

Diversidad de los sorgos: aplicación a la gestión de los recursos genéticos y a la selección

La cosecha, la conservación y el estudio de las variedades cultivadas tradicionales de sorgo y de las formas silvestres emparentadas tienen hoy una gran importancia. Es necesario mantener la diversidad de las plantas cultivadas. Las variedades locales y sus padres silvestres constituyen un reservorio de genes disponibles para la mejora de las plantas.

Aunque las variedades tradicionales de sorgo siguen cultivándose ampliamente en África y Asia, el avance de la desertificación provoca la desaparición de algunos cultivares africanos. La conservación de los recursos genéticos de esta planta se ha vuelto indispensable y está a cargo del ICRIAT (*International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics*), cuya colección reúne actualmente más de 30 000 accesiones. El tamaño de esta colección dificulta el mantenimiento, la evaluación y la utilización de los recursos genéticos y, por otro lado, resulta difícil prever hoy los caracteres que interesarán más adelante a los seleccionadores.

Por estas razones, en el Centro de cooperación internacional de investigación agronómica para el desarrollo (CIRAD), se ha iniciado el análisis de la diversidad genética de los sorgos utilizando caracteres morfológicos y marcadores bioquímicos y moleculares.

La taxonomía de los sorgos

El género *Sorghum* pertenece a la familia de las poáceas (ex gramíneas). La gran diversidad morfológica de este género hizo que los botanistas multiplicaran las divisiones de la clasificación - 712 taxones de sorgos cultivados según SNOWDEN (1936). En la actualidad, se utiliza una clasificación simplificada, recomendada por el *International Plant Genetic Resources Institute* (IPGRI), que fue establecida por DE WET (1978) y modificada ligeramente por ACHEAMPONG y col. (1984). Dicha clasificación divide el género

M. DEU, P. HAMON
CIRAD-CA, BP 5035,
34032 Montpellier
Cedex 1, Francia

Sorghum en cinco secciones, de las cuales presentamos aquí únicamente la sección *Sorghum* (figura 1).

Esta sección *Sorghum* reúne varias especies, incluidas dos diploides: *S. propinquum* (perenne) y *S. bicolor* (anual). Ambas son totalmente interfértiles, pero presentan un aislamiento geográfico total.

La especie *S. bicolor* está dividida a su vez en tres subespecies: ssp. *bicolor* (sorgos cultivados), ssp. *arundinaceum* (sorgos silvestres), ssp. *drumondii* (sorgos adventicios resultantes de hibridación entre formas silvestres y cultivadas).

Los sorgos silvestres de la especie *S. bicolor*

Los sorgos silvestres de la subespecie *arundinaceum* presentan una gran diversidad morfológica y ecológica y se han dividido en cuatro razas¹, o ecotipos, según la estructura de su inflorescencia y su origen geográfico (DE WET, 1978). Se trata de las razas *aethiopicum*, *arundinaceum*, *verticilliflorum* y *virgatum*, cuya distribución es estrictamente africana (figura 2a).

La raza *aethiopicum* está distribuida ampliamente en las zonas más secas y cálidas de la sabana africana, desde Mauritania hasta Sudán. Sus inflorescencias son pequeñas y poco abiertas.

La raza *arundinaceum* se encuentra esencialmente en Africa occidental, en los bosques tropicales húmedos, pero se han encontrado poblaciones hasta en el sur de Africa. Las inflorescencias son anchas y, al alcanzar la madurez, colgantes.

La raza *verticilliflorum* es la más difundida y es común en la sabana africana. Se caracteriza por inflorescencias anchas y abiertas.

La raza *virgatum* está presente en la parte noreste de Africa, a lo largo de los canales de irrigación y los ríos (valle del Nilo en especial). Es muy parecida a la raza *verticilliflorum*, de la que se diferencia por tener ramificaciones de inflorescencias más erectas.

1. Una raza se define como un conjunto de variedades que presentan caracteres morfológicos y adaptaciones ecológicas comunes. Constituye una unidad biológica y genética (HARLAN y DE WET, 1971).

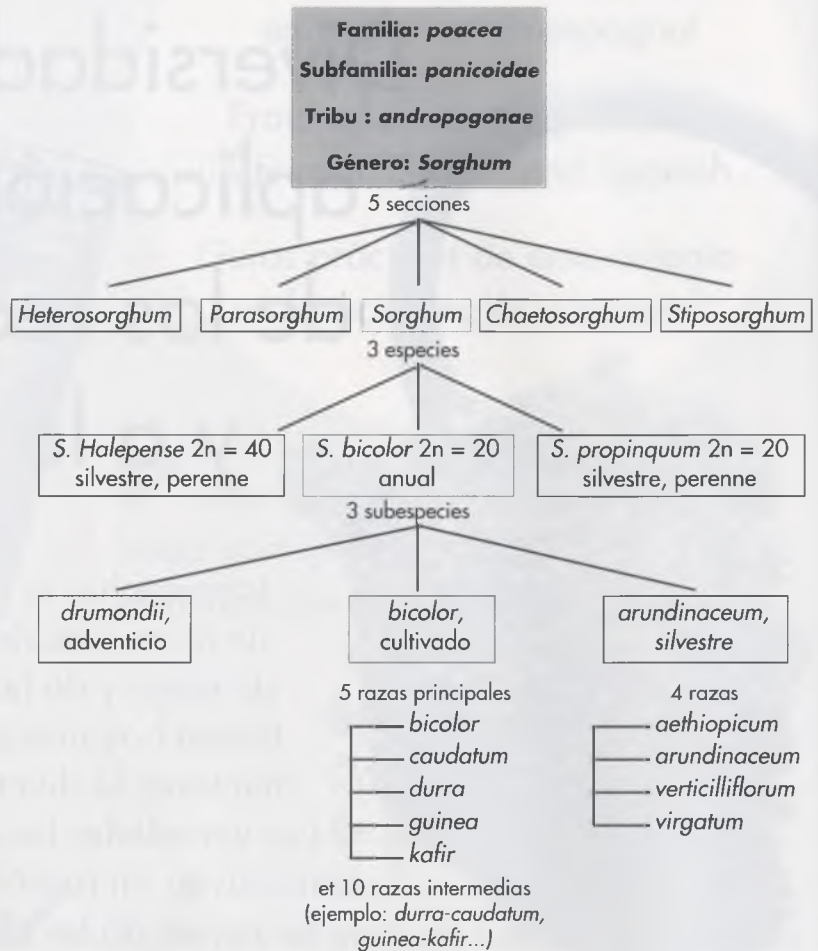


Figura 1. La taxonomía del género *Sorghum*.

Todas estas razas pueden cruzarse fácilmente entre ellas y con los sorgos cultivados, encontrándose con frecuencia híbridos fértiles en las zonas de contacto.

Los sorgos cultivados de la especie *S. bicolor*

Los sorgos cultivados son monoicos y preferentemente autógamos. También presentan una gran diversidad fenotípica, por lo que HARLAN y DE WET (1972) propusieron una clasificación simplificada a partir de criterios morfológicos (estructura de la espiguilla, forma de la panícula, considerándose los caracteres de la espiguilla los más estables, es decir poco sometidos a los efectos del medio ambiente), que lleva a definir cinco razas principales y diez intermediarias entre las anteriores tomadas de dos en dos. Estas razas tienen zonas de repartición que se superponen, aunque una raza puede ser más frecuente en una región (figura 2b).

La raza *bicolor* se cultiva en toda África y es muy difundida en Asia. Es la más primitiva. Los granos son pequeños, alargados y envueltos en glumas adherentes y las panículas son sueltas. Estas características son parecidas a las de los sorgos silvestres.

La raza *caudatum* se encuentra principalmente en África central y oriental. Se caracteriza por un grano disimétrico (en forma de caparazón de tortuga) y la forma de la panícula es muy variable.

La raza *durra* es la raza principal en India y se encuentra también en África oriental. Se adapta bien a la sequía, sus granos son grandes y globulosos, las panículas compactas son soportadas por lo general por un pedúnculo cruzado.

La raza *kafir* está presente sobre todo en África meridional, donde la agricultura se introdujo más tarde. Su origen es probablemente reciente, los granos son simétricos y las panículas densas tienen forma cilíndrica.

Importancia económica y alimentaria de los sorgos cultivados

La producción de granos, así como las superficies dedicadas a su cultivo, sitúa al sorgo en el quinto puesto mundial entre los cereales, muy por detrás de los tres más importantes (trigo, arroz y maíz). En África, ocupa el segundo lugar, con una producción que representa la mitad de la del maíz (CHANTEREAU y NICOU, 1991). A nivel mundial, el rendimiento medio por hectárea es de 1,3 toneladas, pero esta cifra oculta grandes disparidades (3,5 toneladas por hectárea en los Estados Unidos y 0,7 en África).

En región templada, el sorgo se reserva actualmente a la alimentación animal, pues las producciones de jarabe, azúcar, alcohol y almidón ya no son competitivas. En zona tropical semiárida, la planta entera es utilizada por millones de hombres, pues los granos, ricos en proteínas, son transformados para la alimentación humana, los tallos sirven de combustible y material de construcción, mientras que los residuos de la cosecha (tallos, hojas) suministran un complemento de forraje para el ganado.

La raza *guinea* es típica de África occidental, pero también es corriente en África meridional. Estos sorgos están adaptados a las zonas húmedas. Los granos son simétricos y presentan una rotación entre las glumas maduras; las panículas son sueltas. Los sorgos de esta raza presentan una gran variabilidad morfológica y se han consignado en numerosas clasificaciones basadas en el tamaño de los granos y la relación entre el tamaño de los granos y el de las glumas. Actualmente, se distinguen tres o cuatro subrazas, incluida *margaritifera* (granos pequeños y vítreos).

La organización genética de los sorgos cultivados

Tres tipos de clasificación han permitido conocer mejor esta organización genética.

La clasificación morfológica

El estudio cuantitativo de 135 variedades cultivadas basado en 26 caracteres morfofisiológicos (CHANTEREAU y col., 1989) permitió ordenarlas en tres grupos con comportamientos en cultivo diferentes:

- *durra*, sorgos rústicos adaptados a las zonas secas;
- *guinea* y *bicolor*, sorgos rústicos adaptados a las zonas húmedas;

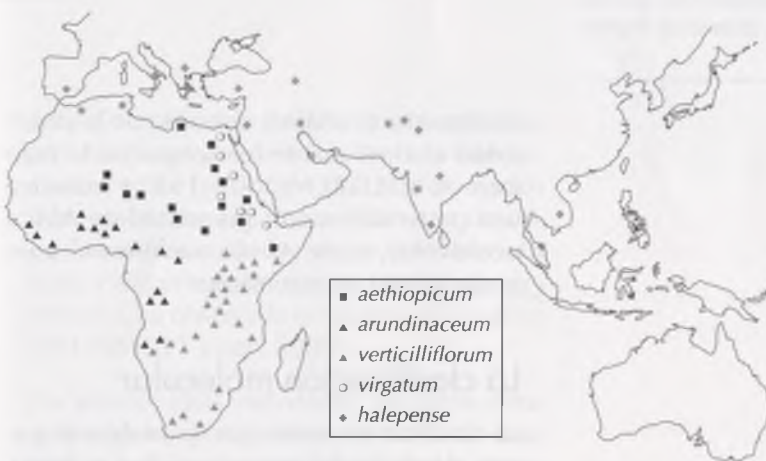


Figura 2a. Distribución de los principales tipos espontáneos de la sección *Sorghum*.



Figura 2b. Distribución de las cinco razas principales de sorgos cultivados.

Usos y cualidades de las cinco razas de sorgos cultivados

Los usos culinarios de las diferentes razas de sorgos tienen estrecha relación con las costumbres alimentarias de los consumidores y con las adaptaciones particulares de las variedades locales.

La raza *bicolor* incluye numerosos tipos de sorgos (sorgos para escobas, sorgos de tallo dulce, sorgos para forraje). Los sorgos de grano sirven raramente como alimento humano, reservándose para la fabricación de cerveza.

Los *caudatum*, *durra* y *kafir* pueden suministrar harinas de buena calidad, pero ésta varía en función de los cultivares. En general, los sorgos de grano blanco son los más apreciados por los consumidores y las variedades de grano pigmentado sirven para producir cerveza (caso de algunos *kafir* y *caudatum*).

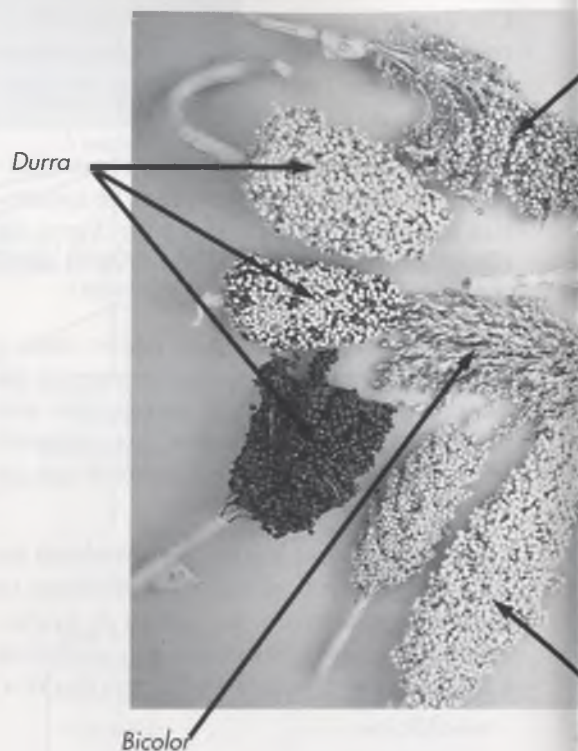
Los *guinea*, muy adaptados a las zonas húmedas, tienen granos de buena calidad y son resistentes a los hongos y las enfermedades locales. Los *guinea margaritifera* presentan una excelente calidad de grano y se preparan como arroz en África occidental (hervido). Algunos *guinea gambicum*, considerados insípidos, sólo se emplean como alimento humano en caso de hambruna y sirven para la fabricación de cerveza. En Malí, el alucuzcuz preparado con *guinea gambicum* es muy apreciado. Los *guinea guineense* de grano blanco dan la harina y los de grano rojo se emplean más bien para hacer cerveza. La harina de *guinea roxburghii* es consumida por las clases pobres en India y se prefiere consumir los granos reventados. Los que se cultivan en el sur de África dan granos de buena calidad para la alimentación humana.

– *caudatum* y *kafir*, cultivares de alto rendimiento, en zona intermedia. Esta organización concuerda con la clasificación racial, aunque es menos discriminante.

La clasificación enzimática

Los trabajos realizados con marcadores isoenzimáticos no permitieron discriminar las razas definidas por HARLAN y DE WET (1972).

En cambio, OLLITRAULT y col. (1989) consideran una estructuración geográfica en torno a tres polos: el grupo de África occidental, el de África meridional y, por último, el de África oriental y central. La variabilidad de los cultivares africanos es representativa de todos los otros sorgos cultivados en el mundo. Este estudio confirma la localización de la zona de domesticación en la parte noreste de África y un origen monofilético de los sorgos cultivados, es decir que la domesticación de un conjunto de formas silvestres condujo primeramente a la formación de sorgos primitivos parecidos al tipo *bicolor* actual, efectuándose luego la diferenciación racial según las zonas geográficas.



Finalmente, el análisis detenido de la diversidad enzimática de los sorgos de la raza *guinea* (DEGREMONT, 1992) muestra una partición en tres grupos: el de África occidental, el de África meridional y un grupo *guinea margaritifera*.

La clasificación molecular

La clasificación molecular se estableció gracias al estudio del genoma nuclear y, luego, al de los genomas cloroplásticos y mitocondriales.

En el primer caso, la variabilidad de 100 variedades cultivadas es analizada por el método de polimorfismo de longitud de los fragmentos de restricción del ADN (RFLP), revelado con sondas específicas del genoma nuclear. Se ha puesto de relieve una diferenciación racial (DEU y col., por publicarse).

Con excepción de los individuos de la raza *bicolor*, que no constituyen un grupo específico, pero cuya variabilidad recubre la de todas las formas cultivadas, los sorgos cultivados se reparten en seis grupos. La subdivisión de la raza *guinea* en tres grupos se confirma (África occidental, África meridional, *margaritifera*) y las razas *caudatum*,



Diversidad de los sorgos cultivados: cuatro razas y sus intermediarias.

Foto J.-L. Noyer

kafir y *durra* forman los otros tres grupos. Los *guinea margaritifera* son los más diferenciados entre los sorgos cultivados. Todos estos resultados son compatibles con un origen monofilético de los sorgos cultivados. La raza *kafir* presenta una variabilidad muy estrecha, ya observada en análisis enzimático (OLLITRAULT y col., 1989).

Por último, estas variedades, así como otros sorgos *guinea margaritifera*, han sido estudiados con sondas específicas de los genomas cloroplásticos y mitocondriales (DEU, 1993), sin haber aparecido ninguna estructu-

ración geográfica. Con excepción de los *guinea margaritifera*, la mayoría de los sorgos cultivados presenta un fondo genético mitocondrial común. Se ha confirmado la originalidad genética de los sorgos *guinea margaritifera* e identificado la existencia de dos entidades genéticas en el seno de los sorgos.

Relación entre las formas cultivadas y silvestres emparentadas

Los trabajos realizados con el genoma mitocondrial demuestran que la diversidad genética de los sorgos cultivados está incluida en la de las formas silvestres emparentadas, con excepción de uno de los dos grupos de *guinea margaritifera*.

Además, ninguna raza de sorgos cultivados parece estar asociada preferentemente a una raza de sorgo silvestre, pues las tres razas silvestres *aethiopicum*, *virgatum* y *verticilliflorum* tienen un genoma mitocondrial similar al de la mayoría de sorgos cultivados, salvo en el caso de los dos grupos de *guinea margaritifera*. Se considera pues que estos últimos se encuentran aislados genéticamente de las formas silvestres estudiadas y de todos los otros sorgos cultivados.

Conclusión: la aplicación a la selección.

Los caracteres y los marcadores utilizados ponen de relieve estructuraciones diferentes y aportan informaciones complementarias, necesarias para comprender la organización genética de los sorgos de la especie *S. bicolor*.

Así, los *guinea* que presentan el mismo comportamiento en cultivo resultan claramente diferenciados por los marcadores bioquímicos y moleculares (los isozimas y los RFLP los separan en tres o cuatro grupos).

Es posible que estos sorgos hayan sido sometidos a domesticaciones independientes en por lo menos dos partes de África: el oeste y el sur. Esta diversidad de origen les confiere una gran variabilidad genética entre razas, poco explotada para su selección hasta ahora.

Los usos culinarios tradicionales

- Preparaciones a base de grano entero hervido (China, India, África).
- Preparación que requiere pelar y moler el grano:
 - puré espeso sin fermentar (*tô* en África occidental, *sankati* en India, etc.),
 - hervido claro más o menos fermentado,
 - alcuzcuz (África occidental),
- galletas y buñuelos,
- pan con levadura (*injera* en Etiopía) y pan ácimo (*roti* y *chapati* en India).
- Bebidas no alcohólicas y alcohólicas (cervezas artesanales, como el *dolo* en África), alcohol (vino de sorgo en China).
- Granos reventados (*pop-sorghum* en India).
- Masticación de los tallos dulces.

La variabilidad genética de la raza *kafir* revelada por los marcadores moleculares es muy estrecha.

Además, los marcadores moleculares permiten estimar una divergencia parental que presenta una relación con la heterosis (CHANTEREAU, 1993).

Las informaciones aportadas por estos estudios podrán utilizarse eficazmente en la gestión y conservación de los recursos genéticos. Debería constituirse una colección de tamaño más reducido y de gran variabilidad, más accesible para los seleccionadores.

La evaluación genética debe permitir orientar la elección de los genitores en los programas de mejora (creación de estirpes o híbridos). Por ejemplo, la selección en el seno de los *kafir* no podrá obtener progresos genéticos importantes. En cambio, la selección dentro de la raza *guinea* tratará de la creación de combinaciones genéticas originales escogiendo genitores en grupos diferentes: *guinea* de África occidental y *guinea margaritifera* (DEGREMONT, 1992). En las zonas húmedas de África occidental, las tentativas de introducción directa de material exótico no *guinea* (Estados Unidos, India) resultaron ser un fracaso, pues los *caudatum*, *durra* y *kafir* de panículas compactas se revelaron sensibles a los hongos y las enfermedades locales. Estas razas suministraron granos de mala calidad, no apreciadas por los consumidores. En región húmeda, los programas de mejora deben integrar pues los *guinea* rústicos.

Resumen... Abstract... Résumé

M. DEU, P. HAMON – La organización genética de los sorgos.

La cosecha, la conservación y el estudio de las variedades cultivadas tradicionales y las formas silvestres emparentadas revisten hoy una gran importancia. Para comprender la organización de los sorgos cultivados de la especie *Sorghum bicolor* y las relaciones con las formas silvestres emparentadas, se han establecido las tres clasificaciones morfológica, enzimática y molecular, que aportan informaciones complementarias que pueden ser utilizadas eficazmente en la gestión y la conservación de los recursos genéticos de los sorgos, así como en los programas de selección.

Palabras clave : sorgo, *Sorghum*, variabilidad genética, clasificación, morfología, análisis enzimático, marcador molecular.

M. DEU, P. HAMON – The genetic organization of sorghum.

The collection, conservation and study of traditional cultivated varieties and the related wild forms is of considerable importance today. Morphological, enzymatic and molecular classifications have been drawn up to provide understanding of the organization of cultivated varieties of the species *Sorghum bicolor* and the links with related wild forms. They provide complementary information which is of use in the management and conservation of sorghum germplasm resources and in breeding programmes.

Keywords: sorghum, *Sorghum*, genetic variability, classification, morphology, enzymatic analysis, molecular marker.

M. DEU, P. HAMON – Diversité des sorgos : application à la gestion des ressources génétiques et à la sélection.

La collecte, la conservation et l'étude des variétés cultivées traditionnelles et des formes sauvages apparentées revêtent aujourd'hui une grande importance. Pour comprendre l'organisation des sorgos cultivés de l'espèce *Sorghum bicolor* et les relations avec les formes sauvages apparentées, les trois classifications morphologique, enzymatique et moléculaire ont été établies. Elles apportent des informations complémentaires pouvant être efficacement utilisées dans la gestion et la conservation des ressources génétiques des sorgos ainsi que dans les programmes de sélection.

Mots-clés : sorgho, *sorghum*, variabilité génétique, classification, morphologie, analyse enzymatique, marqueur moléculaire.

Bibliografía

ACHEAMPONG E., MURTY ANISHETTY N., WILLIAMS J.T., 1984. A world survey of sorghum and millets germplasm. IBPGR, Roma, Italia, 41 págs.

CHANTEREAU J., ARNAUD M., OLLITRAULT P., NABAYAOGO P., NOYER J.-L., 1989. Etude de la diversité morphophysiolgique et classification des sorgos cultivés. L'Agronomie Tropicale, 44(3): 223-232.

CHANTEREAU J., NICOU R., 1991. Le sorgho. París, Francia, Editions Maisonneuve et Larose, 159 págs.

CHANTEREAU J., 1993. Etude de l'hétérosis chez le sorgho (*Sorghum bicolor* L. Moench) par l'exploitation d'écotypes et l'analyse de leurs divergences. Tesis de doctorado en ciencias, París, Francia, Université de Paris Sud, 206 págs.

DEGREMONT I., 1992. Evaluation de la diversité génétique et du comportement en croisement des sorgos (*Sorghum bicolor* L. Moench) de race *guinea* au moyen de marqueurs enzymatiques et morphophysiolgiques. Tesis de doctorado en ciencias, París, Francia, Université Paris XI, 191 págs.

DEU M., 1993. Etude de l'organisation génétique des sorgos sauvages et cultivés par l'analyse des génomes cytoplasmiques. Monografía de DEA, evolución y ecología, Montpellier, Francia, université des sciences et techniques du Languedoc ; Montpellier, Francia, ENSAM; París, Francia, INA-PG. Montpellier, Francia, CIRAD-CA, 36 págs.

DEU M., GONZALEZ DE LEON D., GLASZMANN J.-C., DEGREMONT I., CHANTEREAU J., LANAUD C., HAMON P., *in press*. RFLP diversity in cultivated sorghum in relation to racial differentiation.

DE WET J.M.J., 1978. Systematics and evolution of sorghum sect. *Sorghum* (*Graminae*). Amer. J. Bot., 65(4): 477-484.

HARLAN J.R., DE WET J.M.J., 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. Taxon., 20(4): 509-517.

HARLAN J.R., DE WET J.M.J., 1972. A simplified classification of cultivated sorghum. Crop Science, 12: 172-176.

OLLITRAULT P., ARNAUD M., CHANTEREAU J., 1989. Polymorphisme enzymatique des sorgos. II. Organisation génétique et évolutive des sorgos cultivés. L'Agronomie Tropicale, 44(3): 211-222.

SNOWDEN J.D., 1936. The cultivated races of sorghum. Adlard, Londres, Gran Bretaña, 274 págs.