

HERENCIA DEL RENDIMIENTO, NÚMERO Y TAMAÑO DEL GRANO EN SORGO

INHERITANCE OF GRAIN YIELD, SEED NUMBER AND SEED SIZE IN SORGHUM

Alfonso Peña Ramos^{1, 3*}, Stephen D. Kachman², Jerry D. Eastin¹ y David J. Andrews¹

¹ Dept. of Agronomy, University of Nebraska, 279 Plant Science, KCR, Lincoln, NE, 68583, USA. ²Dept. of Biometry, University of Nebraska, Lincoln, NE, USA ³Dirección actual: Campo Experimental Pabellón, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. A.P. 20, C.P. 20660, Pabellón, Ags., México. Tel. 01(465)95-80167. Correo electrónico: pena.alfonso@inifap.gob.mx

* Autor responsable

RESUMEN

En este estudio se determinó la herencia del rendimiento de grano de la panoja principal (RGP), del número de granos por panoja (NGP) y del peso de 100 granos (PG) en sorgo (*Sorghum bicolor* L.Moench), e identificaron líneas útiles para el mejoramiento genético. En 1997, en Nebraska, EUA, se estableció bajo condiciones de temporal o seco un experimento con seis cruza formadas por tres líneas hembra (W-A, 46038A y SJ7A) y dos restauradoras (17473R y 22830R) y seis poblaciones de cada cruza (P₁, P₂, F₁, F₂, RCP₁, y RCP₂). En 1998, se establecieron dos experimentos que involucraron la cruza SJ7Ax22830R con siete poblaciones (P₁, P₂, F₁, F₂, RCP₁F₂, RCP₂F₂ y la progenie F₃). La herencia del RGP fue principalmente de dominancia, la del NGP incluyó efectos de dominancia y aditivos importantes, y la del PG difirió entre cruza. En las cruza que involucraron al restaurador 22830R los efectos fueron exclusivamente aditivos, y en aquellas donde intervino el restaurador 17473R además de los aditivos, los efectos de dominancia fueron también importantes. La heterosis media para NGP varió de 13.9 a 47.7 % y para PG de -0.3 a 20.8 % en un experimento, y en el otro ensayo fue de 52.1 y 7.6 %, respectivamente. La línea 17473R produjo heterosis simultánea para NGP y PG, mientras que la línea 22830R produjo heterosis sólo para NGP. La heredabilidad de la progenie F₃ de la cruza SJ7Ax22830R fue de 0.71, 0.72 y 0.83 para RGP, NGP y PG, respectivamente. La línea restauradora 17473R destaca por su alta contribución al NGP y alta heterosis para PG, y la línea 22830R por su alta contribución al PG y alta heterosis para NGP.

Palabras clave: *Sorghum bicolor* L. Moench, heredabilidad, heterosis, número de granos, tamaño de granos.

SUMMARY

In this study the inheritance of grain yield per main panicle (GYP), grain number per main panicle (GNP), and 100-grain weight (GW) was determined in sorghum (*Sorghum bicolor* L.Moench), and useful lines for plant breeding were identified. An experiment with six crosses involving three females (W-A, 46038A y SJ7A) and two pollinators (17473R and 22830R) with six populations each (P₁, P₂, F₁, F₂, BCP₁, and BCP₂), was established in 1997 at Nebraska, USA, under rainfed conditions. Two more experiments were established in 1998, using the cross SJ7Ax22830R with seven populations (P₁, P₂, F₁, F₂, BCP₁F₂, BCP₂F₂ and F₃ progeny). The inheritance for GYP was predominantly of dominance, for GNP both additive and domi-

nance gene actions were important, and for GW differed between crosses. Crosses involving the pollinator 22830R had only additive effects, while for crosses involving the pollinator 17473R the dominance effects were also important. Mid parent heterosis for GNP ranged from 13.9 to 47.7 % and for GW from -0.3 to 20.8 % in one experiment, and 52.1 and 7.6 %, respectively, for the other assay. The male line 17473R produced across females simultaneous heterosis for GNP and GW, while the line 22830R produced heterosis only for GNP. The F₃ progeny mean heritability for the cross SJ7Ax22830R was of 0.71, 0.72 and 0.83 for GYP, GNP and GW, respectively. The restorer line 17473R is important for breeding purposes because of its high GNP contribution and high heterosis for GW, and the importance of line 22830R is due to its high GW contribution and high heterosis for GNP.

Index words: *Sorghum bicolor* L. Moench, heritability, heterosis, grain number, seed size.

INTRODUCCIÓN

La selección efectiva por rendimiento de grano o por sus componentes (tamaño y número de granos por planta) en el mejoramiento genético del sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench), depende del tipo de acción génica y de su variabilidad genética. Numerosos estudios indican que el rendimiento de grano y sus componentes son de herencia cuantitativa y con alta variabilidad genética. La herencia del peso individual del grano en sorgo ha sido predominantemente del tipo aditivo (Bittinger *et al.*, 1981; Patil y Thombre, 1986a; Biradar *et al.*, 1996); sin embargo, los efectos de dominancia también han sido importantes en algunos materiales (Chhina y Phul, 1988; Biradar *et al.*, 1996); un reducido tamaño de grano parece ser parcialmente dominante sobre un alto valor (Biradar *et al.*, 1996).

Contrario a lo encontrado para el peso individual del grano, la herencia del rendimiento de grano y del número de granos en sorgo parecen ser primordialmente del tipo no aditivo (Chhina y Phul, 1988; Reddy y Joshi, 1993;

Salunke *et al.*, 1996). Esta información sugiere que la selección para incrementar el rendimiento de grano y el número de granos en sorgo, puede ser inefectiva en generaciones tempranas, pero en cambio se esperaría una alta respuesta heterótica mediante hibridación.

También se ha demostrado que tanto el número como el tamaño del grano en sorgo tienen alta variabilidad genética, ambas factibles de ser explotadas por selección (Keim y Rosenow, 1984; Lothrop *et al.*, 1985). Según Lothrop *et al.* (1985), la heredabilidad con base en la media de progenies para el rendimiento de grano, peso de 100 granos y número de granos por planta varía de 0.72 a 0.85. Por su parte, Patil y Thombre (1984) estimaron una heredabilidad para el tamaño del grano de 0.98 en varias poblaciones F₂, mientras que Patil y Thombre (1986a) encontraron valores de 0.62 en un grupo de cruzas F₁, valores que sugieren que la selección para este carácter podría ser efectiva. Por el contrario, Bhale y Borikar (1982) obtuvieron valores de heredabilidad muy bajos, del orden de 0.22 para el tamaño del grano y de 0.13 para el rendimiento de grano. Fanous *et al.* (1971) determinaron, en cinco cruzas, valores de heredabilidad para el peso de grano entre 0.13 y 0.47 con el método de regresión y entre 0.66 a 0.87 mediante el método de componentes de varianza.

En la mayoría de los programas de mejoramiento del sorgo, la etapa final generalmente involucra el desarrollo de híbridos con alta heterosis para rendimiento de grano, y poca atención se ha puesto al mejoramiento de los componentes del rendimiento u otros caracteres fisiológicos de los progenitores que pudieran favorecer mayores incre-

mentos en el rendimiento de grano del híbrido. Numerosos estudios indican que la heterosis en el número de granos en sorgo es la principal responsable de la heterosis del rendimiento de grano (Blum *et al.*, 1990; Nandanwankar, 1990), y sólo por excepción se ha encontrado heterosis simultánea importante para número y tamaño de granos (Chhina y Phul, 1988; Reddy y Joshi, 1993), tal vez porque con frecuencia están negativamente asociados.

Aunque la herencia del número y del tamaño del grano ha sido estudiada con detalle en múltiples investigaciones, es necesario identificar progenitores de alto valor genético para desarrollar programas efectivos de mejoramiento. Por ello, en este estudio se determinó la herencia del rendimiento de grano y sus componentes (número y tamaño del grano) en seis cruzas de sorgo, y se evaluó el potencial genético de los progenitores. Al respecto se postula que las diferencias en tales componentes del rendimiento entre los progenitores influye en el tipo de herencia de estos caracteres.

MATERIALES Y MÉTODOS

El germoplasma usado consistió de tres líneas hembra: Wheatland-A, que se denominará como W-A, 46038A y SJ7A, y dos líneas restauradoras: 17473R y 22830R seleccionadas por diferencias en el tamaño y número de granos por panoja. W-A y 22830R tienen alto peso individual del grano y bajo número de granos; SJ7A y 17473A producen bajo e intermedio peso individual del grano, respectivamente, y alto número de granos por panoja; y la línea 46038A es intermedia para ambos caracteres (Cuadro 1).

Cuadro 1. Medias de generaciones y heterosis media de cruzas F1 y generaciones F2 para tres características en seis cruzas de sorgo evaluadas en Havelock, NE, EE.UU. 1997.

Cruza	Generaciones					Tukey 0.05	Heterosis media		
	P1	P2	F1	RCP1	RCP2		F2	F1	F2
	RGP (g/panoja)								
W-A x 22830R	52.8 d	49.2 d	76.7 a	67.5 bc	72.3 ab	64.7 c	7.18	50.4	26.9
W-A x 17473R	52.8 c	61.8 b	86.3 a	65.6 b	---	63.2 b	6.06	50.6	10.3
46038A x 22830R	45.4 c	49.2 c	68.0 a	56.6 bc	63.0 ab	59.2 b	8.67	43.8	25.2
46038A x 17473R	45.4 c	61.8 b	79.0 a	62.5 b	---	65.5 b	5.75	47.4	22.2
SJ7-A x 22830R	36.7 d	49.2 c	64.6 a	52.6 bc	62.4 a	55.0 b	5.12	50.4	28.1
SJ7-A x 17473R	36.9 c	61.8 a	66.8 a	51.0 b	---	55.3 b	5.53	35.6	12.3
	NGP (granos/ panoja)								
W-A x 22830R	1661 c	1194 d	2109 a	1892 b	1857 b	1739 bc	216	47.7	21.8
W-A x 17473R	1661 d	2393 b	2611 a	2004 c	---	1983 c	181	28.8	-2.2
46038A x 22830R	2057 ab	1194 d	2152 a	2121 ab	1639 c	1860 bc	271	32.4	14.4
46038A x 17473R	2057 c	2393 b	2767 a	2439 b	---	2373 b	176	24.4	6.7
SJ7-A x 22830R	2022 bc	1194 d	2286 a	2210 ab	1793 c	1897 c	229	42.2	18.0
SJ7-A x 17473R	2022 c	2393 ab	2514 a	2293 b	---	2226b c	210	13.9	0.8
	PG (g/100 granos)								
W-A x 22830R	3.21 d	4.15 a	3.67 c	3.58 c	3.96 b	3.74 bc	0.24	0.3	1.6
W-A x 17473R	3.21 a	2.60 b	3.33 a	3.30 a	---	3.22 a	0.20	14.6	10.8
46038A x 22830R	2.23 e	4.15 a	3.18 c	2.69 d	3.91 b	3.20 c	0.21	-0.3	0.3
46038A x 17473R	2.23 c	2.60 b	2.87 a	2.57 b	---	2.77 ab	0.24	18.8	14.7
SJ7-A x 22830R	1.82 d	4.15 a	3.03 b	2.38 c	3.05 b	2.92 b	0.16	1.5	-2.2
SJ7-A x 17473R	1.82 d	2.60 ab	2.67 a	2.22 c	---	2.48 b	0.16	20.8	12.2

Las medias con letras iguales dentro de cruzas y para cada variable son estadísticamente iguales (Tukey, 0.05). RGP = Rendimiento de grano por panoja principal; NGP = Número de granos por panoja principal; PG = Peso de 100 granos

Cada línea restauradora se cruzó con cada línea hembra para producir tres híbridos, o sea seis en total. En el verano de 1996 en Lincoln, NE, EE.UU., cada uno de los seis híbridos se cruzó con sus respectivos progenitores para generar 12 retrocruzas (las retrocruzas hacia el progenitor femenino se denominarán RCP₁ y las retrocruzas hacia el progenitor macho como RCP₂) y también se autofecundaron para producir seis poblaciones F₂. Todas las retrocruzas que incluyeron la línea 17473R se eliminaron del estudio debido a que la mayoría de las plantas en el campo fueron idénticas a dicha línea.

En el verano de 1997 se evaluaron las cruzas y sus correspondientes progenitores y generaciones, en la Estación Experimental Havelock, perteneciente a la Universidad de Nebraska, EE. UU., bajo un diseño experimental de bloques al azar con cuatro repeticiones. Los progenitores y sus cruza F₁ se sembraron en cuatro surcos por parcela, las retrocruzas en seis y las poblaciones F₂ en ocho surcos. Los surcos fueron de 5.0 m de largo y 0.76 m de ancho.

A los 25 d después de la siembra, las parcelas fueron raleadas para dejar una planta cada 15 cm, equivalente a una densidad de población de 87 500 plantas/ha. Se fertilizó con la dosis 100N-60P-00K antes de la siembra. Se aplicó herbicida postemergente (Atrazina 1.12 kg ha⁻¹ + Propaclar 2.2 kg ha⁻¹), se dio un paso de cultivadora y se eliminó la maleza aún presente en forma manual. Todos los macollos fueron removidos alrededor de 15 d antes y 15 d después de antesis, para dejar solamente el tallo principal. Esto se hizo para facilitar la medición de los componentes del rendimiento y para permitir que cada planta expresara al máximo el número y el tamaño de granos en la panoja principal, y bajo el supuesto de que la remoción de macollos afecta de manera similar a todos los genotipos en estudio bajo condiciones sin estrés.

El rendimiento de grano de la panoja principal (RGP), el peso de 100 granos (PG) y el número de granos por panoja (NGP) se determinaron en 25 plantas por parcela en los progenitores y cruza F₁, en 50 plantas de las retrocruzas y en 60 de las poblaciones F₂. Después de la cosecha las panojas se secaron en horno durante dos semanas a 35 °C, luego se desgranaron y pesaron individualmente para determinar el RGP en gramos, el cual se ajustó a 14 % de humedad. A partir de una muestra de cada planta, se obtuvo el PG en gramos. El NGP se calculó al dividir el RGP entre el PG y se multiplicó por 100.

Se realizó un análisis de varianza para cada variable; además, con los promedios generacionales de las cruza se construyeron seis grupos de datos en los que se hicieron análisis genéticos (Hallauer y Miranda, 1988), de acuerdo con el siguiente modelo:

$$Y = m + (\alpha)a + (\beta)d + (\alpha^2)aa + (2\alpha\beta)ad + (\beta^2)dd$$

Donde **Y** es la media observada de generaciones; **m**, la media de la población F₂ de referencia; **a**, los efectos aditivos; **d**, los efectos de dominancia; **aa**, los efectos aditivo x aditivo; **ad**, los efectos aditivo x dominancia; **dd**, los efectos de dominancia x dominancia. Los símbolos α y β representan los coeficientes que estiman los efectos genéticos en una generación en particular.

Los coeficientes genéticos y las medias generacionales fueron secuencialmente ajustados al modelo vía mínimos cuadrados, empezando con el modelo que involucra los efectos aditivos y de dominancia (**m**, **a**, y **d**). La variación residual entre medias de generaciones, después de ajustar el modelo aditivo-dominante, fue atribuida a epistasis. Los modelos fueron evaluados mediante la prueba de F. Los efectos genéticos se estimaron mediante regresión y se evaluaron mediante la "t" de Student. La heterosis con respecto al progenitor medio en las F₁ y en las F₂ se determinó como sigue: (F₁) ó (F₂)-[(P₁+P₂)/2]/[(P₁+P₂)/2]100.

Un estudio más detallado se llevó a cabo en 1998, con la cruza SJ7Ax22830R la cual involucró los progenitores más contrastantes en PG y NGP. Este estudio incluyó siete poblaciones: los progenitores (P₁ y P₂), la cruza F₁ y sus generaciones F₂ y F₃ y las retrocruzas F₂ hacia cada progenitor (RCP₁F₂ y RCP₂F₂). Las retrocruzas se produjeron al mezclar 200 semillas de cada planta de una muestra de 100 plantas fértiles autofecundadas de las poblaciones RCP₁ y RCP₂, mientras que la generación F₃ consistió en 99 líneas S₁ obtenidas de plantas autofecundadas tomadas al azar de la población F₂.

Estas siete poblaciones se evaluaron en 1998 en las localidades de Havelock y Mead, NE, EE.UU., en diseños de bloques completos al azar con dos repeticiones por localidad. La siembra de los experimentos se realizó el 27 de mayo en Havelock y el 13 de junio en Mead. Las parcelas de los progenitores, cruza F₁ y de cada línea S₁, fueron de un surco; mientras que para las generaciones F₂ y retrocruzas F₂ fueron de cuatro. Los surcos fueron de 5.0 m de largo separados a 0.76 m. En los progenitores, cruza F₁ y para cada línea S₁, se muestrearon 10 plantas por parcela y 30 plantas por parcela en las poblaciones heterogéneas (F₂ y retrocruzas F₂). El manejo experimental, la densidad de población y la fertilización fueron similares al experimento de 1997. Las variables estudiadas y sus mediciones correspondientes se realizaron también de la misma manera, en 10 plantas por parcela.

En ambos años, los experimentos se sembraron en condiciones de temporal o de secano. En general, la cantidad de lluvia y su distribución fueron buenas, de manera que

no se observaron deficiencias de humedad en las plantas, ni problemas de otra índole.

En los experimentos de 1998 se realizó también un análisis de medias generacionales para ajustar los modelos y para evaluar los efectos genéticos. Adicionalmente, se corrió un análisis de varianza combinado con todos los efectos aleatorios únicamente con las 99 familias S₁. Se estimó la varianza genética total (σ^2_g), la varianza genotipo x ambiente (σ^2_{ge}) y la varianza del error (σ^2_e); con estos datos se estimó la heredabilidad en sentido amplio (H^2) y sus errores estándar (EE) con base en la media de parcelas, de acuerdo con el procedimiento indicado por Hallauer y Miranda (1988). Se determinó la heterosis con respecto al progenitor medio como: $[(F_1 - (P_1 + P_2)/2) / ((P_1 + P_2)/2)]100$ y respecto al mejor progenitor de la siguiente manera: $[(F_1 - \text{Mejor P}) / \text{Mejor P}]100$. Se calculó la depresión endogámica de las generaciones F₁ a F₂ y de la F₁ a F₃ como sigue: $[(F_1 - F_2) \text{ ó } (F_1 - F_3) / F_1]100$. Todos los análisis de varianza y los modelos genéticos se obtuvieron por medio del sistema de análisis estadísticos SAS Proc Mixed, versión 6.12.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Medias y heterosis

En los análisis de varianza se detectaron diferencias altamente significativas entre generaciones para todas las características medidas dentro de cada cruz (datos no presentados). Los progenitores ratificaron la presencia de características contrastantes entre sí, en el tamaño del grano (PG), número de granos por panoja (NGP) y en el rendimiento de grano por panoja (RGP) (Cuadro 1), lo cual resultó en una amplia variación en la expresión de esos caracteres a través de generaciones y cruces. Las medias de las generaciones F₁, F₂ y retrocruzas, variaron de 51.0 a 86.3 g/planta en RGP, de 1639 a 2767 para NGP y de 2.22 a 3.96 g en PG.

Prácticamente todos los grupos tuvieron una alta expresión en RGP y en NGP a través de generaciones (F₁, RCP₁ RCP₂ y F₂), caracteres en los que se superó o igualó la respuesta del mejor progenitor; mientras que en PG los valores fueron similares o menores al mejor progenitor. En el Cuadro 1 se aprecia una alta heterosis media de la F₁ para RGP y NGP que varió entre 35.6 y 50.6 % en el primero y entre 13.9 y 47.7 % en el segundo. En cambio, la heterosis para el PG fue menor y varió de -0.3 a 20.8 %. Con base en la magnitud de la heterosis media para las F₁ y F₂ de ambos componentes del rendimiento, se concluye que el NGP es el componente que más contribuyó a la heterosis del RGP. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Nandanwankar (1990), Blum *et al.* (1990) y

Reddy y Joshi (1993). La heterosis para el RGP del presente estudio, es mayor que la determinada por Kulkarni y Shinde (1985) en 21 cruces de sorgo.

En este estudio, los componentes del rendimiento se midieron en la panoja principal, lo que podría representar una limitante para extrapolar la información a nivel de planta y de cultivo, dado que generalmente existe una relación directa entre el rendimiento y el número de granos por unidad de superficie. Sin embargo, resultados obtenidos en un estudio con 46 híbridos y 18 ambientes (Saeed *et al.*, 1986) sugieren que sí es posible esa extrapolación con las limitaciones que generan las diferencias genéticas entre materiales, ya que el número de granos por panoja principal contribuyó más a la variación del número de granos totales que el número de panojas por planta en todos los ambientes.

Un resultado poco común en la literatura, es la presencia simultánea de heterosis para ambos componentes del rendimiento debido a que generalmente están negativamente asociados. En el presente estudio se observó que todas las cruces que involucraron al polinizador 17473R con el mayor número de granos por panoja, tuvieron heterosis para ambos componentes del rendimiento. En cambio, las cruces con el progenitor 22830R con el mayor tamaño del grano, tuvieron heterosis sólo para el número de granos (Cuadro 1). Sin embargo, la suma de la heterosis de estos dos componentes en las cruces con 17473R fue muy similar a la heterosis determinada sólo para el número de granos en las cruces con 22830R.

Estos resultados indican, en parte, que el tamaño y el número de granos están negativamente asociados (Peña *et al.*, 2002), y que existe compensación y un límite en la expresión potencial de ambos componentes del rendimiento, lo que se atribuye a limitaciones en la producción y translocación de asimilados hacia el grano, o a limitaciones en la relación fuente-demanda (Duncan, 1975). La heterosis para el tamaño del grano ha sido por lo general insignificante o ausente en sorgo (Blum *et al.*, 1990; Nandanwankar 1990); sin embargo, en algunos estudios se han observado cruces con niveles de heterosis aceptables para este carácter (Chhina y Phul, 1988; Reddy y Joshi, 1993) y con una alta contribución al rendimiento potencial de grano, como sucedió en las cruces con la línea 17473R.

Una depresión endogámica reducida en la generación F₂ o en generaciones más avanzadas de alguna cruz, es un buen indicador de que las poblaciones generadas tendrán mayores probabilidades de producir segregantes transgresivos útiles (Goyal y Joshi, 1984). En el presente estudio se detectó una severa depresión endogámica de la generación F₁ a la F₂ para el rendimiento en todas las

cruzas, de manera que ninguna de ellas podría considerarse sobresaliente en este sentido (Cuadro 1). La heterosis media para el rendimiento de grano decreció en casi 50 % o más en muchas de las cruzas; la cruz W-Ax 17473R fue la de mayor reducción con 79.6 %.

Se encontraron grandes diferencias en depresión endogámica entre restauradores para ambos componentes del rendimiento (Cuadro 1). La heterosis media para el número de granos por panoja decreció a prácticamente cero en la generación F₂ de las cruzas con la línea 17473R, de alto NGP; mientras que en las cruzas con 22830R, de bajo NGP, la heterosis decreció cerca de 55 %; en contraste, la heterosis para el tamaño del grano decreció únicamente entre 21.8 y 41.3 % en las cruzas con 17473R y fue nula en las cruzas con 22830R. En la F₂, ninguna de las cruzas tuvo heterosis para ambos componentes del rendimiento; sin embargo, la heterosis remanente en esta generación para NGP en las cruzas con 22830R y para PG en las cruzas con 17473R permitió una heterosis remanente positiva en la F₂ para RGP en ambos grupos de cruzas. Esto indica que existen segregantes transgresivos útiles para el tamaño del grano en las cruzas con 17473R y para el número de granos por panoja en las cruzas con 22830R. Los datos también sugieren que este efecto positivo de heterosis remanente ocurrido en sólo uno de los componentes, depende de la magnitud del peso y número de granos de los progenitores como resultado probable de procesos compensatorios, limitaciones en la relación fuente-demanda o en la translocación de asimilados al grano (Duncan, 1975).

Debido a la relación inversa entre el tamaño y el número de grano por panoja, es difícil lograr avances genéticos importantes en el rendimiento de grano en sorgo al considerar ambas características en el proceso de selección. Una estrategia para capitalizar la heterosis de ambos componentes en programas de hibridación podría ser el uso de poblaciones con tamaño de grano grande que expresen alta heterosis para el número de granos, o usar poblaciones con alto número de granos que expresen alta heterosis para el tamaño del grano. Como todas las cruzas que involucraron a la línea 17473R invariablemente generaron alta heterosis para el tamaño del grano, este progenitor podría ser considerado como una fuente potencial para desarrollar poblaciones y líneas con alta respuesta heterótica para este carácter. De igual manera, la línea 22830R podría ser útil para generar poblaciones con alto peso de grano y explotar la heterosis en cruz para alto número de granos. Singhania (1980) sugirió el uso de progenitores macho con grano grande en cruzas con hembras de grano pequeño, pero de buena habilidad combinatoria para rendimiento y número de granos.

Otras estrategias para hacer más eficiente el mejoramiento del rendimiento de grano y sus componentes deberían incluir criterios de selección adicionales que consideren características morfológicas y fisiológicas. La selección para una mayor duración del área foliar activa puede permitir un llenado de grano más prolongado en condiciones de deficiencias de humedad durante la etapa de post-antesis. Según Borrell *et al.* (2003), existe amplia variabilidad genética para ésta y otras características relacionadas, que son factibles de incluirse como criterios de selección en programas para resistencia a la sequía y producción de grano. Tasas de llenado de grano más aceleradas y periodos de llenado de grano más prolongados pueden favorecer también incrementos en el peso de grano y en el rendimiento de grano final (Crosbie y Mock, 1981; Gritti *et al.*, 1994). Al respecto, Peña *et al.* (2001) determinaron que la tasa de llenado de grano es la que más influyó en el rendimiento de grano de sorgo y que la línea 22830R, usada en el presente estudio, fue la que más contribuyó a formar poblaciones segregantes de mayor eficiencia productiva.

En la cruz SJ7Ax22830R se detectó interacción significativa de generaciones x localidades solamente para tamaño de grano. Lo anterior pudo deberse a mayores divergencias ambientales ocurridas en la etapa de llenado de grano entre localidades que afectó de manera diferente la relación fuente-demanda de las poblaciones en estudio. En cambio, el efecto de generaciones en promedio de localidades, fue significativo para los tres caracteres. En el Cuadro 2 se observa que las medias para rendimiento y número de granos a través de generaciones fueron estadísticamente similares o mayores que la media del mejor progenitor; mientras que las medias para tamaño de grano se mantuvieron entre las medias de ambos progenitores. De igual manera, el número y el rendimiento de granos tuvieron una heterosis media 6.8 y 10.4 veces superior respectivamente al tamaño del grano; mientras que la heterosis relativa al mejor progenitor fue alta y positiva para el número y el rendimiento, y negativa para el tamaño del grano. Estos resultados son similares a los obtenidos en el experimento anterior, por lo cual se puede concluir que el rendimiento de grano y sus componentes a través de generaciones y cruzas responden a diferencias en el tamaño y número de granos de los progenitores, con efectos compensatorios entre los dos componentes que se reflejan en ajustes en el rendimiento. Estos resultados concuerdan con los encontrados por Nandanwankar (1990), Blum *et al.* (1990) y Biradar *et al.* (1996), pero difieren de los de Patil y Thombre (1986a) quienes determinaron heterosis positiva respecto al mejor progenitor para el tamaño del grano.

En todas las características la heterosis decreció en las generaciones F₂ y F₃, según se interpreta por el grado de

depresión endogámica observada (Cuadro 2). Dicha depresión fue mayor para el rendimiento y número de granos que para el tamaño del grano; aún así, las medias de las generaciones F₂ y F₃ para estos dos caracteres fueron mayores o iguales que la media del mejor progenitor, lo que sugiere que los efectos de dominancia conservan un nivel importante en estas generaciones, a diferencia del tamaño del grano cuyas medias se mantuvieron entre el valor de ambos progenitores. Los datos también sugieren que existen segregantes transgresivos útiles para mejorar el número y rendimiento de granos, como sucedió en el experimento anterior.

Cuadro 2. Medias de generaciones, heterosis y depresión por endogamia para tres características de la cruz de sorgo SJ7Ax22830R (Experimentos 1998, promedio de dos localidades).

Generación	Característica		
	RGP (g/panoja)	NGP (granos/panoja)	PG (g/100 granos)
P ₁ (SJ7A)	45.6 d	2422 b	1.89 c
P ₂ (22830R)	60.0 cd	1538 c	4.02 a
F ₁	95.6 a	3011 a	3.18 b
F ₂	78.3 b	2556 ab	3.08 b
RCP ₁ F ₂	62.9 bc	2334 b	2.71 bc
RCP ₂ F ₂	74.0 bc	2128 b	3.52 ab
Progenie F ₃	69.9 bc	2461 b	2.88 b
DMS _(0.05)	17.2	527	0.82
Heterosis F ₁ (%)			
Progenitor medio	80.9	52.1	7.6
Mejor progenitor	59.2	24.3	-20.9
Depresión endogámica (%)			
F ₁ a F ₂	18.0	15.1	3.1
F ₁ a F ₃	26.8	18.3	9.4

Las medias con letras iguales dentro de cada variable son estadísticamente iguales (DMS, 0.05). RGP = Rendimiento de grano por panoja principal; NGP = Número de granos por panoja principal; PG = Peso de 100 granos.

Cuadro 3. Prueba de F para modelos genéticos y valores estimados de los efectos genéticos para tres características en seis cruzas de sorgo evaluadas en Havelock, NE, EUA. 1997.

Cruza	Efectos genéticos ± error estándar					Desviaciones valor de F
	m	a	d	aa	dd	
RGP (g/panoja)						
W-A x 22830R	64.6±1.7**	0.6±1.3	44.3±8.9**	18.6±8.5*	-40.4±13.5**	5.08*
W-A x 17473R	63.3±1.9**	-4.4±1.6**	46.6±6.3**	17.5±5.0**		0.05 ns
46038A x 22830R	58.6±0.7**	-2.9±1.2*	21.4±2.3**			1.52 ns
46038A x 17473R	66.1±1.2**	-8.4±1.8*	25.0±3.2**			0.03 ns
SJ7-A x 22830R	56.0±0.7**	-6.7±1.1**	26.2±2.1**			1.00 ns
SJ7-A x 17473R	57.2±0.8**	-12.6±1.2**	16.7±2.1**			1.65 ns
NGP (granos/panoja)						
W-A x 22830R	1798±27**	202±42**	704±80**			3.14 ns
W-A x 17473R	1995±52**	-359±46**	1269±18**	681±140**		0.22 ns
46038A x 22830R	1875±05**	450±34**	523±65**			0.21 ns
46038A x 17473R	2470±40**	-165±59*	510±11**			1.04 ns
SJ7-A x 22830R	1953±26**	426±42**	684±79**			0.61 ns
SJ7-A x 17473R	2342±36**	-178±53*	280±95**			1.95 ns
PG (g/100 granos x 10⁻³)						
W A x 22830R	373±2**	-44±4**	4±07			1.84 ns
W-A x 17473R	314±4**	31±5**	45±09**			0.76 ns
46038A x 22830R	322±3**	-101±5**	2±10			2.64 ns
46038A x 17473R	267±3**	-19±5**	48±09**			1.71 ns
SJ7-A x 22830R	296±2**	-11±3**	3±06			1.12 ns
SJ7-A x 17473R	244±2**	-41±3**	46±06**			1.59 ns

ns, *, ** = No significativo y significativo (P≤0.05 y P≤0.01, respectivamente). m = media; a = aditivo; d = dominante; aa = aditivo x aditivo; dd = dominante x dominante. RGP = Rendimiento de grano por panoja principal; NGP = Número de granos por panoja principal; PG = Peso de 100 granos.

Efectos genéticos

El modelo aditivo-dominante se ajustó en la mayoría de las cruzas para todas las características evaluadas (Cuadro 3). Únicamente la cruz W-Ax17473R tuvo efectos de interacción génica aditivo x aditivo para el rendimiento y el número de granos, mientras que la cruz W-Ax22830R, aún cuando se le incluyó la interacción dominante x dominante, no se ajustó a ninguno de los modelos evaluados para el rendimiento, lo cual permite suponer la presencia de interacciones génicas de mayor orden, o ligamiento, o ambos (Mather y Jinks, 1982). Cinco de las cruzas tuvieron efectos significativos aditivos y de dominancia para el rendimiento de grano, pero los efectos de dominancia fueron mayores que los aditivos y significativos en todas las cruzas (Cuadro 3); tal predominancia de los efectos de dominancia concuerda con los niveles de alta heterosis observados previamente en este carácter y con los resultados de otros estudios (Chhina y Phul, 1988; Salunke *et al.*, 1996). Las cruzas que involucraron a la hembra W-A tuvieron los mayores efectos de dominancia para rendimiento.

Los efectos aditivos y de dominancia también fueron significativos para el número de granos en todas las cruzas, y los efectos de dominancia fueron mayores que los aditivos (Cuadro 3). Estos resultados indican que el número de granos es el principal componente del rendimiento. Estudios previos en sorgo coinciden en indicar la preponderancia de la varianza genética de dominancia para esta característica (Salunke *et al.*, 1996), por lo que el rendimiento y el número de granos podrían ser explotados más fácilmente mediante procedimientos de hibridación, selección recíproca recurrente y pruebas de habilidad combinatoria. En general, el polinizador 17473R es uno de los progenitores más deseables en este sentido, dado que sus cruzas producen altos rendimientos y números de granos, y generan la mayor heterosis para tamaño de grano.

La herencia del tamaño de grano fue mayormente del tipo aditivo, especialmente en las cruzas con el restaurador 22830R, ya que en las cruzas con 17473R los efectos de dominancia fueron también significativos y en algunos casos de magnitud similar a los aditivos (Cuadro 3). La preponderancia de los efectos aditivos para este componente ha sido indicada también por Biradar *et al.* (1996) y por muchos otros investigadores. Patil y Thombre (1986b) identificaron cruzas de sorgo con efectos de dominancia igual o de mayor magnitud que los efectos aditivos, similar a los encontrados en las cruzas con la línea 17473R. La preponderancia de efectos aditivos para el tamaño del grano en las cruzas con la línea 22830R indica que la selección para granos grandes puede tener mayores probabilidades de éxito en estas poblaciones; en cambio, en las cruzas con la línea 17473R donde los efectos de dominancia fueron también importantes, un aumento adicional del tamaño del grano puede lograrse a través de un programa de hibridación o selección recíproca recurrente.

El análisis genético realizado en los experimentos de 1998 en la cruz SJ7Ax22830R mostró que un modelo aditivo-dominante se ajusta para el rendimiento y tamaño del grano, mientras que para el número de granos el mejor modelo incluye la variación génica aditivo x aditivo (Cuadro 4). Los efectos aditivos contribuyeron significativamente a la herencia de todas las características, y fueron los únicos que determinaron el tamaño del grano. Los efectos de dominancia, en cambio, fueron preponderantes para el rendimiento y número de granos. Resultados parecidos fueron obtenidos en el experimento anterior para la mayoría de las cruzas evaluadas, lo que indica que su herencia es altamente repetible.

Cuadro 4. Prueba de F para modelos genéticos, efectos genéticos y heredabilidad (H^2) para tres características de la cruz de sorgo SJ7Ax22830R. (Experimentos 1998, promedio de dos localidades).

Efectos genéticos ± EE	Características		
	RGP (g/panoja)	NGP (granos/panoja)	PG (g/100 granos)
m	75.8±2.2**	2624± 63**	2.93±0.10**
a	-8.0±2.4**	393± 71**	-1.01±0.10**
d	41.1±4.5**	715±155**	0.24±0.18 ns
aa		-306±103**	
Desviaciones (F)	2.45 ns	2.14 ns	0.96 ns
H^2	0.71±0.15	0.72±0.15	0.83±0.15

ns, *, ** = No significativo, y significativo ($P \leq 0.05$ y $P \leq 0.01$, respectivamente). m=media; a=aditivo; d=dominante; aa=aditivo x aditivo. RGP = Rendimiento de grano por panoja principal; NGP = Número de granos por panoja principal; PG = Peso de 100 granos.

Las estimaciones de heredabilidad, en sentido amplio, de la progenie F_3 para todas las características variaron de 0.71 en rendimiento, a 0.83 en tamaño del grano. Estas altas estimaciones resultaron de la reducida interacción genotipo x ambiente y de las óptimas condiciones de crecimiento y manejo de los experimentos; son comparables con las obtenidas por Lothrop *et al.* (1985) para el rendimiento de grano y sus componentes (de 0.74 a 0.85). Fanous *et al.* (1971) determinaron valores de heredabilidad de 0.66 a 0.87 para el peso individual del grano, y Patil y Thombre (1986a) de 0.62. La heredabilidad en sentido amplio involucra los componentes genéticos heredables y no heredables; por consiguiente, las conclusiones relacionadas con el avance genético pueden ser sobrestimadas. Dado que los efectos aditivos al menos para el tamaño del grano fueron únicos y altos, se esperaría que la selección para este carácter fuera efectiva; mientras que para el rendimiento y el número de granos, en los cuales los efectos de dominancia fueron más importantes, sería más eficaz el uso de algún esquema de selección recíproca recurrente o hibridación.

CONCLUSIONES

La herencia del rendimiento de grano por panoja y del número de granos por panoja fue más del tipo dominante que aditivo; mientras que la del peso del grano difirió entre poblaciones. En las poblaciones que involucraron a la línea restauradora 22830R, los efectos más importantes fueron del tipo aditivo; en tanto que en las poblaciones que involucraron al restaurador 17473R, los efectos aditivos y de dominancia fueron igualmente importantes. Los efectos epistáticos estuvieron prácticamente ausentes en la mayoría de cruzas y caracteres.

La heterosis de las poblaciones F_1 y la heterosis remanente en las F_2 para ambos componentes del rendimiento, dependió en parte de la magnitud del número y tamaño de grano de los restauradores. Las cruzas que involucraron el restaurador 22830R con pocos granos pero grandes tuvieron heterosis sólo para el número de granos, mientras que

las cruzas con el restaurador 17473R con muchos granos y tamaño medio, tuvieron heterosis en la F₁ para ambos componentes y heterosis remanente en la F₂ sólo para el tamaño.

Entonces, la selección para grano grande sería más eficiente mediante selección simple en las cruzas donde participó el restaurador 22830R, mientras que la selección por mayor rendimiento y número de granos sería más eficiente mediante selección recíproca recurrente, cruzas de prueba o hibridación. El restaurador 17473R es uno de los progenitores más deseables en este sentido, dado que produce en cruza alto rendimiento y número de granos y genera la mayor heterosis para tamaño de grano.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) de México por la beca proporcionada durante mis estudios de doctorado en la Universidad de Nebraska, USA, a The Nebraska Grain Sorghum Development, Utilization and Marketing Board quienes apoyaron la investigación de donde se derivaron algunos materiales del estudio; y a la empresa Pioneer International, Inc., de Estados Unidos de Norteamérica por las facilidades ofrecidas y el apoyo económico proporcionado en el último año de la presente investigación.

BIBLIOGRAFÍA

- Bhale N L, S T Borikar (1982)** Combining ability for yield and yield components in Rabi sorghum. *J. Maharashtra Agric. Univ.* 7(3):247-249.
- Biradar B D, R Parameswarappa, S S Patil, P Parameswargoud (1996)** Inheritance of seed size in sorghum (*Sorghum bicolor* L.) Moench). *Crop Res. Hisar* 11 (3): 331-337.
- Bittinger T M, R P Cantrell, J D Axtell, W E Nyquist (1981)** Analysis of quantitative traits in PP9 random mating sorghum population. *Crop Sci.* 21:664-669.
- Blum A, S Ramaiah, E T Kanemasu, G M Paulsen (1990)** The physiology of heterosis in sorghum with respect to environmental stress. *Ann. Bot.* 65:149-158.
- Borrell A, D Jordan, A Douglas, G McLean (2003)** Genetic variation for post-anthesis drought resistance traits in grain sorghum. *Proc. 11th Aust. Agron. Conf.* pp:1-5.
- Chhina B S, P S Phul (1988)** Heterosis and combining ability studies in grain sorghum under irrigated and moisture stress environments. *Crop Improv.* 15 (2):151-155.
- Crosbie T M, J J Mock (1981)** Changes in physiological traits associated with grain yield improvement in three maize breeding programs. *Crop Sci.* 21:255-258.
- Duncan W G (1975)** Maíz: *In: Fisiología de los Cultivos*, L T Evans (ed). Cambridge University Press: pp: 27-54.
- Fanous M A, D E Weibel, R D Morrison (1971)** Quantitative inheritance of some head and seed characteristics in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Crop Sci.* 11:787-789.
- Goyal S N, P Joshi (1984)** Genetics of yield and panicle components in grain sorghum hybrids. *Indian J. Gen.* 44:96-101.
- Gritti O, M Bertolini, M Moto (1994)** Recurrent selection for increasing seed size in maize. *Maydica* 39:149-154.
- Hallauer A R, J B Miranda FO (1988)** Quantitative Genetics in Maize Breeding. 2nd Ed. Iowa State University Press, Ames. 468 p.
- Keim L, D T Rosenow (1984)** Genetic variability for grain yield traits of five random-mating populations of *Sorghum bicolor* L. Moench. *Field Crops Res.* 9:305-313.
- Kulkarni N, V K Shinde (1985)** Heterosis and inbreeding depression in grain sorghum. *Indian J. Agric. Sci.* 55 (8): 505-509.
- Lothrop J E, R E Atkins, O S Smith (1985)** Variability for yield and yield components in IAP1R grain sorghum random-mating population. I. Means, variance components, and heritabilities. *Crop Sci.* 25:235-240.
- Mather K, J L Jinks (1982)**. *Biometrical Genetics*. 3rd Ed. Chapman and Hall, London. 379 p.
- Nandanwankar K G (1990)**. Heterosis studies for grain yield characters in rabi sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Indian J. Gen.* 50:83-85.
- Patil R C, M V Thombre (1984)** Quantitative inheritance of grain yield and its components in F₂ diallel cross of sorghum. *Indian J. Agric. Sci.* 54 (7):534-537.
- Patil R C, M V Thombre (1986a)** Genetic analysis of grain yield and its components in sorghum. *J. Maharashtra Agric. Univ.* 11(1): 17-19.
- Patil RC, M V Thombre (1986b)** Inheritance of grain yield components of rabi x rabi and rabi x kharif combinations in sorghum. *J. Maharashtra Agric. Univ.* 11(1):20-22.
- Peña R A, J D Eastin, S D Kachman, F S García (2001)** Herencia de la duración del período y tasa de llenado de grano en sorgo. *Rev. Fitotec. Mex.* 24 (2):171-178.
- Peña R A, J D Eastin, S D Kachman, D J Andrews (2002)** Respuesta a la selección para rendimiento de grano y sus componentes número y tamaño de grano en sorgo. *Rev. Fitotec. Mex.* 25 (1):49-56.
- Reddy, J N, P Joshi (1993)** Heterosis, inbreeding depression and combining ability in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Indian J. Gen.* 53 (2):138-146.
- Saeed M, C A Francis, M D Clegg (1986)** Yield component analysis in grain sorghum. *Crop Sci.* 26:346-351.
- Salunke C B, B B Paward, R B Deshmukh, B N Narkhede (1996)** Combining ability studies in rabi sorghum under irrigated and moisture stress environments. *J. Maharashtra Agric. Univ.* 21 (3):426-429.