

CIRCULAR TÉCNICA

255

Sete Lagoas, MG
Dezembro, 2019

Uso da Macho-Esterilidade no Melhoramento Genético de Sorgo

Cicero Beserra de Menezes
Isadora Cristina Martins Oliveira
José Avelino Santos Rodrigues
Rafael Augusto da Costa Parrella
Robert Eugene Schaffert



Uso da Macho-Esterilidade no Melhoramento Genético de Sorgo¹

Introdução

O desafio de aumentar a produtividade agrícola, aliado ao aumento dos eventos extremos de secas e estiagens prolongadas, torna a pesquisa agropecuária ferramenta estratégica para o avanço da agricultura. O sorgo, pela sua adaptação natural a condições ambientais adversas, como estresse de seca, e pela sua versatilidade de uso, terá papel cada vez mais importante quando se trata de segurança alimentar e de fontes bioenergéticas. Além do uso dos grãos e da forragem para a alimentação humana e animal, o sorgo também tem sido importante componente da matriz energética, na produção de etanol, biogás e na cogeração de energia. O sorgo é cultura predominantemente autógama, mas com o uso de macho-esterilidade o melhoramento genético se tornou muito semelhante ao de culturas alógamas. A macho-esterilidade se faz necessária em razão do elevado número de flores nas panículas do sorgo, o que impossibilita a emasculação em larga escala das plantas a serem polinizadas na produção de híbridos comerciais. Dois tipos de macho-esterilidade são amplamente utilizados em sorgo: a macho-esterilidade genética (GMS), que é geralmente utilizada no melhoramento populacional, e a macho-esterilidade genético-citoplasmática (CMS), utilizada na produção de híbridos. Neste artigo, serão descritos a dinâmica da macho-esterilidade e como ela é utilizada no desenvolvimento de linhagens e na produção de híbridos de sorgo.

Macho-esterilidade genética (GMS)

A utilização de genes de macho-esterilidade do sorgo levou ao desenvolvimento de novas abordagens para o melhoramento da cultura. Populações de intercruzamento ao acaso de sorgo podem ser facilmente sintetizadas,

¹ DSc. em Fitotecnia, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo; Doutoranda em Genética e Melhoramento, Universidade Federal de Viçosa (UFV), Bolsista; DSc. em Agronomia, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo; DSc. Genética e Melhoramento de Plantas, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo; DSc em Genética e Melhoramento Vegetal, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo

sendo possível a utilização de seleção recorrente, como ocorre na cultura do milho. Por se tratar de plantas completamente macho-estéreis, não há necessidade de realizar emasculação durante os cruzamentos. A macho-esterilidade genética é condicionada por alelos recessivos em homozigose, e as principais causas da macho-esterilidade estão relacionadas à ausência ou degeneração dos grãos de pólen, falta de pólen viável ou indeiscência da antera quando o estigma está viável (Reddy et al., 2003).

Existem alguns genes de macho-esterilidade genética (GMS) relatados no sorgo (Tabela 1). A maioria dos programas de melhoramento de sorgo no mundo utiliza o gene *ms3* no desenvolvimento de populações de intercruzamento ao acaso. Este gene foi descoberto por Webster (1965), tem expressão de macho-esterilidade boa e estável, e produz muita semente sob polinização aberta. O gene *ms3* funciona em ambos os citoplasmas, *milo* e *kafir*, de modo que podem ser usados para o desenvolvimento de populações R (restauradora da fertilidade) ou B (mantenedoras da fertilidade).

Tabela 1. Genes de macho-esterilidade genética em sorgo. Adaptado de Rooney (2000); Reddy et al. (2005); Dweikat (2014).

Fonte	Origem	Característica	Referências
<i>ms₁</i> indigenous line	Índia	Boa macho-esterilidade, altamente receptivo	Ayyangar e Ponnaiya (1937) Stephens e Holland (1954)
<i>ms₂</i> Blackhull kafir	EUA	Macho-esterilidade feminina, baixa produção de semente	Stephens (1937)
<i>ms₃</i> Goes	EUA	Boa macho-esterilidade, altamente receptivo	Webster (1965)
<i>ms₄</i> Indigenous line	Índia	Anteras sem pólen	Ayyangar (1942)
<i>ms₅</i> Rancher	Hungria	Pólen aborta	Barabas (1962)
<i>ms₆</i> Rancher	Hungria	Anteras sem pólen	Barabas (1962)
<i>ms₇</i> Indigenous line	Nigéria	Boa macho-esterilidade, altamente receptivo	Andrews e Webster (1971)
<i>ms₈</i>	EUA	Anteras sem pólen. Obtido através de mutação de BTx623	Xin et al. (2017)
<i>al</i>	EUA	Antera sem estame	Karper e Stephens (1936)

Outros genes úteis de macho-esterilidade genética com expressões semelhantes a *ms3* são o *ms1* (Ayyangar; Ponnaiya, 1937) e o *ms7* (Andrews; Webster, 1971). Alguns deles foram utilizados em populações com resultados insatisfatórios por causa da expressão variável da macho-esterilidade (Ross, 1973). As plantas homozigotas para o gene *ms2*, por exemplo, mostram alto grau de esterilidade feminina, juntamente com a esterilidade masculina, e as plantas autofecundadas são facilmente identificadas na maturidade fisiológica dos grãos por causa da baixa formação das sementes (Ross; Gardner, 1983). Isso também causa vieses de rendimento durante a avaliação das progênies quando as famílias segregam para este gene. Problemas semelhantes são encontrados quando o gene *antherless (al)* é usado em algumas populações de sorgo (Eckebil et al., 1977; Ross, 1973). Existem outros genes de esterilidade masculina relatados na literatura, mas que ainda não foram testados no melhoramento de sorgo.

O uso da macho-esterilidade genética facilita a hibridação, mas também requer alguns cuidados com a população durante a antese das plantas. Uma vez terminado o inter cruzamento, as linhagens devem ser extraídas e os alelos *ms* recessivos devem ser eliminados, ou produzirão progênies estéreis nas gerações futuras. As linhagens segregantes para a macho-esterilidade genética podem ser mantidas por autofecundação de panículas aleatórias ou polinização em bulk de panículas estéreis com pólen de plantas heterozigotas e macho-férteis próximas. Para o uso deste sistema, as plantas macho-estéreis devem ser identificadas quando estiverem com o ápice da panícula florescendo. As anteras das plantas macho-estéreis são menores, mais finas e não liberam pólen viável (Figura 1). Após a identificação, a ponta da panícula macho-estéril deve ser removida, e a panícula deve ser protegida com saco de papel Kraft para evitar a polinização aberta. Após três a cinco dias, a panícula pode ser polinizada com o pólen coletado do progenitor macho desejado. Os híbridos desses cruzamentos podem ser usados para melhorar a população ou para dar início a outro método de melhoramento, como a seleção de pedigree para produzir linhas puras melhoradas. As oportunidades para a utilização da macho-esterilidade genética estão bem avançadas à medida que os melhoristas desenvolveram novos acessos de macho-esterilidade genética em germoplasmas de sorgo elites e parentais de híbridos (Pedersen; Toy, 1997).



Figura 1. Diferenças estruturais visíveis entre plantas macho-estéreis (esquerda) e macho-férteis (direita). Plantas macho-estéreis apresentam anteras finas sem produção de pólen e estigma plumoso, e plantas macho-férteis apresentam anteras com produção de pólen (observadas pela presença de polinizadores).

Melhoramento populacional de sorgo utilizando macho-esterilidade genética

O melhoramento populacional é normalmente realizado para características com herança quantitativa, ou seja, controlada por muitos genes, e o método de melhoramento mais utilizado no desenvolvimento destas populações é a seleção recorrente. No sentido amplo, é um esquema cíclico de recombinação e seleção de genótipos em que as frequências de genes favoráveis são constantemente aumentadas na população (Figura 2). As técnicas são designadas para atingir dois objetivos: a) o melhoramento do desempenho médio da população, pelo aumento da frequência gênica de uma característica (ou de características) em seleção; e b) a manutenção da variabilidade genética pela recombinação de genótipos superiores (Nath, 1982; Singh, 2004; Ramalho et al., 2012).

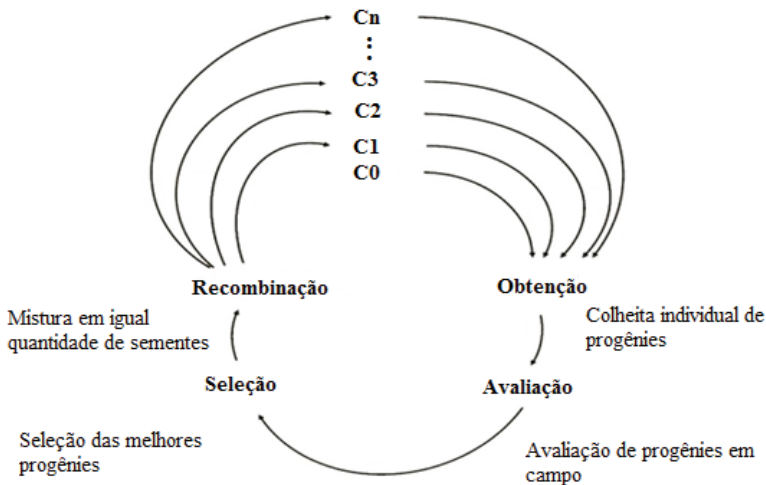


Figura 2. Esquema de seleção recorrente intrapopulacional em sorgo utilizando população de cruzamento ao acaso desenvolvida com o gene de macho-esterilidade genética *ms3*.

No caso do sorgo, a utilização da macho-esterilidade genética e a colheita de sementes das plantas estéreis a cada geração possibilitaram a conversão de populações normalmente de autofecundação em populações de fecundação cruzada, que podem ser melhoradas por alguns dos métodos de seleção recorrente utilizados com sucesso na cultura do milho (Doggett; Eberhart, 1968; Gardner, 1972). O sistema de macho-esterilidade utilizado na síntese de populações de sorgo envolve o gene *ms3*, da variedade Coes, de herança simples e recessiva, ou seja, produz panículas macho-estéreis quando em homozigose para o alelo recessivo, e panículas macho-férteis em condições heterozigotas ou homozigotas para o alelo dominante. O gene *ms3* é mais estável, geralmente de fácil identificação e alta eficiência na formação de sementes quando o pólen é adequado. O desenvolvimento de uma população usando macho-esterilidade envolve três passos: 1) seleção dos materiais genéticos que serão inter cruzados; 2) incorporação de um gene de macho-esterilidade genética; e 3) inter cruzamento ao acaso entre linhagens escolhidas para compor a população.

A seleção de linhagens adequadas para o desenvolvimento de uma população é uma importante decisão e depende do objetivo do melhoramento. As

populações de sorgo têm sido desenvolvidas utilizando-se somente linhagens B (mantenedoras da fertilidade), somente linhagens R (restauradoras da fertilidade) ou uma mistura de linhagens B e R. Sintetizam-se populações com linhagens B ou com linhagens R pela facilidade de se extraírem linhagens B e R sem a interferência dos alelos *Rf* nas primeiras e dos genes *rf* nas segundas (Doggett; Eberhart, 1968; Gardner, 1972; Ross, 1973; Schaffert et al., 2016). As populações têm sido desenvolvidas com um mínimo de oito e um máximo de 800 linhagens. Geralmente, 20 a 40 linhagens cuidadosamente escolhidas são suficientes para a maioria dos objetivos.

Na síntese de uma nova população, as linhagens escolhidas são cruzadas individualmente com uma fonte de macho-esterilidade genética *ms3* (Figura 3), dando origem à geração F1 de plantas férteis com genótipos heterozigotos (*Msms*). Dessa forma, é preciso que uma geração de autofecundação seja realizada para que os genótipos macho-estéreis (*msms*) possam ser formados. As plantas férteis F1 de cada cruzamento são autofecundadas e as sementes F2 são usadas para um retrocruzamento ou destinadas ao primeiro ciclo de recombinação em campo isolado. As plantas F2 macho-estéreis (*msms*) são identificadas durante o florescimento, e, quando atingida a maturação fisiológica dos grãos, as panículas são colhidas separadamente. Em seguida, igual quantidade de sementes de cada panícula é separada e novamente misturada para a dar origem à segunda geração de recombinação. Este mesmo procedimento é utilizado na terceira geração de recombinação quando a proporção de plantas férteis e de estéreis se aproxima de 1:1. A sementes colhidas do último ciclo de recombinação são chamadas de sementes S0, que significa sem nenhuma autofecundação. A manutenção da população é feita conforme o mesmo procedimento utilizado para a segunda e terceira gerações de recombinação. Um mínimo de três ciclos de intercruzamento ao acaso deve ser realizado antes do início da seleção. No caso de caracteres mono ou oligogênicos, como resistência a doenças, formato de panícula, altura de plantas e teor de lisina, poucos ciclos de recombinação são necessários. Entretanto, para características mais complexas como produtividade de grãos ou tolerância à seca, muitas gerações de cruzamento ao acaso são requeridas para que os grupos de ligação gênica sejam quebrados.

Na geração F2 deve-se etiquetar 600 a 1.000 plantas macho-estéreis, as quais serão colhidas e trilhadas panícula por panícula. Misturar quantidade

igual de sementes de cada panícula para gerar a população F3, e repetir este mesmo procedimento para gerar a população F4. Nas gerações F2, F3 e F4 lotes isolados de aproximadamente 1.000 m² são suficientes para a recombinação das plantas. Para pleno sucesso do melhoramento populacional é preponderante que as áreas de campos isolados não tenham contaminantes, principalmente sorgo selvagem (Schaffert et al., 2016). Após o último ciclo de recombinação (F3 ou F4) a população pode ser utilizada para autofecundação e extração de linhagens, ou para seleção em novos ciclos de seleção recorrente.

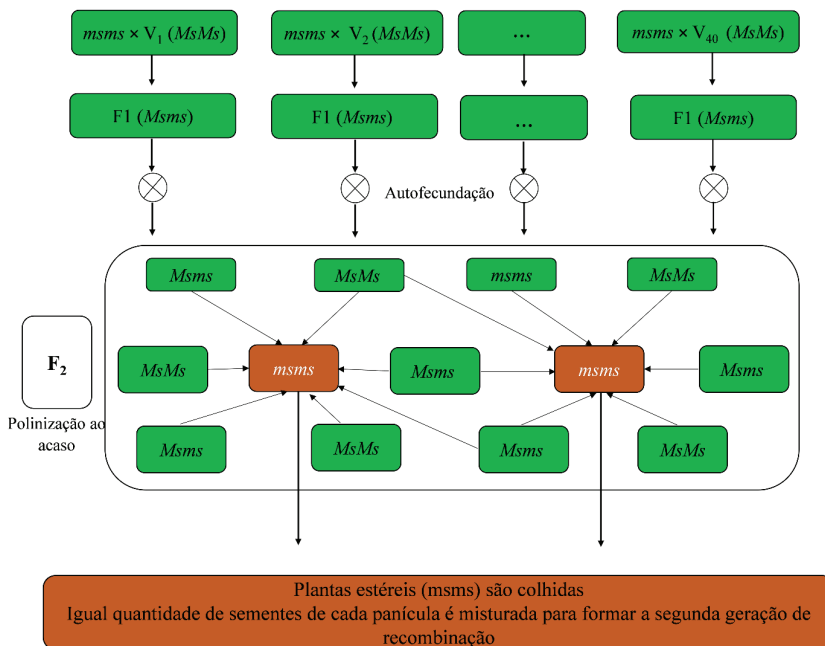


Figura 3. Esquema de síntese de uma população F2 de sorgo, para realização do primeiro ciclo de recombinação.

Os métodos de seleção normalmente empregados em programas de melhoramento populacional em sorgo são os mesmos utilizados em plantas alógamas, porém, a escolha de uma população e dos métodos a serem adotados, como base para o desenvolvimento de um programa de melhoramento intrapopulacional, depende da performance média da população e da significância de diferentes tipos de variância genética presente.

Macho-esterilidade citoplasmática (CMS)

A esterilidade genético-citoplasmática em sorgo resulta da combinação de citoplasma Milo e genes Kafir. A descoberta da macho-esterilidade, nesse sistema, possibilitou a produção de híbridos comerciais de sorgo e se tornou importante para a indústria de sementes dessa cultura. Os híbridos utilizados na maioria dos países que produzem sorgo possuem citoplasma Milo. Porém, o uso de um único citoplasma é limitante pelo fato de que todos os híbridos possuem o mesmo citoplasma, restringindo as possibilidades de combinações de parentais para híbridos. As linhagens estéreis são, na maioria, similares, e os parentais machos são limitados àqueles que poderiam restaurar a fertilidade no sistema específico Milo-Kafir (Schertz, 1973; Secrist; Atkins, 1989). Outros sistemas de macho-esterilidade estão sendo estudados, e um dos propósitos é aumentar a diversidade genética para evitar riscos relacionados ao citoplasma. É necessário que novos sistemas sejam usados e os híbridos a serem produzidos sejam tão produtivos quanto os já existentes (Schertz, 1973; Secrist; Atkins, 1989). Atualmente existem dez citoplasmas descritos na literatura, sendo alguns mais estudados do que outros (Tabela 2).

Tabela 2. Sistemas de citoplasmas identificados em sorgo. Adaptado de Schertz (1994) e Rooney (2004).

Citoplasma		Raça	Referências
Grupo	Fonte		
A ₁	Milo IS 6771C IS 2266C IS 6705C IS 7502C IS 3579C IS 8232C IS 1116C IS 7007C	D G-C D G G C (K-C)-C G G	Stephens e Holland (1954) Worstell et al. (1984)
A ₂	IS12662C IS 2573C IS 2816C	G C C	Schertz e Ritchey (1978) Worstell et al. (1984)
A _{2'}	IS3063C, IS1056C		Worstell et al. (1984)
A ₃	IS1112C, IS12565C IS 6882C	D-(DB) C K-C	Quinby (1980); Worstell et al. (1984); Tang e Pring (2003)
A ₄	IS7920C M35-1A VZM2A G1A	G D D D	Worstell et al. (1984)
Indian A ₄			Rao et al. (1984)
9E	IS 7218 IS 112603C	G	Webster e Singh (1964)
A ₅	IS 7506C	B	Webster e Singh (1964)
A ₆	IS 1056C IS 2801C IS 3063C	D D D	Webster e Singh (1964)
KS			Ross e Heckerott (1972)

yD = durra, G = guinea, C = caudatum, B = bicolor, K = Kafir.

A restauração da fertilidade do citoplasma A1 é controlada por um ou dois genes principais, denominados Rf. Portanto, a linhagem A possui citoplasma estéril e o gene restaurador com alelos em homozigose na forma recessiva (*rf1rf1*); a linhagem B possui citoplasma fértil e gene restaurador com alelos recessivos (*rf1rf1*); e a linhagem R possui citoplasma fértil e gene restaurador

com pelo menos um alelo na forma dominante ($Rf1Rf1$, ou $Rf1rf1$). No item 5 é mostrado como ocorre a multiplicação das linhagens-base do programa de melhoramento e como são sintetizados os híbridos de sorgo.

Tabela 3. Citoplasma, genótipo e fenótipo das linhagens A, B e R

Linhagem	Citoplasma*	Genótipo	Fenótipo
A	S	rfrf	Estéril
B	N	rfrf	Fértil
R	S ou N	RfRf ou Rfrf	Fértil
Híbrido	N	Rfrf	Fértil

* S e N: Citoplasma Estéril e Normal, respectivamente.

No melhoramento interpopulacional, os cruzamentos testes de linhagens R são feitos diretamente, polinizando linhagens A macho-estéreis, resultando em híbridos A × R. Já os cruzamentos testes de linhagens B são mais complexos, pois não é costume esterilizar linhagens R. Programas de melhoramento mais novos têm desenvolvido linhagens macho-estéreis R no citoplasma A3, as quais podem ser usadas como testadoras de linhagens B no citoplasma A1 (R macho-estéril em citoplasma A3 × B em citoplasma A1). Lembrando que neste tipo de cruzamento as linhagens precisam ter citoplasmas diferentes para que a fertilidade do híbrido seja restaurada. Neste último caso, somente após avaliada a fertilidade dos híbridos R × B é que as linhagens B são esterilizadas, para sintetizar as respectivas linhagens A. Mesmo levando mais tempo para obtenção dos cruzamentos testes, economiza-se tempo e dinheiro, pelo número menor de linhagens a serem esterilizadas.

Desenvolvimento de híbridos de sorgo utilizando macho-esterilidade genético-citoplasmática

Na produção de híbridos simples de sorgo são necessárias três linhagens, denominadas linhagem A (macho-estéril), linhagem B (mantenedora) e linhagem R (restauradora). O híbrido de sorgo é produzido pelo cruzamento entre uma linhagem macho-estéril (A), e uma linhagem fértil polinizadora (R) (Figura 4).

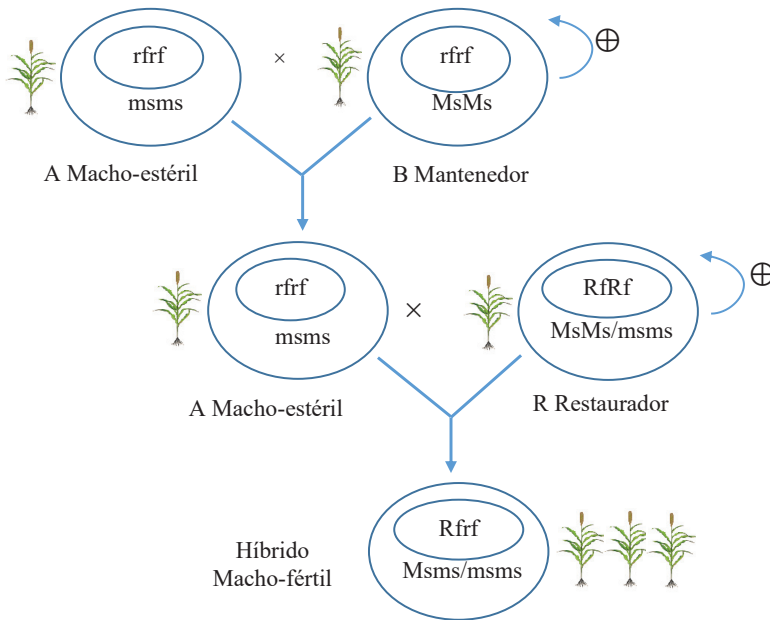


Figura 4. Procedimento utilizado na manutenção de linhagens-base do programa de melhoramento e produção de híbridos em sorgo.

A linhagem A macho-estéril é multiplicada pelo cruzamento com uma linhagem denominada mantenedora (B). As plantas oriundas da linhagem A, quando polinizadas pela linhagem B continuam macho-estéreis, isto é, a linhagem B não restaura a fertilidade da linhagem A, por isso ela é chamada de linhagem mantenedora da fertilidade. As linhagens A e B são isogênicas, porém diferentes na fertilidade do pólen (Tabela 3). Já as linhagens B e R são multiplicadas por autofecundação. Sementes produzidas pelo cruzamento da linhagem A com pólen da linhagem R produzirão plantas macho-férteis, isto é, a linhagem R restaura a fertilidade sobre a linhagem A (Figura 4). A linhagem R é fenotipicamente diferente da linhagem A, e a combinação delas resultará em um híbrido de alto potencial de rendimento.

A multiplicação da linhagem A e a produção de sementes do híbrido, em larga escala, devem ser realizadas em campos isolados, na proporção

básica de três fileiras da linhagem A para uma fileira da linhagem macho-fértil, procurando sempre proporcionar a coincidência no florescimento das duas linhagens. A multiplicação da linhagem R deve ser feita em campo isolado, utilizando-se os mesmos procedimentos com linhas puras.

Referências

ANDREWS, D. J.; WEBSTER, O. J. A new factor for genetic male-sterility in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. **Crop Science**, v. 11, n. 2, p. 308-309, 1971.

AYYANGAR, G. N. R. The description of crop plant characters and their ranges of variation. IV. Variability of Indian sorghum. **Indian Journal of Agricultural and Science**, v. 12, p. 528-563, 1942.

AYYANGAR, G. N. R.; PONNAIYA, B. W. X. The occurrence and inheritance of purple pigment on the glumes of sorghum close on emergence from the boot. **Current Science**, v. 5, n. 11, p. 590, 1937.

BARABAS, Z. Observation of sex differentiation in sorghum by use of induced male-sterile mutants. **Nature**, v. 195, n. 4838, p. 257-259, 1962.

DOGGETT, H.; EBERHART, S. A. Recurrent selection in sorghum. **Crop Science**, v. 8, n. 1, p. 119-121, 1968.

DWEIKAT, I. Sorghum breeding. In: WANG, Y.; UPADHYAYA, H. D.; KOLE, C. **Genetics, genomics and breeding of sorghum**. Boca Raton: CRC Press, 2014. p. 90-113.

ECKEBIL, J. P.; ROSS, W. M.; GARDNER, C. O.; MARANVILLE, J. W. Heritability estimates, genetic correlations, and predicted gains from S1 progeny tests in three grain sorghum random-mating populations. **Crop Science**, v. 17, n. 3, p. 373-377, 1977.

GARDNER, C. O. Development of superior populations of sorghum and their role in breeding programs. In: RAO, N. G. P.; HOUSE, L. R. (Ed.). **Sorghum in seventies**. New Delhi: Oxford and IBH Publishing, 1972. p. 180-196.

KARPER, R. E.; STEPHENS, J. C. Floral abnormalities in sorghum. **Journal of Heredity**, v. 27, n. 5, p. 183-194, 1936.

NATH, B. Population breeding techniques in sorghum: sorghum in the eighties. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON SORGHUM, 1981, Patancheru, India. **Sorghum in the eighties**: proceedings. Patancheru: ICRISAT, 1982. v. 1.

PEDERSEN, J. F.; TOY, J. J. Registration of 29 forage sorghum genetic stocks in A3 cytoplasm. **Crop Science**, v. 37, n. 4, p. 1408-1409, 1997.

QUINBY, J. R. Interaction of genes and cytoplasm in male sterility in sorghum. In: CORN AND SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 35., 1980, Illinois. **Proceedings...** Illinois: American Seed Trade Association, 1980.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B.; SANTOS, J. B.; NUNES, J. A. R. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. Lavras: UFLA, 2012. 522 p.

RAO, N. G. P.; TRIPATHI, D. P.; RANA, B. S. Genetic analysis of cytoplasmic systems in sorghum. **Indian Journal Genetics**, v. 44, n. 3, p. 480-496, 1984.

REDDY, B. V. S.; RAI, K. N.; SARMA, N. P.; KUMAR, I. S. H.; SAXENA, K. B. Cytoplasmic-nuclear male sterility: origin, evaluation, and utilization in hybrid development. In: JAIN, H. K.; KHARKWAL, M. C. (Ed.). **Plant breeding**: mendelian to molecular approaches. New Delhi: Narosa Publishing House, 2003.

REDDY, B. V. S.; RAMESH, S.; ORTIZ, R. Genetic and cytoplasmic-nuclear male-sterility in sorghum. **Plant Breeding Reviews**, v. 25, p. 139-172, 2005.

ROONEY, W. L. Genetics and cytogenetics. In: SMITH, C. W.; FREDERIKSEN R. A. **Sorghum**: origin, history, technology, and production. New York: John Wiley & Sons, 2000. v. 1.

ROONEY, W. L. Sorghum improvement-integrating traditional and new technology to produce improved genotypes. **Advances Agronomy**, v. 83, n. 10, p. S0065-2113, 2004.

ROSS, W. M. Use of population breeding in sorghum: problems and prospects. In: ANNUAL CORN AND SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 28., 1973, Chicago. **Proceedings...** Washington: ASTA, 1973. v. 28, p. 205-209.

ROSS, W. M.; GARDNER, C. O. The mechanics of population improvement in sorghum. In: PLANT BREEDING METHODS AND APPROACHES IN SORGHUM WORKSHOP FOR LATIN AMERICA, 1983, Mexico. **Proceedings...** Mexico: CIMMYT, 1983. p. 8-38.

ROSS, W. M.; HECKEROTT, H. L. Registration of seven isocyttoplasmic sorghum germplasm lines. **Crop Science**, v. 12, n. 5, p. 720-721, 1972.

SCHAFFERT, R. E.; RODRIGUES, J. A. S.; PARRELLA, R. A. da C.; MENEZES, C. B. de **Síntese e melhoramento de populações de inter cruzamento para aumentar recombinação genética e facilitar seleção recorrente em sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench)**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2016. 8 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Circular Técnica, 227).

SCHERTZ, K. F. Male-sterility in sorghum: its characteristics and importance. In: WITCOMBE, J. R.; DUNCAN, R. R. (Ed.). **Use of molecular markers in sorghum and pearl millet breeding for developing countries**. Norwich: Overseas Development Administration, 1994. p. 35-37.

SCHERTZ, K. F. Possible new cytoplasmic-genic sterility systems in sorghum. In: ANNUAL CORN AND SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 28., 1973, Chicago. **Proceedings...** Washington: ASTA, 1973. v. 28, p. 7-14.

SCHERTZ, K. F.; RITCHEY, J. M. Cytoplasmic-genic male sterility systems in sorghum. **Crop Science**, v. 18, p. 890-893, 1978.

SECRIST, R. R.; ATKINS, R. E. Pollen fertility and agronomic performance of sorghum hybrids with different male-sterility-inducing cytoplasms. **Journal of Iowa Academic Science**, v. 96, n. 3, p. 99-103, 1989.

SINGH, B. D. **Plant breeding: principles and methods**. 7th ed. New Delhi: Kalyani Publishers, 2004.

STEPHENS, J. Male sterility in sorghum: its possible utilization in production of hybrid seed. **Journal of America Society of Agronomy**, v. 29, n. 8, p. 690-690, 1937.

STEPHENS, J. C.; HOLLAND, P. F. Cytoplasmic male sterility for hybrid sorghum seed production. **Agronomy Journal**, v. 46, n. 1, p. 20-23, 1954.

TANG, H. V.; PRING, D. R. Conversion of fertility restoration of the sorghum IS1112C (A3) male-sterile cytoplasm from two genes to one gene. **Crop Science**, v. 43, n. 5, p. 1747-1753, 2003.

WEBSTER, O. J.; SINGH, S. P. Breeding behavior and histological structure of non-dehiscent anther character in *Sorghum vulgare* pers. **Crop Science**, v. 4, n. 6, p. 656-658, 1964.

WEBSTER, O. J. Genetic studies in *Sorghum vulgare* (Pers.). **Crop Science**, v. 5, n. 3, p. 207-210, 1965.

WORSTELL, J. V.; KIDD, H. J.; SCHERTZ, K. C. Relationships among male sterility inducing cytoplasm of sorghum. **Crop Science**, v. 24, n. 1, p. 186-189, 1984.

XIN, Z.; HUANG, J.; SMITH, A. R.; CHEN, J.; BURKE, J.; SATTLER, S. E.; ZHAO, D. Morphological characterization of a new and easily recognizable nuclear male sterile mutant of sorghum (*Sorghum bicolor*). **PLoS One**, v. 12, n. 1, e0165195, 2017.

Esta publicação está disponível no endereço:
<https://www.embrapa.br/milho-e-sorgo/publicacoes>

Embrapa Milho e Sorgo

Rod. MG 424 Km 45
Caixa Postal 151
CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG
Fone: (31) 3027-1100
Fax: (31) 3027-1188
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

1ª edição

Publicação digitalizada (2019)



MINISTÉRIO DA
AGRICULTURA, PECUÁRIA
E ABASTECIMENTO



Comitê Local de Publicações
da Unidade Responsável

Presidente

Maria Marta Pastina

Secretário-Executivo

Elena Charlotte Landau

Membros

Antonio Claudio da Silva Barros, Cynthia Maria
Borges Damasceno, Maria Lúcia Ferreira
Simeone, Roberto dos Santos Trindade e
Rosângela Lacerda de Castro

Revisão de texto

Antonio Claudio da Silva Barros

Normalização bibliográfica

Rosângela Lacerda de Castro (CRB 6/2749)

Tratamento das ilustrações

Tânia Mara Assunção Barbosa

Projeto gráfico da coleção

Carlos Eduardo Felice Barbeiro

Editoração eletrônica

Mônica Aparecida de Castro

Foto da capa

Cicero Beserra de Menezes

CGPE 15737