programa de melhoramento de sorgo da Embrapa trabalha com seleção para tolerância a seca em pós-florescimento, que possui mais correlação com o que ocorre na segunda safra. Para tanto, dois sítios de fenotipagem foram desenvolvidos, um na Fazenda do Gorutuba, em Nova Porteirinha-MG, e outra na Embrapa Meio Norte, em Teresina-PI. A escolha desses locais se dá em função da concentração do período chuvoso, que geralmente ocorre de novembro a abril, no primeiro, e de dezembro a maio no segundo sítio. Uma vez que a estação seca é bem definida entre os meses de maio a outubro, isso favorece a condução de ensaios de tolerância à seca, porque o fornecimento de água durante a condução do experimento é realizado apenas pela irrigação (Menezes et al., 2015; Batista, 2018). As lâminas de irrigação nos ensaios com estresse hídrico em pós-florescimento e nos ensaios sem estresse são de aproximadamente 330 mm e 600 mm, respectivamente.

Para avaliação em pré-florescimento, a irrigação é interrompida três semanas após a germinação por um período de 30 a 45 dias (Reddy et al., 2006; Batista, 2018). Se o local de avaliação é muito quente, como em Teresina-PI, quando comparado a Nova Porteirinha-MG, o estresse costuma ser mais severo podendo reduzir ou cessar a formação de grãos. Então o ideal é que o pesquisador conheça bem seu sítio de fenotipagem para decidir quantos dias este estresse deva ser imposto.

Para avaliação em pós-florescimento, a irrigação é cortada na fase de emborrachamento das plantas (E6), podendo retornar ou não, dependendo da temperatura e umidade da região. Nas avaliações de campo em Nova Porteirinha-MG, não há necessidade de retorno da irrigação. Algumas vezes em Teresina-PI é necessário fazer uma irrigação de sobrevivência, mesmo nos ensaios de seca para que a redução do rendimento de grãos não passe de 50%, quando comparada ao ensaio sem estresse.

O uso de todas as características descritas anteriormente pode aumentar o ganho genético nos programas de melhoramento de sorgo (Prasad et al., 2006; Borell et al., 2010). Todavia, vale ressaltar que a tolerância à seca em sorgo é extremamente complexa por causa da rede virtualmente infinita de possíveis interações entre genética, mecanismos fisiológicos e ambiente. Por isso, na seleção para tolerância à seca nunca se deve utilizar uma característica isoladamente.

Referências

- ABU ASSAR, A. H.; JOSEPH, D.; SUPRASANNA, P.; CHOUDHURY, R. K.; SAXENA, A.; BAPAT, V. A. Study of trace element correlations with drought tolerance in different sorghum genotypes using energy dispersive X-ray fluorescence technique. **Biological Trace Element Research**, v. 85, article 255, 2002.
- ALDRICH, S. R.; SCOTT, W. O.; LENG, E. R. Water management. In: ALDRICH, S. R.; SCOTT, W. O.; LENG, E. R. **Modern corn production**. 2. ed. Champaign: A & L Publication, 1982. p. 189.
- ALI, M. A.; ABBAS, A.; NIAZ, S.; ZULKIFFAL, M.; ALI, S. Morpho-physiological criteria for drought tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor*) at seedling and post-anthesis stages. **International Journal of Agriculture and Biology**, v. 11, n. 6, p. 674-680, 2009.
- AL-NAGGAR, A. M. M.; EL-KADI, D. A.; ABO-ZAID, Z. S. H. Genetic analysis of drought tolerance traits in sorghum. **Egyptian Journal of Plant Breeding**, v. 11, n. 3, p. 207-232, 2007.
- AMELEWORK, B.; SHIMELIS, H.; TONGOONA, P.; LAING, M. Physiological mechanisms of drought tolerance in sorghum, genetic basis and breeding methods: a review. **African Journal of Agricultural Research**, v. 10, n. 31, p. 3029-3040, 2015.
- ANDREWS, D. J.; REDDY, B. V. S.; TALUKDAR, B. S.; REDDY, L. J.; SAXENA, N. P.; SAXENA, K. B. Breeding for drought resistance. In: HOUSE symposium on drought resistance. Patancheru: ICRISAT, 1983. p. 1-14.
- ASSEFA, Y.; STAGGENBORG, S. A.; PRASAD, V. P. V. Grain sorghum water requirement and responses to drought stress: a review. **Crop Management**, v. 9, n. 1, p. 1-11, 2010.
- AWIKA, H. O.; HAYS, D. B.; MULLET, J. E.; ROONEY, W. L.; WEERS, B. D. QTL mapping and loci dissection for leaf epicuticular wax load and canopy temperature depression and their association with QTL for staygreen in *Sorghum bicolor* under stress. **Euphytica**, v. 213, article 207, 2017.

- BATISTA, P. S. C. **Tolerância ao estresse hídrico em sorgo granífero.** 2018. 90 f. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) - Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, Diamantina, 2018.
- BATISTA, P. S. C.; FERNANDES, J. S. C.; PORTUGAL, A. F.; CANGUSSÚ, L. V. de S.; JULIO, M. P. M.; MENEZES, C. B. de. Índices de seleção para identificar genótipos de sorgo granífero tolerantes ao estresse hídrico. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 18, n. 3, p. 379-395, 2019.
- BATISTA, P. S. C.; MENEZES, C. B.; CARVALHO, A. J.; PORTUGAL, A. F.; BASTOS, E. A.; CARDOSO, M. J.; SANTOS, C. V.; JULIO, M. P. M. Performance of grain sorghum hybrids under drought stress using GGE biplot analyses. **Genetics and Molecular Research**, v. 16, n. 3, p. 1-12, 2017.
- BAWAZIR, A. A.; IDLE, D. B. Drought resistance and root morphology in sorghum. **Plant and Soil**, v. 119, p. 217-221, 1989.
- 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.
- BIBI, A.; SADAQAT, H. A.; TAHIR, M. H. N.; AKRAM, H. M. Screening of sorghum (*Sorghum bicolor* var Moench) for drought tolerance at seedling stage in polyethylene glycol. **Journal of Animal and Plant Sciences**, v. 22, n. 3, p. 671-678, 2012.
- BIDINGER, F. R.; MAHALAKSHMI, V.; RAO, G. D. P. Assessment of drought resistance in pearl millet (*Pennisetum americanum* L. Leeke) II. Estimation of genotype response to stress. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 38, n. 1, p. 49-59, 1987.
- BITTMAN, S.; SIMPSON, G. M. Drought effect on leaf conductance and leaf rolling in forage grasses. **Crop Science**, v. 29, n. 2, p. 338-344, 1989.
- BLUM, A. Genetic improvement of drought resistance in crop plants: a case for sorghum. In: MUSSELL, H.; STAPLES, R. C. (ed.). **Stress physiology in crop plants**. New York: John Wiley, 1979. p. 429-445.

BLUM, A. Sorghum physiology. In: NGUYEN, H. T.; BLUM, A. (ed.). **Physiology and biotechnology integration for plant breeding**. Boca Raton: CRC Press, 2004. p. 141-223.

BLUM, A.; EBERCON, A. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. **Crop Science**, v. 21, n. 1, p. 43-47, 1981.

BLUM, A.; MAYER, J.; GOLAN, G. Agronomic and physiological assessments of genotypic variation for drought resistance in sorghum. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 40, n. 1, p. 49-61, 1989.

BLUM, A.; GOLAN, G.; MAYER, J.; SINMENA, B.; OBILANA, T. Comparative productivity and drought response of semi-tropical hybrids and open-pollinated varieties of sorghum. **Journal of Agricultural Science**, v. 118, n. 1, p. 29-36, 1992.

BOHM, W. **Methods of studying root systems**. New York: Springer-Verlag, 1979. 189 p.

BORELL, A. K.; HAMMER, G. L.; DOUGLAS, A. C. L. Does maintaining green leaf area in sorghum improve yield under drought? I. Leaf growth and senescence. **Crop Science**, v. 40, n. 4, p. 1026-1037, 2010.

BORRELL, A. K.; MULLET, J. E.; GEORGE-JAEGGLI, B.; OOSTEROM, E. J. van; HAMMER, G. L.; KLEIN, P. E.; JORDAN, D. R. Drought adaptation of stay-green sorghum is associated with canopy development, leaf anatomy, root growth, and water uptake. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 21, p. 6251-6263, 2014a.

BORRELL, A. K.; OOSTEROM, E. J.; MULLET, J. E.; GEORGE-JAEGGLI, B.; JORDAN, D. R.; KLEIN, P. E.; HAMMER, G. L. Stay-green alleles individually enhance grain yield in sorghum under drought by modifying canopy development and water uptake patterns. **New Phytologist**, v. 203, n. 3, p. 817-830, 2014b.

BOYER, J. S. Photosynthesis at low water potentials. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 273, n. 927, p. 501-512, 1976.

BURKE, J. J.; FRANKS, C. D.; BUROW, G.; XIN, Z. Selection system for the stay-green drought tolerance trait in sorghum germplasm. **Agronomy Journal**, v. 102, n. 4, p. 1118-1122, 2010.

CHERIF-ARI, O.; HOUSLEY, T. L.; EJETA, G. Sorghum root length density and the potential for avoiding Striga parasitism. **Plant and Soil**, v. 121, p. 67-72, 1990.

CRASTA, O. R.; XU, W. W.; ROSENOW, D. T.; MULLET, J.; NGUYEN, H. T. Mapping of post-flowering drought resistance traits in grain sorghum: association between QTLs influencing premature senescence and maturity. **Molecular and General Genetics**, v. 262, p. 579-588, 1999.

CHU, Q.; SHA, Z.; NAKAMUTA, T.; OKA, N.; OSAKI, M.; WATANABE, T. Differential responses of soybean and sorghum growth, nitrogen uptake, and microbial metabolism in the rhizosphere to cattle manure application: a rhizobox study. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 64, n. 43, p. 8084-8094, 2016.

DADBAKHS, A.; YAZDANSEPAS, A.; AHMADIZADEH, M. Study drought stress on yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes by drought tolerance indices. **Advances in Environmental Biology**, v. 5, n. 7, p. 1804-1810, 2011.

DOGGETT, H. Physiology and agronomy. In: DOGGETT, H. **Sorghum**. London: Longmans, 1970. p. 180-211.

ELMUNSOR, I. I.; IDRIS, A. E.; HAMZA, N. B.; ABUALI, A. I. Screening of grains sorghum genotypes under drought stress conditions using some stress tolerance indices. **Advances in Environmental Biology**, v. 8, n. 10, p. 27-30, 2014.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 29, p. 185-212, 2009.

FARSHADFAR, E.; ELYASI, P. Screening quantitative indicators of drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) landraces. **European Journal of Experimental Biology**, v. 2, n. 3, p. 577- 584, 2012.

FARSHADFAR, E.; JAVADINIA, J. Evaluation of chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes for drought tolerance. **Seed and Plant Improvement Journal**, v. 27, n. 4, p. 517-537, 2011.

FARSHADFAR, E.; SUTKA, J. Multivariate analysis of drought tolerance in wheat substitution lines. **Cereal Research Communications**, v. 31, n. 1/2, p. 33-39, 2002.

FERNANDEZ, G. C. J. Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. In: KUO, C. G. (ed.). **Adaptation of food crops to temperature and water stress**. Shanhua: Asian Vegetable Research and Development Center, 1992. p. 257-270. (Taiwan Publication, v. 93).

FISCHER, R. A.; MAURER, R. Drought resistance in spring wheat cultivars. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 29, n. 5, p. 897-912, 1978.

FISCHER, R. A.; WOOD, J. T. Drought resistance in spring wheat cultivars III. Yield association with morphological traits. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 30, n. 6, p. 1001-1020, 1979.

FISCHER, R. A. Growth and water limitation to dryland wheat yield in Australia: a physiological framework. **Journal of the Australian Institute of Agricultural Science**, v. 45, n. 2, p. 83-94, 1979.

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.

GAOSEGELWE, P. L.; KIRKHAM, M. B. Evaluation of wild, primitive, and adapted sorghums for drought resistance. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON DRYLAND FARMING, Amarillo/Bushland, Texas, 1988. **Challenges in dry land agriculture: a global perspective: proceedings**. College Station: Texas Agricultural Experiment Station, 1990. p. 224-226.

GILL, R. K.; SHARMA, A. D.; SINGH, P.; BHULLAR, S. S. Osmotic stress induced changes in germination, growth and soluble sugar content of *Sorghum bicolor* (L.) Moench seeds. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, v. 28, n. 2/4, p. 12-25, 2002.

GOMEZ, F. E.; CARVALHO JR.; G. A.; SHI, F.; MULIANA, A. H.; ROONEY, W. High throughput phenotyping of morpho-anatomical stem properties using X-ray computed tomography in sorghum. **Plant Methods**, v. 14, article 59, 2018.

GRUMET, R.; ALBRECHTSEN, R. S.; HANSON, A. D. Growth and yield of barley isopopulations differing in solute potential. **Crop Science**, v. 27, n. 5, p. 991-995, 1987.

HANSON, A. Evaluating physiological responses of ten alfalfa (*Medicago sativa* subsp. *falcata*) germplasm to drought treatments. **The Journal of Undergraduate Research**, v. 13, p. 124-137, 2015.

HARRIS, K.; SUBUDHI, P. K.; BORRELL, A.; JORDAN, D.; ROSENOW, D.; NGUYEN, H.; KLEIN, P.; KLEIN, R.; MULLET, J. Sorghum stay-green QTL individually reduce post-flowering drought-induced leaf senescence. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 2, p. 327-338, 2007.

HASH, C. T.; BHASKERRAJ, A. G.; LINDUP, S.; SHARMA, A.; BENIWAL, C. R.; FOLKERTSMA, R. T.; MAHALAKSHMI, V.; ZERBINI, E.; BLUMMEL, M. Opportunities for marker-assisted selection (MAS) to improve the feed quality of crop residues in pearl millet and sorghum. **Field Crops Research**, v. 84, n. 1/2, p. 79-88, 2003.

HAUSSMANN, B. I. G.; MAHALAKSHMI, V.; REDDY, B. V. S.; SEETHARAMA, N.; HASH, C. T.; GEIGER, H. H. QTL mapping of stay-green in two sorghum recombinant inbred populations. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 106, n. 1, p. 133-142, 2002.

HECKATHORN, S. A.; DELUCIA, E. H. Effect of leaf rolling on gas exchange and leaf temperature of *Andropogon gerardii* and *Spartina pectinata*. **Botanical Gazette**, v. 152, n. 3, p. 263-268, 1991.

HENZELL, R. G.; BRENGMAN, R. L.; FLETCHER, D. S.; MCCOSKER, A. N. Relationship between yield and non-senescence (stay green) in some grain sorghum hybrids grown under terminal drought stress. In: AUSTRALIAN SORGHUM CONFERENCE, 2., 1992, Melbourne. **Proceedings...** Melbourne: Australian Institute of Agricultural Science, 1992. p. 355-358.

HOSSAIN, A. B. S.; SEARS, A. G.; COX, T. S.; PAULSEN, G. M. Desiccation tolerance and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. **Crop Science**, v. 30, n. 3, p. 622-627, 1999.

HYLANDER, L. D. Improvements of rhizoboxes used for studies of soil-root interactions. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 33, n. 1/2, p. 155-161, 2006.

JORDAN, W. R.; MONK, R. L.; MILLER, F. R.; ROSENOW, D. T.; CLARK, L. E.; SHOUSE, P. J. Environmental physiology of sorghum. I. Environmental and genetic control of epicuticular wax load. **Crop Science**, v. 23, n. 3, p. 552-558, 1983.

JORDAN, W. R.; SHOUSE, P. J.; BLUM, A.; MILLER, F. R.; MONK, R. L. Environmental physiology of sorghum. II. Epicuticular wax load and cuticular transpiration. **Crop Science**, v. 24, n. 6, p. 1168-1173, 1984.

JORDAN, W. R.; SULLIVAN, C. Y. Reaction and resistance of grain sorghum to head and drought. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON SORGHUM, 1981, Patancheru. **Sorghum in the eighties: proceedings**. Patancheru: ICRISAT, 1982, p. 131-142.

JOSHI, D.; SINGH, V.; OOSTEROM, E. van; MACE, E.; JORDAN, D.; HAMMER, G. Genetic manipulation of root system architecture to improve drought adaptation in sorghum. In: RAKSHIT, S.; WANG, Y. (Ed.). **The sorghum genome**. Switzerland: Springer, 2016. p. 207-226.

JOSHI, D. C.; SINGH, V.; HUNT, C.; MACE, E.; OOSTEROM, E. van; SULMAN, R.; JORDAN, D.; HAMMER, G. Development of a phenotyping platform for high throughput screening of nodal root angle in sorghum. **Plant Methods**, v. 13, article 56, 2017.

JULIO, M. H. M.; MENEZES, C. B. de; JULIO, B. H. M.; SANTOS, C. V.; CARVALHO, E. dos R. L.; MAGALHÃES, P. C. Morfologia radicular em plântulas de sorgo sob condições com e sem déficit hídrico. In: SEMINÁRIO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA PIBIC/CNPq, 18., 2020, Sete Lagoas. [Trabalhos apresentados]. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2020. Disponível em: <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/216343/1/Morfologia-radicular.pdf>. Acesso em: 13 fev. 2021.

KADIOGLU, A.; TERZI, R. A dehydration avoidance mechanism: leaf rolling. **Botanical Review**, v. 73, p. 290-302, 2007.

KAPANIGOWDA, M. H. **Quantitative Trait Locus (QTL) mapping of transpiration efficiency related to pre-flower drought tolerance in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]**. 2011. Tese (Doutorado) - Texas A&M University, College Station, 2011.

KASSAHUN, B.; BIDINGER, F. R.; HASH, C. T.; KURUVINASHETTI, M. S. Staygreen expression in early generation sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] QTL introgression lines. **Euphytica**, v. 172, p. 351-362, 2009.

KEBEDE, H.; SUBADHI, P. K.; ROSENOW, D. T.; NGUYEN, H. T. Quantitative trait loci influencing drought tolerance in grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 103, p. 266-276, 2001.

KIMBER, C. T. Origins of domesticated sorghum and its early diffusion to India and China. In: SMITH, C. W.; FREDERIKSEN, R. A. (ed.). **Sorghum: origin, history, technology and production**. New York: John Wiley & Sons, 2000. p. 3-99.

KRUPA, K. N.; DALAWAI, N.; SHASHIDHAR, H. E.; HARINIKUMAR, K. M.; MANOJKUMAR, H. B.; BHARANI, S.; TUR Aidar, V. Mechanisms of drought tolerance in sorghum: a review. **International Journal of Pure and Applied Bioscience**, v. 5, n. 4, p. 221-237, 2017.

KUMAR, A.; BERNIER, J.; VERULKAR, S.; LAFITTE, H. R.; ATLIN, G. N. Breeding for drought tolerance: direct selection for yield, response to selection and use of drought tolerant donors in upland and lowland-adapted populations. **Field Crop Research**, v. 107, n. 3, p. 221-231, 2008.

LAN, J. Comparison of evaluating methods for agronomic drought resistance in crops. **Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica**, v. 7, p. 85-87, 1998.

LI, R.; HAN, Y.; LV, P.; DU, R.; LIU, G. Molecular mapping of the brace root traits in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). **Breeding Science**, v. 64, n. 2, p. 193-198, 2014.

LIANG, X.; ERICKSON, J. E.; VERMERRIS, W.; ROWLAND, D. L.; SOLLENBERGER, L. E.; SILVEIRA, M. L. Root architecture of sorghum genotypes differing in root angles under different water regimes. **Journal of Crop Improvement**, v. 31, n. 1, p. 39-55, 2017.

LIU, X.; ZHENG, Z.; TAN, Z.; LI, Z.; HE, C.; LIU, D.; ZHANG, G.; LUO, Y. QTL mapping for controlling anthesis-silking interval based on RIL population in maize. **African Journal of Biotechnology**, v. 9, n. 7, p. 950-955, 2010.

LUDLOW, M. M. Physiological mechanisms of drought resistance. In: SYMPOSIUM ON APPLICATION AND PROSPECTS OF BIOTECHNOLOGY, 1992, Lubbock, Texas. **Proceedings...** Austin: University of Texas, 1993. p. 11-34.

LUDLOW, M. M.; MUCHOW, R. C. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. **Advances in Agronomy**, v. 43, p. 107-153, 1990.

MACE, E.; SINGH, V.; OOSTEROM, E. van; HAMMER, G.; HUNT, C.; JORDAN, D. QTL for nodal root angle in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) co-locate with QTL for traits associated with drought adaptation. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 124, p. 97-109, 2012.

MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F. O. M. **Ecofisiologia da produção de sorgo**. Sete Lagoas: Embrapa, 2003. (Embrapa Milho e Sorgo. Comunicado Técnico, 87).

MAGALHÃES, P. C.; SOUZA, T. C. de; LAVINSKY, A. O.; ALBUQUERQUE, P. E. P. de; OLIVEIRA, L. L. de; CASTRO, E. M. de. Phenotypic plasticity of root system and shoots of *Sorghum bicolor* under different soil water levels during pre-flowering stage. **Australian Journal of Crop Science**, v. 10, n. 1, p. 81-87, 2016.

MAGALHÃES, P. C.; SOUZA, T. C. de; LAVINSKY, A. O. Fisiologia da produção. In: FILHO, I. A. P.; RODRIGUES, J. A. S. **Sorgo: o produtor pergunta, a Embrapa responde**. Brasília, DF: Embrapa, 2015. p. 27-40. (Coleção 500 perguntas, 500 respostas).

MARTIN, J. H. The comparative drought resistance of sorghum and corn. **Agronomy Journal**, v. 22, n. 12, p. 993-1003, 1930.

MARTINS, S.; BRITO, G. G.; GONÇALVES, W. C.; TRIPODE, B. M. D.; LARTAUD, M.; DUARTE, J. B.; MORELLO, C. L.; GIBAND, M. PhenoRoots: an inexpensive non-invasive phenotyping system to assess the variability of the root system architecture. **Scientia Agricola**, v. 77, n. 5, e20180420, 2020.

MENEZES, C. B. de; RIBEIRO, A. da S.; TARDIN, F. D.; CARVALHO, A. J. de; BASTOS, E. A.; CARDOSO, M. J.; PORTUGAL, A. F.; SILVA, K. J. da; SANTOS, C. V. dos; ALMEIDA, F. H. L. de. Adaptabilidade e estabilidade de linhagens de sorgo em ambientes com e sem restrição hídrica. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 14, n. 1, p. 101-115, 2015.

MORGAN, J. M. Osmoregulation and water stress in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 35, p. 299-319, 1984.

MUTAVA, R. N.; PRASAD, P. V. V.; TUINSTRA, M. R.; KOFOID, K. D.; YU, J. Characterization of sorghum genotypes for traits related to drought tolerance. **Field Crops Research**, v. 123, n. 1, p. 10-18, 2011.

NEGASH, T. A. **Genetic diversity and post flowering drought tolerance analysis of Eritrean sorghum [*Sorghum bicolor* (L) Moench] landraces using morpho-physiological and molecular markers**. 2015. 179 f. Tese (Doutorado) - Jomo Kenyatta University of Agriculture and Technology, Juja, Quênia, 2015.

NGUYEN, H. T.; BABU, R. C.; BLUM, A. Breeding for drought resistance in rice: physiology and molecular genetics considerations. **Crop Science**, v. 37, n. 5, p. 1426-1434, 1997a.

NGUYEN, H. T.; XU, W.; ROSENOW, D. T.; MULLET, J. E.; McINTYRE, L. Use by biotechnology in sorghum drought resistance breeding. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON GENETIC IMPROVEMENT OF SORGHUM AND PEARL MILLET, 1996, Lubbock, Texas. **Proceedings...** Cali: INTSORMIL/ ICRISAT, 1997b. p. 412-424.

NOUR, A. M.; WEIBEL, D. E. Evaluation of root characteristics in grain sorghum. **Agronomy Journal**, v. 70, n. 2, p. 217-218, 1978.

OLIVEIRA, R. M. de; ASPIAZÚ, I.; MAGALHÃES, P. C.; SILVA, K. M. de J.; CARVALHO, A. J. de; PORTUGAL, A. F.; SANTOS, S. R. dos; REIS, J. B. R. da S. Agronomic and physiological indicators for selection of water restriction-tolerant grain sorghum genotypes. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v.19, e1164, 2020.

OMANYA, G. O. **Evaluation of sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moenc] cultivars for drought resistance**. 1994. 103 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade de Nairobi, Nairobi, 1994.

ONGOM, P. O.; VOLENEC, J. J.; EJETA, G. Selection for drought tolerance in sorghum using desiccants to simulate post-anthesis drought stress. **Field Crops Research**, v. 198, p. 312-321, 2016.

OOSTEROM, E. J. van; JAYACHANDRAN, R.; BIDINGER, F. R. Diallel analysis of the stay-green trait and its components in sorghum. **Crop Science**, v. 36, n. 3, p. 549-555, 1996.

PARRA-LONDONO, S.; KAVKA, M.; SAMANS, B.; SNOWDON, R.; WIECKHORST, S.; UPTMOOR, R. Sorghum root-system classification in contrasting P environments reveals three main rooting types and root-architecture-related marker–trait associations. **Annals of Botany**, v. 121, n. 2, p. 267-280, 2018.

- PATIL, B. S.; RAVIKUMAR, R. L. Osmotic adjustment in pollen grains: a measure of drought adaptation in sorghum? **Current Science**, v. 10, n. 3, p. 377-382, 2011.
- PRASAD, P. V. V.; BOOTE, K. J.; ALLEN, L. H. Adverse high temperature effects on pollen viability, seed-set, seed yield, and harvest index of grain sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] are more severe at elevated carbon dioxide due to higher tissue temperatures. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 139, n. 3/4, p. 237-251, 2006.
- PREMACHANDRA, G. S.; HAHN, D. T.; ANDJOLY, R. A simple method for determination of abaxial and adaxial epicuticular wax loads in intact leaves of *Sorghum bicolor* L. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 73, p. 521-524, 1993.
- PRICE, A. H.; STEELE, K. A.; MOORE, B. J.; BARRACLOUGH, P. B.; CLARK, L. J. A combined RFLP and AFLP linkage map of upland rice used to identify QTLs for root-penetration ability. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 100, p. 49-56, 2000.
- RAJKUMAR, F. B.; KAVIL, S. P.; GIRMA, Y.; ARUN, S. S.; DADAKHALANDAR, D.; GURUSIDDESH, B. H.; PATIL, A. M.; THUDI, M.; BHAIRAPPANAVAR, S. B.; NARAYANA, Y. D.; KRISHNARAJ, P. U.; KHADI, B. M.; KAMATAR, M. Y. Molecular mapping of genomic regions harbouring QTLs for root and yield traits in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). **Physiology and Molecular Biology Plants**, v. 19, n. 3, p. 409-419, 2013.
- RAKSHIT, S.; SWAPNA, M.; DALAL, M.; SUSHMA, G.; GANAPATHY, K. N.; DHANDAPANI, A.; KARTHIKEYAN, M.; TALWAR, H. S. Post-flowering drought stress response of post-rainy sorghum genotypes. **Indian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 1, p. 8-14, 2016.
- RAKSHIT, S.; BELLUNDAGI, A. Conventional breeding techniques in sorghum. In: ARUNA, C.; VISARADA, K. B. R. S.; BHAT, B. V.; TONAPI V. A. (ed.). **Breeding sorghum for diverse end uses**. Amsterdam: Elsevier, 2019. p. 77-91.

RAMA REDDY, N. R.; MADHUSUDHANA, R.; MURALI MOHAN, S.; SEETHARAMA, N.; PATIL, J. V. Detection and validation of stay-green QTL in postrainy sorghum involving widely adapted cultivar, M35e1 and a popular stay-green genotype B35. **BMC Genomics**, v. 15, article 909, 2014.

REDDY, B. V. S. **Breeding of grain sorghums for adaptation to specific drought situations**. Bogotá: IICA; Brasília, DF: Embrapa, 1985. 83 p. Relatório final de consultoria.

REDDY, B. V. S.; RAMESH, S.; REDDY, P. S.; KUMAR, A. A. Genetic enhancement for drought tolerance in sorghum. **Plant Breeding Reviews**, v. 31, p. 189-222, 2009.

REDDY, B. V. S.; RAMESH, S.; REDDY, P. S. Sorghum genetic resources, cytogenetics, and improvement. In: SINGH, R. J.; JAUHAR, P. P. (ed.). **Genetic resources, chromosome engineering, and crop improvement**. New York: CRC Press, 2006. v. 2, p. 309-363.

REDDY, B. V. S.; RAMESH, S.; REDDY, P. S. Sorghum breeding research at ICRISAT: goals, strategies, methods and accomplishments. *International Sorghum and Millets Newsletter*, v. 45, p. 5-12, 2004.

REDDY, B. V. S.; RAMESH, S.; SANJANA REDDY, P.; RAMAIAH, B. Genetic options for drought management in sorghum. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON SUSTAINABLE CROP PRODUCTION IN STRESS ENVIRONMENTS, 2005, Jabalpur, India. **Management and genetic options**. Jabalpur: [s.n.], 2005. p. 59-84.

REDDY, P. S.; PATIL, J. V. **Genetic enhancement of rabi sorghum: adapting the Indian Durra**. London: Academic Press, 2015. 340 p.

REDIN, M.; RECOUS, S.; AITA, C.; CHAVES, B.; PFEIFER, I. C.; BASTOS, L. M.; PILECCO, G. E.; GIACONMINI, S. J. Root and shoot contribution to carbon and nitrogen inputs in the topsoil layer in no-tillage crop system under subtropical conditions. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 42, e0170355, 2018.

ROHÁČEK, K.; SOUKUPOVA, J.; BARTAK, M. Chlorophyll fluorescence: a wonderful tool to study plant physiology and plant stress. In: SCHOEFS, B. (ed.). **Plant cell compartments: selected topics**. Kerala: Research Signpost, 2008. p. 41-104.

ROSENOW, D. T.; EJETA, G.; CLARK, L. E.; GILBERT, M. L.; HENZELL, R. G.; BORRELL, A. K.; MUCHOW, R. C. Breeding for pre- and post-flowering drought stress resistance in sorghum. In: ROSENOW, D. (ed.). **The international conference on genetic improvement of sorghum and millet**. Lubbock: INTSORMIL, 1996. p. 400-424.

ROSENOW, D. T.; QUISENBERRY, J. E.; WENDT, C. W. Drought tolerant sorghum and cotton germplasm. **Agricultural Water Management**, v. 7, n. 1/3, p. 207-222, 1983.

ROSIELLE, A. A.; HAMBLIN, J. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. **Crop Science**, v. 21, n. 6, p. 943-946, 1981.

SABADIN, P. K.; MALOSETTI, M.; BOER, M. P.; TARDIN, F. D.; SANTOS, F. G.; GUIMARÃES, C. T.; GOMIDE, R. L.; ANDRADE, C. L. T.; ALBUQUERQUE, P. E. P.; CANIATO, F. F.; MOLLINARI, M.; MARGARIDO, G. R. A.; OLIVEIRA, B. F.; SCHAFFERT, R. E.; GARCIA, A. A. F.; VAN EEUWIJK, F. A.; MAGALHÃES, J. V. Studying the genetic basis of drought tolerance in sorghum by managed stress trials and adjustments for phenological and plant height differences. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 124, p. 1389-1402, 2012.

SANCHEZ, A. C.; SUBUDHI, P. K.; ROSENOW, D. T.; NGUYEN, H. T. Mapping QTL associated with drought resistance in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). **Plant Molecular Biology**, v. 48, p. 713-726, 2002.

SANTOS, F. G.; CASELA, C. R.; WAQUIL, J. M. Melhoramento de sorgo. In: BORÉM, A. (Org.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. 2. ed. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2005. v. 1, p. 429-466.

SEETHARAMA, N.; REDDY, B. V. S.; PEACOCK, J. M.; BIDINGER, F. R. **Sorghum improvement for drought resistance in drought resistance in crops with emphasis on rice**. Los Baños: International Rice Research Institute, 1982. p. 317-338.

SHEHZAD, T.; OKUNO, K. Diversity assessment of sorghum germplasm and its utilization in genetic analysis of quantitative traits. **Australian Journal of Crop Science**, v. 8, n. 6, p. 937-944, 2014.

SHELDRAKE, A. R.; NARAYANAN, A. Growth, development and nutrient uptake in pigeonpeas (*Cajanus cajan*). **Journal of Agricultural Science**, v. 92, n. 3, p. 513-526, 1979.

SINGH, B. L.; CHAUDHARY. The physiology of drought tolerance in field crops. **Field Crops Research**, v. 60, p. 41-56, 1988.

SINGH, V.; OOSTEROM, E. J. van; JORDAN, D. R.; HUNT, C. H.; HAMMER, G. L. Genetic variability and control of nodal root angle in sorghum. **Crop Science**, v. 51, p. 2011-2020, 2011.

SINGH, V.; OOSTEROM, E. J. van; JORDAN, D. R.; MESSINA, C. D.; COOPER, M.; HAMMER, G. L. Morphological and architectural development of root systems in sorghum and maize. **Plant and Soil**, v. 333, p. 287-299, 2010.

SINGH, V.; OOSTEROM, E. J. van; JORDAN, D. R.; HAMMER, G. L. Genetic control of nodal root angle in sorghum and its implications on water extraction. **European Journal of Agronomy**, v. 42, p. 3-10, 2012.

SIVARAMAKRISHNAN, S.; PATELL, V. Z.; FLOWER, D. J.; PEACOCK, J. M. Proline accumulation and nitrate reductase activity in contrasting sorghum lines during mid-season drought stress. **Physiological Plant**, v. 74, n. 3, p. 418-426, 2006.

SMITH, R. H.; BHASKARAN, S.; MILLER, F. R. Screening for drought tolerance in sorghum using cell culture. **In Vitro Cellular and Developmental Biology**, v. 21, n. 10, p. 541-545, 1985.

SOUZA, A. A. de; CARVALHO, A. J. de; BASTOS, E. A.; PORTUGAL, A. F.; TORRES, L. G.; BATISTA, P. S. C.; JULIO, M. P. M.; JULIO, B. H. M.; MENEZES, C. B. de. Grain sorghum grown under drought stress at pre-and post-flowering in semiarid environment. **Journal of Agricultural Science**, v. 12, n. 4, p. 97-105, 2020.

SRAYEDDIN, I.; DOUSSAN, C. Estimation of the spatial variability of root water uptake of maize and sorghum at the field scale by electrical resistivity tomography. **Plant and Soil**, v. 319, p. 185-207, 2009.

SUBUDHI, P. K.; ROSENOW, D. T.; NGUYEN, H. T. Quantitative trait loci for the stay green trait in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench): consistency across genetic backgrounds and environments. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 101, p. 733-741, 2000.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

TALEBI, R. Evaluation of chlorophyll content and canopy temperature as indicators for drought tolerance in durum wheat (*Triticum durum*). **Australian Journal Basic and Applied Sciences**, v. 5, n. 11, p. 1457-1462, 2011.

TANGPREMSRI, T.; FUKAI, S.; FISCHER, K. S. Growth and yield of sorghum lines extracted from a population for differences in osmotic adjustment. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 46, n. 1, p. 61-74, 1995.

TAO, Y. Z.; HENZELL, R. G.; JORDAN, D. R.; BUTLER, D. G.; KELLY, A. M.; MCINTYRE, C. L. Identification of genomic regions associated with stay green in sorghum by testing RILs in multiple environments. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 100, p. 1225-1232, 2000.

TARI, I.; LASKAY, G.; TAKACS, Z.; POOR, P. Response of sorghum to abiotic stresses: a review. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 199, n. 4, p. 1-11, 2013.

THOMAS, H.; HOWARTH, C. J. Five ways to stay green. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 329-337, 2000.

TIETZ, A.; LUDEHIG, M.; DINGKUHN, M.; DORFFING, K. Effect of abscisic acid on the transport of assimilates in barley. **Planta**, v. 152, p. 557-561, 1981.

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

TSAGO, Y.; ANDARGIE, M.; TAKELE, A. In vitro screening for drought tolerance in different sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) varieties. **Journal of Stress Physiology and Biochemistry**, v. 9, n. 3, p. 72-83, 2013.

TSAGO, Y.; ANDARGIE, M.; TAKELE, A. In vitro selection of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) for polyethylene glycol (PEG) induced drought stress. **Plant Science Today**, v. 1, n. 2, p. 62-68, 2014.

TUINSTRA, M. R.; GROTE, E.; GOLDSBROUGH, P. B.; EJETA, G. Identification of quantitative trait loci associated with pre-flowering drought tolerance in sorghum. **Crop Science**, v. 36, n. 5, p. 1337-1344, 1996.

TUINSTRA, M. R.; EJETA, G.; GOLDSBROUGH, P. B. Evaluation of near-isogenic sorghum lines contrasting for QTL markers associated with drought tolerance. **Crop Science**, v. 38, n. 3, p. 835-842, 1998.

TUINSTRA, M. R.; GROTE, E. M.; GOLDSBROUGH, P. B.; EJETA, G. Genetic analysis of post-flowering drought tolerance and components of grain development in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. **Molecular Breeding**, v. 3, p. 439-448, 1997.

VIDYABHUSHANAM, R. V.; VASUDEVA, RAO, M. J.; HOUSE, L. R. (Ed.). **Proceedings ICRISAT-AICSIP (ICAR) working group meeting on striga control**. Patancheru: ICRISAT, 1982. Disponível em: <http://oar.icrisat.org/2814/>. Acesso em: 13 fev. 2021.

VINODHANA, N. K.; GANESAMURTHY, K.; PUNITA, D. Genetic variability and drought tolerant studies in sorghum. **International Journal of Plant Sciences**, v. 4, n. 2, p. 460-463, 2009.

WALDREN, R. P.; TEARE, I. D. Free proline accumulation in drought-stressed plants under laboratory conditions. **Plant and Soil**, v. 40, p. 689-692, 1974.

WALULU, R. S.; ROSENOW, D. T.; WESTER, D. B.; NGUYEN, H. T. Inheritance of the stay green trait in sorghum. **Crop Science**, v. 34, n. 4, p. 970-972, 1994.

WASAYA, A.; ZHANG, X.; FANG, Q.; YAN, Z. Root phenotyping for drought tolerance: a review. **Agronomy**, v. 8, n. 11, article 241, 2018.

WOOD, A. J.; GOLDSBROUGH, P. B. Characterization and expression of dehydrins in water-stressed *Sorghum bicolor*. **Physiologia Plantarum**, v. 99, n. 1, p. 144-152, 1997.

XU, W. M.; SUBUDHI, P. K.; CRASTA, O. R.; ROSENOW, D. T.; MULLET, J. E.; NGUYEN, H. T. Molecular mapping of QTLs conferring stay-green in grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). **Genome**, v. 43, n. 3, p. 461-69, 2000.

YANG, W. J.; RICH, P. J.; AXTELL, J. D.; WOOD, K. V.; BONHAM, C. C.; EJETA, G.; MICKELBART, M. V.; RHODES, D. Genotypic variation for glycinebetaine in sorghum. **Crop Science**, v. 43, n. 1, p. 162-169, 2003.

ZHANG, J.; KIRKHAM, M. B. Antioxidant responses to drought in sunflower and sorghum seedlings. **New Phytologist**, v. 132, n. 3, p. 361-373, 1996a.

ZHANG, J.; KIRKHAM, M. B. Enzymatic responses of the ascorbate-glutathione cycle to drought in sorghum and sunflower plants. **Plant Science**, v. 113, n. 2, p. 139-147, 1996b.

Literatura Recomendada

ARMENGAUD, P.; ZAMBAUX, K.; HILLS, A.; SULPICE, R.; PATTISON, R. J.; BLATT, M. R.; AMTMANN, A. EZ-Rhizo: integrated software for the fast and accurate measurement of root system architecture. **Plant Journal**, v. 57, n. 5, p. 945-956, 2009.

ARSENAULT, J.; POULERU, S.; MESSIER, C.; GUAY, R. WinRHIZO, a root-measuring system with a unique overlap correction method. **HortScience**, v. 30, n. 4, p. 906, 1995.

BELETE, T. Breeding for resistance to drought: a case in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). **Journal of Agriculture and Forest Meteorology Research**, v. 1, n. 1, p. 1-10, 2018.

BORRELL, A.; JORDAN, D.; MULLET, J.; HENZELL, B.; HAMMER, G. Drought adaptation in sorghum. In: RIBAUT, J. M. (ed.). **Drought adaptation in cereals**. Binghamton: Haworth Press, 2006. p. 335-378.

INGRAM, K. T.; LEERS, G. A. Software for measuring root characters from digital images. **Agronomy Journal**, v. 93, n. 4, p. 918-922, 2001.

KUIJKEN, R. C. P.; EEUWIJK, F. A. van; MARCELIS, L. F. M.; BOUWMEESTER, H. J. Root phenotyping: from component trait in the lab to breeding. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 18, p. 5389-5401, 2015.

LE BOT, J.; SERRA, V.; FABRE, J.; DRAYE, X.; ADAMOWICZ, S.; PAGÈS, L. DART: a software to analyze root system architecture and development from captured images. **Plant and Soil**, v. 326, p. 261-273, 2010.

LOBET, G.; PAGÈS, L.; DRAYE, X. A novel image-analysis toolbox enabling quantitative analysis of root system architecture. **Plant Physiology**, v. 157, n. 1, p. 29-39, 2011.

LOBET, G.; POUND, M. P.; DIENER, J.; PRADAL, C.; DRAYE, X.; GODIN, C.; JAVAUX, M.; LEITNER, D.; MEUNIER, F.; NACRY, P.; PRIDMORE, T. P.; SCHNEPF, A. Root system markup language: toward a unified root architecture description language. **Plant Physiology**, v. 167, n. 3, p. 617-627, 2015.

NAEEM, A.; FRENCH, A. P.; WELLS, D. M.; PRIDMORE, T. P. High-throughput feature counting and measurement of roots. **Bioinformatics**, v. 27, n. 9, p. 1337-1338, 2011.

OUEDRAOGO, N. **Genetic improvement of local sorghum (*Sorghum bicolor* L. moench) varieties for drought tolerance**. 2015. 149 f. Tese (Doutorado) - University of Ghana, Accra, 2015.

PATRICK, O. O.; JEFFREY, J. V.; EJETA, G. Selection for drought tolerance in sorghum using desiccants to simulate post-anthesis drought stress. **Field Crops Research**, v. 198, p. 312-321, 2016.

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

PRICE, A. H.; STEELE, K. A.; GORHAM, J.; BRIDGES, J. M.; MOORE, B. J.; EVANS, J. L.; RICHARDSON, P.; JONES, R. G. W. Upland rice grown in soil-filled chambers and exposed to contrasting water-deficit regimes: I. Root distribution, water use and plant water status. **Field Crops Research**, v. 76, n. 1, p. 11-24, 2002.

REDDY, P. S. Breeding for abiotic stress resistance in sorghum. In: ARUNA, C.; VISARADA, K. B. R. S.; BHAT, B. V.; TONAPI, V. A. (ed.). **Breeding sorghum for diverse end uses**. Amsterdam: Elsevier, 2019. p. 325-340.

ROSTAMZA, M.; RICHARDS, R. A.; WATT, M. Response of millet and sorghum to a varying water supply around the primary and nodal roots. **Annals of Botany**, v. 112, n. 2, p. 439-446, 2013.

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