



# ***Fisiologia da Planta de Sorgo***



Fisiologia da planta de sorgo.

2000

FL - FOL.2181



12830 - 1

**Embrapa**



## **REPÚBLICA FEDERATIVA DO BRASIL**

Presidente

FERNANDO HENRIQUE CARDOSO

### **Ministério da Agricultura e do Abastecimento**

Ministro

MARCUS VINÍCIUS PRATINI DE MORAES

### **Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária**

Presidente

ALBERTO DUQUE PORTUGAL

Diretores

ELZA ANGELA BATTAGGIA BRITO DA CUNHA

JOSÉ ROBERTO RODRIGUES PERES

DANTE DANIEL GIACOMELLI SCOLARI

### ***Embrapa Milho e Sorgo***

Chefe Geral

ANTÔNIO FERNANDINO DE CASTRO BAHIA FILHO

Chefe Adjunto de Pesquisa

IVAN CRUZ

Chefe Adjunto de Administração

JOÃO CARLOS GARCIA

Chefe Adjunto de Comunicação e Negócios

JOSÉ HAMILTON RAMALHO



Circular Técnica, 3

ISSN 1518-4269

# Fisiologia da Planta de Sorgo

*Paulo César Magalhães*

*Frederico O. M. Durães*

*Robert E. Schaffert*

**Embrapa**

---

***Milho e Sorgo***

Copyright © Embrapa - 2000  
Embrapa Milho e Sorgo  
Caixa Postal 151  
CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG  
Telefone: 0xx31 3779-1000  
Fax: 0xx31 3779-1088  
www.cnpms.embrapa.br  
sac@cnpms.embrapa.br

Tiragem: 1.000 exemplares

**Editor: Comitê de Publicações da Embrapa Milho e Sorgo**

Ivan Cruz (Presidente), Frederico Ozanan Machado Durães (Secretário), Antônio Carlos de Oliveira, Arnaldo Ferreira da Silva, Edilson Paiva, Paulo César Magalhães, Jamilton Pereira dos Santos

**Revisão e Diagramação:** Dilermando Lúcio de Oliveira

**Normalização bibliográfica:** Maria Tereza R. Ferreira

**Coordenação Editorial:** Área de Comunicação Empresarial da Embrapa  
Milho e Sorgo

MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F.O.M.; SCHAFFERT, R. E.  
M188f      Fisiologia da planta do sorgo. Sete Lagoas, MG:  
2000      Embrapa Milho e Sorgo, 2000. 46p. (Embrapa Milho  
e Sorgo. Circular Técnica, 3)

Sorgo; Fisiologia; Estresse abiótico.

CDD 633.17

© Embrapa - 2000



# Sumário

|   |    |
|---|----|
| 1. INTRODUÇÃO .....   | 5  |
| 2. ESTÁDIOS DE DESENVOLVIMENTO DO SORGO .....   | 7  |
| 3. ALTURA DA PLANTA E DESENVOLVIMENTO INICIAL DAS FOLHAS .....  | 9  |
| 4. PERFILHAMENTO .....  | 12 |
| 5. SISTEMA RADICULAR.....   | 13 |
| 6. DESENVOLVIMENTO DA PARTE AÉREA .....   | 15 |
| 7. FLORESCIMENTO .....  | 16 |
| 7.1. Fertilização .....   | 17 |
| 7.2. Fotoperíodo .....  | 17 |
| 8. ASPECTOS GERAIS DOS EFEITOS AMBIENTAIS SOBRE O CRESCIMENTO DO SORGO .....  | 18 |
| 8.1. Água .....   | 20 |
| 8.2. Luz .....  | 21 |
| 8.3. Temperatura .....  | 22 |
| 8.4. Nutrientes .....   | 23 |
| 9. ACUMULAÇÃO DE MATÉRIA SECA E PRODUÇÃO .....  | 23 |
| 10. REBROTA .....   | 25 |
| 11. TANINO NO GRÃO DE SORGO .....   | 25 |
| 12. TOLERÂNCIA DE PLANTAS A ESTRESSES AMBIENTAIS: ENFOQUES PARA ESTUDOS DE MECANISMOS DE TOLERÂNCIA (ÊNFASE PARA SORGO) ..... | 27 |
| 12.1. Características de plantas relacionadas à produtividade de sorgo .....  | 28 |
| 12.2. Análise genético-fisiológica do ajustamento osmótico para estresse hídrico em grão de sorgo .....                       | 32 |
| 13. TOLERÂNCIA AOS SOLOS ÁCIDOS .....   | 33 |
| 13.1. Tolerância ao alumínio tóxico .....   | 35 |
| 13.2. Eficiência na aquisição de fósforo .....  | 36 |
| 13.3. Mecanismos de tolerância a acidez do solo .....   | 38 |
| 13.3.1. Mecanismos Externos .....   | 38 |
| 13.3.2. Mecanismos Internos (nível celular) .....   | 39 |
| 14. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....  | 39 |

# FISIOLOGIA DA PLANTA DE SORGO

*Paulo César Magalhães<sup>1</sup>*

*Frederico O. M. Durães<sup>1</sup>*

*Robert E. Schaffert<sup>1</sup>*

## 1. INTRODUÇÃO

O sorgo (*Sorghum bicolor* [L.] Moench) é uma planta originária da África. Segundo Doggett (1988), os sorgos cultivados atualmente se originam do silvestre *Sorghum bicolor* subsp. *arundinaceum* e a maior variação do gênero *Sorghum* se encontra no quadrante centro-oeste da África, abaixo do Saara, na região da Etiópia e do Sudão, de onde o gênero ancestral, com um número básico de cinco cromossomos, provavelmente se originou, há 5.000-6.000 anos.

A planta de sorgo se adapta a uma ampla variação de ambientes e produz sob condições desfavoráveis à maioria dos outros cereais. Devido à sua resistência à seca, é considerado como um cultivo mais apto para as regiões áridas, com escassez de chuvas.

Os componentes de rendimento do sorgo, dentro de uma densidade populacional de 30 a 60 plantas.m<sup>-2</sup> (300 mil a 600 mil plantas.ha<sup>-1</sup>), apresentam um número de sementes por panícula de 1.500 a 12.000 e um peso de sementes de 25 a 35 mg.

O sorgo apresenta ampla utilidade na dieta alimentar humana, de forma direta (farinhas dos grãos) e indireta (na indústria de rações e volumosos, em pastoreios diretos ou silagens para animais). O sorgo é um componente importante do mix de insumos energéticos que entram na composição de rações para aves, suínos, bovinos, etc. e até mesmo no segmento de *pet food*. É praticamente uma exigência do mercado que a indústria de alimentação

---

<sup>1</sup>Eng.-Agr., Ph.D., pesquisadores da Embrapa Milho e Sorgo. Caixa Postal 151 CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG. E-mail:pcesar@cnpms.embrapa.br



animal dê preferência a grãos de sorgo sem tanino. No Brasil, a comercialização de sementes de sorgo com tanino é bastante restrita. Somente 4% do sorgo granífero plantado tem tanino e a área com esse tipo de sorgo é cultivada, principalmente, na região de Bagé-RS. Em todo o mundo, entre 50 e 60% dos sorgos graníferos têm tanino (SORGO, 2000).

O sorgo é uma planta autógama, com baixa taxa de fecundação cruzada. A planta de sorgo apresenta metabolismo C4, resposta fotoperiódica típica de dias curtos e de altas taxas fotossintéticas. A grande maioria dos materiais genéticos comerciais de sorgo requerem temperaturas superiores a 21°C para um bom crescimento e desenvolvimento (Paul, 1990). A planta de sorgo tolera mais o déficit de água e o excesso de umidade no solo do que a maioria dos outros cereais e pode ser cultivada numa ampla faixa de condições de solo (Dogget, 1970). Durante a primeira fase de crescimento das culturas, que vai do plantio até a iniciação da panícula (EC1), é muito importante a rapidez da germinação, emergência e estabelecimento da plântula, uma vez que a planta é pequena, tem um crescimento inicial lento e um mau controle de plantas daninhas nessa fase pode reduzir seriamente o rendimento de grãos. Embora não existam dados concretos disponíveis acerca de como os estádios iniciais da cultura podem afetar o rendimento, é lógico pensar que um bom estande, com rápida formação de folhas e sistema radicular, tornará aquela cultura apta a enfrentar possíveis estresses ambientais durante o seu ciclo (Rao & House, 1972). Os híbridos, de maneira geral, têm a formação de folhas e do sistema radicular mais rápida do que linhagens ou variedades. Quando se comparam materiais forrageiros, principalmente variedades, essas são mais lentas que os graníferos.

Na fase seguinte (EC2), que compreende a iniciação da panícula até o florescimento, vários processos de crescimento, se afetados, poderão comprometer o rendimento. São eles: desenvolvimento da área foliar, sistema radicular, acumulação de matéria

seca e o estabelecimento de um número potencial de sementes. Esse último é provavelmente o mais crítico, uma vez que maior número de grãos tem sido geralmente o mais importante componente de produção associado ao aumento de rendimento em sorgo. Na terceira fase de crescimento (EC3), que vai da floração à maturação fisiológica, os fatores considerados mais importantes são aqueles relacionados ao enchimento de grãos (Dogget, 1970; Rao & House, 1972 e Paul, 1990).

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

## **2. ESTÁDIOS DE DESENVOLVIMENTO DO SORGO**

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

Durante os primeiros 20 ou 30 dias após a emergência, as plantas crescem lentamente; depois, o crescimento e a acumulação de matéria seca são rápidos e quase lineares, até a maturação fisiológica.

Até os 30-40 dias após a emergência, as plantas se constituem praticamente da bainha e da lâmina; após esse período, começa o alongamento do colmo e o ganho rápido de peso.

A melhor adequação de práticas de manejo da cultura do sorgo está associada aos estádios fenológicos da planta, que variam de acordo com a cultivar, as condições edafoclimáticas e as práticas de manejo.

As fases apresentadas a seguir representam o desenvolvimento de uma cultivar de sorgo com ciclo de 100 dias,



aproximadamente (Vanderlip & Reeves, 1972):

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

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

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

*Estádio 3 (Diferenciação do ponto de crescimento)* – ocorre cerca de 30 dias após a emergência e representa a mudança do ponto de crescimento de vegetativo para reprodutivo. Essa fase é determinada pelas condições do ambiente e pelas características genéticas da cultivar. O período do plantio à diferenciação do ponto de crescimento é de aproximadamente um terço do período necessário para a maturação fisiológica, ou ciclo da cultura. Nesse período inicia-se o alongamento rápido do colmo, quando aproximadamente sete a dez folhas estão completamente desenvolvidas.

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

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

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

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

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

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

### 3. ALTURA DA PLANTA E DESENVOLVIMENTO INICIAL DAS FOLHAS

A altura da planta é importante para sua classificação. Pode variar desde 40 cm até 4 m. A altura do caule até o extremo da panícula varia segundo o número e a distância dos entrenós e também segundo o pedúnculo e a panícula. A quantidade de nós está determinada pelos genes da maturação e por sua reação ao fotoperíodo e à temperatura. A distância dos entrenós varia segundo as combinações de quatro ou mais fatores genéticos e segundo o ambiente. Por outro lado, a distância do pedúnculo e da panícula com freqüência são independentes.

A altura da planta, portanto, é controlada por quatro pares de genes principais (*dw1*, *dw2*, *dw3* e *dw4*), os quais atuam de maneira independente e aditiva, sem afetar o número de folhas e a duração do período de crescimento (Arnon, 1972). As plantas com os genes recessivos nos quatro *loci* resultam em porte mais baixo (60-80 cm), caracterizadas pelo nanismo e são chamadas "anãs-4"; enquanto que as plantas com genes recessivos em três *loci* e dominante no outro *locus* são chamadas "anãs-3". Cultivares graníferas normalmente são "anãs-3 e cultivares forrageiras são "anãs-2 ou "anãs-1", com genes recessivos em dois ou um *loci*, respectivamente. A taxa de produção de matéria seca no sorgo é fortemente afetada pela área foliar no primeiro estágio de crescimento - do plantio à iniciação da panícula (Krieg, 1983). A área foliar final é determinada pelas taxas de produção e duração da expansão, pelo número de folhas produzidas e a taxa de senescência, os quais são fatores bastante afetados pelo ambiente (Peacock & Wilson, 1984).

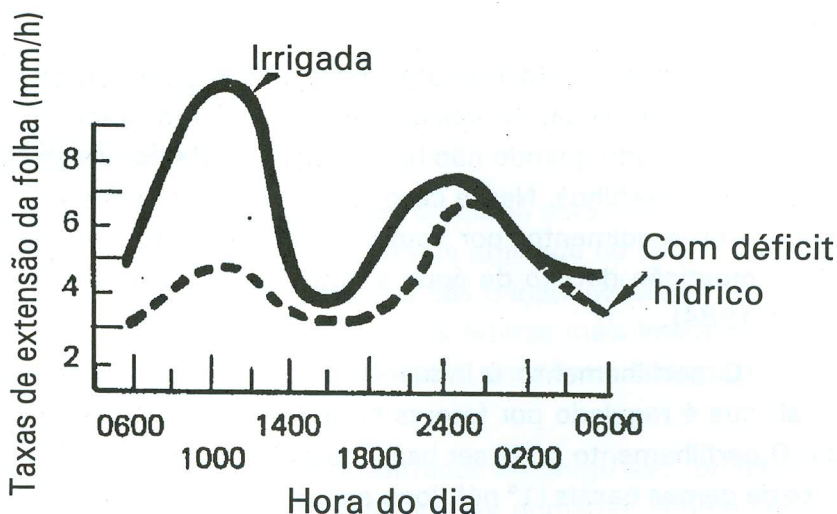


A temperatura, o déficit de água e as deficiências de nutrientes afetam as taxas de expansão das folhas, altura da planta e duração da área foliar, sobretudo nos genótipos sensíveis ao fotoperíodo. Esses efeitos podem ser modificados por mudanças na duração do dia (Dale, 1982). A insuficiência de água é uma das causas mais comuns de redução de área foliar e está relacionada com a expansão das células (Krieg, 1983 - Figura 1). A temperatura noturna baixa geralmente atrasa o desenvolvimento dos estádios EC 2 e EC 3.

Existem diferenças consideráveis das taxas diurnas de crescimento das folhas de sorgo, provavelmente como reflexo das diferenças ambientais. Têm-se observado taxas de expansão foliar de aproximadamente 60 cm<sup>2</sup>/planta/dia, o que se traduz em taxa de crescimento relativo de 70% por dia (Krieg, 1983). As folhas mais velhas mostram taxas de fotossíntese e de crescimento mais baixas, devido a mudanças causadas pela senescência (Dale, 1982).

A quantidade e a qualidade de luz também são importantes para a expansão foliar. Folhas que crescem em altas intensidades de luz têm freqüentemente um número de células maiores superior ao daquelas que crescem em intensidade de luz mais baixas.

O estágio de três folhas completamente desenvolvidas é caracterizado pelo ponto de crescimento ainda abaixo da superfície do solo. Enquanto a taxa de crescimento da planta depende grandemente da temperatura, esse estágio usualmente ocorrerá cerca de dez dias após a emergência. Como o ponto de crescimento ainda está abaixo da superfície do solo, caso aconteça algum problema com a parte aérea, como, por exemplo, chuva de granizo ou alguma outra intempérie, a planta não morrerá, ela terá condição de sobreviver. O sorgo, no entanto, não se recupera tão vigorosamente como o milho. No estágio de cinco folhas, aproximadamente três semanas após a emergência, o ponto de crescimento ainda está abaixo da superfície do solo. A perda das folhas tampouco matará a planta. O crescimento, nesse caso, será mais vigoroso que no estágio ante-



**Figura 1. Taxas de extensão da folha visível mais jovem, com a presença e ausência de estresse hídrico (Fonte: Adaptado de Krieg, 1983)**

rior, porém ainda menos vigoroso que o do milho. Nos estádios iniciais da planta de sorgo, ela entra no chamado período de crescimento rápido, acumulando matéria seca a taxas aproximadamente constantes até a maturação, desde que as condições sejam satisfatórias.

Cerca de 30 dias após a emergência, ocorre a diferenciação do ponto de crescimento (muda de vegetativo, "produtor de folhas" para reprodutivo, "produtor de panícula"). O número total de folhas nesse estágio já foi determinado e o tamanho potencial da panícula será brevemente determinado. Cerca de 1/3 da área foliar total está totalmente desenvolvido. Nesse estágio, a planta se encontra com sete a dez folhas, dependendo do seu ciclo, sendo que uma a três folhas baixas já foram perdidas. O crescimento do colmo aumenta rapidamente e a absorção de nutrientes também é rápida. O tempo compreendido entre o plantio e a diferenciação do ponto de crescimento geralmente é cerca de 1/3 do tempo compreendido entre o plantio e a maturidade fisiológica.



#### 4. PERFILHAMENTO

O perfilhamento no sorgo forrageiro é uma característica considerada vantajosa, ao passo que para o sorgo granífero pode não ser, sobretudo quando não há coincidência de maturação entre planta mãe e perfilhos. Nesse caso, o perfilhamento pode ter efeito negativo no rendimento, por sombrear as folhas da planta-mãe e pela competição do uso de água e nutrientes do solo (Peacock & Wilson 1984).

O perfilhamento é influenciado pelo grau de dominância apical, que é regulado por fatores hormonais, ambientais e genéticos. O perfilhamento pode ser basal ou axilar; é basal quando origina-se de gemas basais (1º nó), logo após o início do desenvolvimento das raízes secundárias ou depois do florescimento. Todas as gemas dos nós são morfológicamente idênticas e possuem potencial para formar perfilho. No entanto, são mantidos em "dormência", através do fenômeno da dominância apical (Dogget, 1970).

A dominância apical é uma característica herdável e pode ser modificada por fatores ambientais, como: temperatura, fotoperíodo e umidade do solo. Fatores de manejo da cultura igualmente afetam o perfilhamento, como, por exemplo, a população de plantas (Stoskopf, 1985); quanto menor a população, maior a possibilidade de perfilhamento (Dogget 1970).

O sorgo geralmente produz mais perfilhos em dias curtos e sob temperaturas mais baixas. Os perfilhos naturalmente são mais sensíveis ao déficit hídrico que a planta-mãe (Krieg, 1983). Acredita-se que quanto maior a disponibilidade de fotoassimilados de reserva na planta maior será o grau de perfilhamento. Dentro desse contexto, quando não há fotoassimilados suficientes para a planta-mãe e perfilhos, esses, ainda que iniciados, podem simplesmente não se desenvolver. Qualquer dano no ápice de crescimento na planta pode iniciar o processo de perfilhamento, uma vez que a dominância apical será quebrada. Ex.: dano no ápice por insetos, estresse seve-

ro de água ou temperatura (Magalhães et al.1995). Danos causados por insetos na panícula principal vão originar os perfilhos axilares, os quais se desenvolvem de gemas laterais.

## 5. SISTEMA RADICULAR

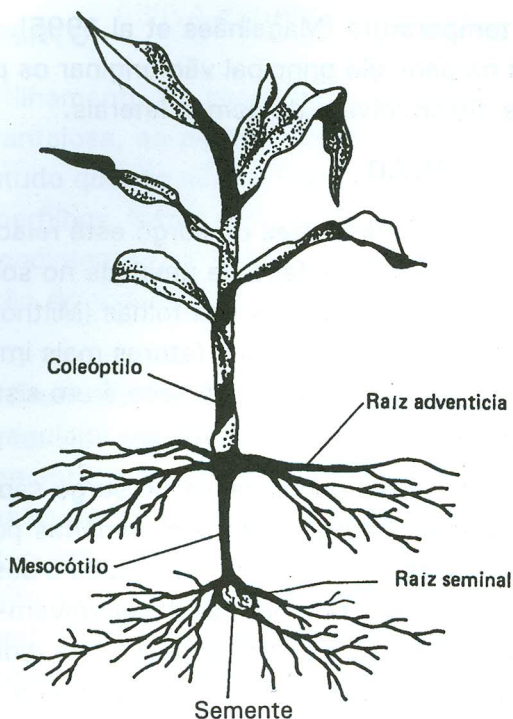
O crescimento das raízes de sorgo está relacionado com a temperatura e é limitado pela falta de umidade no solo e disponibilidade de fotoassimilados oriundos das folhas (Milthorpe & Moorby 1979, Jordan et al. 1979a). Um dos fatores mais importantes que afetam o uso de água e a tolerância à seca é um sistema radicular eficiente (Dogget 1970).

Os tipos de raízes encontrados no sorgo são: primárias ou seminais, secundárias e adventícias. As primárias podem ser uma ou várias, são pouco ramificadas e morrem após o desenvolvimento das raízes secundárias. As secundárias desenvolvem-se no primeiro nó, são bastante ramificadas e formam o sistema radicular principal (Figura 2). Já as adventícias podem aparecer nos nós acima do solo. Geralmente aparecem como sinal de falta de adaptação. São ineficientes na absorção de água e nutrientes, sua função é mais de suporte.

Se for feita uma comparação entre raízes primárias de milho e sorgo, será encontrado que ambas as culturas apresentam basicamente a mesma quantidade de massa radicular, porém as raízes secundárias do sorgo são, no mínimo, o dobro daquelas encontradas no milho. Além do mais, o sistema radicular do sorgo é mais extenso, fibroso e com maior número de pêlos absorventes (Dogget, 1970).

A profundidade do sistema radicular chega até a 1,5 m (sendo 80% até 30 cm de profundidade no solo) e em extensão lateral alcança 2,0 m. O crescimento das raízes, em geral, termina antes do florescimento; nessa fase, a planta passa a priorizar as partes reprodutivas (panículas), as quais apresentam grande demanda





**Figura 2. Partes do sistema radicular de uma plantula de sorgo (Fonte: Adaptado de Paul, 1990)**

por fotoassimilados (Magalhães et al.1995). Em solos ácidos, com alta saturação de Al tóxico, a formação do sistema radicular é reduzida. Plantas com genes para tolerância a Al tóxico desenvolvem um sistema radicular mais profundo e mais eficiente na aquisição de água e nutrientes. Peacock & Wilson (1984) demonstraram que as variedades de sorgo resistentes à seca têm mais biomassa radicular e maior volume de raízes e também maior proporção raiz/caule que os materiais susceptíveis.

O estresse de fósforo, comum em solos dos Cerrados, pode ser corrigido através de adubações fosfatadas. Nesse caso, os subsolos dos Cerrados geralmente aumentam a proporção raiz/parte aérea das plantas na tentativa de explorar um perfil maior do solo.

## 6. DESENVOLVIMENTO DA PARTE AÉREA

A fotossíntese fornece cerca de 90 a 95% da matéria seca ao vegetal, assim como a energia metabólica requerida para o desenvolvimento da planta (Krieg, 1983). Durante o ciclo, a planta de sorgo depende das folhas como os principais órgãos fotossintéticos, e a taxa de crescimento da planta depende tanto da taxa de expansão da área foliar, como da taxa de fotossíntese por unidade de área foliar. À medida que a copa da planta se fecha, outros incrementos no índice de área foliar têm pouco ou nenhum efeito sobre a fotossíntese, a qual passa a depender da radiação solar incidente e da estrutura da copa vegetal. A inflorescência do sorgo, considerada grande para os padrões normais, pode interceptar 25 a 40% da radiação incidente (Eastin, 1983) e fornecer 15% ou mais da fotossíntese total da copa, variando, é claro, com o genótipo (Fischer & Wilson, 1976).

As taxas de fotossíntese das folhas do sorgo vão de 30 a 100 mg CO<sub>2</sub>/dm<sup>2</sup>/h, dependendo do material genético, da intensidade de luz fisiologicamente ativa e da idade das folhas. (Eastin, 1983). Folhas de sorgo contêm um grande número de estômatos, por sinal tem sido estimado que essas possuem 50% a mais de estômatos por unidade de área do que a planta de milho, porém os estômatos do sorgo são menores.

O número total de folhas numa planta varia de 7 a 30, sendo geralmente de 7 a 14 para genótipos adaptados de sorgo granífero. O comprimento da folha pode chegar a mais de 1 metro e a largura, de 0,5 a 15 cm. Os fatores que determinam o número de folhas no sorgo são: cultivar, fotoperíodo e temperatura. As partes da folha incluem: limbo, no qual estão presentes os estômatos, localizados nas duas faces; bainha, a qual liga-se ao nó e envolve o internódio acima, e a lígula, que é a junção da bainha com o internódio (Dogget, 1970). A posição das folhas na planta pode variar de vertical a horizontal, concentrando-se mais na base ou, ainda, serem uniformemente distribuídas na planta. As folhas do sorgo possuem



depósito de substância cerosa na junção da bainha com o limbo, o que leva a planta a perder menos água na transpiração, sendo importante para a economia de água, sobretudo em condições de estresse hídrico (Eastin, 1972).

Leva-se de três a seis dias entre a diferenciação de uma folha e a próxima no meristema. A expansão foliar pode continuar mesmo durante o desenvolvimento da panícula, o que pode gerar, nesse caso, competição por fotoassimilados disponíveis. O embrião em um grão maduro já possui seis a sete primórdios foliares. Fato interessante é observado na epiderme superior da folha, onde se observam filas de células especializadas, que permitem à folha enrolar-se em condições de estresse hídrico, constituindo, portanto, uma defesa da planta (Dogget, 1970).

## 7. FLORESCIMENTO

O florescimento corresponde ao EC3, que engloba a polinização, a fertilização, o desenvolvimento e a maturação do grão. A diferenciação floral do sorgo é afetada principalmente pelo fotoperíodo e pela temperatura. O período mais crítico para a planta, em que ela não pode sofrer qualquer tipo de estresse biótico ou abiótico, vai da diferenciação da panícula à diferenciação das espiguetas (duas a três semanas de duração). Em condições normais, a diferenciação da gema floral inicia-se 30 a 40 dias após a germinação (pode variar de 19 a mais de 70 dias). Em climas quentes, o florescimento geralmente ocorre com 55 a 70 dias após a germinação (pode variar de 30 a mais de 100 dias). Em geral, a formação da gema floral ocorre 15 a 30 cm acima do nível do solo, quando as plantas têm cerca de 50 a 75 cm de altura (Paul, 1990).

A diferenciação da gema floral bloqueia a atividade meristemática (divisão celular). Daí para a frente, todo crescimento é devido ao alongamento das células já existentes. Cerca de seis a dez dias antes do aparecimento da inflorescência, ela pode ser vista como algo semelhante a um "torpedo" dentro da bainha da folha

bandeira. As flores na panícula desenvolvem-se sucessivamente do topo para a base (demora de quatro a cinco dias). Como nem todas as plantas num campo de sorgo florescem ao mesmo tempo, a duração do florescimento no campo pode variar de 6 a 15 dias. O número de espiguetas por panícula varia de 1.500 a 7.000 (Dogget, 1970). Existem mais de 5.000 grãos de pólen por antera na maioria dos híbridos e variedades, o que equivale a dizer que há mais de 20 milhões de grãos de pólen por panícula.

### **7.1. Fertilização**

A fertilização inicia-se no topo da panícula e procede para a base (duração de quatro a cinco dias). Predomina a autofecundação e a taxa de fecundação cruzada pode variar de 2 a 10%. Há casos em que a fecundação ocorre sem a abertura das espiguetas (cleistogamia). A panícula do sorgo varia muito quanto à forma e ao tamanho (compacta, aberta, grande, pequena). Seu comprimento vai de 4 a 25 cm e o diâmetro, de 2 a 20 cm (Paul, 1990). O pólen germina imediatamente se cai num estigma receptivo e a fertilização tem lugar ao redor de duas horas depois; no entanto, a luz é necessária para a germinação e o pólen espalhado à noite não germina até o amanhecer.

O grão de sorgo igualmente varia muito quanto à cor, dureza, forma e tamanho. O peso de 100 sementes varia de menos de 1g a mais de 6 g (Dogget, 1970).

### **7.2. Fotoperíodo**

O sorgo é sensível ao fotoperiodismo, o qual pode ser definido como a resposta do crescimento à duração dos períodos de luz e escuro. O comprimento do dia varia de acordo com a estação do ano e com a latitude. O sorgo é uma planta de dias curtos, ou seja, floresce em noites longas (Paul, 1990).

Em cultivares sensíveis, a gema vegetativa (terminal) permanece vegetativa até que os dias encurtem o bastante para haver a sua diferenciação em gema floral; esse é, portanto, o que se cla-



ma fotoperíodo crítico. O fotoperíodo crítico do sorgo poderia, então, ser colocado da seguinte maneira: se o comprimento do dia aumenta, a planta não floresce, ao passo que se o comprimento do dia decresce, a planta floresce (Paul, 1990).

Diferentes materiais genéticos variam quanto ao fotoperíodo crítico. Por exemplo: algumas variedades tropicais têm dificuldade de florescer em regiões temperadas, onde os dias têm mais de 12 horas. Salienta-se que o fotoperíodo crítico para essas variedades tropicais é em torno de 12 horas. Por outro lado, variedades temperadas sensíveis têm um fotoperíodo crítico maior, florescendo com facilidade nos trópicos.

O fotoperíodo crítico das variedades temperadas é em torno de 13,5 horas. Portanto, é a duração do período sem luz que é importante para estimular o florescimento (Paul, 1990). Os dispositivos que as plantas possuem, os quais são responsáveis pela captação e medição do comprimento dos dias, são pigmentos chamados fitocromos. A grande maioria dos materiais comerciais de sorgo granífero foram melhorados geneticamente para insensibilidade ao fotoperíodo, somente os genótipos de sorgo forrageiro são sensíveis ao fotoperíodo.

## **8. ASPECTOS GERAIS DOS EFEITOS AMBIENTAIS SOBRE O CRESCIMENTO DO SORGO**

A produtividade de uma cultura pode ser limitada por algumas das propriedades físicas do seu ambiente. No entanto, o conceito de limitação ambiental é significativo apenas como referência para um tipo específico de planta, visto que a produtividade de espécies cultivadas ou cultivares pode variar dentro de um mesmo ambiente. Os processos fisiológicos, que restringem produtividade em um ambiente, são freqüentemente referidos como limites fisiológicos. Esses limites podem ser sobrepujados pela modificação do ambiente ou das características fisiológicas da cultura e o desenvolvimento de práticas culturais e cultivares adaptadas para explorar

ambientes agrícolas específicos é meta complementar da pesquisa agrícola.

O estudo de processos fisiológicos tem tradicionalmente se concentrado em suas respostas aos fatores ambientais. No entanto, há aumento considerável no interesse do controle genético de processos de plantas e seu potencial para uso em programas de melhoramento. Em bases teóricas, tem sido freqüentemente sugerido que seleção independente e recombinações controladas de características fisiológicas individuais poderiam ter um valor adicional para os métodos normais de melhoramento de plantas. Um caráter fisiológico pode ser definido como a expressão mensurável da taxa ou duração de um processo fisiológico.

O valor de uma característica fisiológica de planta como um caráter de seleção depende se ele satisfaz a quatro critérios básicos:

- a) deve existir variabilidade genética dessa expressão;
- b) seu controle genético deve ser caracterizado;
- c) deve ser relacionado a vantagens agronômicas;
- d) as características devem ser mensuráveis em larga escala.

O sorgo, por tratar-se de uma cultura anual, procura fazer o melhor uso possível dos fatores do meio (como luz, água, temperatura, nutrientes, etc.), em curto período de tempo, no qual as condições são favoráveis ao crescimento, à floração e à frutificação. O princípio operativo dessas plantas consiste em, primeiro, usar a maior proporção possível dos fotossintatos para a formação de folhas. Estas, então, participam na produção e aumentam a absorção da planta.

Sob condições ambientais favoráveis à vida da planta, o investimento de produtos da assimilação garante, seletivamente, tanto o crescimento quanto a frutificação. Sob condições de adversidades ambientais, especialmente quando há carência de água ou



quando o solo é pobre em nutrientes, a planta é obrigada a construir um extenso sistema de raízes, com prejuízo do desenvolvimento da área foliar. Isto leva a um rendimento fotossintético menor, assim como a deterioração na capacidade competitiva.

## 8.1. Água

O sorgo requer menos água para se desenvolver, quando comparado com outros cereais, sendo que o período mais crítico à falta de água é o florescimento.

Exemplo: *Sorgo* - Necessita 330 kg de água para produzir 1 kg de matéria seca.

*Milho* - 370 kg de H<sub>2</sub>O/kg de matéria seca

*Trigo* - 500 kg H<sub>2</sub>O/kg de matéria seca

(Fonte: Aldrich et al., 1982)

Quando comparado com o milho, o sorgo produz mais sobre estresse hídrico (sua raiz explora melhor o perfil do solo), murcha menos e é capaz de se recuperar de murchas prolongadas (Aldrich et al., 1982).

A resistência à seca é uma característica complexa, pois envolve simultaneamente aspectos de morfologia, fisiologia e bioquímica. A literatura cita três mecanismos relacionados à seca: resistência, tolerância e escape. O sorgo parece apresentar duas características: escape e tolerância. O escape, através de um sistema radicular profundo e ramificado, o qual é eficiente na extração de água do solo. Já a tolerância está relacionada ao nível bioquímico. A planta diminui o metabolismo, murcha (hiberna) e tem um poder extraordinário de recuperação quando o estresse é interrompido (Magalhães e Oliveira, 1991; Magalhães et al., 1991 e Magalhães et al., 1993). Um dos fatores que mais complicam a seleção para tolerância à seca, num programa de melhoramento de plantas, é a falta de uma característica clara (marcador) para medir o grau no qual o genótipo é considerado tolerante ou susceptível ao estresse de seca. Medidas fisiológicas tais como potencial de água na folha

e ajustamento osmótico não correlacionam com diferenças em rendimento sob estresse. Esse fato pode levar freqüentemente a uma situação na qual materiais mais susceptíveis, porém com potencial produtivo maior, superem materiais genéticos considerados resistentes, mas com potencial produtivo mais baixo em condições de estresse hídrico (Blum et al., 1992). Para evitar situações semelhantes a essa, a pesquisa tem concentrado esforços em estudar estresse hídrico durante o enchimento de grãos, e tem sugerido utilizar a "porcentagem de trilhamento" como melhor característica a ser utilizada em programas de seleção de genótipos tolerantes à seca. Essa taxa é a relação entre a massa do grão e a massa total da panícula.

Em geral, parece haver no sorgo uma correlação grande entre resistência ao calor e à falta de água. Também parece haver correlação entre resistência à seca e a teores de alumínio no solo (Magalhães et al. 1993). O déficit hídrico, quando acontece no estádio EC1, provoca menos danos à planta do que em EC2 (Magalhães et al., 1991). No estádio EC2, a escassez de água vai resultar na redução das taxas de crescimento da panícula e das folhas e no número de sementes por panícula (Bennett, 1979). Esses efeitos são devido provavelmente a uma redução na área foliar, resistência estomática aumentada, fotossíntese diminuída e a uma desorganização do estado hormonal da panícula em diferenciação (Krieg, 1983). Quando a falta de água acontece no EC3, o resultado é a senescência rápida das folhas inferiores, com conseqüente redução no rendimento de grãos (Stoud et al., 1978 a).

Segundo Dogget (1970), o sorgo, para produzir grãos, requer cerca de 25 mm de chuva após o plantio, 250 mm durante o crescimento e 25 a 50 mm durante a maturidade.

## **8.2. Luz**

Em condições não estressantes, a fotossíntese é afetada pela quantidade de luz fotossinteticamente ativa, proporção desta luz interceptada pela estrutura do dossel e pela distribuição ao lon-



go do dossel. O efeito do sombreamento no sorgo, com a consequente redução da fotossíntese, tem um efeito menor quando acontece em EC1 do que quando em EC2 e EC3. Isto pode ser explicado pela maior atividade metabólica da planta nesses dois estádios. Além da maior atividade, a demanda por fotoassimilados também é maior; portanto, requer da planta uma taxa fotossintética alta para satisfazer os órgãos reprodutivos em crescimento.

Muito embora o sombreamento sempre resulte numa redução de crescimento da cultura, em proporção direta à redução da radiação, o efeito final no rendimento de grãos pode ser pequeno (Evans & Wardlaw, 1976).

### **8.3. Temperatura**

Devido à sua origem tropical, o sorgo é um dos cultivos agrícolas mais sensíveis a baixas temperaturas noturnas. A temperatura ótima para crescimento está por volta de 33, 34°C. Acima de 38°C e abaixo de 16°C, a produtividade decresce. (Clegg et al., 1983). Baixas temperaturas (< 10°C) causam redução na área foliar, perfilhamento, altura, acumulação de matéria seca e um atraso na data de floração. Isso é devido a uma redução da síntese de clorofila, especialmente nas folhas que se formam primeiro na planta jovem, com consequente redução da fotossíntese (Clegg et al., 1983).

Os efeitos da temperatura durante EC2 se manifestam no número de grãos por panícula, afetando diretamente o rendimento final de grãos. Temperaturas mais altas geralmente tendem a antecipar a antese, assim como podem causar aborto floral. O desenvolvimento floral e a fertilização dos grãos podem ocorrer até com temperaturas de 40 a 43°C, 15 a 30% de umidade relativa, desde que haja umidade disponível no solo. Altas e baixas temperaturas estimulam perfilhamento basal (Clegg et al., 1983).

Quando comparado ao milho, o sorgo é mais tolerante a temperaturas altas e menos tolerante a temperaturas baixas. A temperatura baixa afeta o desenvolvimento da panícula, principalmente

por seu efeito sobre a esterilidade das espiguetas. A sensibilidade a temperaturas baixas é maior durante a meiose (Brooking, 1976).

#### 8.4. Nutrientes

Uma grande quantidade de nutrientes é removida das culturas. Os dados da Tabela 1 mostram que o sorgo é uma cultura exigente em nutrientes N, P, K. Os nutrientes minerais podem influenciar o metabolismo do carbono, direta ou indiretamente, pela síntese de novos tecidos e crescimento. Os efeitos diretos sobre a fotossíntese e a respiração resultam da incorporação dos minerais em metabólitos, coenzimas e pigmentos ou de sua participação direta como ativadores no processo de fotossíntese.

#### 9. ACUMULAÇÃO DE MATÉRIA SECA E PRODUÇÃO

Loomis & Willians (1963), num estudo de estimativa do nível teórico possível de uma produção, afirmaram que cerca de 90% do peso seco das plantas consiste de produtos da fotossíntese. A quantidade de luz disponível deve, portanto, impor um limite superior de rendimento. Cerca de 90% do rendimento dos grãos se deve à fotossíntese da panícula e das quatro folhas superiores.

**Tabela 1. Concentração de N, P e K, com base na matéria seca em produtos econômicos e resíduos de culturas anuais, tropicais ou subtropicais.**

| Cultura | Órgão | N (%)     | P (%)     | K (%)     |
|---------|-------|-----------|-----------|-----------|
|         |       | mín.-máx. | mín.-máx. | mín.-máx. |
| Sorgo   | Grão  | 1,00-3,20 | 0,13-0,65 | 0,25-0,70 |
|         | Palha | 0,35-1,20 | 0,05-0,30 | 0,80-2,80 |
| Milho   | Grão  | 0,90-2,20 | 0,16-0,80 | 0,17-0,60 |
|         | Palha | 0,40-1,40 | 0,04-0,40 | 0,40-2,40 |
| Trigo   | Grão  | 1,00-3,30 | 0,16-0,60 | 0,30-0,80 |
|         | Palha | 0,40-1,05 | 0,03-0,45 | 0,70-2,70 |

Fonte: Nijhof (1987).



Os resultados observados na Tabela 2 são de grande interesse para os envolvidos com a cultura do sorgo. Na média de taxa de crescimento diário, o sorgo foi superado somente pelo capim napier; tem-se, na planta de sorgo, uma excelente fábrica de carboidratos. Dois problemas, no entanto, precisam ser resolvidos:

- a) saber como obter o máximo dessa fábrica
- b) como canalizar esses resultados para altos rendimentos

O rendimento final de grãos em sorgo geralmente está correlacionado com o número de grãos na panícula. Existe uma compensação entre os componentes de rendimento na planta de sorgo, o que resulta na manutenção do rendimento dentro de certos limites. Por exemplo: se existem condições quase ótimas durante EC1 e EC2, mas por alguma razão a população final de plantas é baixa, a planta compensa com um aumento de perfilhamento e tamanho de panículas, o que faz com haja um aumento no número de grãos por superfície plantada. Numa outra situação, quando ocorre estresse durante EC1 e EC2, essa condição vai limitar a população, o perfilhamento e a diferenciação da panícula, acarretando com isto menor número de sementes. As sementes, no entanto, vão compensar essas perdas aumentando o seu peso durante a etapa se-

**Tabela 2. Rendimento máximo de culturas e taxas de crescimento.**

| Cultura                      | Matéria seca (t/ha) | Estação de crescimento (dias) | Média de cresc. diário (g.m <sup>-2</sup> .dia <sup>-1</sup> ) |
|------------------------------|---------------------|-------------------------------|--|
| Capim napier                 | 102,62              | 365                           | 26   |
| Cana-de-açúcar               | 70,6                | 365                           | 18   |
| Beterraba                    | 46,9                | 300                           | 14   |
| Sorgo forrageiro             | 30,1                | 120                           | 22   |
| Alfafa                       | 35,8                | 250                           | 13   |
| Capim sudão                  | 32,8                | 160                           | 18   |
| Capim bermuda                | 35,3                | 230                           | 14   |
| Alga ( <i>Chlorella</i> sp.) | 49,74               | 300                           | 15-22  |

Fonte: Adaptado de Loomis & William (1963)

guinte de crescimento (EC3). O limite de incremento na semente varia de 15 a 20%.

## 10. REBROTA

A intensidade da rebrota é proporcional à sanidade da primeira época de corte e o rendimento da rebrota depende do número de plantas (perfilhos) existentes na plantação. Os materiais genéticos forrageiros rendem em média 40 a 60% do primeiro corte, sendo que, em determinadas situações, a rebrota pode produzir até mais que o primeiro corte. O uso da rebrota no passado era visando uma segunda produção de grãos, sendo que a variabilidade de rendimentos, entre outros fatores já citados, dependia muito da cultivar utilizada (Tabela 3). Atualmente, a rebrota tem sido utilizada como massa para plantio direto, uma vez o sorgo é mais persistente que o milho, por exemplo.

## 11. TANINO NO GRÃO DE SORGO

Devido ao fato de o sorgo não apresentar uma proteção para as sementes, como, por exemplo, a palha, no caso do milho, as glumas, para o trigo e a cevada, a planta de sorgo produz vários compostos fenólicos, os quais servem como uma defesa química contra pássaros, patógenos e outros competidores.

**Tabela 3. Produção de grãos na primeira colheita e rebrota do Ensaio Nacional de Sorgo Comercial.**

| Cultivares | Produção de Grãos (t/ha) |         |      |       |
|------------|--------------------------|---------|------|-------|
|            | 1ª Colheita              | Rebrota | %    | Total |
| DK 861     | 5,23                     | 4,34    | 83,0 | 9,57  |
| AG 1017    | 4,94                     | 4,38    | 88,7 | 9,32  |
| BR 303     | 4,33                     | 3,01    | 69,5 | 7,34  |
| BR 304     | 4,52                     | 2,50    | 55,3 | 7,02  |
| BR 007 B   | 2,00                     | 1,69    | 84,5 | 3,69  |

*Fonte: Adaptado de Schaffert et al. (1991)*



Toda planta de sorgo possui aproximadamente os mesmos níveis de proteína, amido, lipídios etc., porém vários compostos fenólicos podem ocorrer ou não e entre esses compostos destaca-se o tanino condensado, que tem ação antinutricional principalmente para os animais monogástricos. Como esses polifenóis são metabólitos secundários, ou seja, não participam de vias metabólicas responsáveis por crescimento e reprodução, a presença e a natureza deles variam enormemente (Magalhães et al. 1997).

A presença do tanino no grão de sorgo depende da constituição genética do material. Caso os genótipos possuam os genes dominantes B<sub>1</sub>, e B<sub>2</sub>, esse sorgo é considerado com presença de tanino. No passado, era comum encontrar classificação de sorgo dos grupos I, II e III, representando teores baixos, médios e altos de tanino. Hoje, sabe-se que o tanino está presente ou ausente no grão (Rodrigues et al. 1998). A pesquisa tem mostrado que percentuais abaixo de 0,70% no grão, verificados em algumas análises laboratoriais, são devido a outros fenóis e não ao tanino condensado e que, portanto, não são prejudiciais à dieta alimentar dos animais (Magalhães et al., 1997).

O tanino no sorgo tem causado bastante controvérsia, uma vez que, apesar de algumas vantagens agrônômicas, como a resistência a pássaros e doenças do grão, ele causa problemas na digestão dos animais, pelo fato de formarem complexos com proteínas e, assim, diminuir a sua palatabilidade e digestibilidade (Rodrigues et al., 1998).

A determinação da presença dos taninos no grão de sorgo apresenta vários problemas, uma vez que os métodos colorimétricos geralmente não diferenciam taninos de outros compostos fenólicos. Outra dificuldade é a obtenção de substâncias adequadas para serem utilizadas como padrão para esses métodos (Magalhães et al., 1997).

Os vários compostos fenólicos presentes no grão de sorgo podem afetar a cor, a aparência e a qualidade nutricional. Esses

compostos podem ser classificados em três grupos básicos: ácidos fenólicos, flavonóides e taninos. Os ácidos fenólicos são encontrados em todo tipo de sorgo, ao passo que flavonóides podem ser detectados em muitos, porém não em todos os sorgos. O fenol conhecido como tanino encontra-se concentrado na testa da semente. A testa é um tecido altamente pigmentado, localizado logo abaixo do pericarpo. A presença da testa é fator determinante da presença de tanino em sorgo. Existem duas classes de taninos: hidrolizáveis e condensados. Não há evidências da presença de grandes quantidades de tanino hidrolizável no sorgo. Já o tanino condensado é aquele que é encontrado em materiais de sorgo resistentes a pássaros (Rodrigues et al., 1998).

Os ácidos fenólicos não têm efeito adverso na qualidade nutricional, porém podem causar cor indesejável aos alimentos quando processados sob condições alcalinas. Os flavanóides, a exemplo dos ácidos fenólicos, também não causam problemas na digestibilidade e palatabilidade do sorgo. Constituem um amplo grupo de compostos fenólicos encontrados nas plantas, sendo que alguns deles estão entre os principais pigmentos presentes em vegetais (Rodrigues et al., 1998).

## **12. TOLERÂNCIA DE PLANTAS A ESTRESSES AMBIENTAIS: ENFOQUES PARA ESTUDOS DE MECANISMOS DE TOLERÂNCIA (ÊNFASE PARA SORGO)**

Seleção de plantas para rendimento de grãos sob estresse ambiental, quando comparada com seleção sob condição não-estressada, freqüentemente tem sido considerada menos eficiente, porque há redução na estimativa da herdabilidade de rendimento de grãos quando a variância ambiental eleva-se e a variância genética observada decresce (Rosielle e Hamblin, 1981).

O uso de características secundárias pode aumentar a eficiência de seleção sob essas condições, desde que essas características tenham um claro valor adaptativo sob estresse, relativamente alta



herdabilidade, uma significativa correlação genética com rendimento de grãos e que sejam fáceis de medir (Falconer, 1972).

A incorporação de características secundárias aos programas de melhoramento de plantas cultivadas é desejada. Características secundárias desejáveis associadas com melhoria da performance de plantas sob estresses minerais incluem aquelas relacionadas aos processos de absorção, transporte e distribuição de nutrientes no vegetal. O desenvolvimento do sistema radicular e sua relação com o desenvolvimento da parte aérea, bem como as concentrações de carboidratos e nutrientes em raízes e parte aérea devem ser observados. Inclui-se, portanto, a observação de características de plantas relacionadas ao acesso e absorção de maior volume de água e nutrientes no solo, redução de taxas de perdas de água e manutenção de alta atividade fisiológica em baixos potenciais de água e/ou concentrações de nutrientes (Ludlow & Muchow, 1990).

A capacidade de manter a expansão foliar e reter área foliar verde sob estresse de nutrientes é esperada, para aumentar a interceptação de luz e a eficiência do uso da radiação, e resulta no aumento da produtividade.

A seleção deve afetar significativamente a produção de fitomassa total e de grãos. A aplicação da técnica de análise de crescimento de plantas em solução nutritiva e solo, para seleção de genótipos mais eficientes na absorção e uso de N, P e K, em baixas concentrações e genótipos tolerantes ao excesso de Al, é usual. Foy & Fleming (1978) destacaram fatores fisiológicos envolvidos na diferenciação de genótipos e as evidências da existência de um controle genético sobre as características de eficiência de absorção e utilização de nutrientes e de tolerância ao excesso de Al.

### **12.1. Características de plantas relacionadas à produtividade de sorgo**

Várias características fisiológicas agem e interagem entre si e o ambiente para determinar rendimento de grãos em sorgo.

Resultados experimentais indicam que relações entre características de planta e produtividade são complexas e que o uso de uma característica simples de planta em um programa de melhoramento pode ser ineficiente em melhorar o rendimento de grãos.

Tentativas de utilizar características fisiológicas para melhoramento da produtividade de sorgo têm sido limitadas. Isto não significa que características fisiológicas não sejam responsáveis pelo limite da produtividade, mas indica que as características usadas são de difícil identificação, por causa das interações complexas entre os sistemas metabólicos e o ambiente. Essa falta de conhecimento da base bioquímica de importantes processos fisiológicos deve ser o principal obstáculo para o rápido melhoramento da cultura.

Um método para identificar características fisiológicas úteis é selecionar uma característica de importância conhecida, incorporar diversidade para a característica em material adaptado (se não presente), e avaliar o impacto na performance agrônômica de contrastantes estados da característica. Como exemplo, citam-se a incorporação em programas de seleção de dois importantes processos, fotossíntese e metabolismo de N na obtenção de altos rendimentos.

Comparações fisiológicas entre genótipos tradicionais (baixo rendimento) e novos (mais alto rendimento ou melhor adaptado) são freqüentemente usadas para identificar características ou processos que têm mudado com o melhoramento da cultura. Associado aos mais altos rendimentos de grãos, tem-se uma melhor resistência ao acamamento/quebramento, um estendido período de enchimento de grãos, melhoria na fitossanidade da planta, uma tendência de folhas eretas e aumentos nos índice de colheita e índice de trilha. Assim, mudanças em processos fisiológicos têm ocorrido com melhorias na produtividade de sorgo e provêm suporte para o ponto de vista de que seleção baseada em características fisiológicas pode ser efetiva se as características apropriadas são identificadas.



Todas as plantas respondem a alguns tipos de estresse basicamente do mesmo modo. Tanto em comunidades naturais como agrícolas, o ambiente é raramente ótimo para o crescimento das plantas; portanto, estresses ambientais limitam a produtividade potencial das culturas vegetais.

A natureza do controle de crescimento de plantas em ambientes subótimos é de interesse, porquanto necessitamos entender os mecanismos de que as plantas dispõem para sobreviver e reproduzir sob condições subótimas.

A maioria das pesquisas em respostas fisiológicas de plantas a estresses ambientais tem focalizado as respostas de plantas a estresses específicos. Por exemplo, plantas se ajustam osmoticamente em resposta a estresses de sal e água, aumento de seu potencial para absorver nutrientes em resposta a estresses de nutrientes. Fisiologistas têm observado que plantas individuais respondem à maioria dos estresses ambientais, pela mudança de seu balanço hormonal, freqüentemente produzindo mais ácido abscísico e menos citocinina. Essas mudanças hormonais são, provavelmente, o gatilho que diretamente elucida reduzidos crescimentos em resposta ao estresse ambiental; baixa disponibilidade de um recurso simplesmente ativa esse sistema de resposta ao estresse. Portanto, supõe-se que haja uma base fisiológica do suporte que regula o crescimento da planta em resposta aos estresses ambientais. Esse suporte é complexo e envolve mudanças funcionais em balanço hormonal, relações hídricas, balanço de carbono e uso de nutrientes.

A maioria dos estudos de respostas fisiológicas de plantas a estresses é baseada no fato de que o modo possível de uma planta sobreviver sob condições de estresse é expressar uma pré-existente informação genética que contrapõe o efeito do estresse.

Amzallag et al. (1990) mostraram que, no caso do sorgo, a planta adaptada pode desenvolver-se e produzir sementes sob

condições de estresses que são letais para uma planta não adaptada. Todas as respostas induzidas pelo ambiente não são similares. Como relatado por Gottstein e Kuc (1989) e McIntyre et al. (1981), na indução da resistência sistêmica a patógenos, a presença de um patógeno específico induz a expressão de defesa contra numerosos outros patógenos. Nesse caso, a planta não apenas reage contra a presença do patógeno particular, mas, como sugerido por Ye et al. (1989), responde a perturbações metabólicas genéricas induzidas por patógenos. A acomodação é orientada mais na melhoria do metabolismo de plantas do que sendo uma resposta contra o patógeno específico. Esse exemplo mostra que a resposta da planta a uma perturbação ambiental não é especialmente orientada pelo ambiente.

Amzallag et al. (1993) demonstraram que, em sorgo, a planta é competente para suportar adaptação para salinidade somente durante um curto período de tempo, entre cinco e dez dias após a germinação. Enquanto o “estádio de desenvolvimento” é iniciado, a resposta adaptativa da planta é uma função da intensidade do estresse (Seligmann et al., 1993) e da estabilidade do ambiente (Amzallag et al., 1993).

Em sorgo, quando o “estádio de desenvolvimento” é fechado, a planta não se adapta. Ela responde à salinidade pelo mecanismo “resistência pré-existente” (também chamado de “pré-adaptação”). Adaptação pode ser observada apenas dentro de limitadas condições experimentais: a) o “estádio de desenvolvimento” deve ser aberto; b) condições ambientais devem permanecer constantes até o processo de adaptação ser completado; c) boas condições ambientais são essenciais: plantas devem ser saudáveis e de crescimento vigoroso, que requerem alta intensidade luminosa, não tão baixa umidade relativa e temperatura apropriada; d) prolongados estudos de crescimento são requeridos para reconhecer o fenômeno. Esses requerimentos limitam consideravelmente a probabilidade de observar adaptação após uma exposição de plantas a estresses.



## 12.2. Análise genético-fisiológica do ajustamento osmótico para estresse hídrico em grão de sorgo

Ajustamento osmótico reduz o impacto do estresse hídrico no crescimento e rendimento de culturas. Em sorgo, isto pode conferir uma vantagem no rendimento superior a 30% em relação a condições limitantes de água. Há considerável variação de ajustamento osmótico entre linhagens de sorgo. Segundo Ludlow et al. (1993), com base nas diferenças da habilidade de combinação, há no mínimo três genes individuais segregando para essa característica: um recessivo, um aditivo e um desconhecido.

Uma contribuição crítica de características putativas para ambientes limitantes de água tem sido dada para culturas em geral (Ludlow & Muchow, 1990) e para grãos de sorgo em particular (Ludlow & Muchow, 1992). Esses autores sugerem que ajustamento osmótico foi segundo em importância, perdendo apenas para a “fase fenológica para oferta de água”, como uma característica prioritária em ambientes estresse-intermitente e estresse-terminal (Tabela 4). Ajustamento osmótico contribui diretamente para rendimento de grãos, pela melhoria de água transpirada e índice de colheita, e indiretamente, por aumentar a tolerância à desidratação (Tabela 5). Nenhum custo tem sido identificado com altos níveis de ajustamento osmótico e o potencial de rendimento não aparenta ser comprometido. Entretanto, dados experimentais e simulações indicam que ele contribui para a estabilidade do rendimento. Por exemplo, Muchow and Carberry (1993), usando modelos de simulação para um sítio na Austrália, puderam prever que uma melhoria de 20% na extração de água do solo, por um genótipo de sorgo - uma demonstração de seu ajustamento osmótico (Santamaria et al. 1990) - poderia melhorar o seu rendimento a níveis superiores a 60%, se cultivado sob condições adversas, bem como melhorar a estabilidade do rendimento. A média de rendimento de genótipos de sorgo (representando três grupos de maturidade: precoce, intermediário e tardio) com alto ajustamento osmótico, foi de 33% e 24% mais alta do que genótipos similares com baixos níveis de

**Tabela 4. Características sugeridas, em ordem de prioridade, para grão de sorgo em ambientes nos trópicos semi-áridos e subtropicais sob estresses hídricos intermitentes e terminais.**

| Estresse intermitente                         | Estresse terminal                             |
|---|---|
| 1. Associação de fenologia com oferta de água | 1. Associação de fenologia com oferta de água |
| 2. Ajustamento osmótico de colmos e raízes    | 2. Ajustamento osmótico de colmos e raízes    |
| 3. Profundidade de raízes e densidade         | 3. Profundidade de raízes e densidade         |
| 4. Vigor precoce                              | 4. Aumentada reflectância                     |
| 5. Manutenção de área foliar                  | 5. Vigor precoce                              |
| 6. Aumentada reflectância foliar              | 6. Mobilização de matéria seca na pré-antese  |
| 7. Baixo <i>status</i> hídrico letal          | 7. Eficiência transpiratória                  |
| 8. Eficiência transpiratória                  |   |

*Fonte: Adaptado de Ludlow & Muchow (1990).*

ajustamento osmótico, quando foram submetidos a estresse hídrico nos estádios de crescimento pré e pós-florescimento, respectivamente (Ludlow et al., 1990; Santamaria et al., 1990). Embora essas correlações fenotípicas sejam encorajadoras, nenhuma correlação genética entre ajustamento osmótico e rendimento de grão de sorgo tem sido estabelecida. Entretanto, resultados recentes da herança dessa característica e o desenvolvimento de populações de linhagens recombinantes que segregam para a característica tornam possível a investigação de correlações genéticas.

### **13. TOLERÂNCIA AOS SOLOS ÁCIDOS**

Solos ácidos são predominantes no Brasil. Os Cerrados são uma das regiões com grande potencial de produção agrícola, destacando-se como importante área marginal incorporada ao processo produtivo. Os solos dos Cerrados apresentam elevado grau de



**Tabela 5. Uma contribuição crítica do ajustamento osmótico em sorgo, baseado em suas contribuições para os componentes do rendimento e determinantes da sobrevivência para ambientes sob estresses hídricos intermitente e terminal.**

| <b>Componentes do rendimento</b>      | <b>Contribuição do ajustamento osmótico</b> |
|---------------------------------------|---|
| • água transpirada                    | +   |
| • eficiência do uso de água           | 0 <sup>a</sup>                              |
| • índice de colheita                  | + <sup>b</sup>                              |
| <b>Determinantes de sobrevivência</b> |   |
| • escape à seca                       | 0 <sup>ac</sup>                             |
| • evita a desidratação                | + <sup>d</sup>                              |
| • tolera a desidratação               | +   |
| <b>Custo da característica</b>        | Não   |
| <b>Contribuição para rendimento</b>   |   |
| • Rendimento potencial                | 0 <sup>ac</sup>                             |
| • Estabilidade do rendimento          | + <sup>b</sup>                              |
| <b>Variabilidade genética</b>         | Sim   |
| <b>Herdabilidade desconhecida?</b>    | Sim   |

*Fonte: Ludlow et al. (1993)*

**Nota:** a - neutra

b - tão longo quanto a água disponível do solo não é exaurida antes da maturidade

c - sem informações, mas os autores opinaram

d - positivo se água do solo não é exaurida; negativo se é exaurida

intemperização e baixa capacidade de troca catiônica (CTC), com sítios de troca ocupados principalmente por hidrogênio (H<sup>+</sup>) e alumínio (Al<sup>3+</sup>), possuindo portanto, alta saturação por alumínio e baixo pH (Reichardt, 1981). Dessa forma, plantas cultivadas nesses solos estão geralmente sujeitas a estresses múltiplos, principalmente aqueles causados por toxidez de Al, deficiência de P e escassez de

água, sendo que mecanismos que regulam a adaptação de plantas a essas condições são bastante complexos. Verificou-se, então, a necessidade de um melhoramento genético específico para a tolerância ao alumínio tóxico e maior eficiência na aquisição/utilização de P. Solos com problemas de Al tóxico e deficiência de P provavelmente representam mais de 50% de nosso território. Sendo assim, o ideal é a obtenção de cultivares mais adaptadas a essa grande parte do Brasil, especificamente para áreas não ocupadas por lavouras e pastagens (Silva, 1976).

### **13.1. Tolerância ao alumínio tóxico**

A correção da acidez do solo é uma prática bastante utilizada, mas nem sempre é uma solução viável para eliminar os efeitos do Al tóxico. Muitas regiões apresentam subsolo com teores de alumínio tóxico, diminuindo o crescimento e o desenvolvimento do sistema radicular de plantas sensíveis a esse elemento. De forma geral, os vegetais diferem grandemente em relação a seu comportamento na presença de alumínio tóxico e essa variabilidade é encontrada tanto entre plantas de espécies diferentes como entre cultivares da mesma espécie (Aniol, 1984). Portanto, a utilização da prática de calagem e adubações mais racionais, juntamente com o emprego de genótipos mais bem adaptados às condições de solo ácido, é a estratégia de maior potencial para uma utilização viável dos solos dos Cerrados, elevando-se, assim, a eficiência de produção (Kochian, 1995; Howeler, 1991; Bona et al., 1991).

As raízes de plantas com sintomas de toxidez por alumínio geralmente são curtas, grossas e possuem numerosas raízes laterais não desenvolvidas, aumentando a suscetibilidade à seca e reduzindo o uso dos nutrientes do subsolo (Bona et al., 1991). Plantas crescidas em solução nutritiva, com presença de Al, claramente apresentam esses sintomas, evidenciando a toxicidade do alumínio. A maioria dos materiais considerados tolerantes na presença deste elemento em solução nutritiva também são tolerantes no campo, demonstrando a possibilidade de discriminação de materiais usando



técnicas de laboratório para avaliação da tolerância ao alumínio. "Screening" em solução nutritiva para avaliação de diferentes genótipos é usado freqüentemente como importante ferramenta no melhoramento de plantas, visando o desenvolvimento de genótipos adaptados a solos ácidos com toxicidade de Al. (Furlani, 1987 e 1991). Além disso, a utilização de solução nutritiva possui as vantagens de ser rápida, possibilitar a avaliação de muitos genótipos em curto espaço e período de tempo, de não ser destrutiva, permitindo o transplântio para o campo e o controle das condições ambientais e o isolamento do efeito do Al nas plantas (Howeler, 1991).

### 13.2. Eficiência na aquisição de fósforo

Fósforo (P) é um nutriente essencial que limita a produção agrícola numa grande variedade de solos do mundo. A deficiência de P é um dos fatores mais limitantes para a produção agrícola em solos ácidos. Pesquisas mostram que essa é a maior restrição ao desenvolvimento das plantas em 96% dos solos ácidos tropicais. A concentração de P inorgânico ou fosfato ( $P_i$ ) livre no solo é tipicamente 60 a 600 vezes mais baixa do que a concentração de outros macronutrientes, como K e Mg (Bielecki, 1973). Em geral, o  $P_i$  é encontrado na solução do solo em concentrações de  $\mu\text{M}$ , enquanto a concentração de N está presente na maioria dos solos em concentrações de mM (Rendig & Taylor, 1989).

As duas maiores razões para a ocorrência da deficiência de  $P_i$  em solos ácidos são o baixo teor desse elemento no material de origem e a alta capacidade de fixação do  $P_i$  pelo solo. A disponibilidade de  $P_i$  é geralmente baixa nos oxissolos, ultissolos e alguns alfissolos caracterizados por minerais de argila altamente intemperizados, como os óxihidróxidos de Fe e Al.

Uma característica importante que afeta a disponibilidade de  $P_i$  nos solos é a sua reduzida ou inexistente mobilidade na solução do solo, movimentando-se principalmente por difusão (Barber, 1995).

A absorção de  $P_i$  pelas raízes das plantas é geralmente atribuída aos transportadores de  $P_i$  de alta afinidade (Marschner, 1995).

A baixa disponibilidade de  $P_i$  no solo é um dos principais fatores que limitam a produtividade agrícola em vários sistemas de produção, de baixo e de alto uso de insumos. Grande parte do  $P_i$  adicionado é rapidamente fixado pelo solo, o que requer o uso contínuo de altas quantidades de fertilizantes fosfatados. Essa deficiência de  $P_i$  é uma das maiores limitações para a obtenção de bons rendimentos em lavouras, tanto nos Cerrados como em outros solos do Brasil.

O desenvolvimento de cultivares mais eficientes na absorção e/ou utilização de  $P_i$  constitui uma forma de minimizar esse problema. Recentemente, a equipe multidisciplinar da Embrapa Milho e Sorgo identificou diversos genótipos de sorgo com alta e baixa eficiência de aquisição de  $P_i$  (Alves et al. 1996).

Um importante mecanismo na absorção de fósforo pelas plantas tem sido a presença de ácidos orgânicos como o citrato, malato, entre outros, em exudatos radiculares de plantas cultivadas em condições de estresse de  $P_i$ . A presença de ácidos orgânicos nos exudatos das raízes de *Lupinus albus*, *Medicago truncatula*, *Triticum aestivum* e *Phaseolus vulgaris* tem sido observada nas cultivares com maiores taxas de absorção de  $P_i$  quando cultivadas na condição de estresse de  $P_i$  (Yan, 1998, comunicação pessoal; Lambers et al., 1997 e Lynch, 1997).

A acumulação de ácidos orgânicos, como citrato e malato, nos exudatos de raízes é de menor significância quantitativa em condições favoráveis de  $P_i$  no solo, mas pode representar mais de 23% da quantidade de carbono da planta em algumas espécies quando  $P_i$  está limitada no solo (Lynch, 1997). Os ácidos orgânicos presentes nos exudatos das raízes em condições de estresse de  $P_i$  podem liberar  $P_i$  do solo para absorção pelas raízes da planta na rizosfera. Algumas cultivares de *Triticum aestivum* tolerantes ao Al



tóxico também aumentaram a produção de malato nos exudatos das raízes na rizosfera quando na presença de níveis tóxicos de Al (Papernick & Kochian, 1997).

### **13.3. Mecanismos de tolerância a acidez do solo**

Práticas de melhoramento convencional e conhecimento de fertilidade do solo e nutrição de plantas têm sido usadas para gerar cultivares de sorgo adaptadas para solos ácidos. Entretanto, pouco é conhecido sobre os mecanismos básicos dos níveis fisiológicos e genéticos que controlam a adaptação de culturas para altos níveis de saturação em alumínio e baixos níveis de disponibilidade de P.

Uma idéia de pesquisa integrando os recursos genéticos existentes e informações de ciência do solo disponíveis para solos ácidos, com base em conhecimento da fisiologia da planta e biologia molecular, é esperada para acelerar o processo de desenvolvimento, aumentando o rendimento de cultivares para a produção sustentável em ecossistemas de solos ácidos.

A base desses estudos centra-se no conhecimento e caracterização dos possíveis mecanismos de tolerância a solos ácidos, a saber:

#### **13.3.1. Mecanismos Externos**

*Mudanças do pH na rizosfera:*

- Aumento no pH reduz a solubilidade do Al, que pode ser devido a: maior absorção de ânions do que cátions
- Diminuição no pH aumenta a solubilidade do Al, que pode ser devido a: maior absorção de cátions do que ânions

*Absorção de N-NH<sub>4</sub> e N-NO<sub>3</sub>:*

- Em solos mais ácidos, a nitrificação é inibida e prevalece a forma N-NH<sub>4</sub>
- Plantas adaptadas a essas condições apresentam características de tolerância

### *Absorção de Cálcio:*

- Maior eficiência na utilização do cálcio (Al-Tolerante > Al-Sensível)

### *Absorção de Fósforo:*

- Estreita relação do Al com o P

### *Formação de substâncias mucilaginosas na superfície das raízes*

#### **13.3.2. Mecanismos Internos (nível celular)**

*Exclusão do Al no plasmalema* (menor movimentação do Al através da membrana plasmática)

*Imobilização do Al na parede celular*

*Formação e/ou exsudação de ácidos orgânicos* (por ex., ácido málico e cítrico)

## **14. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

ALDRICH S. R.; SCOTT, W. O.; LENG, E. R. Water management. In: ALDRICH S. R.; SCOTT, W. O.; LENG, E. R **Modern corn production**. 2ed. Champaign: A & L Publications, 1975. p.189-221.

AMZALLAG,G.N.; LERNER,H.R.; POLJAKOFF-MAYBER, A. Induction of increased salt tolerance in *Sorghum bicolor* by NaCl pretreatment. **Journal of Experimental Botany**, London, v.41, p.29-34, 1990.

AMZALLAG,G.N.; SELIGMANN,H. ; LERNER,H.R. A developmental window for salt-adaptation in *Sorghum bicolor*. **Journal of Experimental Botany**, London, v.44, p.645-652, 1993.

ANIOL, A. Induction of aluminum tolerance in wheat seedlings by low doses of aluminum in the nutrient solution. **Plant Physiology**, Bethesda, v.75, p.551-555, 1985.

ARNON, E. **Crop production in dry regions**. London: Leonard Hill, 1972. v.2, 683p.



ALVES, V.M.C.; SCHAFFERT, R.E.; PITTA, G.V.E.; MAGNAVACA, R. Genetic variability in sorghum for P efficiency and responsiveness. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON GENETIC IMPROVEMENT OF SORGHUM AND PEARL MILLET, 1996, Lubbock, TX. **Proceedings...** Lincoln: INTSORMIL/ICRISAT, 1997 (Publications 97-5).

BARBER, S.A. **Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach.** 2.ed. New York: John Wiley, 1995. 414p.

BENETT, J. M. **Responses of grain sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench).** Lincoln: University of Nebraska, 1979. PhD Thesis.

BIELESKI, R. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v.24, p.225-252, 1973.

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**, Cambridge, v.118, p.29-36, 1992.

BONA, L.; MATUZ, J.; PURNHAUSER, L. Aluminium tolerance of *Triticum aestivum* L. populations related to plant-induced pH changes of nutrient solution. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PLANT-SOIL INTERACTIONS AT LOW pH, 2., 1990, Beckley, West Virginia. **Proceedings...** Dordrecht: Kluwer, 1991. p.1057-1062. Edited by R.J. Wright, V.C. Baligar, R. Paul Murrmann.

BROOKING, I. R. Male sterility in *sorghum bicolor* (L.) Moench induced by low night temperature. I. Timing of the stage of sensitivity. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v.3, p.589-596, 1976.

CLEGG, M.D.; EASTIN, J.D.; NELSON, L. A. Field evaluation for cold tolerance in grain sorghum. **Crop Science**, Madison, v.23, p.23-26, 1983.

- DALE J. E. **The growth of leaves**. London: E. Arnold, 1982. 60p. (Institute of Biology's Studies in Biology, 137)
- DOGGETT, H. Physiology and agronomy . In: DOGGETT, H. **Sorghum**. London: Longmans, 1970. p.180-211.
- DOGGETT, H. **Sorghum**. 2.ed. London: Longman, 1988. 512p. (Tropical Agriculture Series)
- EASTIN, J. D. Photosynthesis and translocation in relation to plant development. In: RAO, N.G.P.; HOUSE, L.R. (Eds). **Sorghum in seventies**. New Delhi: Oxford & IBH, 1972. p.214-246.
- EASTIN, J. D. Sorghum. In: SYMPOSIUM ON POTENTIAL PRODUCTIVITY OF FIELD CROPS UNDER DIFFERENT ENVIRONMENTS, 1980, Los Baños, Phillipines: IRRI, 1983.
- EVANS, L. T.; WARDLAW, I.F. Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. **Advances in Agronomy**, New York, v.28, p.301-359, 1976.
- FALCONER, D. S. **Introduction to quantitative genetics**. New York: Ronald Press, 1972.
- FISHER, K. S.; Wilson, G. L. 1976. Studies of grain production in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. VII. Contribution of plant parts to canopy photosynthesis and grain yield in field situations. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v.27, p.235-242, 1976.
- FOY, C.D.; FLEMING, A.L. The physiology of plant tolerance to excess available aluminum and magnesium in acid soils. In: SYMPOSIUM ON CROP TOLERANCE TO SUBOPTIMAL LAND CONDITIONS, 1976, Madison, WI. **Proceedings...** Madison: ASA/CSSA/SSSA 1978. p.301-328. (ASA. Special Publication, 32). Edited by G.A. Jung.
- FURLANI, P.R.; BASTOS, C.R.; BORGONOV, R.A.; SCHAFFERT, R.E. Resposta diferencial de genótipos de sorgo para tolerância ao alumínio em solução nutritiva. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.22, n.3, p.323-330, 1987.



FURLANI, P.R.; QUAGGIO, J.A.; GALLO, P.B. Differential responses of sorghum to aluminium in nutrient solution and acid soil. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PLANT-SOIL INTERACTIONS AT LOW pH, 2., 1990, Beckley, West Virginia. **Proceedings...** Dordrecht: Kluwer, 1991. p.953-958. Edited by R.J. Wright, V.C. Baligar, R. Paul Murrmann.

GOTTSTEIN, H.D.; KUC, J.A. Induction of systemic resistance to anthracnose in *Cucumber* by phosphates. **Phytopathology**, St. Paul, v.79, p.176-179, 1989)

HOWELER, R. H.; Identifying plants adaptable to low pH conditions. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PLANT-SOIL INTERACTIONS AT LOW pH, 2., 1990, Beckley, West Virginia. **Proceedings...** Dordrecht: Kluwer, 1991. p.885-904. Edited by R.J. Wright, V.C. Baligar, R. Paul Murrmann.

JORDAN, W. R.; MCCRY, M.; MILLER F. R. Compensatory growth in the crown root system of sorghum. **Agronomy Journal**, Madison, v.71, p.803-806, 1979a

KOCHIAN, L. V. Cellular Mechanisms of Aluminum Resistance in Plants. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v.46, p.237-260, 1995.

KRIEG, D. R. Sorghum. In: TEARE, I. D.; PEET, M.M. (Eds) **Crop water relations**: New York: John Wiley, 1983. 547p.

LAMBERS, H.; SCHEURWATER, I.; MILLENAAR, F. Variation in carbon utilization in root respiration and exudation as dependent on a species' potential growth rate and nutrient supply. In: FLORES, H.E., LYNCH, J.P.; EISSENSTAT, D (Eds.). **Radical biology: advances and perspectives on the function of plant roots**. Rockville, Maryland: American Society of Plant Physiologists, 1997. (Current Tropical in Plant Physiology: American Society of Plant Physiologists Series, v.18)

LOOMIS, R. S.; WILLIAMS, W.A. "Maximum crop productivity: an estimate". **Crop Science**, Madison, .v.3, n.1, p.67, 1963

LYNCH J.P. Root architecture and phosphorus acquisition efficiency. In: FLORES, H.E., LYNCH, J.P.; EISSENSTAT, D. (Eds.). **Radical biology: advances and perspectives on the function of plant roots**. Rockville, Maryland: American Society of Plant Physiologists, 1997. (Current Tropical in Plant Physiology: American Society of Plant Physiologists Series, v.18)

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

LUDLOW, M.M.; SANTAMARIA, J.M.; FUKAI, S. Contribution of osmotic adjustment to grain yield in *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water-limited conditions and water-stress after anthesis. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v.41, p.67-78, 1990.

LUDLOW, M.M.; MUCHOW, R.C. Physiology of yield and adaptation of dryland grain Sorghum. In: AUSTRALIAN SORGHUM CONFERENCE, 2., Gatton, Queensland, Australia. **Proceedings...** Brisbane: Australian Institute of Agricultural Science, 1992. p.49-69. (AIAS. Occasional Publication, 68) Edited by M.A. Foale, R.G. Henzell; P.N. Vance.

MAGALHÃES, P.C., FERREIRA, D. M. N., VANCONCELOS, C. A., AZEVEDO J. T. E BORBA C. S. Efeito da Peletização na germinação e Desenvolvimento de Cultivares de Sorgo. **Revista Brasileira de Sementes**, Brasília, v.16, n.1, p.20-25, 1994.

MAGALHÃES, P.C.; DURÃES, F. O. M.; PAIVA, E. **Fisiologia da planta de milho**. Sete Lagoas: EMBRAPA-CNPMS, 1995. 27p. (EMBRAPA-CNPMS Circular Técnica, 20).

MAGALHÃES, P. C.; OLIVEIRA, A. C. **Simulação de seca e seus efeitos na germinação de genótipos de sorgo**. Sete Lagoas: CNPMS-EMBRAPA, 1991. 4p. (EMBRAPA-CNPMS. Pesquisa em Andamento, 5)



MAGALHÃES, P. C.; PAIVA, E. E ALBUQUERQUE, P. E. **Recuperação do sorgo após um período de déficit hídrico**. Sete Lagoas: CNPMS-EMBRAPA, 1991. 6p. (EMBRAPA-CNPMS.Pesquisa em Andamento, 6).

MAGALHÃES, P. C.; PAIVA, E. E ALBUQUERQUE, P. E. **Avaliação de genótipos de sorgo cultivados em solo ácido sob estresse hídrico**. Sete Lagoas: CNPMS-EMBRAPA, 1993. 6p. (EMBRAPA-CNPMS.Pesquisa em Andamento, 11)

MAGALHÃES, P.C.; RODRIGUES, W.A.; DURÃES, F.O.M. **Tanino no grão de sorgo: bases fisiológicas e métodos de determinação**. Sete Lagoas: EMBRAPA-CNPMS, 1997. 26 p. (EMBRAPA-CNPMS.Circular Técnica, 27).,

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2.ed. London: Academic Press,1995. 889p.

McINTYRE, J.L.; DODDS, J.; HARE, J.D. Effects of localized infections of *Nicotiana tabacum* by tobacco mosaic virus on systemic resistance against diverse pathogens and an insect. **Phytopathology**, St. Paul, v.71, p.297-301, 1981.

MILTHORPE, F. L.; MOORBY, J. **An introduction to crop physiology** 2.ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1979. 244p.

MUCHOW, R.C.; CARBERRY, P.S. Designing improved plant types for the semi-arids tropics: Agronomists' viewpoints. In: PENNING DE VRIES, F.W.T., TENG, P.; METSELAAR, K. (Eds). **Systems Approaches for Agricultural Development**. Dordrecht: Kluwer, 1993. p.37-61.

NIJHOF, K. **The concentrations of macro-elements in economic products and residues of (sub)tropical field crops**. Wageningen: Centre for World Food Sciences, 1987. (Staff Working paper 87/07).

PAPERNICK, L.A.; KOCKLAN, L.V. Mechanisms of aluminum tolerance in wheat: The role of root exudates and electrical signals. In: FLORES, H.E., LYNCH, J.P.; EISSENSTAT, D. (Eds.). **Radical**

**biology: advances and perspectives on the function of plant roots.** Rockville, Maryland: American Society of Plant Physiologists, 1997. (Current Tropical in Plant Physiology: American Society of Plant Physiologists Series, v.18)

Paul, C.L. Aspectos fisiológicos del crecimiento y desarrollo del sorgo. In: PAUL, C.L. **Agronomia del sorgo** Patancheru: ICRISAT, 1990. p 43-68.

PEACOCK, J. M.; WILSON, G. L. Sorghum. In: GOLDSWORTHY, P.; FISHER, N. M.; (Eds.) **The physiology of field crops**: Chichester: J. Wiley, 1984.

REICHARDT, K. Soil physico-chemical conditions and the development of roots. In: RUSSEL, R. S.; IGUE, K.; MEHTA, Y. R. **The soil-root system in relation to brazilian agriculture**. Londrina, IAPAR, 1981. p.103-114.

RENDIG, V.V.; TAYLOR, H.M. **Principals of soil-plant relationships**. New York: McGraw-Hill, 1989. 275p.

RODRIGUES, W.A.; MAGALHÃES, P. C.; SANTOS, F.G.; BETERCHINE, A.G.; TOSELLO, G.A. Métodos para determinar tanino em sorgo, avaliando-se o desempenho de aves e a digestibilidade in vitro da matéria seca. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v.22, n.4, p. 540-550, out/dez. 1998.

RODRIGUES, W.A.; MAGALHÃES, P. C.; SANTOS, F.G.; TOSELLO, G.A. Análise de cruzamentos dialélicos parciais para teor de tanino em sorgo. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, Brasília, v.33, n.7, p.1079-1083, 1998.

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

SANTAMARIA, J.M.; LUDLOW, M.M.; FUKAI, S. Contribution of osmotic adjustments to grain yield in *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water-limited conditions. Water stress before anthesis.



**Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v.41, p.51-65, 1990.

SCHAFFERT, R.E.; ALVES, V.M.C., - dados não publicados. 1988.

SELIGMANN, H.; AMZALLAG, G.M.; LERNER, H.R. Perturbed leaf development in *Sorghum bicolor* exposed to salinity: a marker of transition towards adaptation. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v.20, p.243-249, 1993.

SILVA, A. R. da. Melhoramento genético para resistência à toxidez de alumínio e manganês no Brasil: antecedentes, necessidades e possibilidades. Tópicos para discussão e pesquisas. **Ciencia e Cultura**, São Paulo, v.28, n.2, p.147-149, 1976.

SORGO na composição das rações. **Alimentação Animal**, São Paulo, v.5, n.18, p.6-8, abr./jun. 2000.

STOSKOPF, N. C. **Cereal grain crops**: Reston: Reston Publishing, 1985. 516p.

STOUT, D. G.; KANNANGARAS, T.; SIMPSON, G.M. Drought resistance of *Sorghum bicolor*. 1. Drought avoidance mechanisms related to leaf water status. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v.58, p.213-224, 1978a

VANDERLIP, R.L.; REEVES, H.E. Growth stages of sorghum. **Agronomy Journal**, Madison, v.64, p.13-6, 1972.

YE, X.S.; PAN, S.Q.; KUC, J. Pathogenesis-related proteins and systemic resistance to blue mould and tobacco mosaic virus induced by tobacco mosaic virus, *Peronospora tabacina* and aspirin. **Physiological Molecular and Plant Pathology**, Orlando, v.35, p.161-175, 1989.

