

CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE SORGOS CONTRASTANTES EN VIGOR Y PRECOCIDAD

Víctor A. González Hernández ¹, Manuel Livera Muñoz ¹, Leopoldo E. Mendoza Onofre ¹
y Celestino Barrera Cortés ²

RESUMEN

Mediante un análisis del crecimiento y del desarrollo realizado en Zacatepec, Mor. en cuatro variedades de sorgo, se encontró que, a pesar de los fuertes contrastes fenotípicos en tamaño, vigor y precocidad, todas ellas maduraron sus hojas a la misma velocidad. En cambio, las variedades difirieron ampliamente en el número total de hojas y en la tasa promedio de formación de primordios foliares, lo que indica que de estas dos características dependió la iniciación de la panoja (IP) y, por tanto, la duración de la etapa vegetativa. Además, se observó una relación inversa entre las tasas de desarrollo reproductivo y vegetativo, ya que las variedades más tardías a floración fueron las más rápidas en formar primordios foliares, mientras que las variedades precoces fueron las más lentas en producir dichos primordios.

En cuanto a eficiencia del crecimiento, las variedades también contrastaron en Tasa de Asimilación Neta (TAN), correspondiendo la mayor TAN al fenotipo más pequeño y más precoz y la menor TAN al fenotipo más tardío y vigoroso. Ello dió por resultado que hubiese pocas diferencias varietales en la tasa de acumulación de biomasa en la parte aérea de las plantas. Por otra parte, considerando que la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) resultó idéntica en los cuatro sorgos, no obstante los mencionados contrastes, se concluye que este índice de crecimiento representa la proporción de tejidos meristemáticos con una activa división y alargamiento celular en la planta, más que a la capacidad que tiene una unidad de biomasa para producir más biomasa. También se observó que al ocurrir la IP, se inició el crecimiento rápido de los macollos y ocurrió una fuerte reducción temporal en la acumulación de materia seca en el tallo, aparentemente debido a que este órgano provee de asimilados a los macollos mientras éstos están produciendo sus propias hojas y logran ser autosuficientes en productos fotosintéticos.

SUMMARY

Four sorghum varieties were subjected to a growth and developmental analyses at Zacatepec, Morelos, México. Despite the marked differences in total leaf number (TLN) and leaf initiation rate (LIR) as well as in plant size, vigor, and earliness, the four varieties showed the same leaf expansion rate. This suggests that the panicle initiation (PI) of sorghum depends both on TLN and LIR. Additionally, an

1 Profesor Investigador, Investigador Docente y Profesor Investigador, respectivamente, del Centro de Genética del Colegio de Postgrados, Montecillos, México.

2 Jefe de Zona de la Sucursal Valle de México de Alimentos Balanceados de México, S.A. de C.V. Texcoco, México.

inverse relationship was observed between the reproductive and the vegetative developmental rates, since the late-flowering varieties showed faster LIR's than the early-flowering ones.

These varieties were also contrasting in Net Assimilation Rate (NAR), corresponding the higher NAR's to the smaller, earlier varieties and the lower NAR's to the late and vigorous varieties; therefore, there were little differences among sorghum cultivars in their rate of dry matter accumulation in the shoot. On the other hand, since the Relative Growth Rate (RGR) was identical in the four sorghum varieties, it is postulated that the RGR represents the proportion of meristematic tissue in the whole plant, rather than the amount of dry matter produced per unit of biomass in the plant. It was observed also that at PI the tillers started to grow rapidly, and the stem suffered a heavy, but temporal reduction in its dry matter accumulation. Apparently, the stem provided assimilates to the tillers while these organs were initiating their own leaves and could not be self-sufficient in photosynthates.

INTRODUCCION

El rendimiento de grano y de biomasa son la expresión final de toda la serie de procesos bioquímicos y fisiológicos que ocurren a lo largo de la vida de las plantas, los que son regulados por factores hereditarios y del ambiente. Por tanto, el conocimiento preciso y detallado de la dinámica del crecimiento y del desarrollo de los cultivos a través de su ciclo biológico, es indispensable para lograr un ritmo sostenido de aumento en la producción agrícola, ya sea mediante el mejoramiento genético o de las prácticas culturales.

En el caso del sorgo, en México se han hecho algunos estudios de esta naturaleza (González, 1977; Zavala, 1982; Barrera *et al.*, 1984), que aún son insuficientes para un buen entendimiento de esta especie. Barrera *et al.* (1984) compararon siete variedades de sorgo sembradas en Záratepec, Mor., diferentes en la duración de sus etapas de desarrollo (vegetativa, de formación de la inflorescencia y de llenado del grano), y en rendimiento de grano e índice de cosecha; los autores contrastan las grandes diferencias en área foliar con la gran similitud de las tasas de acumulación de materia seca en la parte aérea de la planta de esos genotipos. Dicho contraste no fue explicado satisfactoriamente con sus estimaciones de tasa de asimilación neta porque éstas fluctuaron considerablemente de un muestreo a otro.

El presente artículo, tiene por objeto analizar las tasas de formación de primordios foliares y de maduración de las hojas, la dinámica de acumulación de materia seca en los distintos órganos aéreos mediante curvas de crecimiento, y la tasa relativa de crecimiento de cuatro genotipos de sorgo, tomados como representativos de los siete incluidos en el experimento de Barrera *et al.* (1984). Adicionalmente, se

incluyen nuevas estimaciones de la tasa de asimilación neta con base en datos ajustados, y se discute la conveniencia de analizar los cambios relativos del tamaño de cada órgano en función de la biomasa total, como una forma de estudiar las relaciones fuente-demanda en las plantas.

REVISION DE LITERATURA

Además de la duración de las tres etapas de desarrollo ya mencionadas, Aitken (1974) propone la tasa de formación de primordios foliares en el ápice del tallo y la tasa de expansión foliar como medidas del desarrollo; estas dos medidas representan las tasas de iniciación y de maduración foliares respectivamente. Durante la etapa vegetativa (de siembra a iniciación floral) están ocurriendo a la vez tanto la formación de primordios foliares como la expansión y maduración de los mismos, mientras que en la etapa reproductiva inicial (iniciación floral a antesis) sólo hay expansión y maduración de hojas. En esta etapa reproductiva existe, según Eastin y Sullivan (1974), competencia por asimilados y otros nutrientes entre los órganos reproductivos y los vegetativos, porque ambos están creciendo simultáneamente.

Por su parte, Hunt (1982) considera que las curvas de acumulación de materia seca en función de la edad de la planta son esenciales para realizar un análisis de crecimiento. Dichas curvas, ajustadas visual o matemáticamente, son útiles para:

- a) hacer comparaciones directas entre tratamientos, plantas u órganos distintos;
- b) evaluar las tendencias del crecimiento condensando convenientemente un gran número de datos; c) apreciar visualmente las tasas de crecimiento sin necesidad de cálculos laboriosos; d) permitir la estimación de datos faltantes por interpolación;
- e) facilitar la corrección de errores aleatorios, que son muy frecuentes en este tipo de estudios; y f) proveer una forma de apreciar claramente los cambios ontogenéticos.

Otras medidas del crecimiento vegetal son aquellas que estiman la eficiencia del crecimiento, como la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) y la Tasa de Asimilación Neta (TAN). La primera se define por la expresión: $TRC = \frac{1}{P} \cdot \frac{dP}{dt}$, en donde P representa el peso seco y t el tiempo; generalmente se interpreta como la cantidad de materia seca producida por unidad de materia seca presente por unidad de tiempo (Hunt, 1982; Beadle *et al.*, 1981; Causton y Venus, 1981; Radford, 1967), aunque también se ha interpretado como la proporción de aumento en materia seca por unidad de tiempo,

ya que sus unidades se pueden reducir a día^{-1} o semana^{-1} (Richards, 1969). Similarmente, TAN se define por la ecuación: $TAN = \frac{1}{A} \cdot \frac{dP}{dt}$, en donde A representa el área foliar activa; consecuentemente, TAN se interpreta como la producción de materia seca por unidad de área foliar por unidad de tiempo, y frecuentemente se considera como un índice de la eficiencia fotosintética (Hunt, 1982; Beadle *et al.*, 1981; Causton y Venus, 1981; Radford, 1967).

Tanto la TRC como la TAN deben ser calculadas por diferenciación de sus respectivas ecuaciones matemáticas, de manera que sus valores representen la pendiente en un punto de la curva (i.e.: en un instante de tiempo). Una forma más práctica es calcular las tasas para un intervalo mesurable (i.e.: un día, una semana), obteniéndose entonces las tasas promedio que se simbolizan como $\overline{\text{TRC}}$ y $\overline{\text{TAN}}$, respectivamente. Una discusión amplia y detallada de la derivación matemática de estas tasas se encuentra en los textos de Hunt (1982) y de Causton y Venus (1981). Más recientemente, Jolliffe y Courtney (1984) discuten los componentes aditivos y multiplicativos del análisis de crecimiento vegetal.

MATERIALES Y METODOS

Siete variedades de sorgo se sembraron bajo riego en terrenos del Campo Agrícola Experimental de Zacatepec, Mor., perteneciente al Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, durante el ciclo de Invierno-Primavera. Esta localidad tiene 917 m de altitud, una temperatura media anual de 24.8°C y una precipitación media anual de 839 mm.

Las parcelas fueron de 9 surcos de 4 m de largo, distribuidas en un diseño de Bloques Completos al Azar con 3 repeticiones. El riego de germinación se aplicó el 30 de diciembre de 1980; la fertilización total fue de 60-40-00, aplicada en dos partes (30-40-00 a la siembra y 30-00-00 a los 55 días). La densidad final de población, después del aclareo practicado 19 días después de la siembra, fue de aproximadamente 125,000 plantas por hectárea.

Los datos se tomaron de muestras constituidas por siete plantas colectadas a intervalos semanales en los siete surcos centrales de la parcela, a partir de los 19 hasta los 122 días posteriores a la siembra, con lo que se cubrió desde la etapa de plántula hasta la de maduración fisiológica del grano. En cada planta muestreada se determinó el peso seco de tallo, panoja, láminas y vainas foliares del vástago, así

como de los macollos y ramas derivados de dicho vástago; tanto los macollos como las ramas se pesaron completos, o sea sin separar sus distintas partes. La suma del peso seco de todos los órganos proporcionó el peso seco total (PSTOT) de la parte aérea de la planta, mientras que excluyendo los datos de macollos y ramas se obtuvo el peso seco del vástago o tallo principal (PSTP). También se calculó el área foliar activa en las hojas liguladas del tallo principal (AFTP), mediante la siguiente expresión:

$$AFTP = \frac{i = n}{\sum} (L_i \cdot A_i) \cdot 0.75$$

en donde L_i y A_i representan la longitud y anchura de la hoja ligulada i , y n el número de hojas verdes liguladas; por tanto, n también representa la etapa foliar (EF) de las plantas en un muestreo.

Con los promedios por planta de PSTOT, PSTP, AFTP, EF, y el peso seco de cada órgano, se trazaron curvas del crecimiento en función de la edad de las plantas, en las que se suavizaron las fluctuaciones debidas a puntos alejados de la tendencia general, conforme al método visual descrito por Hunt (1982). De las curvas así trazadas para PSTP y AFTP, se obtuvieron los valores ajustados a intervalos de 10 días, con los cuales se calcularon las \overline{TAN} desde la emergencia de la panoja hasta la madurez fisiológica del grano; se omitieron los muestreos en que aún había hojas en expansión porque a éstas no se les midió su área. La fórmula de cálculo para la \overline{TAN} fue la indicada por Hunt (1982) y Causton y Venus (1981):

$$\overline{TAN} = (P_2 - P_1) \cdot (LnAF_2 - LnAF_1) / (t_2 - t_1) \cdot (AF_2 - AF_1)$$

en donde P y AF representan los valores de PSTP y AFTP de dos muestreos sucesivos, correspondientes a los días t_1 y t_2 .

Al igual que en el caso de la \overline{TAN} , se emplearon datos ajustados al estimar los valores de la \overline{TRC} para reducir las variaciones debidas a errores de muestreo y de medición, que en este tipo de variables tienden a magnificarse. La fórmula de cálculo de las \overline{TRC} , según Hunt (1982) y Causton y Venus (1981), fue la siguiente:

$$\overline{TRC} = (LnP_2 - LnP_1) / (t_2 - t_1)$$

en donde P representa al PSTOT de los muestreos obtenidos en los días t_1 y t_2 .

La dinámica de crecimiento de los diferentes órganos aéreos se analizó en dos formas. Una mediante sus respectivas curvas ajustadas de peso seco expresado en gramos, y la otra con las curvas de peso seco expresado como porcentaje del PSTOT; estos porcentajes se calcularon de valores ajustados visualmente.

Finalmente, considerando que las variedades Nyundo, SVA-8, RS-610 y 38 day Milo eran suficientes para representar la variabilidad fenotípica observada en las siete evaluadas en el estudio de Barrera *et al.* (1984), solamente se usaron los datos de estas cuatro variedades para los análisis indicados. Nyundo y SVA-8 son tolerantes al frío mientras que RS-610 y 38 day Milo son susceptibles; Nyundo y RS-610 son tardías en comparación con SVA-8 y 38 day Milo. La variedad SVA-8 es una generación avanzada de selección proveniente de la crusa Nyundo x 38 day Milo, y RS-610 es la única variedad híbrida (F_1) de este grupo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las grandes diferencias encontradas entre las cuatro variedades de sorgo estudiadas, en cuanto a vigor de la planta y a duración del ciclo biológico, se resumen en el Cuadro 1. Por ejemplo, la variedad tardía Nyundo produjo siete veces más área foliar activa y aproximadamente el doble de biomasa y de altura de planta que la variedad precoz 38 day Milo. En tasa de desarrollo las diferencias fueron menos marcadas que en crecimiento, pues la variedad más tardía requirió solamente de 28 y 33% más de tiempo para llegar a antesis y madurez fisiológica, respectivamente, que la variedad más precoz.

Cuadro 1. Características de cuatro variedades de sorgo en Záratepec, Mor. (Invierno-Primavera, 1980-81). ^{1/}

Variedad	Altura de planta (cm)	Área foliar en antesis (dm^2 /planta)	Peso seco de parte aérea en MF ^{2/} (g/planta)	Días a antesis	Días a MF ^{2/}
Nyundo	184	28.0	160	83	120
38 day Milo	86	4.0	70	65	90
SVA-8	102	9.4	112	72	103
RS-610	100	11.8	135	76	115

^{1/} Fuente: Barrera C., C. (1984).

^{2/} Madurez fisiológica del grano.

Además, las variedades difirieron ampliamente en su tasa de senescencia foliar durante el período de llenado del grano (Figura 1); así, mientras las variedades Nyundo y SVA-8 perdieron aproximadamente 40% de su área foliar activa, Milo sólo perdió 5%. Sin embargo, los cuatro genotipos mostraron prácticamente la misma tasa de incremento en área foliar (Figura 1) y de expansión de hojas liguladas (Figura 2), aunque presentaron diferencias en el número total de hojas. Lo anterior indica que las diferencias genotípicas en superficie foliar están determinadas en mayor grado por el número de hojas por planta que por el tamaño de las mismas o por su tasa de maduración.

Cuando ocurre la iniciación de la panoja (IP), el meristemo apical del tallo deja de producir primordios foliares para producir exclusivamente primordios florales, por lo que todas las hojas de la planta quedan diferenciadas durante la etapa vegetativa. Consecuentemente, se puede estimar la tasa promedio de formación de primordios foliares (TFPF) dividiendo el número total de hojas entre el número de días a IP. En los sorgos estudiados se encontró que la variedad Nyundo, aunque mostró ser la más tardía a floración y madurez fisiológica, fue la variedad más rápida en la diferenciación de primordios foliares (Cuadro 2); por el contrario, la variedad más precoz en desarrollo de los órganos reproductivos fue la más lenta en el desarrollo de órganos vegetativos. Estos resultados parecen indicar que la tasa de desarrollo vegetativo (i.e.: la TFPF) está en relación inversa con la duración del desarrollo reproductivo.

A pesar de las diferencias mencionadas en TFPF, durante la etapa vegetativa no existieron diferencias genotípicas apreciables en la tasa de maduración de las hojas (Figura 2), lo que concuerda con resultados de otras investigaciones tanto de campo (González, 1977) como de ambiente controlado (Livera y Eastin, comunicación personal). De este modo la duración de la etapa vegetativa, es decir la ocurrencia de IP, debe ser función del efecto combinado de dos características: del número total de hojas y de la TFPF.

La dinámica del crecimiento de esas cuatro variedades, expresada en gramos de materia seca acumulada en la parte aérea de la planta y en cada uno de sus órganos, se aprecia en la Figura 3. Antes de la IP, la biomasa producida por la planta fue muy pequeña en todos los genotipos. Despues de la IP, la biomasa total se mantuvo siempre en continuo aumento, excepto en la variedad Nyundo que sufrió una reducción temporal poco después de la floración (F); en 38 day Milo y SVA-8 la acumulación de

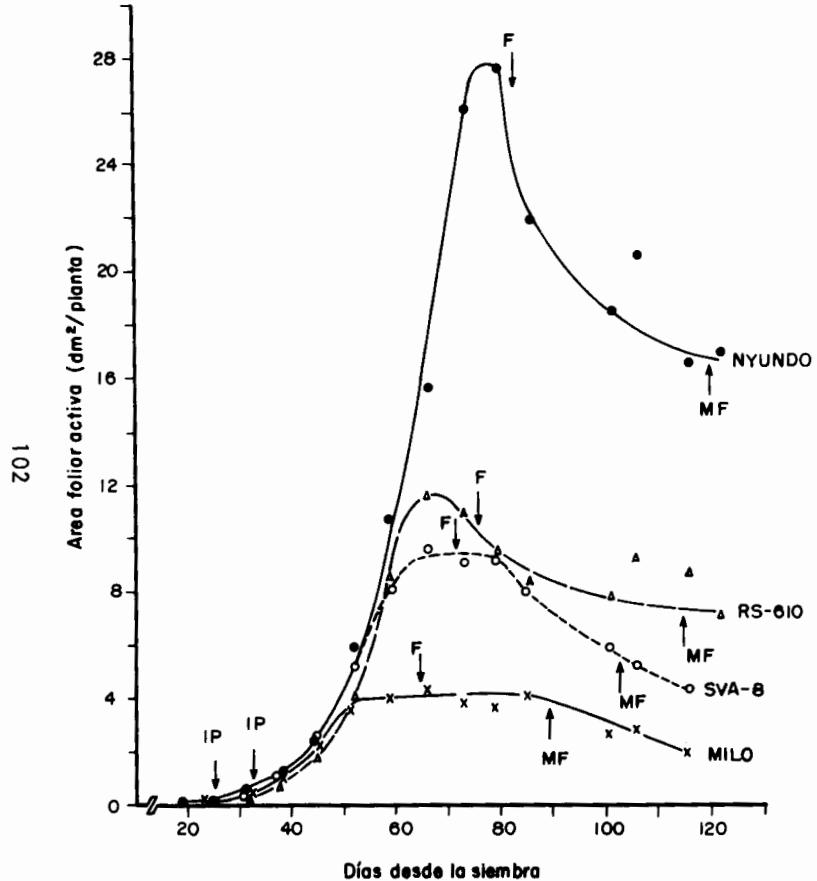


Fig. 1 Crecimiento del área foliar activa de cuatro genotipos de sorgo.
(IP = iniciación de la panícula; F = floración; MF = madurez fisiológica).

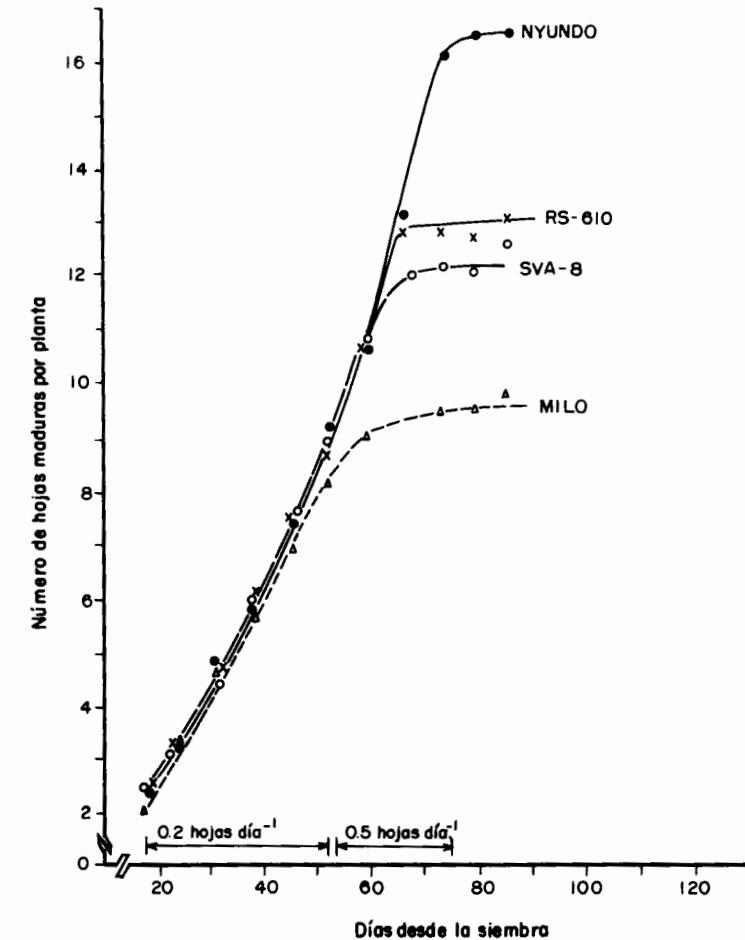


Fig. 2 Relación entre el número de hojas maduras (etapa foliar) y la edad de la planta. Las tasas promedio de maduración foliar (hojas día⁻¹) se indican para dos períodos.

Cuadro 2. Tasa promedio de diferenciación de primordios foliares (TFPF) de cuatro variedades de sorgo en Záratepec, Mor. (Invierno-Primavera, 1980-81).

V a r i e d a d	Núm. Promedio de hojas	Días a IP ¹ /	TFPF (primordios/día)
Nyundo	16.5	33	0.500
38 day Milo	9.5	26	0.365
SVA-8	12.0	31	0.387
RS-610	13.0	33	0.394

¹/ IP = iniciación de la panoja.

materia seca continuó aún después de la madurez fisiológica (MF) de la panoja principal, debido a que los macollos siguieron creciendo. Obsérvese que en ninguno de los cuatro sorgos se manifestó la curva sigmoidal del crecimiento que Zavala (1982) considera típica de esta especie, aunque menciona que dos de los 18 genotipos que estudió se apartaron de ese comportamiento. En las variedades Milo, SVA-8 y RS-610, los macollos fueron los órganos que más contribuyeron a la biomasa áerea total, cuando menos durante el período de llenado del grano; en cambio en Nyundo los macollos mostraron un crecimiento reducido e irregular durante la mayor parte del ciclo, pudiendo crecer en forma apreciable sólo hasta que el grano de la panoja principal estaba cerca de MF. En la variedad Nyundo, el órgano cuyo peso fue predominante durante la segunda mitad del ciclo fue el tallo principal, lo que sugiere que en este genotipo el ápice del tallo ejerce un fuerte dominio sobre las yemas laterales basales que dan origen a los macollos.

Durante el llenado del grano las hojas mantuvieron casi constante su peso seco (variedades Milo y SVA-8) o sufrieron disminuciones del mismo hasta el 30 a 40% (como en Nyundo y RS-610), aunque estas pérdidas fueron seguidas de aumentos rápidos que les permitió recobrar el peso anterior (Figura 3). Análogamente, el tallo principal mostró ascensos y descensos en peso seco durante el llenado del grano, los cuales no estuvieron asociados con cambios en la altura de dicho órgano, como lo demuestran los datos de Barrera (1984). Las fluctuaciones en el peso seco de tallos y hojas parecen indicar que estas estructuras pueden exportar reservas hacia órganos que están en crecimiento activo (i.e.: grano), ya que sus abatimientos en peso coincidieron con ganancias de peso en el grano, mientras que su recuperación ocurrió cuando se redujo la demanda de asimilados por el grano al aproximarse la MF, época en la

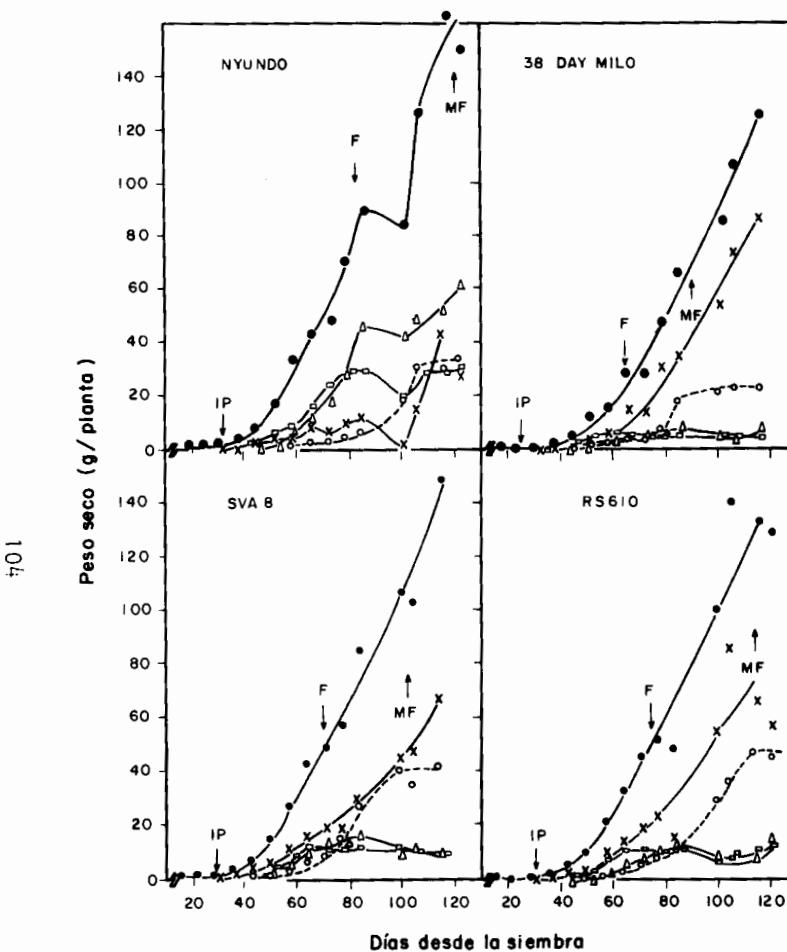


Fig. 3 Crecimiento en peso seco de los órganos aéreos y de la planta completa en cuatro genotipos de sorgo; peso seco total (•); peso seco de macollos (x); peso seco del tallo (Δ); peso seco de panoja principal (○); y peso seco de hojas (□)

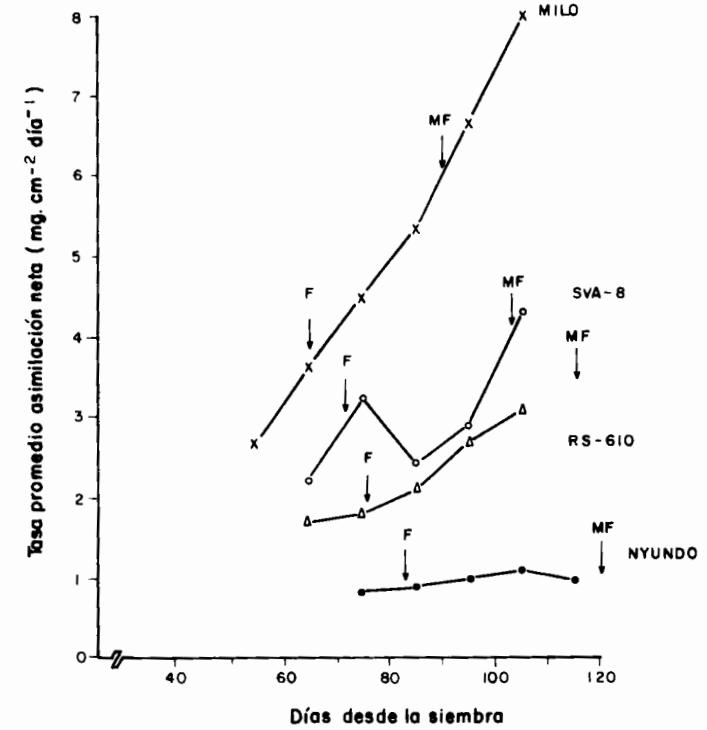


Fig. 4 Tasas promedio de asimilación neta durante la etapa de llenado de grano de cuatro genotipos de sorgo. (F = floración; MF = madurez fisiológica).

del vástago principal, mientras que las TAN calculadas por Barrera *et al.* (1984) con datos sin ajustar, resultaron sumamente fluctuantes y no permitieron apreciar claramente las diferencias genotípicas.

No obstante que los genotipos evaluados contrastaron grandemente en tasa de desarrollo, en TAN, en tamaño y vigor de planta, sus TRC resultaron idénticas a lo largo del ciclo biológico (Figura 5). En los cuatro sorgos se observó que la TRC fue en aumento durante la etapa vegetativa hasta alcanzar un valor máximo de aproximadamente $230 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ a los 40 días de edad, o sea de 7 a 14 días después de la IP; a partir de ese momento, la TRC decreció continuamente hasta llegar a su mínima expresión ($20 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$) al final del ciclo. Es claro entonces que los contrastes genotípicos en tamaño y vigor de planta no estuvieron asociados con la TRC, como tampoco lo estuvieron en el trabajo de González (1977), quien comparó genotipos de sorgo en dos ambientes; por ello se deduce que la TRC no es un índice útil para comparar variedades de una misma especie sembradas en un ambiente dado. Otras autores tampoco han detectado diferencias intervarietales para TRC en varias especies, incluyendo el sorgo (Zavala, 1982; Hunt, 1982).

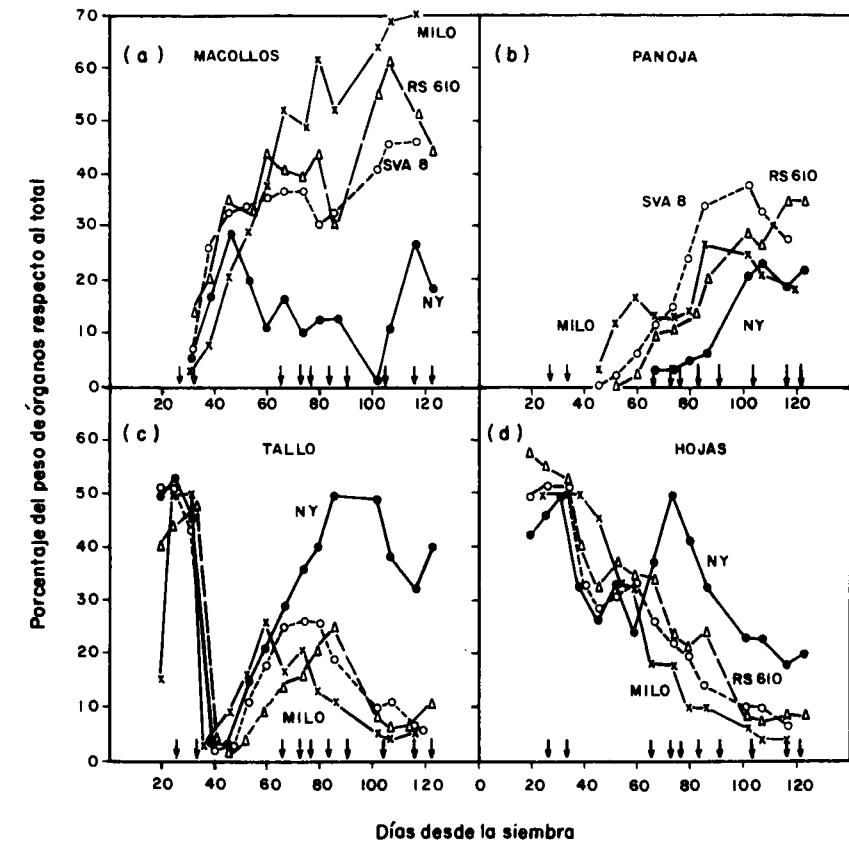
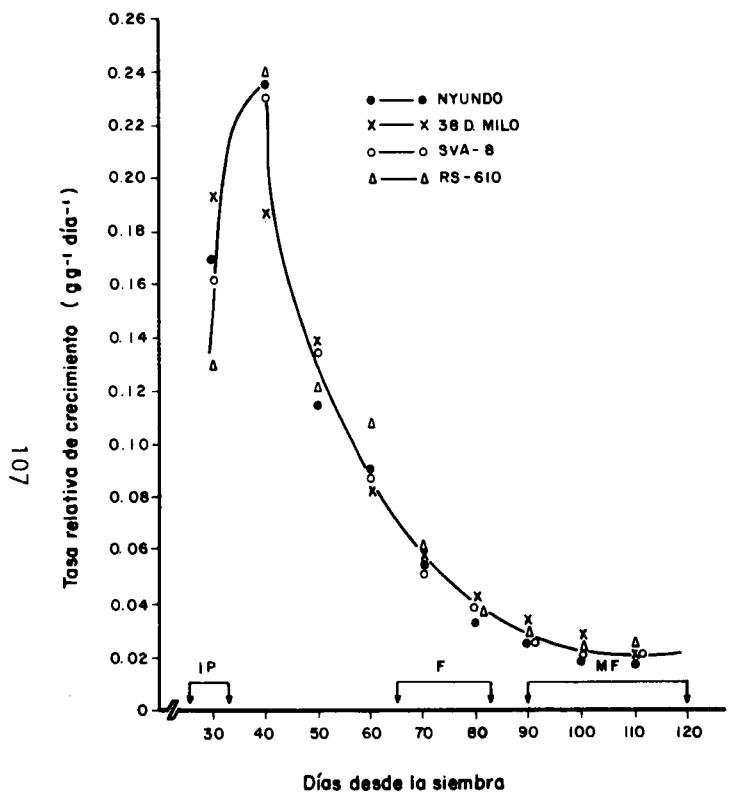
Considerando que el crecimiento vegetal se debe principalmente a la división celular que se lleva a cabo en los tejidos meristemáticos activos y al alargamiento de las células en las zonas adyacentes a los meristemos, y que el crecimiento de células y tejidos maduros depende de su capacidad para almacenar, exportar o consumir reservas solubles, entonces la TRC está cuantificando fundamentalmente la proporción de los tejidos de la planta que realizan división y alargamiento celular. De esta manera los valores de TRC de la Figura 5 indican que durante el período vegetativo la proporción meristemática es creciente, y que poco después de la IP dicha proporción va en constante descenso, de modo que a la madurez sólo una mínima parte de los tejidos de la planta tiene actividad meristemática.

La interpretación anterior de TRC se apoya también en los siguientes aspectos: a) en la IP, la mitad de hojas están completamente expandidas y maduras, y la otra mitad aún están en crecimiento activo (González, 1977); b) en IP, o poco después, es cuando los meristemos laterales inferiores inician una gran actividad de división y alargamiento celular para dar origen a los macollos; y c) después de la IP, no hay más diferenciación de primordios foliares ni de yemas laterales o de algún otro primordio vegetativo, en el vástago principal; en cambio las estructuras vegetativas (hojas, tallo y macollos) continúan expandiéndose y madurando, aumentando así la pro-

que el grano forma la capa negra (Eastin *et al.*, 1973) que le impide recibir más metabolitos. En trigo y cebada se ha demostrado que los asimilados almacenados en el tallo son transportados al grano, cuando la producción de éstos por las hojas es insuficiente para abastecer la demanda ejercida por el grano en crecimiento (Gallagher *et al.*, 1975; Rawson y Evans, 1971).

La inflorescencia o panoja del tallo principal presentó una baja tasa de crecimiento ($0.2 \text{ g d}\text{ía}^{-1}$) durante la etapa de IP a F y una tasa muy rápida (de 1.0 a $1.5 \text{ g d}\text{ía}^{-1}$) durante la de llenado de grano (de F a MF). No obstante, el alargamiento longitudinal de la panoja ocurrió únicamente durante la etapa de IP a F, que es cuando ésta se forma, con una tasa promedio de $1.5 \text{ cm d}\text{ía}^{-1}$ (Barrera, 1984). Obsérvese que en las variedades Nyundo y Milo, el peso final de la panoja representa una proporción más pequeña de la biomasa aérea total que en las variedades SVA-8 y RS-610 posiblemente porque éstas últimas han estado sujetas a un mayor grado de mejoramiento genético que las primeras. Esta información también denota una pobre asociación entre la acumulación de biomasa en la planta y su productividad en rendimiento económico.

Por otra parte, los cuatro genotipos tuvieron pendientes muy similares en las curvas de crecimiento correspondiente a su biomasa total, durante las etapas vegetativa y de llenado de grano (Figura 3); debieron existir, por tanto, fuertes diferencias genotípicas en la eficiencia de las hojas para sintetizar carbohidratos y otros metabolitos. La Figura 4 confirma que, efectivamente, la variedad Nyundo tuvo una tasa promedio de asimilación neta (TAN) mucho menor que la de la variedad Milo; además, la TAN de Milo se mantuvo creciente durante el llenado de grano, mientras que en Nyundo se mantuvo prácticamente constante. En los genotipos SVA-8 y RS-610, la TAN mostró un comportamiento intermedio. Lo anterior indica que, para el ambiente en que se hizo la evaluación, la TAN del sorgo tiende a ser menor cuanto más tardío y más productor de biomasa es el genotipo. Al respecto es conveniente considerar que en estudios como éste, donde se utilizó una sola densidad de siembra, los genotipos con poca área foliar como 38 day Milo tienen una mejor distribución de la energía radiante en el dosel que los genotipos con mucha área foliar, lo cual podría explicar las mencionadas diferencias varietales en TAN. Zavala (1982) observó en 18 genotipos de sorgo, una TAN decreciente desde siembra a floración y una TAN generalmente constante durante el llenado de grano, atribuyendo las reducciones en TAN al creciente sombreo asociado con el aumento en área foliar. Cabe enfatizar que las TAN aquí presentadas se calcularon con datos ajustados de peso seco y área foliar



porción de tejidos maduros y consecuentemente reduciendo la de tejidos meristemáticos. Al respecto, Richards (1969) indica que la proporción de células especializadas y maduras aumenta a costa de las células meristemáticas, por lo que la proporción de éstas está en relación inversa al número total de células en la planta. Similarmente, Hunt (1982) menciona que conforme la planta crece, aumenta también la proporción de tejido puramente estructural y consecuentemente la TRC disminuye con la edad.

En la Figura 6a se muestra que en IP se dispara el crecimiento de los macollos en los 4 genotipos, superando incluso al de las panojas (Fig. 6b) tanto en rapidez de aumento como en magnitud proporcional respecto a la biomasa aérea total. En la variedad Nyundo los macollos empezaron a declinar rápidamente en peso seco a 15 días de ocurrida la IP, posiblemente debido a un sombreo excesivo. Coinciendo con el crecimiento acelerado de los macollos, se observó una brusca caída del peso seco relativo de los tallos (Fig. 6c), pues mientras en la IP éstos representaban el 50% de la materia seca total, diez días después solo representaban del 3 al 5%. Nuevamente, estos resultados sugieren que al momento de la IP ocurre una reducción temporal de la dominancia apical, posiblemente debida al cambio de balance hormonal asociado con la transformación del ápice del tallo de vegetativo a reproductivo. La caída del peso seco de los tallos pudiera deberse entonces a que el crecimiento inicial de los jóvenes macollos es abastecido con asimilados provenientes del tallo, mientras éstos producen sus propias hojas. Poco después de esa caída, los tallos reanudaron su crecimiento activo y alrededor de la F alcanzaron un segundo pico equivalente a cerca del 20% del peso total en los genotipos Milo, SVA-8 y RS-610, mientras que en Nyundo el tallo continuó creciendo hasta representar el 50% del peso seco total en la época de floración. Durante el período de llenado de grano, la proporción relativa del tallo respecto a la biomasa total decreció gradualmente en las cuatro variedades comparadas. Parece ser entonces que entre una y dos semanas después de la IP se restaura el balance hormonal que había en la etapa vegetativa lo que permite al tallo reanudar su crecimiento.

En contraste con el resto de los órganos, la contribución de las hojas al peso seco total (Fig. 6d) declinó consistentemente del 50% en la IP al 5-8% en MF en las variedades Milo, SVA-8 y RS-610. En Nyundo las hojas recuperaron temporalmente su contribución en la F, por lo que al final del ciclo aún representaban el 20% de la biomasa total.

En relación con el amacollamiento y ramificación, Richards (1969) afirma que en muchas plantas el hábito de amacollamiento provee una forma de aumentar el número de células meristemáticas y así hacer frente al flujo acelerado de productos fotosintéticos; agrega que en cereales la distribución de los carbohidratos libres está regulada en alto grado por la tasa de amacollamiento, de modo que dicha tasa depende del abastecimiento de nutrientes, especialmente de nitrógeno y fósforo, así como de factores ambientales como luz y temperatura. El mismo autor postula que el amacollamiento termina abruptamente porque la planta no puede mantener indefinidamente un crecimiento exponencial, dado que las condiciones ambientales deficientes actúan como factores limitantes; y coincide en relacionar al amacollamiento con balances hormonales asociados con fases reproductivas del desarrollo.

En resumen, el análisis de la información aquí presentada señala que las diferencias genotípicas del sorgo en cuanto a producción de materia seca y precocidad parecen estar asociadas en forma inversa con diferencias en sus TAN's (las variedades más productoras de biomasa y más tardías presentaron las menores TAN's, y viceversa), pero no asociadas en forma alguna con la TRC. Por esta razón, se postula que la TRC cuantifica la proporción de tejidos que tienen crecimiento activo en la planta en un momento dado, tejidos que con mayor probabilidad corresponden a los meristemáticos y sus zonas adyacentes, porque los tejidos maduros normalmente no realizan división y alargamiento celular. Además, los datos indican que la IP es una fase crítica del desarrollo del sorgo en la que se define el número total de hojas de la planta, el cambio de crecimiento vegetativo a reproductivo en el ápice del tallo y el inicio del crecimiento de los macollos, hechos que se reflejan en una fuerte reducción en la acumulación de materia seca en el tallo y que posiblemente se deban a una redistribución de las reservas solubles del tallo hacia los macollos, cuyo crecimiento activo haya sido provocado por un cambio del balance hormonal en el tallo.

LITERATURA CITADA

- Aitken, Y. 1974. Flowering time, climate and genotype. Melbourne University Press. Australia. 193 p.
- Barrera C., C. 1984. Análisis de crecimiento en sorgos tolerantes y susceptibles al frío en Zacatepec, Mor. Tesis Profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México.
- Barrera C., C., V.A. González H., M. Livera M. y L.E. Mendoza O. 1984. Crecimiento y desarrollo de siete genotípos de sorgo evaluados en Zacatepec, Morelos. Revista Chapingo 43-44: 135-140. 109

- Beadle, C.L., S.P. Long, S.K. Imbamba and D.O. Hall. 1981. Photosynthesis in relation to plant production in terrestrial environments. United Nations Environment Programme. 179 p.
- Causton, D.R. and J.C. Venus 1981. The biometry of plant growth. Edward Arnold Limited. London.
- Eastin, J.D., J.H. Hultquist and C.Y. Sullivan. 1973. Physiologic maturity in grain sorghum. *Crop Sci.* 13:175-177.
- Eastin, J.D. and C.Y. Sullivan. 1974. Yield considerations in selected cereals. pp. 871-877. In: R.L. Bieleski, A.R. Ferguson and M.M. Cresswell (eds.). *Mechanisms of Regulation of Plant Growth*. The Royal Society of New Zealand, Wellington.
- Gallagher, J.N., P.V. Biscoe and R.K. Scott. 1975. Barley and its environment. V. Stability of grain weight. *J. Applied Ecol.* 12: 319-336.
- González H., V.A. 1977. Efecto de la temperatura sobre el desarrollo y crecimiento del sorgo para grano (*Sorghum bicolor L. Moench*). Tesis M.C. Colegio de Post-graduados. Chapingo, México.
- Hunt, R. 1982. Plant growth curves: The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold Limited. London.
- Jolliffe, P.A. and W.H. Courtney. 1984. Plant growth analysis: Additive and multiplicative components of growth. *Ann. Bot.* 54: 243-254.
- Radford, P.I. 1967. Growth analysis formulae: Their use and abuse. *Crop Sci.* 7: 171-175.
- Rawson, H.M. and L.T. Evans. 1971. The contribution of stem reserves to grain development in a range of wheat cultivars of different height. *Aust. J. Agric. Res.* 22: 851-863.
- Richards, F.J. 1969. The quantitative analysis of growth. In: F.C. Steward (ed.). *Plant Physiology, A. Treatise. Vol. V. (A)*: 3-76 Academic Press, New York.
- Zavala G., F. 1982. Interrelación entre los caracteres fisiotécnicos del híbrido y sus progenitores sobre el rendimiento de grano y estimación de parámetros genéticos en sorgo para grano (*Sorghum bicolor L. Moench*). Tesis M.C. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.