

Seleção de fontes de resistência ao míldio, à helmintosporiose e de tolerância ao alumínio em sorgo



**Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Milho e Sorgo
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento**

DOCUMENTOS 244

**Seleção de fontes de resistência ao míldio, à
helmintosporiose e de tolerância ao alumínio em sorgo**

Diego Fernandes Lívio
José Maurílio Moreira de Figueiredo Júnior
Marcos de Oliveira Pinto
Jurandir Vieira de Magalhães
Cicero Beserra de Meneses
Claudia Teixeira Guimarães
Luciano Viana Cota
Cynthia Maria Borges Damasceno
Dagma Dionisia da Silva
Robert Eugene Schaffert

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

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
Mônica Aparecida de Castro

Projeto gráfico da coleção
Carlos Eduardo Felice Barbeiro

Editoração eletrônica
Mônica Aparecida de Castro

Foto da capa
Luciano Viana Cota

1ª edição
Publicação digitalizada (2019)

Todos os direitos reservados.

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte,
constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Embrapa Milho e Sorgo

Seleção de fontes de resistência ao míldio, à helmintosporiose e de tolerância ao
alumínio em sorgo / Diego Fernandes Lívio... [et al.]. – Sete Lagoas: Embrapa
Milho e Sorgo, 2019.

14 p. : il. -- (Documentos / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1518-4277;
244).

1. Melhoramento genético vegetal. 2. *Sorghum bicolor*. 3. Doença de planta. 4.
Variedade resistente. I. Lívio, Diego Fernandes. II. Figueiredo Júnior, José Maurílio
Moreira de. III. Pinto, Marcos de Oliveira. IV. Magalhães, Jurandir Vieira de. V. Menezes,
Cicero Beserra de. VI. Guimarães, Cláudia Teixeira. VII. Cota, Luciano Viana. VIII.
Damasceno, Cynthia Maria Borges. IX. Silva, Dagma Dionísia da. X. Schaffert, Robert
Eugene. XI. Série.

CDD 631.523 (21. ed.)

Autores

Diego Fernandes Livio

Bolsista de Mestrado em Bioengenharia, Universidade Federal de São João del Rei;

José Maurílio Moreira de Figueiredo Júnior

Estudante de Agronomia da Universidade Federal de São João Del-Rei – CSL, Bolsista CNPq/Embrapa Milho e Sorgo;

Marcos de Oliveira Pinto

Bioquímico, DSc. em Genética e Melhoramento, Analista da Embrapa Milho e Sorgo;

Jurandir Vieira de Magalhães

Eng.Agrôn.,Ph.D.em Ciências Biológicas, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo;

Cicero Beserra de Meneses

Eng.Agrôn., DSc. em Fitotecnia, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo;

Claudia Teixeira Guimarães

Eng.Agrôn., DSc. em Genética e Melhoramento, Pesquisadora da Embrapa Milho e Sorgo;

Luciano Viana Cota

Eng.- Agrôn. DSc. em Fitopatologia, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo;

Cynthia Maria Borges Damasceno

Eng.Agrôn., Ph.D. em Biologia Molecular, Pesquisadora da Embrapa Milho e Sorgo;

Dagma Dionisia da Silva

Eng. Agrôn., DSc. em Fitopatologia, Pesquisadora da Embrapa Milho e Sorgo;

Robert Eugene Schaffert

Eng.Agrôn, D.Sc. em Genética e Melhoramento de Plantas, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo

Apresentação

O sorgo tem sido amplamente produzido em regiões tropicais para alimentação animal, humana e para finalidades de bioenergia, com significativo potencial de expansão no Brasil. Apesar de sua adaptabilidade às áreas marginais, a produtividade da cultura é prejudicada por doenças foliares, com destaques para o míldio (*Peronosclerospora sorghi* (W. Weston & Uppal)) e a helmitosporiose (*Exserohilum turcicum* (Pass.) K. J. Leonard & E. G. Suggs), e pela toxidez do alumínio (Al), presente nas áreas do Cerrado brasileiro. A tolerância ao Al é conferida pelo gene *SbMATE*, que codifica um transportador de citrato da família MATE, cuja seleção assistida é mediada por marcadores alelo-específicos. Outro exemplo de seleção assistida é realizada com marcadores ligados ao gene *Rf*, que controla a restauração da fertilidade citoplasmática, facilitando a produção de híbridos de sorgo. Assim, o principal objetivo desse trabalho foi identificar linhagens provenientes do cruzamento entre ATF14B e QL3 com altos níveis de resistência ao míldio e à helmintosporiose em condições de campo. Adicionalmente, as 12 linhagens selecionadas apresentaram o alelo do gene *SbMATE* que confere tolerância ao alumínio tóxico, notas de melhoramento melhores que a linhagem parental elite ATF14B e foram caracterizadas quanto a presença dos alelos *Rf* e *rf* em homozigose, indicando a capacidade de restauração ou não da fertilidade citoplasmática, respectivamente. Com isso, essas linhagens apresentam grande potencial de uso como fontes de resistência às doenças e do alelo de tolerância ao Al para diferentes finalidades no programa de melhoramento de sorgo da Embrapa e de empresas parceiras.

Frederico Ozanan Machado Durães

Chefe-geral

Sumário

Introdução	07
Material e Métodos	08
Resultados e Discussão	09
Considerações Finais	12
Referências	12

Introdução

O sorgo [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] é o quinto cereal mais cultivado no mundo (Buso et al., 2011), amplamente produzido em regiões tropicais para alimentação animal, humana e uso para bioenergia. Em razão da sua alta tolerância a altas temperaturas e à seca, o sorgo pode ser uma alternativa para cultivo na segunda safra em sucessão à soja. Nas últimas décadas, verificou-se uma expansão significativa do sorgo, sendo Goiás o estado com maior produção nacional (Acompanhamento da Safra Brasileira [de] Grãos, 2019).

A expansão da cultura do sorgo tem ocorrido nas áreas do Cerrado brasileiro, constituídas por solos ácidos, que correspondem a aproximadamente 50% das terras cultiváveis de todo o planeta (Von Uexküll; Mutert, 1995). Nesses solos, o alumínio é solubilizado na rizosfera nas formas iônicas $\text{Al}(\text{OH})^{2+}$, $\text{Al}(\text{OH})^{2+}$ e $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6^{3+}$, sendo a forma do cátion trivalente (Al^{3+}), a mais fitotóxica (Kochian et al., 2004). A toxidez causada pelo alumínio (Al) inibe o desenvolvimento radicular, reduzindo a exploração de camadas mais profundas do solo e, conseqüentemente, limita a absorção de água e nutrientes. Em sorgo, a tolerância ao Al é conferida pelo gene *SbMATE*, que codifica um transportador de citrato da família MATE (Multidrug and toxic compound extrusion) (Magalhães et al., 2007). Marcadores alelo-específicos associados com a tolerância ao Al foram identificados (Caniato et al., 2014), e têm sido utilizados no melhoramento assistido e na mineração de alelos.

Outro exemplo de seleção assistida por marcadores moleculares em sorgo é a seleção de genes nucleares de restauração da fertilidade, quando do uso da macho-esterilidade genético-citoplasmática (*cytoplasmic male sterility* CMS) na produção de híbridos. As plantas com CMS, ou linhagens A, são caracterizadas pela ausência do pólen funcional. No entanto, genes nucleares de restauração de fertilidade (*fertility restoration* ou *Rf*) revertem a macho-esterilidade citoplasmática e os genótipos portadores dos alelos dominantes *Rf* são denominados restauradores ou R. Linhagens B têm genótipo *rfrf*, com alelos recessivos em homozigose, e por isso são não restauradoras (Horn et al., 2014). A produção de híbridos de sorgo dá-se mediante o cruzamento de linhagens fêmeas (A) e linhagens restauradoras (R). Um fator fundamental para o sucesso desse sistema é a diferenciação precoce e precisa das linhagens B e R. Vários genes *Rf* foram identificados em sorgo, incluindo o gene *Rf1* mapeado no cromossomo 8 (Klein et al., 2001). Pinto et al. (2014) validaram a predição do fenótipo de macho-esterilidade com base em marcadores microssatélites (*Simple Sequence Repeat*, SSR), ligados ao gene *Rf1* em populações de sorgo da Embrapa. Tais resultados possibilitaram a utilização desses marcadores SSR na predição dos fenótipos das linhagens restauradoras ou não da macho-esterilidade citoplasmática em sorgo.

A cultura do sorgo é afetada por várias doenças, com destaques para o míldio (*Peronosclerospora sorghi* (W. Weston & Uppal)) e a helmintosporiose (*Exserohilum turcicum* (Pass.) K. J. Leonard & E. G. Suggs). A helmintosporiose sob condições ambientais favoráveis e em cultivares suscetíveis pode reduzir a produção de grãos em até 40% (Frederiksen; Odvody, 2000; Ngugi et al., 2000, 2001; Casela; Ferreira, 2004). Em sorgo forrageiro, ocorre redução significativa do volume de matéria verde e qualidade da forragem, em razão da necrose foliar. Plantas de sorgo infectadas com *P. sorghi* nos primeiros estádios de desenvolvimento são estéreis, o que resulta em elevadas perdas na produção, podendo alcançar 80% (Barbosa et al., 2006). Entre as estratégias de manejo dessas doenças, estão o controle químico e a resistência genética. Entretanto, para o míldio não existem produtos registrados no Ministério da Agricultura para uso foliar, sendo realizado apenas tratamento de sementes. A resistência genética é a forma mais eficiente e econômica de controle dessas doenças em sorgo.

Alguns locos de resistência ao míldio em sorgo foram identificados, variando em função da fonte de resistência e da raça do patógeno (Craig; Odvody, 1992). A resistência ao míldio na linhagem QL3 é determinada pelo loco *Pla* (Reddy et al., 1992), mapeado no cromossomo 3, ligado aos marcadores Xtxp451, Xtxp452, Xtxp215 e Xtxp488 (Mace et al., 2009). Por meio de estudos genéticos, Simões (2008) demonstrou que QL3 possui apenas um loco dominante para resistência ao míldio, sem a definição da sua posição no genoma. Em *Arabidopsis*, foi identificado e clonado o gene de resistência ao míldio *RPP8* (Botella et al., 1998; Cooley et al., 2000; McDowell et al., 1998; Mohr et al., 2010), cujo ortólogo em sorgo localiza-se no cromossomo 3.

A fim de aumentar a eficiência do programa de melhoramento no desenvolvimento de híbridos de sorgo mais tolerantes a estresses bióticos e abióticos, uma população de linhagens recombinantes, oriunda do cruzamento de ATF14B x QL3, foi avaliada em campo e genotipada com marcadores moleculares visando à seleção de fontes de resistência a doenças (míldio e helmintosporiose) e de tolerância ao alumínio.

Material e Métodos

A partir do cruzamento entre as linhagens ATF14B e QL3 foi obtida, após seis ciclos de autofecundação pelo método de descendência por semente única, a população constituída de 210 linhagens endogâmicas recombinantes (RILs). ATF14B é uma linhagem-elite não restauradora (*rfrf*) desenvolvida do cruzamento entre BR007B e SC283, portadora do alelo de tolerância ao alumínio do gene *SbMATE*. QL3 é uma linhagem desenvolvida em Queensland, Austrália, e fonte de resistência a diferentes raças de míldio de sorgo (Sifuentes; Frederiksen, 1988).

A avaliação fenotípica para míldio e helmintosporiose foi realizada em condições de campo na Estação Experimental da Embrapa Milho e Sorgo, de março a maio de 2018. As 210 RILs foram avaliadas em blocos casualizados com testemunhas intercalares e três repetições. A parcela foi representada por uma linha de 5 m, espaçadas de 0,7 m, com 50 a 60 plantas por parcela, sem o desbaste após o plantio. As testemunhas intercalares corresponderam aos parentais da população (ATF14B e QL3). Cada bloco compreendeu 20 tratamentos (18 progênies e duas testemunhas).

Avaliou-se a severidade da helmintosporiose após o florescimento (60 dias após o plantio, DAP) e a do míldio na fase de enchimento de grãos (75 DAP) e, para ambas, foi utilizada a escala de notas variando de 1 (altamente resistente) a 5 (altamente suscetível). Se na parcela houvesse uma planta com míldio sistêmico, o genótipo era considerado suscetível e recebia nota 5.

A nota de melhoramento, que considera o potencial de aproveitamento do genótipo em um programa de melhoramento, incluindo produtividade, comprimento do pendão, formato de panícula e tolerância a doenças foliares, foi atribuída a cada parcela, variando de 1 (bom) a 5 (ruim). O número de panículas foi quantificado como o total de panículas por parcela.

A genotipagem foi realizada com primers marcados com fluoróforos para os marcadores moleculares SSR ligados a genes de resistência localizados no cromossomo 3 de sorgo. Os marcadores Xtxp492, Xtxp439, Xtxp441 e Xtxp446 flanqueiam o gene ortólogo ao gene *RPP8* de *Arabidopsis*, enquanto Xtxp451 e Xtxp452 estão localizados próximos ao gene *Pla*, ambos associados com a resistência ao míldio em *Arabidopsis* e sorgo, respectivamente (Reddy et al., 1992; Mace et al., 2009; Mohr et al., 2010). As reações de amplificação desses dois últimos marcadores foram resolvidas por meio da eletroforese em géis de poliacrilamida 10% corados com nitrato de prata. As reações de amplificação com primers SSR marcados foram realizadas segundo Caniato et al. (2011). Os

amplicons foram resolvidos por meio da eletroforese capilar no sequenciador ABI3500XL (Applied Biosystems), e os resultados foram avaliados empregando o software GeneMapper 5 (Applied Biosystems). A genotipagem dos alelos do gene *SbMATE* foi realizada com o primer S17_MATE, e a separação dos fragmentos foi realizada em gel de agarose 1%, conforme descrito por Caniato et al. (2014).

A genotipagem com os marcadores SSR Xtxp400, Xtxp250 e Xtxp105 associados ao gene *Rf1*, localizados no cromossomo 8 (Pinto et al., 2014), foi realizada com primers marcados com fluoróforos e polimórficos entre as linhagens parentais ATF14B e QL3.

Resultados e Discussão

As RILs apresentaram uma ampla variabilidade fenotípica para a altura de plantas, formato e tamanho das panículas, que são características de grande importância dependendo da finalidade do melhoramento de sorgo. O sorgo granífero possui porte mais baixo e maior número de panículas, enquanto para bioenergia ou forragem são necessárias cultivares de porte mais alto. Uma amostra dessa variabilidade está representada na Figura 1, com progênie de diferentes alturas e formatos de panículas.



Figura 1. Linhagens recombinantes de sorgo derivadas do cruzamento ATF14B x QL3 apresentando ampla variabilidade para altura de planta e formato das panículas.

Foto: Cláudia Teixeira Guimarães

As RILs apresentaram respostas ao míldio variando de altamente suscetíveis a altamente resistentes, à semelhança dos parentais ATF14B e QL3, respectivamente. A Figura 2 demonstra o fenótipo dos parentais contrastantes quanto à resposta ao míldio, bem como de duas progênies com padrão fenotípico similar à linhagem-elite ATF14B. A maioria da RILs (194) foi resistente ao míldio e recebeu nota 1, como observado na linhagem parental QL3.

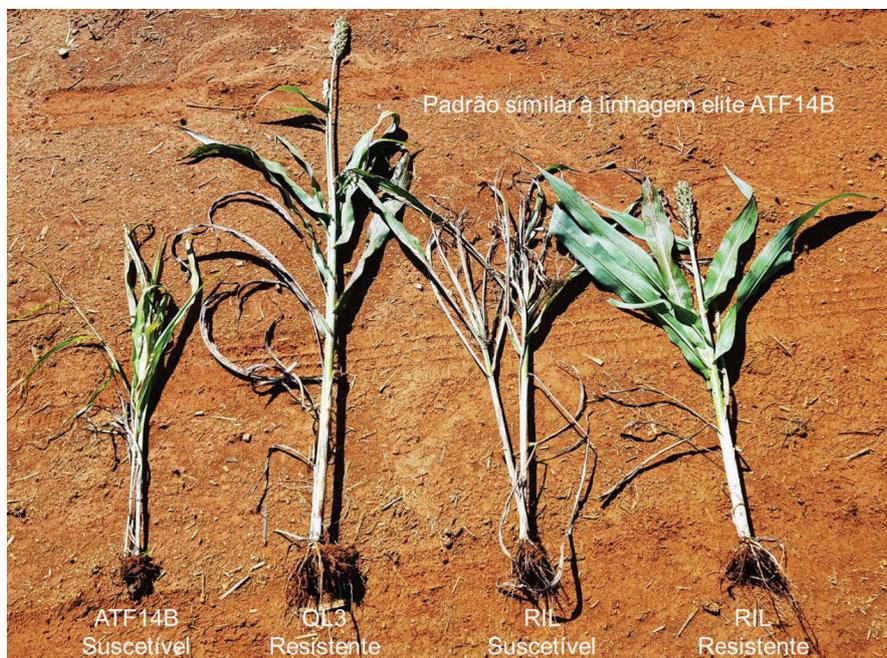


Figura 2. Resposta das linhagens parentais ATF14B (suscetível) e QL3 (resistente) ao míldio, e de duas linhagens recombinantes contrastantes quanto à resistência ao míldio e de porte baixo, semelhante ao padrão fenotípico da ATF14B.

Foto: Cláudia Teixeira Guimarães

Quanto à resposta à helmintosporiose, as notas variaram de 1,2 até 5,0, indicando uma ampla variação e dentre as RILs, sendo que 51 linhagens apresentaram fenótipo de resistência, com nota de severidade inferior a 2 (Figura 3).



Figura 3. Linhagem resistente (esquerda) e suscetível (direita) à helmintosporiose em condições de campo.

Foto: Cláudia Teixeira Guimarães

As avaliações de resposta às doenças e às demais caracterizações fenotípicas e moleculares permitiram a seleção de 12 linhagens (RILs) altamente resistentes ao míldio (nota 1), com resistência intermediária à helmintosporiose (nota entre 1,17 e 2,17) e com a presença do alelo superior do gene *SbMATE*, que confere tolerância ao alumínio tóxico (Tabela 1). Essas RILs foram caracterizadas quanto à presença dos alelos *Rf* e *rf*, em homocigose, que conferem a restauração ou não da fertilidade, respectivamente, em genótipos macho-estéreis. Adicionalmente, todas as RILs selecionadas apresentaram nota de melhoramento inferior a 2,67, melhores que a linhagem parental elite, ATF14B cuja nota foi 2,78, além de um maior número de panículas que a ATF14B. Tais resultados indicam o grande potencial de uso dessas linhagens no programa de melhoramento de sorgo, como fontes de resistência às doenças e do alelo de tolerância ao Al para diversos propósitos: desenvolvimento de linhagens restauradoras (R) e mantenedoras da fertilidade (B), para a finalidade de produção de grãos (plantas baixas, com grande número de panícula: RIL-16, RIL-87) e de biomassa (plantas altas: RIL-48, RIL-107).

Tabela 1. Linhagens recombinantes endogâmicas (RILs) de sorgo derivadas do cruzamento ATF14B x QL3 caracterizadas quanto à presença dos alelos dos genes *SbMATE* e *Rf*, respostas ao míldio e à helmintosporiose, altura de plantas, nota de melhoramento e número de panículas

Progênes	Presença do Alelo do Gene <i>SbMATE</i> §	Alelos do Gene <i>Rf</i>	Resposta ao Míldio *	Resposta à Helmintosporiose *	Altura de Planta (m)	Nota de Melhoramento #	Número de Panículas
ATF14B	+	<i>rf</i>	4,30	2,22	1,05	2,78	39,81
QL3	-	<i>Rf</i>	1,00	2,00	1,64	3,17	54,92
RIL-14	+	<i>rf</i>	1,00	2,17	1,60	2,67	48,33
RIL-16	+	<i>Rf</i>	1,00	1,67	1,50	1,67	76,33
RIL-36	+	<i>rf</i>	1,00	2,17	1,50	2,50	41,33
RIL-38	+	<i>Rf</i>	1,00	2,00	1,50	1,83	61,00
RIL-48	+	<i>rf</i>	1,00	2,17	1,73	2,33	56,33
RIL-71	+	<i>rf</i>	1,00	2,00	1,20	2,17	45,00
RIL-87	+	<i>rf</i>	1,00	1,83	1,12	2,50	48,33
RIL-107	+	<i>rf</i>	1,00	1,83	1,67	2,83	70,67
RIL-157	+	<i>Rf</i>	1,00	1,17	1,57	1,83	65,67
RIL-170	+	<i>rf</i>	1,00	1,83	1,60	2,50	47,00
RIL-191	+	<i>Rf</i>	1,00	2,17	1,38	2,50	51,00
RIL-204	+	<i>Rf</i>	1,00	2,00	1,30	2,67	59,67

§ + indica a presença e – a ausência do alelo de tolerância ao Al do gene *SbMATE*

* Escala de notas variando de 1, altamente resistente, a 5, altamente suscetível, às doenças.

Escala de notas variando de 1, mais favorável, a 5, menos favorável, ao melhoramento.

Considerações finais

A ATF14B é uma linhagem-elite de sorgo, com alta capacidade combinatória para produtividade de grãos e suscetível ao míldio, dificultando seu cultivo. Assim, a introgressão da resistência ao míldio na ATF14B favorecerá sua utilização para a obtenção de híbridos comerciais. As linhagens selecionadas com resistência ao míldio combinaram resistência à helmintosporiose e tolerância ao Al, além de apresentarem nota de melhoramento e número de panículas superiores a ATF14B. Como as linhagens possuem altura de planta variando de 1,0 a 1,7 e a presença dos alelos *Rf* e *rf*, elas podem ser utilizadas para diferentes finalidades no programa de melhoramento de sorgo da Embrapa e de empresas parceiras.

Referências

- ACOMPANHAMENTO DA SAFRA BRASILEIRA [DE] GRÃOS: safra 2018/19: décimo segundo levantamento. Brasília, DF: Conab, v. 6, n. 12, 2019.
- BARBOSA, F. C. R.; PFENNING, L. H.; CASELA, C. R. *Peronosclerospora sorghi*, o agente etiológico do míldio do sorgo. **Fitopatologia Brasileira**, v. 31, n. 2, p. 119-132, 2006.
- BOTELLA, M. A.; PARKER, J. E.; FROST, L. N.; BITTNER-EDDY, P. D.; BEYNON, J. L.; DANIELS, M. J.; HOLUB, E. B.; JONES, J. D. Three genes of the Arabidopsis RPP1 complex resistance locus recognize distinct *Peronospora parasitica* avirulence determinants. **The Plant Cell**, v. 10, n. 11, p. 1847-1860, 1998.
- BUSO, W. H. D.; MORGADO, H. S.; SILVA, L. B.; FRANÇA, A. F. S. Utilização do sorgo forrageiro na alimentação animal. **PUBVET**, v. 5, n. 23, p. 1143-1149, 2011.
- CANIATO, F. F.; GUIMARÃES, C. T.; HAMBLIN, M.; BILLOT, C.; RAMI, J.-F.; HUFNAGEL, B.; KOCHIAN, L. V.; LIU, J.; GARCIA, A. A. F.; HASH, C. T.; RAMU, P.; MITCHELL, S.; KRESIVICH, S.; OLIVEIRA, A. C. de; AVELLAR, G. de; BORÉM, A.; GLASZMANN, J.-C.; SCHAFFERT, R. E.; MAGALHÃES, J. V. The relationship between population structure and aluminum tolerance in cultivated sorghum. **PloS One**, v. 6, n. 6, e20830, 2011.
- CANIATO, F. F.; HAMBLIN, M. T.; GUIMARÃES, C. T.; ZHANG, Z.; SCHAFFERT, R. E.; KOCHIAN, L. V.; MAGALHÃES, J. V. Association mapping provides insights into the origin and the fine structure of the sorghum aluminum tolerance locus, AltSB. **PloS One**, v. 9, n. 1, e87438, 2014.
- CASELA, C. R.; FERREIRA, A. S. **A helmintosporiose do sorgo**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2004. 3 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Circular Técnica, 43).
- COOLEY, M. B.; PATHIRANA, S.; WU, H. J.; KACHROO, P.; KLESSIG, D. F. Members of the Arabidopsis HRT/RPP8 family of resistance genes confer resistance to both viral and oomycete pathogens. **The Plant Cell**, v. 12, n. 5, p. 663-676, 2000.
- CRAIG, J.; ODVODY, G. N. Current status of sorghum downy mildew control. In: MILLIANO, W. A. J. de; FREDERIKSEN, R. A.; BENGSTON, G. D. (Ed.). **Sorghum and millets diseases: a second world review**. Patancheru: ICRISAT, 1992. p. 213-217.
- FREDERIKSEN, R. A.; ODVODY, G. N. **Compendium of sorghum diseases**. 2. ed. St. Paul: American Phytopathological Society, 2000. 78 p.

HORN, R.; GUPTA, K. J.; COLOMBO, N. Mitochondrion role in molecular basis of cytoplasmic male sterility. **Mitochondrion**, v. 19, p. 198-205, 2014.

KOCHIAN, L. V.; HOEKENGA, O. A.; PIÑEROS, M. A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 459-493, 2004.

KLEIN, R. R.; KLEIN, P. E.; CHHABRA, A. K.; DONG, J.; PAMMI, S.; CHILDS, K. L.; MULLET, J. E.; ROONEY, W. L.; SCHERTZ, K. F. Molecular mapping of the *rf1* gene for pollen fertility restoration in sorghum (*Sorghum bicolor* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 102, n. 8, p. 1206-1212, 2001.

MACE, E. S.; RAMI, J. F.; BOUCHET, S.; KLEIN, P. E.; KLEIN, R. R.; KILIAN, A.; WENZL, P.; XIA, L.; HALLORAN, K.; JORDAN, D. R. A consensus genetic map of sorghum that integrates multiple component maps and high-throughput Diversity Array Technology (DArT) markers. **BMC Plant Biology**, v. 9, n. 1, p. 13, 2009.

MAGALHÃES, J. V. de; LIU, J.; GUIMARÃES, C. T.; LANA, U. G. de P.; ALVES, V. M. C.; WANG, Y-H.; SCHAFFERT, R. E.; HOEKENGA, O. A.; PINEROS, M. A.; SHAFF, J. E.; KLEIN, P. E.; CARNEIRO, N. P.; COELHO, C. M.; TRICK, H. N.; KOCHIAN, L. V. A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family confers aluminum tolerance in sorghum. **Nature Genetics**, v. 39, n. 9, p. 1156-1161, 2007.

MCDOWELL, J. M.; DHANDAYDHAM, M.; LONG, T. A.; AARTS, M. G.; GOFF, S.; HOLUB, E. B.; DANGL, J. L. Intragenic recombination and diversifying selection contribute to the evolution of downy mildew resistance at the *RPP8* locus of Arabidopsis. **The Plant Cell**, v. 10, n. 11, p. 1861-1874, 1998.

MOHR, T. J.; MAMMARELLA, N. D.; HOFF, T.; WOFFENDEN, B. J.; JELESKO, J.G.; MCDOWELL, J. M.; The Arabidopsis downy mildew resistance gene *RPP8* is induced by pathogens and salicylic acid and is regulated by *W* box cis elements. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 23, n. 10, p. 1303-1315, 2010.

NGUGI, H. K.; JULIAN, A. M.; KING, S. B.; PEACOCKE, B. J. Epidemiology of sorghum anthracnose (*Colletotrichum sublineolum*) and leaf blight (*Exserohilum turcicum*) in Kenya. **Plant Pathology**, v. 49, n. 1, p. 129-140, 2000.

NGUGI, H. K.; KING, S. B.; HOLT, J.; JULIAN, A. M. Simultaneous temporal progress of sorghum anthracnose and leaf blight in crop mixtures with disparate patterns. **Phytopathology**, v. 91, n. 8, p. 720-729, 2001.

PINTO, M. de O.; SANTOS, C. V. dos; MENEZES, C. B. de; PARRELLA, R. A. da C.; SCHAFFERT, R. E.; MAGALHÃES, J. V. **Mapeamento e validação de marcadores microssatélites associados à restauração da fertilidade em sorgo**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2014. 25 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 110).

REDDY, B. V. S.; MUGHOGHO, L. K.; NARAYANA, Y. D.; NICODEMUS, K. D.; STENHOUSE, J. W. Inheritance pattern of downy mildew resistance in advanced generations of sorghum. **Annals of Applied Biology**, v. 121, n. 2, p. 249-255, 1992.

SIMÕES, C. C. Caracterização genética da resistência ao míldio (*Peronosclerospora sorghi*) em sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench). 2008. 35 f. Dissertação (Mestrado em Bioquímica Agrícola) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2008.

VON UEXKÜLL, H. R.; MUTERT, E. Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant and Soil*, v. 171, n. 1, p. 1-15, 1995.

Embrapa

Milho e Sorgo

DOCUMENTOS 244



MINISTÉRIO DA
AGRICULTURA, PECUÁRIA
E ABASTECIMENTO



PÁTRIA AMADA
BRASIL
GOVERNO FEDERAL

CGPE 15745

