

ASPECTOS GENETICOS DE LA TOLERANCIA AL ALUMINIO EN SORGO, *Sorghum bicolor* (L) Moench

Lynn M. Gourley; César Ruíz; S. Ann Rogers*

RESUMEN

Estudios genéticos sobre la tolerancia al aluminio (Al) en sorgo fueron realizados en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) Colombia y Mississippi State University (USA), entre 1984 y 1987, en un suelo colombiano clasificado como oxisol, con 80% de saturación de Al, y en laboratorio con una solución nutritiva modificada de Steinburg (222 μM Al y 16 μM P L⁻¹). Doce híbridos F1 y sus parentales fueron sembrados en potes plásticos y evaluados en los estudios de invernadero; cinco de estos híbridos y sus parentales fueron también evaluados en soluciones nutritivas bajo condiciones de laboratorio. La producción de materia seca (MS) de raíces y tallos fue medida a los 21 días de edad de las plántulas. En un tercer estudio en soluciones nutritivas, nueve líneas restauradoras de sorgo y sus progenies F1 provenientes de un cruzamiento dialélico fueron evaluadas en 1987. Experimentos de campo en Colombia mostraron que dos de los parentales eran susceptibles a la toxicidad de Al y siete eran tolerantes. Determinaciones de MS de raíces y tallos fueron hechas a los 28 días de edad de las plántulas. Los resultados de los suelos ácidos a nivel de invernadero y los estudios en soluciones nutritivas indicaron que la tolerancia a la toxicidad de Al es heredada como un carácter dominante. Los estimadores de heredabilidad en sentido estricto en los estudios en suelos ácidos fueron 5% para tallos y 31% para raíces. Los seis híbridos probados en soluciones nutritivas dieron altos valores de varianza genética aditiva y los estimadores de heredabilidad en sentido estricto fueron 72% para tallos y 65% para raíces. El análisis dialélico de Griffing mostró que siete de las nueve líneas R tuvieron varianzas de habilidad combinatoria específica sustancialmente más altas que la general para la producción de MS, tanto de raíces como de tallos. Los promedios de los estimadores de heterosis con respecto al promedio de los padres y con relación al padre superior para raíces (100 y 20%) y para tallos (113 y 30%) respectivamente, de los 14 híbridos de susceptible por tolerante, mostraron que la heterosis con respecto al promedio de los padres podría ser explicada como acción genética dominante, mientras que la heterosis con respecto al padre superior indicaría una acción genética no dominante. Por consiguiente, el método de evaluación, acción genética aditiva y no aditiva en conjunción con el germoplasma en evaluación, influirían en los componentes de la varianza genética.

Palabras Claves Adicionales: Suelos ácidos, aluminio, soluciones nutritivas, sorgo, heterosis, herencia, acción genética

* Ph.D. Department of Agronomy, Miss. State, MS 39762; I.A., Programa de Sorgo, ICA-CRI La Libertad, A.A. 2011 Villavicencio; Ph.D. 1436 Canal Av., Greenville, MS 39731.

ABSTRACT

Genetic Aspects of Aluminum (Al) Tolerance in *Sorghum bicolor* (L) Moench

Genetic studies about this subject were conducted in a greenhouse using a colombian oxisol soil at 80% Al saturation and in laboratory with a modified Steinburg nutrient culture (222 μM Al and 16 μM P L⁻¹). Twelve F1 hybrids and their parents were evaluated in pot culture in greenhouse studies, and six of these hybrids and their parents were also evaluated in nutrient culture tests under laboratory conditions. Dry matter yields of roots and shoots were measured for 21-dayold seedlings. In a second nutrient culture study, nine sorghum restorer lines and F1 progeny from a diallel cross were evaluated. Dry matter determinations for roots and shoots were made after 28 days. Field experiments in Colombia showed that two parents were susceptible to Al toxicity and seven were tolerant. Results of the acid soil and nutrient culture studies indicated that tolerance to Al toxicity is inherited as a dominant character. Narrow sense heritability estimates in the acid soil study were 5% for shoots and 31% for roots. The six comparable hybrids tested in nutrient culture produced high additive genetic variance and had narrow-sense heritability estimates of 72% for shoots and 65% for roots. Griffing's diallel analysis showed that seven of the nine R-lines had substantially higher specific than general, combining ability variances for both root and shoot dry matter yields. Average mid-parent heterosis estimates of roots (100 and 20%) and shoots (113 and 30%) respectively, of the 14 susceptible by tolerant hybrids showed that mid-parent heterosis could be explained by dominant gene action, while highparent heterosis indicated non-additive gene action. Therefore, additive and non-additive gene action and the method of evaluation, in conjunction with germplasm in the test, will influence the components of genetic variance.

Additional Index Words: Acid soil, aluminum, nutrient culture, sorghum, inheritance, heterosis, gene action.

El término tolerancia a suelos ácidos lleva a fijar como meta la adaptación de plantas a condiciones de suelos ácidos con bajos niveles de fertilizantes y cal (14). Es preciso caracterizar las limitaciones del suelo y evaluar las respuestas del cultivo a dichas limitantes de producción. Este tipo de investigación implica que las condiciones no serán óptimas para el crecimiento de las plantas. La tecnología de bajos insumos resulta una alternativa apropiada para cambiar el sistema del cultivo en suelos altamente ácidos (13).

Sánchez y Benites (14) sostienen que el sorgo es susceptible a la toxicidad de Al. En su mayoría los cultivos de esta especie no son tolerantes a dicho elemento, en parte porque las acciones de fitomejoramiento han sido desarrolladas en

suelos con pH cercano al neutro. Ultimamente se han reportado programas de mejoramiento en los cuales se han evaluado porciones de la colección mundial de sorgo en niveles relativamente altos (63%) de saturación de Al (8, 10, 12).

Diversos autores han señalado la variabilidad genética por tolerancia al Al en sorgo (2, 3, 4, 5, 8, 9). Sin embargo, es escasa la información publicada sobre la herencia a la tolerancia a dicho elemento en el mencionado cultivo. El ICA (12) reportó en 1984 un número pequeño de genes con efectos dominantes, como controlador de este carácter. La evaluación de poblaciones F2 y F3 resultantes de cruzamientos de tolerante por tolerante y tolerante por susceptible mostró que la herencia de la tolerancia al Al en sorgo era compleja y que tres o más genes estaban envueltos.

Al parecer el tipo de acción génica que controla la tolerancia depende parcialmente del nivel de estrés, del estado de crecimiento de la planta evaluada, de la técnica empleada y del germoplasma evaluado. Parece, entonces, evidente que la tolerancia al Al en sorgo no es una característica de herencia simple, aunque la dominancia es comúnmente observada.

Tres experimentos, uno efectuado en un invernadero del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) y dos en el laboratorio de Mississippi State University (USA), se realizaron entre 1984 y 1987 con dos objetivos primordiales:

- 1) Evaluar líneas parentales de sorgo tolerantes y susceptibles a suelos ácidos y sus combinaciones híbridos por tolerancia a la toxicidad de Al, y 2) Determinar los efectos de habilidad combinatoria, variabilidad genética, heterosis y heredabilidad para la producción de raíces y tallos de plántulas de sorgo cultivadas en suelos y soluciones nutritivas con altos contenidos de Al.

MATERIALES Y METODOS

Los estudios genéticos de la tolerancia al Al en sorgo fueron realizados en invernadero, utilizando un suelo colombiano clasificado como oxisol, con 80% de saturación de Al (experimento I), y en laboratorio en una solución nutritiva de Steinburg modificada, usando 222 μM de Al y 16 μM de fósforo (P) L^{-1} (experimentos II y III). Las 16 líneas parentales utilizadas en estos estudios han sido evaluadas por tolerancia al Al en campos experimentales de Colombia, país donde se originó la clasificación por tolerancia a este elemento, la cual se muestra en la Tabla 1 (8, 9, 12).

Experimento I

Doce híbridos F1 de sorgo y sus parentales fueron cultivados en un invernadero del CIAT en 1984. Los suelos vírgenes utilizados en este estudio fueron recolectados en Carimagua y clasificados como oxisoles.

La cal y el fertilizante se mezclaron con una cantidad de suelo para obtener 2 kg y colocarlos luego en potes plásticos. Se aplicó P y K en dosis equivalentes a 100 kg/ha de P_2O_5 y 50 kg/ha

TABLA 1. Clasificación por tolerancia al aluminio y país de origen de 16 líneas de sorgo.

Líneas	Clasificación *	País de origen
Parentales femeninos (Líneas-A)		
B-Yel PI	S	U.S.A.
Wheatland	S	U.S.A.
Wheatland Der	S	U.S.A.
Parentales Masculinos (Línea-R)		
IS 7542C	T	Nigeria
IS 12666C	S	Ethiopia
IS 8337C	S	Pakistan
3DX57/1/1/910	T	Uganda
NB 9040	S	U.S.A.
TX 430	S	U.S.A.
IS 2765	T	Uganda
IS 3071	T	Sudan
IS 6944	T	Sudan
IS 8577	T	Kenya
IS 8931	T	Kenya
IS 9084	T	Kenya
MN 4508	T	Uganda

S = Susceptible; T = Tolerante a una saturación de Al del 63% en campos experimentales de Quilichao y "La Libertad", Villavicencio, Colombia.

FUENTE: Gourley (8, 9) e ICA (12).

de K_2O . Cal dolomítica fue adicionada a todos los potes en dosis de 500 kg/ha. Luego se agregó esta misma cal a la mitad de los potes en dosis de 1000 kg/ha.

Después de llenados los potes, el suelo se humedeció y se dejó normalizar durante cuatro días. Al momento de la siembra se aplicaron N y micronutrientes. Esta aplicación consistió en 33.3 kg de urea/ha, 10 kg de borax, 1 kg de sulfato de cobre, 2 kg de sulfato de zinc y 0.5 kg de molibdato de amonio/ha.

Se dejaron cuatro plantas por pote y se aplicaron 33.3 kg/ha de urea semanalmente en dos oportunidades. Después de crecer durante tres semanas, las plantas fueron evaluadas visualmente (1 = bueno, 4 = malo). Luego se cortaron los tallos a la altura de la superficie del suelo, el cual fue separado de las raíces con agua y se le hizo una calificación de su color, usando una escala en que 1 = blanco y 4 = café rojizo. Tanto los tallos como las raíces fueron secados en una estufa por separado y pesados para determinar la producción de MS.

Los datos fueron analizados como un factorial en un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones, y la diferencia entre promedios se calculó siguiendo el procedimiento de Student-Newman-Keuls.

Los híbridos se utilizaron para estimar los parámetros genéticos en un análisis de Carolina del Norte II. Esta labor permitió estimar varianza aditiva, varianza de dominancia, grado promedio de dominancia y heredabilidad en sentido estricto.

Experimento II

Para el estudio de invernadero efectuado en 1985 en Mississippi State University se sembraron seis de los híbridos F1 en soluciones nutritivas bajo luz artificial. Las semillas germinaron a una temperatura constante (26.5°C) en una cámara de alta humedad relativa en papel toalla humedecido. Después de 72 horas, las plántulas fueron trasladadas a las soluciones de tratamiento. Una solución nutritiva de Steinburg modificada de P se redujo de 64 a 16 $\mu\text{M L}^{-1}$. Se adicionó Al como $\text{K}_2\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 24 \text{H}_2\text{O}$, en dosis de 148 y 222 $\mu\text{M L}^{-1}$.

Seis litros de solución fueron colocados en recipientes plásticos de 8 L y las plántulas se sostuvieron sobre la solución nutritiva por medio de una lámina de vidrio sintético suspendida de las esquinas del recipiente. Las raíces fueron sumergidas en la solución nutritiva a través de líneas perforadas en la lámina de vidrio para cada una de las plántulas. Las láminas fueron pintadas de negro para minimizar la llegada de luz a las raíces. El aire fue bombeado a la solución a través de tubos de acuario.

Después de cinco días, las plántulas fueron trasladadas a frascos plásticos que habían sido pintados de negro para evitar la luz, y de blanco para reducir la acumulación de calor. Cada frasco contenía 1.9 L de solución nutritiva con los niveles de Al descritos para los recipientes. La luz fue provista por bulbos fluorescentes blancos localizados 90 cm por encima de la superficie de la mesa. El régimen de luz día consistió en 17 horas de luz y 7 horas de oscuridad. La temperatura en el laboratorio fue de 20-25°C.

Cada frasco, la unidad experimental, contenía dos plantas. Se perforaron huecos de 2 cm de diámetro en bloques de fibra sintética y las plántulas fueron envueltas en algodón para sostenerlas en los huecos. Cada frasco fue aireado como se describió antes. Las plántulas permanecieron en los frascos durante 16 días, para un total de 21 días en solución. El pH de la solución se ajustó a 4 con HCL 1N, de acuerdo con la necesidad.

En el momento de la cosecha se asignaron calificaciones visuales de crecimiento (1 = bueno; 4 = malo) y color de raíz (1 = blanco; 4 = café). Las raíces y tallos fueron separados a la altura de la corona, secados en estufa y pesados.

Los datos se analizaron como un factorial en un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones, y las medias fueron separadas usando la prueba de Student-Newman-Keul. Seis de los híbridos fueron analizados para los mismos componentes genéticos, como el estudio de invernadero, mediante el análisis de Carolina del Norte, diseño II.

Solamente se analizaron los híbridos con IS 7542C e IS 8337C como parentales masculinos, ya que estos dos padres eran comunes a todos los parentales femeninos.

Experimento III

Para este estudio se seleccionaron nueve líneas restauradoras de sorgo (líneas - R). Un cruzamiento dialélico sin recíprocos entre las nueve líneas parentales fue realizado mediante emasculación manual. El equipo y los procedimientos de evaluación fueron los mismos que en el diseño II, excepto que las plantas crecieron en total 28 días antes de efectuar la cosecha.

El cruzamiento dialélico (36 híbridos) fue evaluado por tolerancia al Al en dos niveles de este elemento: 77 $\mu\text{M L}^{-1}$ y 222 $\mu\text{M L}^{-1}$. El nivel control, 77 $\mu\text{M Al L}^{-1}$, fue usado para evaluar la efectividad del nivel de estrés de Al, 222 $\mu\text{M Al L}^{-1}$, para cada una de las variables en este estudio. Para el análisis genético sólo se tuvieron en cuenta los datos recolectados de los híbridos que crecieron en el nivel alto de Al.

El diseño experimental fue de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Se utilizó la

prueba de rango múltiple de Student-Newman-Keul. para separar diferencias entre promedios de tratamiento.

Se adoptó el procedimiento dialélico desarrollado por Griffing (model 1, método 4) para realizar el análisis de producción de MS de raíces, tallos y planta total. Las nueve líneas parentales de sorgo fueron consideradas como un juego fijo de líneas homocigotas acerca de las cuales podrían inferirse conclusiones válidas. El porcentaje de heterosis se calculó usando los métodos con respecto al promedio de los padres y al padre superior.

RESULTADOS Y DISCUSION

Experimento I

Se encontraron diferencias significativas para todas las variables entre dosis de cal y entre genotipos. Se presentaron interacciones entre cal y entre genotipos. Se presentaron interacciones entre cal por genotipo solamente para calificación visual de crecimiento y peso de tallo. De todos los híbridos F1 calificados, 2 o menos no indicaron síntoma visual de daño (Tabla 2). Hubo muy pocas diferencias entre parentales o entre híbridos con 500 kg/ha (80% de saturación de Al). Con 1500 kg/ha de cal (71% de saturación de Al) ningún genotipo fue calificado por encima de 2. Muy pocas diferencias resultaron en el color de las raíces.

Se usó materia seca de planta como indicador mayor de tolerancia a Al. Cuando la MS de los tallos fue comparada en el tratamiento de 500 kg/ha de cal, solamente cinco de los híbridos produjeron más MS de tallos que cualquiera de los padres. Varios de los otros híbridos produjeron mayor crecimiento que uno de los padres y fueron iguales a los del otro padre. Con 1500 kg/ha de cal, todos los pesos tendieron a incrementarse. Se observó una tendencia generalizada de todos los pesos de los híbridos a ser mayores que los parentales.

Después de que se estableció que estos híbridos eran capaces de tolerar y crecer bajo estas condiciones severas de saturación de Al, los componentes genéticos detrás de la tolerancia fueron estudiados para tallo, raíz y MS total en cada nivel de Al (Tabla 3).

No hubo suficiente variación en la calificación visual de crecimiento y color de raíz entre los híbridos para los estimadores genéticos. Los estimadores genéticos para los componentes de la producción de MS en ambas dosis de cal mostraron sobredominancia, lo cual indica que una gran porción de la tolerancia al Al se debe a la acción génica no aditiva. Los estimadores de heredabilidad en sentido estricto, que son un reflejo de la porción aditiva de la varianza genética, son frecuentemente bajos.

En general, las variables medidas en este estudio indican que los genes de tolerancia al Al serían difíciles de fijar en un programa de mejoramiento.

Experimento II

Se observaron diferencias significativas entre genotipos y entre niveles de Al. La única interacción significativa fue para la producción de MS. Las calificaciones visuales indicaron que las plantas eran capaces de tolerar el estrés y crecieron razonablemente bien en la solución nutritiva (Tabla 4).

Los híbridos F1 tendieron a producir más MS en los tallos que los padres. Con $222 \mu\text{M L}^{-1}\text{Al}$, varios híbridos produjeron mayor crecimiento de tallos que el parental masculino, pero no más que el parental femenino.

La producción de MS de las raíces resultó más baja que la de MS de los tallos. El peso total de la planta indicó el mismo patrón de la MS en tallos y raíces. Los híbridos F1 tendieron a exceder a uno o ambos parentales, en producción de MS.

Los componentes genéticos para tolerancia al Al fueron estimados en el estudio de soluciones nutritivas. Solamente se utilizó el tratamiento de $222 \mu\text{M L}^{-1}\text{Al}$ porque, de acuerdo con lo planeado, $148 \mu\text{M}$ no era una prueba suficientemente severa.

En la solución nutritiva, la varianza aditiva fue más grande que la varianza de dominancia (Tabla 5). La producción de MS de tallos indicó no dominancia, mientras que la de raíz y planta total indicaron dominancia parcial. Los estimadores de heredabilidad en sentido estricto para cada com-

TABLA 2. Evaluación de 12 híbridos F₁ de sorgo y sus parentales bajo dos niveles de cal en invernadero. CIAT, 1984.

Genotipos	500 kg Cal ha ⁻¹					1500 kg Cal ha ⁻¹				
	Calificación visual	Color raíz	M.S. Tallos	M.S. Raíz	M.S. Total	Calificación visual	Color raíz	M.S. Tallos	M.S. Raíces	M.S. Total
	(1-4)*	(1-4)**	mg planta ¹			(1-4)*	(1-4)**	mg planta ¹		
B-Yel PI x IS 7542C	1.0 ***	3.0 ab	102 a	140 a	242 a	1.0 b	2.7 abc	167 ab	140 a	307 a
Wtld x IS 7542C	1.0 c	3.0 ab	91 a-c	187 a-c	187 a-c	1.0 b	3.0 ab	133 bc	109 a	242 ab
Wtld Der x IS 7542C	1.0 c	3.3 ab	83 ab	100 a-c	183 a-c	1.0 b	3.3 ab	140 bc	114 a	154 ab
B-Yel PI x IS 12666C	1.3 bc	3.0 ab	92 a-c	115 ab	207 ab	1.0 b	3.3 ab	183 a	126 a	309 a
Wtld x IS 12666C	1.7 bc	3.7 a	43 b-f	55 c	98 cd	1.0 b	3.0 ab	80 d-f	64 b	144 c-e
Wtld Der x IS 12666C	1.0 c	3.7 a	95 ab	86 bc	181 a-c	1.0 b	3.0 ab	130 bc	121 a	251 ab
B-Yel PI x IS 8337C	1.0 c	3.0 ab	85 ab	100 a-c	185 a-c	1.0 b	2.7 ab	138 ab	119 a	257 ab
Wtld x IS 8337C	1.3 bc	3.0 ab	83 a-d	88 bc	171 a-d	1.0 b	3.0 ab	97 c-e	105 a	202 bc
Wtld Der x IS 8337C	2.0 b	3.0 ab	81 a-e	72 bc	153 b-d	1.0 b	2.7 ab	121 c	125 a	246 ab
B-Yel PI x 3DX/910	1.0 c	4.0 a	89 a-c	76 bc	165 a-d	1.0 b	3.7 a	106 c-d	56 b	162 c-e
Wtld x 3DX/910	1.7 bc	3.7 a	86 a-b	83 bc	169 a-d	1.0 b	3.7 a	127 bc	110 a	237 ab
Wtld Der 3DX/910	1.0 c	3.7 a	100 a	80 bc	180 a-c	1.0 b	3.3 ab	110 cd	68 b	178 bd
B-Yel PI	2.0 b	2.0 bc	41 d-f	68 bc	109 c-e	1.7 ab	1.7 bc	53 f	61 b	114 be
Wheatland	2.0 b	2.0 bc	51 b-f	54 c	105 c-e	2.0 a	2.0 bc	58 ef	53 b	111 be
Wheatland	1.7 bc	3.3 ab	42 b-f	51 c	93 de	2.0 a	2.7 ab	46 f	44 b	90 e
IS 7542C	2.0 b	1.3 c	58 b-f	41 c	99 de	1.0 b	1.3 e	76 d-f	58 b	134 c-e
IS 12666C	2.0 b	3.3 ab	39 ef	55 c	94 de	1.3 ab	2.0 bc	60 ef	48 b	108 be
IS 8337C	2.7 a	2.3 abc	32 f	39 c	71 e	1.3 ab	2.0 bc	52 f	49 b	101 de
3DX57/1/1/910	1.3 bc	3.3 ab	47 c-f	49 c	96 de	1.3 ab	3.7 a	95 c-e	47 b	142 c-d

* Escalas de 1 = bueno a 4 = pobre crecimiento.

** Escalas de 1 = blanco a 4 = raíces color café rojizo.

*** Promedios dentro de cada columna seguidos de una letra común no difieren significativamente al nivel de 0.05 de probabilidad, de acuerdo con la prueba de Student-Newman-Keul.

TABLA 3. Componentes genéticos de 12 híbridos F1 de sorgo en dos niveles de cal en el estudio de invernadero. Ciat, 1984.

Componentes	Tallos		Raíces		total	
	500	1.500	500	1.500	500	1.500
Varianza aditiva	576	7.348	7.360	4.008	9.432	4.148
Varianza de dominancia	6.321	33.628	9.664	30.200	40.373	1.33.657
Grado promedio de dominancia	5.4	3.0	1.6	3.9	2.9	8.0
Heredabilidad en sentido estricto	4.9%	15.7%	31.2%	8.5%	15.0%	2.5%

TABLA 4. Evaluación de híbridos de sorgo y líneas en dos concentraciones de aluminio en soluciones nutritivas. Miss. State University, 1985.

Genotipos	148 uM Al L ⁻¹		M.S.			222 uM Al L ⁻¹				
	Calificación visual	Color raíz	Tallos	Raíces	Total	Calificación visual	Color raíz	M.S. Tallos	M.S. Raíz	M.S. Total
	(1-4)*	(1-4)**	mg planta ¹			(1-4)*	(1-4)**	mg planta ¹		
B-Yelp PI x IS 7542C	1.0 c***	1.7 bc	121 ab	108 a	229 a	1.0 e	2.0 a	88 ab	87 a	175 a
Wild x IS 7542C	1.7 bc	2.3 a-c	76 b-d	81 a-c	157 c	1.7 de	2.7 a	83 a-c	75 ab	158 a-c
Wild Der x IS 7542C	2.3 a-c	2.7 a-c	84 b-d	72 a-d	156 c	2.7 a-d	2.7 a	58 a-f	50 a-d	108 a-d
B-Yel PI x IS 8337C	2.0 a-c	1.7 bc	68 cd	57 b-d	125 c	2.7 a-d	2.0 a	43 b-f	30 b-d	73 b-d
Wild x IS 8337C	1.3 c	3.0 ab	90 b-d	61 a-d	151 c	2.3 b-e	2.0 a	59 a-f	38 a-d	97 a-d
Wild Der x IS 8337C	3.5 a	3.5 ab	39 d	44 cd	83 d	3.5 a-c	3.5 a	33 c-f	32 b-d	65 cd
B-Yel PI	2.5 a-c	1.0 c	58 cd	42 cd	100 d	3.0 a-d	2.0 a	33 c-f	16 d	49 d
Wheatland	2.7 a-c	2.3 a-c	50 d	28 d	78 d	2.0 c-e	2.0 a	69 a-f	49 a-d	118 a-d
Wheatland Der	2.7 a-c	3.0 ab	52 d	39 d	91 d	3.0 a-d	2.3 a	43 b-f	28 b-d	71 b-d
IS 8337	3.3 ab	2.0 a-c	38 d	37 cd	75 d	4.0 a	2.3 a	17 f	13 d	30 d

1. La línea IS 7542C se perdió en este estudio;
- * Escalas de 1 = bueno a 4 = pobre crecimiento;
- ** Escalas de 1 = raíces blancas a 4 = café rojizo;
- *** Promedio dentro de cada columna seguidos de una letra común no difieren significativamente al nivel de 0.05 de probabilidad, de acuerdo con la prueba de Student-Newman-Keul.

ponente fueron también altos, indicando acción génica aditiva que podría ser fijada en un programa de mejoramiento. La línea IS 7542C mostró buena habilidad combinatoria general (HCG) para la producción de los componentes de planta, mientras que la 83337C fue un combinador general bastante malo.

Experimento III

Los resultados presentados en la Tabla 6 muestran que el nivel de estrés de Al ($222 \mu\text{M Al L}^{-1}$) redujo significativamente la producción de MS de raíces y tallos de los genotipos parentales, comparados con el nivel control de Al. Tres de estas líneas (IS 2765, IS 6944 e IS 8931) tuvieron un promedio relativo de MS de raíces y tallos superior al 80% sobre el control.

Los cuadrados medios de tratamiento para híbridos HCG y habilidad combinatoria específica (HCE) del análisis dialélico de Griffing para las tres variables evaluadas fueron todas altamente significativas ($P < 0.01$) en el dialélico de nueve parentales que creció en 222 de concentración de $\mu\text{M Al L}^{-1}$.

Los estimadores de los efectos de HCG y HCE para la producción de MS de raíces y tallos fueron generalmente similares. Los efectos de producción de MS de la planta total se muestran en la Tabla 7. Los genotipos IS 2765 y TX 430 tuvieron efectos de HCG más altos y más bajos, respectivamente. De los parentales tolerantes al Al, únicamente la IS 2765 e IS 8931 tuvieron efectos de HCG significativamente positivos. El híbrido NB 9040 x IS 9084 produjo el más alto efecto de HCE (241.5). Esta misma línea, IS 9084, cruzada con la IS 2765 tuvo el efecto más bajo de HCE (-201.2).

TABLA 5. Componentes genéticos de seis híbridos F1 de sorgo en soluciones nutritivas con $222 \mu\text{M Al L}^{-1}$ Miss. State. University, 1985.

Componentes	Tallos	Raíces	Planta Total
Varianza aditiva	4896	5084	19556
Varianza de dominancia	0	1660	1460
Grado promedio de dominancia	0	0.65	0.4
Heredabilidad en sentido estricto	72%	65%	76%

TABLA 6. Producción promedio de materia seca de raíces y tallos de nueve genotipos parentales de sorgo de 4 semanas de edad en 77 y $222 \mu\text{M Al L}^{-1}$.

Genotipos	Peso de raíces			Peso de tallos		
	$77 \mu\text{M L}^{-1}$	$222 \mu\text{M L}^{-1}$	RRW*	$77 \mu\text{M L}^{-1}$	$222 \mu\text{M L}^{-1}$	RSW**
NB 9040	58.3 e***	26.5 d	45.5	74.1 e	41.9 d	56.5
TX 430	71.4 e	17.4 d	24.4	103.9 de	23.9 d	23.1
IS 2765	236.0 bc	208.9 a	88.5	255.8 bc	230.8 a	90.2
IS 3071	270.5 b	146.2 b	54.0	327.6 b	170.1 ab	51.9
IS 6944	140.5 d	134.4 b	95.7	168.5 cd	150.6 bc	89.4
IS 8931	155.4 d	130.3 b	83.8	199.8 c	165.9 b	83.0
IS 9084	371.7 a	127.7 b	34.3	444.2 a	171.5 ab	38.6
MN 4508	182.5 cd	89.9 c	49.3	211.9 c	105.4 c	49.7
IS 8577	206.7 bcd	145.8 b	70.5	241.4 c	179.9 ab	74.5

* RRW = Peso relativo de raíces;

** RSW = Peso relativo de tallos. Como relación de $222/77 \mu\text{M Al L}^{-1}$ (en porcentaje).

*** Promedios en la misma columna no seguidos por la misma letra son significativamente diferentes, al nivel de 0.01 de probabilidad, de acuerdo con la prueba de Student-Newman-Keul.

TABLA 7. Estimadores de los efectos de habilidad combinatoria general y específica para la producción de MS de la planta total en un dialelo de nueve parentales sembrados en 222 $\mu\text{M Al L}^{-1}$. Mississippi, State University 1987.

Parentales	Efecto De HCG	Efectos de HCG							
		2	3	4	5	6	7	8	9
1 NB 9040	-51.2**	-153.3**	-6.6	-18.7	-28.7	-94.6**	241.5**	142.9**	-82.5**
2 TX 430	-103.3**		147.5*	-10.5	103.5**	-117.7**	46.0	107.1**	-30.5
3 IS 2765	146.6**			-140.1**	140.1**	-27.9	-201.2**	47.5	40.7
4 IS 3071	-12.9				-54.6	226.0**	-54.3*	-168.4**	220.5**
5 IS 6944	14.4					-79.6**	153.4**	-98.2**	-136.0**
6 IS 8931	55.0*						21.7	20.4	51.8
7 IS 9084	-42.1*							-51.3	-63.9*
8 MN 4508	-12.2								0.0
9 IS 8577	4.7								

*,** Significativo al nivel de 0.05 y 0.01 de probabilidad, de acuerdo a la prueba T, respectivamente.

La partición de las varianzas genéticas asociadas con cada padre en varianza de HCG y HCE para la planta total mostró que la IS 2765 transmitió uniformemente su alta habilidad rendidora en todos sus F1, como lo indica su alta varianza de HCG (Tabla 8).

TABLA 8. estimadores de las varianzas de habilidad combinatoria general y específica, asociadas con cada padre para preproducción de MS de la planta total de un dialelo sembrado en 222 $\mu\text{M Al L}^{-1}$.

Padre	Vgi*	Vsi**
NB 9040	2134.5	1370.7
TX 430	9967.6	8774.9
IS 2765	20984.1	11883.3
IS 3071	-321.3	18699.1
IS 6944	-280.5	9876.5
IS 8931	2526.6	8783.5
IS 9084	1279.2	15926.4
MN 4508	-340.3	7445.3
IS 8577	-465.7	8608.6

* .Vgi = Varianzas de habilidad combinatoria general. Valores negativos de varianzas se consideran cero.

** .Vsi = Varianzas de habilidad combinatoria específica.

La varianza de HCE relativamente alta asociada con IS 8931 indica que hay combinaciones específicas con ciertas líneas que rindieron considerablemente más de lo que se esperaba y otras, mucho menos de lo estimado. Las demás líneas basaron su comportamiento promedio en combinaciones híbridas por su varianza de HCE relativamente alta.

Los promedios de producción de MS de la planta total fueron 95; 369 y 443 mg para los grupos susceptible por susceptible (SxS), por tolerante (SxT) y tolerante por tolerante (TxT), respectivamente (Tabla 9). Estos datos muestran el efecto dominante del parental tolerante al Al en el grupo SxT, produciendo un incremento de MS cuatro veces mayor sobre el híbrido SxS.

El valor promedio de heterosis con respecto al promedio de los padres para los 14 híbridos SxT fue 100% o más para las variables de producción de MS. Esto podría indicar que una acción génica dominante estaría controlando estas características para este juego de híbridos. El grupo TxT de 21 híbridos tuvo un promedio de heterosis con respecto al promedio de los padres de 42, 37 y 44% para la producción de MS de raíces, tallos y planta total, respectivamente. Esto indicaría una acción génica parcialmente dominante cuando ambos parentales fueron tolerantes al aluminio.

TABLA 9. Heterosis con respecto al promedio de los padres (MPH) y al padre superior (HPH) para producción de materia seca de raíces, tallos y planta total de híbridos F de sorgo sembrados en soluciones nutritivas en concentraciones de 222 Al L⁻¹. Mississippi, State University, 1987.

Características	Híbridos F1	MPH	HPH
	mg		%
Susceptible x susceptible	(1 Híbrido):		
Raíces	40	84	52
Tallos	55	67	31
Total planta	95	74	39
Susceptible x Tolerante	(14 Híbridos):		
Raíces promedio	162	100	20
Rango	96-268	30-260	-26-133
Tallos promedio	207	113	30
Rango	115-326	18-270	-33-158
Total Planta Promedio	369	109	25
Rango	212-594	24-265	-29-147
Tolerante x Tolerante	(21 Híbridos):		
Raíces Promedio	210	42	22
rango	91-328	-23-132	-38-120
Tallos promedio	236	37	32
Rango	118-375	-14-108	-26-105
Total planta promedio	443	44	28
Rango	209-703	-18-119	-34-112

CONCLUSIONES

- Cuando los híbridos F1 de sorgo y sus parentales fueron sembrados en suelo a nivel de invernadero y en soluciones nutritivas con Al durante tres semanas, ambos métodos mostraron que los híbridos generalmente excedieron a uno de los padres en producción de MS de raíces y tallos.
- Los componentes genéticos calculados fueron muy diferentes para los dos métodos de evaluación.
- El estudio en invernadero indicó acción génica no aditiva y baja heredabilidad en sentido estricto para las variables medidas.
- El estudio en soluciones nutritivas indicaría al fitomejorador que los genes que controlan la tolerancia al Al podrían ser incorporados en líneas puras, mientras que el estudio de invernadero indicaría que esto no es posible. La inconsistencia entre otros dos métodos,

usando algunos híbridos en común, muestra que se están midiendo distintas respuestas genéticas a los tratamientos.

- En estudio dialélico, dos de las líneas R tolerantes al Al, la IS 2765 y la IS 8931, produjeron altos efectos positivos de HCG en combinaciones híbridas. Estas dos líneas podrían considerarse como buenas combinadoras generales. El examen de las varianzas de HCG y HCE muestra que solamente el parental IS 2765 transmitió uniformemente su alta habilidad rendidora a la mayoría de los híbridos F1, mientras que las demás líneas lograron su comportamiento promedio con base en la interacción genética o varianza genética no aditiva.

Estos resultados indicaron que la tolerancia al Al en sorgo es dominante sobre la susceptibilidad y que, tanto una acción génica aditiva como no aditiva estarían envueltas. Además, ambos métodos de evaluación y el germoplasma utilizado en estos estudios influyeron en las varianzas de los componentes genéticos.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

1. **Bastos, C.R.** 1982. Inheritance study of aluminum tolerance in sorghum in nutrient culture. Ph.D. Diss. Mississippi State University, Mississippi State, MS (diss. Abst. 40-2069-B).
2. **Borgonovi, R.A.; Shaffert, R.E.; Pitta, G.V.E.** 1987. Breeding aluminum tolerant sorghums. p. 271-292. *In: Sorghum for acid soils.* Eds. L.M. Gourley and J.G. Salinas. International Center for Tropical Agriculture, Cali, Colombia.
3. **Boye-Goni, S.R.; Marcarian, V.** 1985. Diallel analysis of aluminum tolerance in selected lines of grain sorghum. *Crop. Sci.* 25:749-752.
4. **Brown, J.C.; Jones, W.E.** 1977. Fitting plants nutritionally to soil III, Sorghum, *Agron. J.* 69:410-414.
5. **Duncan, R.R.** 1983. Concentrations of critical nutrients in tolerant and susceptible sorghum lines for use in screening under acid soil field conditions. p. 101-104. *In: Genetic aspects of plant nutrition.* Eds. M.R. Saric and B.C. Loughman. Martinus Nijhoff Publ., The Hague, The Netherlands.
6. **Furlani, P.R.; Bastos, C.R.** 1986. Evidence of simple heretic control involved in the tolerance of sorghum to aluminum. p. 86-87. *In: Abs. of the 16th Brazilian Corn and Sorghum Congress.* Brazilian Institute of Agricultural research, National Corn and Sorghum Research Center. Sete Lagoas, M.G. Brazil.
7. **Furlani, P.R.; Clark, R.B.** 1981. Screening sorghum for aluminum tolerance in nutrient solutions. *Agron. J.* 73:587-594.
8. **Gourley, L.M.** 1987. Finding and utilizing exotic Al-tolerant sorghum germplasm. p. 293-309. *In: Sorghum for acid soils.* Eds. L.M. Gourley and J.G. Salinas. International Center for Tropical Agriculture, Cali, Colombia.
9. **Gourley, L.M.** 1987. Breeding sorghum for acid soils of the humid tropics. p. 261-273. *In: AFICALAND: Land development and management of acid soils in Africa II.* Eds. M. Latham and P. Ann. International Board for Soil research and Management Inc. (IBSRAM) proceedings No. 7. Bangkok, Thailand.
10. **Gourley, L.M.** 1987. Identifying aluminum tolerance in sorghum genotypes grown on tropical acid soils. p. 89-98. *In: genetic aspects of plant mineral nutrition.* Eds. H.W. Gableman and B.C. Loughman. Martinus Nijhoff Publ., The Hague, The Netherlands.
11. **Guerrier, L.** 1982. Relation between sorghum root system and aluminum toxicity. *J. of Plant Nut.* 5(2):123-136.
12. **Instituto Colombiano Agropecuario. Bogotá (Colombia).** 1984. Informe anual de progreso. Programa de Sorgo. Regional 8, CRI La Libertad, Villavicencio. 32 p.
13. **Pitta, G.V.E.; Shaffert, R.E.; Borgonovi, R.A.** 1979. Evaluation of sorghum parents and hybrids to high soil acidity conditions. p. 127. *In: Proc. 12th Brazilian Maize and Sorghum Rev.,* Agricultural Research Institute of the State of Goiania, Goiania, Brazil.
14. **Sánchez, P.A.; Benites, J.R.** 1987. Low-input cropping for acid soils of the humid tropics: a transition technology between shifting and continuous cultivation. p. 85-106. *In: Agricaland: Land development and management of acid soils in Africa II.* Eds. M. Latham and P. Ahn. International Board for soil Research and Management Inc. Proceedings No.7 Bangkok, Thailand.
15. **Sánchez, P.A.; Salinas, J.G.** 1981. Low-input technology for managing oxisols and ultisols in tropical America. *Adv. Agron.* 34:279-405.