

HERENCIA DE LA DURACIÓN DEL PERÍODO Y TASA DE LLENADO DE GRANO EN SORGO

INHERITANCE OF LENGTH AND RATE OF GRAIN FILLING PERIOD IN SORGHUM

Alfonso Peña Ramos^{1*}, Jerry D. Eastin,² Stephen Kachman D.² y Francisco Zavala G.³

¹ Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. Campo Experimental Pabellón. Programa de Maíz y Sorgo Apdo. Postal No. 20 Pabellón, Ags. Correo electrónico: penaalfonso@hotmail.com ² University of Nebraska. Programa de Fisiología y Departamento de Biometría. E.U.A. Correo electrónico: jeastin@unlnotes.unl.edu ³ Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Agronomía. Programa de Fisiotecnología y Mejoramiento Genético de Sorgo. San Nicolás de los Garzas, N.L. Correo electrónico: fzavala@cct.del.uanl.mx

*Autor responsable

RESUMEN

El objetivo del presente estudio fue determinar la herencia del periodo (PLLG) y la tasa de llenado de grano (TLLG) en sorgo. Se condujeron dos experimentos de medias generacionales, uno involucrando cuatro cruzas (Wheatland-Ax22830-R, SJ7-Ax22830-R, Wheatland-Ax17667-R y SJ7-Ax22830-R) y seis poblaciones (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RCP $_1$, y RCP $_2$), y otro involucrando la cruzas SJ7-Ax22830-R y siete poblaciones (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RCP $_1F_2$, RCP $_2F_2$ y la progenie F_3). La herencia de la TLLG fue predominantemente dominante en ambos experimentos y cruzas, mientras que la del PLLG difirió entre experimentos; en uno de ellos los efectos aditivos y de dominancia fueron igualmente importantes, mientras que en el otro predominaron los efectos aditivos. Las cruzas con el polinizador 22830-R, generalmente expresaron efectos genéticos epistáticos, aditivo x aditivo o aditivo x aditivo y dominante x dominante, en ambos caracteres. La heterosis media para TLLG fue alta y positiva (de 9.4 % a 86.8 %), mientras que para PLLG fue baja y negativa (de -2.6 % a -6.5 %). Las cruzas con la línea 22830-R mostraron la mayor heterosis para TLLG (hasta 65.5 % en un experimento y 86.8 % en el otro). En todas las cruzas y sólo en la TLLG, las media de las poblaciones segregantes fueron mayores que la media del mejor progenitor. La heredabilidad de la progenie F_3 , de la cruzas SJ7-A x 22830-R fue alta para ambos caracteres (0.68 para PLLG y 0.64 para TLLG), indicando que la selección puede ser efectiva.

Palabras clave : *Sorghum bicolor* L. Moench, medias generacionales, variabilidad genética, heredabilidad, heterosis, epistasia.

SUMMARY

The objective of the present study was to determine the modes of inheritance of length (LGF) and rate (RGF) of grain filling in sorghum. Two experiments of generation means were conducted; one involving four crosses (Wheatland-Ax22830-R, SJ7-Ax22830-R, Wheatland-Ax17667-R y SJ7-Ax22830-R) and six generations (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , BCP $_1$, and BCP $_2$), and another involving one cross (SJ7-Ax22830-R) and seven generations (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , BCP $_1F_2$, BCP $_2F_2$, and F_3 progeny). The inheritance for RGF was predominantly dominant in both experiments and crosses, whereas for LGF diverged between experiments; in one of them, both the additive and dominance effects were equally important, while additive effects predominated in the other. The crosses involving the pollinator 22830R gen-

erally expressed additive x additive or additive x additive and dominance x dominance epistatic effects, for both characters. Heterosis for RGF was high and positive (from 9.4 % to 86.8 %), whereas for LGF it was low and negative (from -2.6 % to -6.5 %). Crosses involving the 22830R line showed the highest heterosis for RGF (up to 65.5 % in one experiment and 86.6 % in the other). In all crosses and only for RGF, the means of all segregant populations were higher than the best parent performance. The F_3 progeny mean heritability for the cross SJ-7 x 22830, was high for both traits (0.68 for LGF and 0.64 for RGF), thus indicating that selection would be effective.

Index words: *Sorghum bicolor* L. Moench, generational means, genetic variability, heritability, heterosis, epistasis.

INTRODUCCIÓN

El incremento en la producción de grano en sorgo es resultado principal del incremento en el número de granos por planta, y en menor grado del incremento en el peso de cada grano (Blum *et al.*, 1990; Redy y Joshi, 1993). Un mayor peso de grano individual puede resultar de una tasa de llenado de grano más acelerada (Mou y Kronstad, 1994; Gritti *et al.*, 1994; Motzo *et al.*, 1996) o de un periodo de llenado de grano más largo (Crosbie y Mock, 1981). Por consiguiente, el mejoramiento genético basado en mayor peso y número de granos, así como en un mayor periodo de llenado de grano y una tasa de llenado de grano más acelerada, podría resultar en un mejoramiento más eficiente para elevar el rendimiento que si se hiciera exclusivamente por rendimiento de grano.

Daynard *et al.* (1971) determinaron que entre 70 y 80 % de las diferencias en rendimiento de grano en tres híbridos de maíz fueron debidas a diferencias en la duración del periodo de llenado del grano. Cross (1975) encontró también en maíz una correlación fenotípica significativa de 0.8 entre el rendimiento de grano y el periodo de llenado de grano. Los aumentos en el rendimiento de este

cultivo mediante selección recurrente, han sido logrados en parte mediante alargamiento del período de llenado de grano (Crosbie, 1982). Sin embargo, Hartung *et al.* (1989) muestran que la selección para duración efectiva del período de llenado de grano no mejoró el rendimiento de grano, aún cuando dicho período aumentó 15 % en tres ciclos de selección; los autores consideran que ello fue debido a un decremento de la tasa de acumulación de materia seca en el grano.

Información relacionada con la herencia del período y de la tasa de llenado del grano en sorgo es realmente escasa. Mou y Kronstad (1994) señalan que en trigo ambas características son de herencia cuantitativa y que los efectos aditivos tienen mayor importancia; las estimaciones de heredabilidad en sentido estrecho fueron 0.89 para la tasa de llenado del grano y de 0.84 para la duración del llenado del grano. En maíz, Hartung *et al.* (1989) indicaron que la heredabilidad para duración del período del llenado de grano fue de 0.19, y para tasa de acumulación de materia seca en el grano de 0.20. Pfeiffer y Egli (1988) también detectaron preponderancia de efectos genéticos aditivos en la tasa de llenado del grano en soya. Por su parte, Mashiringwani *et al.* (1994) observaron en trigo que tanto los efectos aditivos como los de dominancia fueron importantes en el control de la tasa del llenado del grano de las espigas principales y de los macolllos, y que en algunas cruzas esos efectos fueron influenciados por el ambiente; estos autores concluyeron que los métodos de mejoramiento que facilitan la explotación de efectos aditivos y no aditivos serían los más recomendables para aumentar la tasa de llenado de grano en trigo.

Para lograr avances significativos por selección en programas de mejoramiento genético, se requiere disponer de suficiente variabilidad genética en los caracteres de interés. El trigo es una de las especies donde existen marcadas diferencias genotípicas en la tasa y duración del llenado del grano, lo que permite seleccionar individuos con características deseables (Darroch y Baker, 1990; Duguid y Brule-Babel, 1994). En cambio, en los híbridos de sorgo actuales existe poca variabilidad genética para duración del llenado del grano, por lo que Barten *et al.* (1999) sugieren que el incremento de dicha variabilidad podría lograrse mediante cruzamientos con materiales exóticos de mayor duración en dicho período.

Debido a la escasa información disponible acerca de los parámetros genéticos del llenado de grano en sorgo y la importancia que tienen éstos en el rendimiento de grano, se planteó como objetivo determinar el tipo de herencia de la duración y de la tasa de llenado del grano en esta especie. El conocimiento de estos parámetros contribuiría

a definir las estrategias de mejoramiento genético adecuadas para dichos caracteres, e indirectamente para rendimiento de grano.

MATERIALES Y MÉTODOS

El germoplasma usado en el presente estudio consistió de dos líneas hembras estériles (Wheatland-A y SJ7-A) y dos líneas restauradoras (22830R y 17667R), las cuales difieren en peso y número de granos. La línea hembra Wheatland-A y la restauradora 22830-R producen granos más pesados, pero un menor número de granos por planta que la línea hembra SJ7-A y que la restauradora 17667R. Con estas líneas se obtuvieron: cuatro híbridos F₁, mediante la cruce de cada línea hembra con un restaurador; sus generaciones F₂, por autofecundación de 20 plantas de cada cruce; las retrocruzas (RCP₁ y RCP₂) hacia los progenitores hembra (P₁) y los progenitores macho (P₂), respectivamente, las cuales fueron generadas cruzando los híbridos F₁ con 15 plantas de cada uno de sus progenitores. De esta forma se obtuvieron cuatro grupos genéticos con seis poblaciones cada uno (P₁, P₂, F₁, F₂, RCP₁, y RCP₂).

El material experimental se sembró el 23 de mayo de 1997 en terrenos de la Estación Experimental Havelock, de la Universidad de Nebraska, en Estados Unidos. Para su evaluación se usó un diseño experimental en parcelas divididas con tres repeticiones, en el que las parcelas grandes fueron las poblaciones y las parcelas chicas fueron los pedigríes dentro de poblaciones. Las poblaciones y pedigríes dentro de poblaciones se consideraron como efectos fijos, mientras que repeticiones, repeticiones x poblaciones y repeticiones x pedigríes dentro de poblaciones se consideraron como fuentes de variación aleatorias. El tamaño de parcela fue de cuatro surcos para progenitores y cruzas F₁, seis surcos para retrocruzas, y ocho para las poblaciones F₂. Los surcos fueron de 5.0 m de largo separados 0.76 m. Se usó un mayor tamaño de parcela en las poblaciones F₂ y retrocruzas con la finalidad de obtener mediciones más precisas debido a que son poblaciones más heterogéneas.

A los 25 días después de la siembra, las parcelas fueron aclareadas para dejar una planta cada 15 cm, equivalente a una densidad de población de 87 500 plantas ha⁻¹. El fertilizante nitrogenado se aplicó antes de la siembra en una dosis de 100 kg ha⁻¹. Se aplicó herbicida postemergente (Atrazina 1.12 kg ha⁻¹ + Propaclor 2.2 kg ha⁻¹), se dio un paso de cultivadora y se eliminaron algunas malezas en forma manual. Todos los macolllos fueron removidos alrededor de 15 días antes y 15 días después de antesis en cada planta, para dejar solamente la espiga principal.

Se midieron días a antesis (ANT) y días a madurez fisiológica (MF) en plantas individuales, como sigue: de 20 a 25 plantas por parcela en los progenitores y cruzas F₁, de 30 a 40 plantas en las retrocruzas, y alrededor de 50 en 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 rendimiento de grano por planta en gramos (RGP). El peso de grano se ajustó a 14.5 % de humedad. Días a antesis corresponde a los días transcurridos de siembra a apertura de las primeras anteras en la parte superior de la panícula principal de cada planta medida. La madurez fisiológica medida en las mismas plantas en que se determinó ANT, se consideró como los días transcurridos desde la siembra a la aparición de la capa negra en los primeros granos de la panícula principal. La duración del periodo de llenado de grano (PLLG) se calculó como la diferencia entre los días a antesis y días a madurez fisiológica. La tasa de llenado de grano (TLLG) se calculó mediante la relación RGP/PLLG, y se expresó en gramos por planta por día (g pl⁻¹ día⁻¹).

Se realizó un análisis de varianza para cada variable estudiada; además, con los datos de las cuatro cruzas y sus correspondientes generaciones se construyeron cuatro grupos de datos en los que se hicieron análisis genéticos usando medias de generaciones (Hallauer y Miranda, 1988), de acuerdo al 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 de referencia F₂, 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 griegos α y β representan los coeficientes para la estimación de los efectos genéticos en una generación en particular.

Los coeficientes genéticos y las medias generacionales fueron secuencialmente ajustadas al modelo vía mínimos cuadrados, empezando con el modelo que involucra los efectos medios, 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 epistasia. La interacción generaciones x repeticiones se usó para probar ausencia de ajuste (desviaciones) en los modelos. Los modelos secuencialmente evaluados fueron probados mediante una prueba de F. Los efectos genéticos se estimaron mediante regresión y fueron probados por significancia usando la 't' de Student. Se determinó

heterosis con respecto al progenitor medio en las cruzas F₁ (HMF₁) y en las generaciones F₂ (HMF₂) como sigue: (F₁ o F₂-(P₁+P₂)/2)/(P₁+P₂)/2 *100.

Un estudio más detallado se llevó a cabo con la crusa que involucró los dos progenitores más contrastantes en periodo de llenado de grano (SJ7-A y 22830-R), el cual incluyó siete poblaciones (P₁, P₂, F₁, F₂, RCP₁F₂ RCP₂F₂ y 99 líneas de la generación F₃). En este grupo, las retrocruzas RCP₁F₂ y RCP₂F₂ fueron producidas mezclando 250 semillas de cada planta de una muestra de 100 plantas fértiles autofecundadas de las poblaciones RCP₁ y RCP₂, mientras que la generación F₃ consistió de 99 líneas S₁ obtenidas de plantas autofecundadas tomadas al azar de la población F₂.

El experimento se evaluó en 1998 en las localidades de Havelock y Mead, NE, Estados Unidos, en un diseño de bloques completos al azar con dos repeticiones por localidad y tres bloques por repetición. La fecha de siembra fue el 27 de mayo en Havelock y 13 de junio en Mead. Para obtener información más precisa, los progenitores y las cruzas F₁ fueron sembradas en tres parcelas por repetición, las poblaciones F₂ y las retrocruzas en seis, y cada familia S₁ en una. Las parcelas fueron de dos surcos de 5.0 m de largo separados a 0.76 m. El manejo del experimento, la densidad de población y la fertilización fueron similares al experimento descrito anteriormente. Las variables estudiadas y sus mediciones correspondientes se realizaron también de la misma manera, en 10 plantas por parcela.

Se realizó un análisis de medias generacionales para ajuste de los modelos y para evaluar los efectos genéticos. Los efectos de las generaciones fueron considerados fijos, mientras que localidades y generaciones x localidades se consideraron como efectos aleatorios. También se hizo un análisis de varianza combinado con todos los efectos aleatorios, únicamente con las 99 familias S₁. Se estimó la varianza genética ($\sigma^2 g$), la varianza genotipo x ambiente ($\sigma^2 ga$) y la varianza del error (σ_e^2); con estos datos se estimó la heredabilidad (h^2) y sus errores estándar (EE) con base en la media de tratamientos, de acuerdo al procedimiento indicado por Hallauer y Miranda (1988). Se determinó heterosis con respecto al progenitor medio HMF₁ (descrito anteriormente) y respecto al mejor progenitor HMPF₁ de la siguiente manera: [(F₁-Mejor P)/Mejor P]*100]. Se calculó la depresión endogámica de las generaciones F₁ a F₂ y de la F₁ a F₃ como sigue: F₁-F₂ o F₁-F₃/F₁*100. Todos los análisis de varianza fueron realizados mediante el sistema de análisis estadísticos SAS Proc Mixed versión 6.12.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Experimento 1

Medias. Las medias de las poblaciones para cada cruce y para los cuatro atributos se muestran en el Cuadro 1. La variación de estos atributos entre los progenitores fue alta. Entre las líneas hembra, Wheatland-A fue 13 días más tardía a madurez fisiológica que SJ7-A, tuvo un periodo de llenado de grano (PLLG) cinco días más largo y una tasa de llenado de grano mayor ($p \leq 0.05$) en $0.27 \text{ g pl}^{-1} \text{ día}^{-1}$. Entre las líneas polinizadoras (restauradoras), la línea 22830R fue ocho días más tardía a MF y tuvo un PLLG tres días más largo que la línea 17667R, pero ambas líneas fueron iguales ($p \leq 0.05$) en TLLG. La superioridad de las líneas Wheatland-A y 22830R en periodo y tasa de llenado de grano muestra que su acumulación de materia seca en el grano es más prolongada y más acelerada que en las otras líneas; se esperaría entonces que tuvieran un mayor rendimiento de grano, como lo sugieren Crosbie y Mock (1981) y Gritti *et al.* (1994).

Excluyendo a los progenitores, los días a MF de las poblaciones variaron de 97 a 111, en PLLG de 30 a 36 días y en TLLG de $1.33 \text{ a } 2.19 \text{ g pl}^{-1} \text{ día}^{-1}$. La cruce que

involucró a las líneas más tardías (Wheatland-A x 22830-R), generó poblaciones con mayor duración en el PLLG y con TLLG más aceleradas (Cuadro 1), por lo que esta cruce se considera con mayor capacidad de rendimiento de grano. En general, la hibridación tendió a acortar los PLLG's y agrandar las TLLG's, mientras que en las retrocruzas esos valores tendieron a ubicarse entre el híbrido y el progenitor recurrente. Prácticamente todas las retrocruzas mostraron valores de TLLG superiores a sus respectivos progenitores, de lo cual se puede inferir que el cruzamiento favoreció una mayor eficiencia de producción de materia seca en el grano, la cual es posible explotar por selección en subsecuentes generaciones de recombinación. En el caso de las generaciones F_2 , éstas tendieron a presentar un decremento substancial en la TLLG con respecto a la generación F_1 , y solamente en una de las cruces los valores fueron similares al mejor progenitor; en el resto, las TLLG's fueron superiores en la F_2 . Estos resultados sugirieron que la TLLG es un carácter controlado principalmente por genes de dominancia y que existe la posibilidad de seleccionar en F_2 a segregantes eficientes con alta TLLG.

Cuadro 1. Medias y heterosis media de cruzas F_1 (HMF₁) y generaciones F_2 (HMF₂) para días a madurez fisiológica (MF), el periodo (PLLG) y la tasa (TLLG) de llenado de grano, en las cruces y poblaciones de sorgo evaluadas en Havelock, NE, EUA. 1997.

Cruza	Poblaciones						Heterosis	
	P ₁	P ₂	F ₁	RCP ₁	RCP ₂	F ₂	HMF ₁	HMF ₂
W-A x 22830R	111.8	114.1	107.6	109.9	111.2	110.6	-4.7	-2.1
W-A x 17667R	111.8	105.8	104.1	109.1	103.9	108.7	-4.3	0.0
SJ7-A x 22830R	98.0	114.1	100.1	99.7	108.6	102.7	-5.6	-3.2
SJ7-A x 17667R	98.0	105.8	98.1	96.9	99.6	98.8	-3.7	-3.0
DMS (0.05)	1.9	2.0	1.9	1.7	1.7	1.6		
			PLLG (días)					
W-A x 22830R	35.6	36.5	34.8	35.0	35.8	36.2	3.5	0.4
W-A x 17667R	35.6	33.3	32.2	34.6	33.2	34.0	-6.5	-1.3
SJ7-A x 22830R	30.7	36.5	32.6	32.5	35.5	33.2	-3.0	-1.2
SJ7-A x 17667R	30.7	33.3	30.8	31.4	31.8	31.3	-3.8	-2.2
DMS (0.05)	0.8	0.9	0.8	0.7	0.8	0.7		
			TLLG (g pl ⁻¹ día ⁻¹)					
W-A x 22830R	1.46	1.36	2.19	1.98	2.03	1.81	55.3	28.4
W-A x 17667R	1.46	1.48	1.78	1.66	1.70	1.64	21.1	11.6
SJ7-A x 22830R	1.19	1.36	2.11	1.62	1.75	1.64	65.5	28.6
SJ7-A x 17667R	1.19	1.48	1.46	1.33	1.52	1.46	9.4	9.4
DMS (0.05)	0.18	0.18	0.18	0.16	0.16	0.14		

Diferencias entre pares de promedios mayores que el valor de DMS (0.05) dentro de generaciones y caracteres son diferentes estadísticamente al 0.05 de probabilidad. DMS (0.05) para comparar entre generaciones: MF=2.0, PLLG=0.9 y TLLG=0.18.

Heterosis. La heterosis para la MF y la duración del PLLG en la generación F₁ fue pequeña y negativa en todas las cruzas, con valores de -3.7 a -5.6 % y de -3.0 a -7.1 %, respectivamente; ello indica que tanto los días a madurez fisiológica como la longitud del PLLG resultaron moderadamente acortadas en las combinaciones híbridas. En la generación F₂, prácticamente se perdió la heterosis ganada en la F₁ para estos caracteres. En contraste, la heterosis para la TLLG, tanto en la F₁ como en la F₂, fue alta y variable entre cruzas. En la generación F₁ la heterosis fue mayor en las cruzas que involucraron a la línea 22830-R; ésta varió de 55.3 a 65.5 %, mientras que en las cruzas con la línea 17667-R varió de 9.4 a 21.1 %. La heterosis se abatió en cerca de 50 % en la generación F₂, excepto en la crusa SJ7-A x 17667-R, cuya heterosis se mantuvo baja (9.4 %) en ambas generaciones. De acuerdo con su alta variación y los cambios que sufrió la heterosis de la TLLG entre generaciones en las diferentes cruzas, y bajo el supuesto de que la TLLG resulta de la acumulación de materia seca por unidad de tiempo, se puede inferir que la TLLG es el carácter que más influencia los cambios en el rendimiento de grano, y también que la línea 22830-R es la que más contribuye en formar poblaciones segregantes de mayor eficiencia productiva. No se encontró información en sorgo con la cual se pudieran comparar los resultados aquí obtenidos, pero en seis cruzas F₁ de trigo, Mou y Kronstad (1994) determinaron valores de heterosis muy bajos para ambos caracteres; éstos variaron de -0.17 a 3.4 % en TLLG y de -1.72 a 4.06 % en PLLG.

Efectos genéticos. Un modelo aditivo-dominante se ajustó a dos cruzas para el PLLG y a tres de las cruzas para la TLLG, como se muestra en el Cuadro 2. La crusa Wheatland-A x 22830R se ajustó a modelos más complejos

que incluyeron interacciones genéticas aditivo x aditivo (aa) para PLLG, e interacciones genéticas dominante x dominante (dd) para TLLG.

Los efectos aditivos y de dominancia fueron ambos significativos para la duración del PLLG en todas las cruzas (Cuadro 2). Estos resultados indican que es posible tener éxito en el mejoramiento del PLLG mediante un proceso de selección recurrente, y que además puede lograrse una ganancia adicional a través de combinaciones híbridas posteriores. Las interacciones genéticas aa y aa + dd fueron también significativas en las cruzas que involucraron el progenitor 22830-R, lo cual sugiere que genes de diferente *loci* contribuyen a la herencia del PLLG. De acuerdo con Simon (1994), la significancia del componente aa también incrementa la varianza genética en la generación F₂ que puede ser fijada por selección; en cambio, la interacción dd sólo puede ser explotada si el propósito final es la formación de híbridos. En todas las cruzas, los efectos de dominancia fueron de signo negativo, indicando así que la hibridación tiende a generar PLLG's más cortos, como se muestra en el Cuadro 1.

Los efectos genéticos de dominancia para TLLG fueron todos significativos y de mayor magnitud que los efectos aditivos (Cuadro 2). Ello indica que la explotación de la heterosis en esta característica sería efectiva. Los efectos genéticos aditivos fueron únicamente significativos en las cruzas que involucraron el progenitor femenino SJ7-A. La preponderancia de efectos de dominancia en esta característica es opuesta a los resultados reportados en trigo por Mou y Kronstad (1994), quienes detectaron solamente efectos aditivos significativos para este carácter.

Cuadro 2. Modelos genéticos y valores estimados de los efectos genéticos de el periodo (PLLG) y de la tasa (TLLG) de llenado del grano, en cuatro cruzas de sorgo evaluadas en Havelock, NE, EUA. 1997.

Cruza	Efectos genéticos ± ee					Desviaciones valor de F
	m	a	d	aa	dd	
PLLG (días)						
W-A x 22830R	36.1 ± 0.2**	-0.6 ± 0.2**	-2.8 ± 0.8**	-1.4 ± 0.6*		1.95
W-A x 17667R	33.7 ± 0.3**	1.2 ± 0.2**	-2.1 ± 0.5**			1.45
SJ7-A x 22830R	33.2 ± 0.2**	-2.9 ± 0.1**	-2.1 ± 1.0*	3.2 ± 0.9**	-6.8 ± 1.5**	0.08
SJ7-A x 17667R	31.8 ± 0.1**	-1.1 ± 0.2**	-1.2 ± 0.3**			2.18
TLLG (g pl⁻¹día)						
W A x 22830R	1.78 ± 0.05**	0.02 ± 0.04	1.53 ± 0.23**	0.75 ± 0.21**	-1.55 ± 0.35**	1.73
W-A x 17667R	1.59 ± 0.04**	-0.02 ± 0.04	0.33 ± 0.08**			0.31
SJ7-A x 22830R	1.67 ± 0.03**	-0.10 ± 0.04*	0.83 ± 0.08**			0.87
SJ7-A x 17667R	1.40 ± 0.03**	-0.16 ± 0.04**	0.14 ± 0.07*			0.79

*. ** Diferente de cero a una probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente. Desviaciones y efectos genéticos fueron probados contra la interacción repeticiones x generaciones. m, a, d, aa, y dd son la media, y los efectos aditivo, de dominancia, aditivo x aditivo y dominante x dominante respectivamente; ee = error estándar.

Pfeiffer y Egli (1988) también demostraron preponderancia de los efectos genéticos aditivos en la TLLG para soya, mientras que en trigo Mashiringwani *et al.* (1994) encontraron que tanto los efectos aditivos como los de dominancia fueron importantes en la herencia de la tasa del llenado de grano de la espiga principal y de los macolllos de la planta. Las interacciones genéticas aa y dd fueron también importantes en la herencia de la TLLG en la crusa Wheatland-A x 22830R, las cuales parecen actuar en sentido opuesto, de acuerdo a los signos positivo y negativo de las estimaciones; es decir, se contrarrestan entre sí.

Experimento 2

Medias. El progenitor macho 22830-R fue 12.4 días más tardío a madurez fisiológica y tardó 6.4 días más en el llenado de grano, pero tuvo una TLLG estadísticamente similar al progenitor hembra SJ7-B (Cuadro 3). La mayor duración del PLLG en el progenitor 22830-R le permite una mayor producción de asimilados y un mayor crecimiento de grano y mayor rendimiento, que el progenitor SJ7-B.

Al igual que en el experimento anterior, la generación F₁ tuvo mayor valor de TLLG que los progenitores, y fue más precoz en MF y PLLG que el progenitor tardío 22830-R. En las retrocruzas F₂ todas las características se aproximan a sus progenitores recurrentes, pero en el caso de la TLLG la media de individuos fue mayor que cualquiera de sus progenitores, lo que ofrece probabilidades de seleccionar individuos con tasas de llenado de grano aún más rápidas que los progenitores. La media de la progenie F₃ presentó una reducción substancial en la TLLG, comparada con las generaciones F₁ y F₂, lo que se atribuye a una mayor depresión endogámica.

El incremento en la duración del PLLG sin cambiar la duración a la madurez, sería una buena estrategia en la selección de individuos más eficientes para producir grano debido a que la conjugación de estos caracteres puede favorecer el desarrollo de granos de mayor tamaño. En el presente estudio parece ser que la duración del PLLG está estrechamente relacionada con el ciclo biológico de las poblaciones, ya que las poblaciones más tardías a MF tuvieron también una mayor duración del PLLG. La correlación entre estas dos características fue alta ($r=0.94$), lo que evidencia que prácticamente no existe oportunidad para seleccionar individuos tempranos que tengan un PLLG extenso. Sin embargo, Barten *et al.* (1999) señalan que es posible incrementar la variabilidad del PLLG en sorgo mediante cruzamientos entre líneas adaptadas y materiales exóticos de mayor duración en el período de llenado del grano, lo que abriría la posibilidad de seleccionar genotípos más eficientes.

Cuadro 3. Medias de siete poblaciones para días a madurez fisiológica (MF), el período (PLLG) y la tasa (TLLG) de llenado de grano de la crusa de sorgo SJ7-A x 22830-R. (Promedio de dos localidades, Nebraska, EUA. 1998).

Población	Características		
	MF	PLLG	TLLG
P ₁ (SJ7-B)	91.7	27.5	1.66
P ₂ (22830-R)	104.1	33.9	1.77
F ₁	94.7	29.9	3.20
F ₂	96.7	29.8	2.64
RCP ₁ F ₂ = [P ₁ (P ₁ x P ₂)]F ₂	94.9	29.0	2.17
RCP ₂ F ₂ = [P ₂ (P ₁ x P ₂)]F ₂	100.5	31.0	2.40
Progenie F ₃	96.4	29.6	2.36
†DMS (0.05)	3.3	2.1	0.59
‡DMS (0.05)	2.4	1.5	0.42
Heterosis (%)			
HMF ₁	-3.2	-2.6	86.6
HMPF ₁	-9.0	-8.7	80.8
Depresión endogámica (%)			
F ₁ a F ₂	-2.1	0.3	17.5
F ₁ a F ₃	-1.8	1.0	26.3

MF (días), PLLG (días), y TLLG (g pl⁻¹ día⁻¹). † DMS para todas las diferencias entre pares de tratamientos excepto para la progenie F₃; ‡ DMS para diferencias entre cualquier generación y la progenie F₃.

Heterosis y depresión por endogamia. Como se mostró en el Cuadro 3, únicamente la TLLG presentó heterosis importante respecto al progenitor medio y al mejor progenitor; esto indica que existen altos niveles de dominancia en este carácter. Resultados similares fueron obtenidos en el experimento uno, especialmente en las cruzas que involucraron al polinizador 22830-R, de modo que su herencia se puede considerar repetible. La heterosis basada en el progenitor medio para MF y para la duración del PLLG fue pequeña y negativa, lo que indica que los híbridos fueron un poco más tempranos y con menor duración en el PLLG que la media de ambos progenitores.

La heterosis para la TLLG decreció en las generaciones F₂ y F₃ con respecto a la F₁. Este decremento se debió a la depresión endogámica registrada en dicho carácter, como se observa en el mismo Cuadro 3. La depresión por endogamia de la TLLG fue de alrededor de 17 % de la F₁ a la F₂ y de 26 % de la F₁ a la F₃. Aún cuando la TLLG tuvo mayor depresión endogámica que la duración del PLLG, los valores medios de las generaciones F₂ y la F₃ fueron mayores que la media de progenitores, mostrando así que los efectos de dominancia en esas generaciones en este carácter permanecen importantes.

Efectos genéticos. Los datos para TLLG se ajustaron a un modelo aditivo-dominante, mientras un modelo más complejo que incluye la interacción genética aa se ajustó a los datos de PLLG (Cuadro 4). Los efectos genéticos de interacción aditivos x localidad fueron significativos únicamente para PLLG, de modo que el componente aditivo resultó ambientalmente afectado. Esta influencia, sin embargo, apenas representa 12 % del valor de m. Estos resultados difieren un poco de los encontrados por

sultados difieren un poco de los encontrados por Mahajan *et al.* (1997), quienes en 28 cruzas F₁ de maíz determinaron que los efectos no aditivos para PLLG fueron más influenciados por el ambiente que los efectos aditivos. En trigo, Mashiringwani *et al.* (1994) observaron que tanto los efectos aditivos como los de dominancia de la TLLG fueron influenciados por el ambiente sólo en algunas cruzas.

La predominancia de los efectos genéticos de dominancia en la herencia de la TLLG, es consistente con los resultados obtenidos en el experimento uno y coinciden con los altos niveles de heterosis observados con anterioridad en este mismo carácter. Por tanto, es posible obtener respuestas heteróticas significativas en combinaciones hibridas con la utilización de líneas seleccionadas derivadas de esta población. Estos resultados concuerdan en parte con los de Mahajan *et al.* (1997), quienes determinaron en maíz que los efectos no aditivos para la TLLG fueron más pronunciados que los aditivos, pero solamente en la estación de invierno, y difieren con los de Pfeiffer y Egli (1988) quienes detectaron preponderancia de efectos genéticos aditivos en la tasa de llenado del grano en soya.

Cuadro 4. Modelos genéticos y estimaciones de efectos genéticos para el periodo (PLLG) y la tasa (TLLG) de llenado del grano, en la crusa SJ7-A x 22830-R. (Dos localidades, Nebraska, EUA. 1998).

Efectos genéticos	Características	
	PLLG	TLLG
Efectos simples		
m	29.21 ± 0.19**	2.57 ± 0.08**
a	-2.96 ± 0.24**	-0.09 ± 0.09
d	0.40 ± 0.48	1.43 ± 0.17**
aa	1.21 ± 0.30**	
Interacciones		
a x Loc1	-3.46 ± 0.33**	
a x Loc2	-2.45 ± 0.33**	
Desviaciones (valor de F)	1.61	4.35

*, ** Diferente de cero a una probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente. ± Error estándar. Grados de libertad del numerador y denominador para desviaciones: 4 y 4 respectivamente para PLLG y 3 y 3 para TLLG. Las desviaciones fueron probadas contra la interacción generaciones x localidades. PLLG (días), y TLLG (g pl⁻¹ día⁻¹).

Los efectos genéticos aditivos predominaron en la herencia del PLLG, por lo que la selección para esta característica en generaciones de recombinación temprana (F₂ o F₃) en la crusa SJ7-A x 22830R, puede ser efectiva para lograr avances sustanciales. Los efectos de interacción génica aa fueron también significativos, con lo cual se soporta más el hecho de la predominancia de efectos aditivos en este carácter.

Cuadro 5. Estimaciones de varianza y heredabilidad para días a madurez fisiológica (MF), el periodo (PLLG) y la tasa (TLLG) de llenado de grano en la progenie F₃ obtenida de la crusa de sorgo SJ7-A x 22830-R. (Dos localidades, Nebraska, EUA. 1998).

Estimación de varianza	Características		
	MF	PLLG	TLLG
σ^2_g	3.718	0.787	0.0536
σ^2_{ga}	0.545	0.383	0.0089
σ^2_a	2.732	0.693	0.1051
σ^2_p	4.059	1.152	0.0843
h^2	0.92	0.68	0.64

h^2 = heredabilidad. Los errores estándar fueron 0.15 para los tres caracteres. MF (días), PLLG (dfas), TLLG (g pl⁻¹ día⁻¹).

Componentes de varianza y heredabilidad. Las estimaciones de varianza genotipo x ambiente (σ^2_{ga}) fueron pequeñas en comparación con las estimaciones de varianza genética (σ^2_g), en las tres características medidas (Cuadro 5). Ello sugiere que el ambiente tuvo un efecto pequeño en la variación observada, y que la recombinación de progenitores con características contrastantes fue útil para promover una segregación de genotipos en la progenie, en la cual pueden seleccionarse individuos con características deseables.

Las estimaciones de heredabilidad (h^2) resultaron muy altas en todos los caracteres, con valores desde 0.64 para TLLG hasta de 0.92 para MF. Esto se atribuye a la reducida varianza de interacción genotipo x ambiente (σ^2_{ga}) y a las óptimas condiciones ambientales que prevalecieron durante el desarrollo del cultivo en ambos experimentos. En trigo, Mou y Kronstad (1994) obtuvieron estimaciones de heredabilidad más altas para la TLLG (0.89) y para el PLLG (0.84), mientras que en maíz Hartung *et al.* (1989) determinaron valores muy bajos de heredabilidad para duración de PLLG (0.19) y para la tasa de acumulación de materia seca (0.20). En general, los altos valores de heredabilidad determinados en estos caracteres en la progenie F₃ de la crusa SJ7-A x 22830R, sugieren la posibilidad de obtener avances notables en el proceso de selección.

CONCLUSIONES

La herencia de la tasa del llenado de grano en sorgo fue más de tipo dominante que aditiva, mientras que la del periodo de llenado de grano difirió entre experimentos; en uno de ellos los efectos aditivos y de dominancia fueron igualmente importantes, mientras que en el otro predominaron los efectos aditivos. Las cruzas que involucraron la línea 22830R presentaron los mayores efectos de dominancia y los valores de heterosis más altos para la tasa de llenado de grano. Esta respuesta fue

consistente a través de dos experimentos con la cruce SJ7-A x 22830R.

Los resultados indican que la selección para mayor duración del periodo de llenado de grano sería más fácil y más eficiente usando procedimientos de selección simple, mientras que la selección por alta tasa de llenado de grano sería más eficiente con procedimientos que exploten la varianza de dominancia, como la selección recíproca recurrente o algún procedimiento de cruzas de prueba. La cruce SJ7-A x 22830R mostró una heredabilidad alta en todas las características estudiadas, por lo que la selección basada en evaluación de familias debería resultar efectiva en esta población.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos profundamente el valioso apoyo del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP) y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) de México y las contribuciones para el presente estudio por parte de The Nebraska Grain Sorghum Development, Utilization and Marketing Board y de la empresa Pioneer International, Inc., de Estados Unidos de Norteamérica.

BIBLIOGRAFÍA

- Barten, T.J., R.L. Vanderlip, M.R. Tuinstra, and K.D. Kofoid. 1999. Increasing sorghum yield, by lengthening grain fill duration. Proc. 21st Biennial Grain Sorghum Res. and Utilization Conf., Feb. 21-23, Tucson, Arizona. p. 16.
- Blum, A., S. Ramaiah, E.T. Kanemasu, and G.M. Paulsen. 1990. The physiology of heterosis in sorghum with respect to environmental stress. Ann. Bot. 65:149-158.
- Cross, H.Z. 1975. Diallel analysis of duration and rate of grain filling of seven inbred lines of corn. Crop Sci. 15:532-535.
- Crosbie, T.M. 1982. Changes in physiological traits associated with long-term breeding efforts to improve grain yield of maize. In: Proc. 37th Annu. Corn and Sorghum Industry, H.D. Loden and D. Wilkinson (eds.). Res. Conf. Chicago, IL. 5-9 Dec. Am. Seed Trade Assoc., Washington, D.C. pp.: 206-233.
- Crosbie, T. M. and J.J. Mock. 1981. Changes in physiological traits associated with grain yield improvement in three maize breeding programs. Crop Sci. 21:255-258.
- Darroch, B.A. and Baker, R.J. 1990. Grain filling in three spring wheat genotypes: statistical analysis. Crop Sci. 30(3):525-529.
- Daynard, T.B., J.W. Tanner, and W.G. Duncan. 1971. Duration of the grain filling period and its relation to grain yield in corn, *Zea mays* L. Crop Sci. 11:45-48.
- Duguid, S.D. and A.L. Brule-Babel. 1994. Rate and duration of grain filling in five spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. Can. J. Plant Sci. 74: 681-686.
- Gritti, O., M. Bertolini, and M. Motto. 1994. Recurrent selection for increasing seed size in maize. Maydica 39:149-154.
- Hallauer, A.R. and J.B. Miranda Fo. 1988. Quantitative genetics in maize breeding. Second edition. Iowa State University Press/Ames. 468 p.
- Hartung, R.C., C.G. Poneleit, and P.L. Cornelius. 1989. Direct and correlated responses to selection for rate and duration of grain fill in maize. Crop Sci. 29:740-745.
- Mahajan, V., A.S. Gupta, and A.S. Khehra. 1997. Inheritance of grain filling period and yield gain per day in diverse seasons in maize. Crop Res. (Hisar) 14(2):257-261.
- Mashiringwani, N.A., K. Mashingaidze, J. Kangai, and K. Olsen. 1994. Genetic basis of grain filling rate in wheat (*Triticum aestivum* L. emend. Thell.). Euphytica 76(1-2):33-44.
- Motzo, R., F. Giunta, and M. Deidda. 1996. Relationships between grain-filling parameters, fertility, earliness and grain protein of durum wheat in a Mediterranean environment. Field Crops Res. 47:129-142.
- Mou, B. and W. E. Kronstad. 1994. Duration and rate of grain filling in selected winter wheat populations: I. Inheritance. Crop Sci. 34:833-837.
- Pfeiffer, T.W. and D.B. Egli. 1988. Heritability of seed-filling period estimates in soybean. Crop Sci. 28:921-925.
- Reddy, J.N. and P. Joshi. 1993. Heterosis, inbreeding depression and combining ability in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). Indian J. Genet. 53 (2):138-146.
- Simon, M.R. 1994. Gene action and heritability for photosynthetic activity in two wheat crosses. Euphytica 76:235-238.