

Mejoramiento Genético de Plantas



Franco Alirio Vallejo Cabrera
Edgar Iván Estrada Salazar



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE PALMIRA

Mejoramiento Genético de Plantas

Franco Alirio Vallejo Cabrera
Edgar Iván Estrada Salazar

Universidad Nacional de Colombia
Sede Palmira
2002

© Universidad Nacional de Colombia - Sede Palmira
Marzo de 2002

ISBN: 958-8095-11-5

Publicación Financiada por DIPAL

Reservados todos los derechos

Impreso en los talleres gráficos
de Impresora Feriva S.A.
Calle 18 No. 3-33
Teléfono: 883 1595
E-mail: feriva@feriva.com
www.feriva.com
Cali-Colombia

A mi esposa Lucy,
a mis hijos Franco Javier y Franco Alejandro
y en especial a mi madre Fidela

Franco Alirio Vallejo C.

A las personas que me han acompañado
y tienen un gran significado en mi vida

Edgar Iván Estrada S.

Presentación

El libro es el resultado de quince años de labores del programa de investigación en Mejoramiento Genético de hortalizas y de las experiencias acumuladas en la enseñanza del fitomejoramiento durante los últimos veinte años, en la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira.

Constituye una importante ayuda y complemento para los cursos de mejoramiento genético de plantas en pregrado y posgrado. Ofrece un tratamiento general de los diferentes temas, sin pretender ser lo suficientemente profundo y completo como sería deseable, pero sí procurando ofrecer al estudiante lo fundamental sobre el apasionante mundo del fitomejoramiento. También puede ser material de interés para los científicos o investigadores que en su ejercicio profesional se desempeñan en campos relacionados con el mejoramiento genético de plantas.

La obra comprende 20 capítulos. En los primeros se presentan la importancia, justificación y los fundamentos genéticos básicos para un programa de fitomejoramiento. Se analizan temas como el origen, diversidad y evolución de las plantas cultivadas, clasificación de la variabilidad de las plantas, recursos fitogenéticos, sistemas de reproducción, esterilidad, incompatibilidad, variación fenotípica, estimación de los componentes de la varianza genética, heterosis, endogamia e interacción genotipo por ambiente. En los capítulos finales se presentan los diferentes métodos de mejoramiento genético para las especies autóгамas y alógamas, resistencia genética a enfermedades e insectos plagas, las aplicaciones de la biotecnología en el mejoramiento genético y una bibliografía seleccionada.

Los autores reconocen las valiosas interacciones con los estudiantes de pregrado y posgrado de la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira y las ideas o recomendaciones de nuestros colegas fitomejoradores tanto nacionales como internacionales. Agradecen a la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira por el apoyo brindado en todas las etapas de elaboración del presente libro.

Los autores

Contenido

	Página
1. Introducción	19
1.1 Justificación y logros del fitomejoramiento	21
1.2 El fitomejoramiento en Colombia	23
1.3 Objetivos básicos del fitomejoramiento	25
1.4 Etapas básicas del fitomejoramiento	26
1.5 Planeación de un programa de fitomejoramiento	28
1.6 Características de los programas de fitomejoramiento	30
2. La seguridad alimentaria y el fitomejoramiento	31
2.1 Seguridad o inseguridad alimentaria	31
2.2 El crecimiento de la población y la demanda de alimentos	32
2.3 ¿Cómo alimentar un mundo con 10.000 millones de habitantes?	33
3. Origen, diversidad y evolución de las plantas cultivadas	37
3.1 Proceso histórico	37
3.2 Principales investigaciones sobre el origen y dispersión de las plantas cultivadas	38
3.3 Evolución de las plantas	43
3.4 Cambios debidos a la domesticación de las plantas	45
4. Clasificación de la variabilidad de las plantas	53
4.1 Concepto tipológico	53
4.2 Concepto biológico	54
5. Recursos fitogenéticos	59
5.1 Concepto e importancia	59
5.2 ¿Dónde se localizan los recursos fitogenéticos?	60
5.3 Clasificación de los recursos fitogenéticos	60
5.4 Conservación de los recursos fitogenéticos	63
5.5 Caracterización y evaluación de los recursos fitogenéticos	67
5.6 Documentación de colecciones	68
5.7 Utilización de los recursos fitogenéticos	68
5.8 Erosión de los recursos fitogenéticos	69
6. Sistemas de reproducción de las plantas	71
6.1 Reproducción asexual	71
6.2 Reproducción sexual	72
6.3 Consecuencias genéticas de los sistemas reproductivos	74
6.4 Fenómenos que favorecen la polinización cruzada natural	75
6.5 Metodologías para determinar el sistema reproductivo	76

	Página
7. Esterilidad	79
7.1 Androesterilidad genética	80
7.2 Androesterilidad citoplasmática	80
7.3 Androesterilidad genético-citoplasmática	82
7.4 Producción de híbridos de cebolla de bulbo usando androesterilidad	84
8. Incompatibilidad	89
8.1 Producción de semilla híbrida usando la autoincompatibilidad	94
9. Variación fenotípica	97
9.1 Variación continua	97
9.2 Variación discontinua	97
9.3 Componentes de la variación fenotípica y sus relaciones con la selección	97
9.4 Estimación de las varianzas genotípica y ambiental	100
9.5 Coeficiente de heredabilidad y progreso esperado en la selección	102
9.6 Intensidad de selección	105
9.7 Modelo genotípico de medias	106
10. Estimación de los componentes de la varianza genética por el método de los retrocruzamientos	109
11. Cruzamientos dialélicos	117
11.1 Metodología de Griffing	118
Habilidad combinatoria	125
Análisis del carácter producción por planta en tomate	127
Análisis del carácter número de frutos por planta en tomate	129
Análisis del carácter peso promedio de fruto en tomate	130
11.2 Metodología de Hayman	132
Análisis del número de frutos por planta en tomate	141
Análisis del número de inflorescencia por planta en tomate	146
Análisis del número de frutos por inflorescencia en tomate	147
12. Heterosis y producción de híbridos en autóгамas	151
12.1 Teorías que explican la heterosis	157
12.2 Aspectos conocidos de la heterosis	159
12.3 Ventajas y limitaciones de los híbridos F ₁ en autóгамas	161
13. Endogamia	163
13.1 Introducción	163
13.2 Endogamia debido a la autofecundación	175
13.3 Coeficiente de parentesco de Malécot	177
Endogamia en un sistema regular de hermanos completos	178
Endogamia en un sistema regular de medios hermanos	179
Endogamia en un sistema regular de retrocruzamientos sucesivos	179
13.4 Cálculo de la endogamia en genealogías	180
14. Interacción genotipo - ambiente	183
14.1 Introducción	183
14.2 Conceptos asociados al estudio de la interacción genotipo por ambiente	185
14.3 Metodologías de campo para realizar estudios de adaptabilidad y/o estabilidad	187

14.4	Metodologías estadísticas utilizadas para determinar la interacción genotipo por ambiente	187
14.5	Ejemplo numérico para cálculo de parámetros de estabilidad según la metodología de Eberhart y Russell	195
15.	Mejoramiento genético de especies autóгамas	203
15.1	Selección en especies autóгамas	203
15.2	Selección masal en especies autóгамas	205
15.3	Teoría de la línea pura	209
15.4	Selección de plantas individuales con prueba de progenie	210
15.5	Hibridación en especies autóгамas	214
15.6	Método genealógico o pedigrí	227
15.7	Método poblacional o masal	231
15.8	Método de retrocruzamiento	234
15.9	Variedades multilineales	247
15.10	Método de la descendencia de semilla única o S.S.D	251
15.11	Método S.H.D. (Single Hill Descent)	255
15.12	Método M.S.D. (Multiple Seed Descent)	257
15.13	Selección recurrente	257
15.14	Selección recurrente usando macho esterilidad	262
16.	Mejoramiento genético de especies alóгамas	267
16.1	Selección intrapoblacional	269
16.2	Selección interpoblacional	299
16.3	Hibridación entre líneas endocriadas	311
17.	Resistencia genética de plantas a enfermedades	323
17.1	Importancia	323
17.2	Concepto de enfermedad	323
17.3	Agentes bióticos causantes de enfermedades	325
17.4	Problemas del mejoramiento en la obtención de resistencia a enfermedades	327
17.5	Teoría del gen a gen en las relaciones hospedero-parásito	328
17.6	Heredabilidad de la resistencia a enfermedades	331
17.7	Clasificación epidemiológica de la resistencia	332
17.8	Mecanismo de resistencia de enfermedades	339
17.9	Métodos de mejoramiento para producir cultivares resistentes	339
18.	Resistencia genética de plantas a insectos plagas	345
18.1	Importancia	345
18.2	Concepto de planta resistente	345
18.3	Grados de resistencia	346
18.4	Bases de la resistencia	347
18.5	Mecanismos de resistencia	347
18.6	Requisitos para la evaluación de la resistencia	350
18.7	Criterios para medir resistencia	351
18.8	Técnicas para determinar mecanismos de resistencia	351
18.9	Producción de variedades resistentes a insectos plagas	352
18.10	Ingeniería genética para producir cultivares resistentes a insectos plagas	353

	Página
19. Biotecnología y mejoramiento genético	361
19.1 Cultivo de tejidos vegetales	361
19.2 Transformación genética de plantas	378
19.3 Uso de marcadores moleculares en el mejoramiento genético de plantas	381
20. Bibliografía	389

Índice de cuadros

Página

Cuadro 1	Rendimiento máximo alcanzado y relación entre rendimiento máximo y rendimiento promedio de algunos cultivos (Borojevic, 1990).....	23
Cuadro 2	Cambios por evolución durante la domesticación de las plantas.....	50
Cuadro 3	Niveles de ploidía en algunos cultivos y árboles importantes.....	51
Cuadro 4	Las seis mayores colecciones de germoplasma ex situ de algunos cultivos, en países, Centros Internacionales y bancos de germoplasma regionales.....	65
Cuadro 5	Entidades nacionales que manejan bancos de germoplasma en condiciones ex situ. 1997.....	66
Cuadro 6	Bancos de germoplasma manejados por CORPOICA.....	67
Cuadro 7	Diferencias principales entre especies autóгамas y alógamas.....	75
Cuadro 8	Cruzamientos dialélicos, obtenidos a partir de seis progenitores, incluyendo los cruzamientos recíprocos.....	117
Cuadro 9	Análisis de varianza para el método 2, modelo 1, propuesto por Griffing.....	121
Cuadro 10	Promedio parental (P), promedio de cada progenitor en los cruzamientos donde intervino (C) y heterosis promedia para los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de frutos (X_3).....	124
Cuadro 11	Heterosis relativa (H.R.) y heterobeltoxis (H.B.) para el carácter producción por planta, en híbridos de tomate.....	125
Cuadro 12	Heterosis relativa (H.R.) y heterobeltoxis (H.B.) para el carácter número de frutos por planta, en híbridos de tomate.....	126
Cuadro 13	Heterosis relativa (H.R.) y heterobeltoxis (H.B.) para el carácter peso promedio de frutos en híbridos de tomate.....	126
Cuadro 14	Valores y significancias de los cuadrados medios y coeficientes de variación (C.V.) del análisis de varianza, a nivel individual, para los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3).....	127
Cuadro 15	Valores y significancias de los cuadrados medios de habilidad combinatoria y componentes de varianza basados en los valores promedios de los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3).....	128

Cuadro 16	Valores de los efectos de habilidad combinatoria general para los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3)	129
Cuadro 17	Estimativos de varianza de los efectos habilidad combinatoria general asociados con cada progenitor para los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3)	130
Cuadro 18	Estimativos de las varianzas ambientales con base individual y con base a la media, para los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto)	131
Cuadro 19	Estimativos de los efectos de habilidad combinatoria específica para los caracteres de producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3)	131
Cuadro 20	Estimativos de la varianza de los efectos de habilidad combinatoria específica asociados con cada progenitor para los caracteres de producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3)	132
Cuadro 21	Cruzamientos dialélicos obtenidos a partir de cuatro progenitores incluyendo los recíprocos	133
Cuadro 22	Valores promedios para los diferentes caracteres evaluados en una población dialélica compuesta por siete progenitores y sus respectivos híbridos F1 (sin recíprocos) de tomate "chonto" <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill	139
Cuadro 23	Cuadrados medios del análisis de varianza, con base en los valores promedios para los caracteres número de frutos por planta, número de inflorescencias por planta y número de frutos por inflorescencia en una población dialélica de tomate "chonto" <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill	140
Cuadro 24	Cuadrados medios del análisis de varianza para los valores ($\bar{W}_i - \bar{V}_i$), prueba de homogeneidad, para los caracteres número de frutos por planta, número de inflorescencias por planta y número de frutos por inflorescencia, en una población dialélica de tomate "Chonto" <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	140
Cuadro 25	Componentes genéticos y error experimental relacionados con la varianza de los caracteres, número de frutos por planta, número de inflorescencias por planta y número de frutos por inflorescencia, en tomate "chonto", <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	143
Cuadro 26	Parámetros genéticos derivados de los componentes de varianza de los caracteres, número de frutos por planta, número de inflorescencia por planta y número de frutos por inflorescencia en tomate "chonto" <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	147
Cuadro 27	Efectos de heterosis observados en tomate <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill, para rendimientos y sus componentes	160
Cuadro 28	Frecuencias genotípicas en función de la endogamia.	165
Cuadro 29	Frecuencias genotípicas en una especie del grupo intermediario	175
Cuadro 30	Incremento de los genotipos homocigotos en función de la germinación de autofecundación	176

Cuadro 31	Análisis de varianza para experimentos en un cultivo semestral, con diferentes localidades y semestres	189
Cuadro 32	Significado de los parámetros de estabilidad obtenidos por la metodología de Eberhart y Russell	195
Cuadro 33	Rendimiento de ocho variedades de maíz en cinco ambientes de suelos ácidos y uno normal localizado en Palmira	196
Cuadro 34	Resumen de los principales parámetros de estabilidad	200
Cuadro 35	Significado de los parámetros de estabilidad	201
Cuadro 36	Estructura familiar e individual en diferentes generaciones de autofecundación	220
Cuadro 37	Datos numéricos relacionados con híbridos de progenitores que difieren en n loci	223
Cuadro 38	Coefficiente de varianza aditiva σ^2_A entre y dentro de líneas, en diferentes generaciones de autofecundación	224
Cuadro 39	Varianza aditiva σ^2_A y varianza de interacción aditiva x aditiva σ^2_{AA} en generaciones de autofecundación	225
Cuadro 40	Coefficientes de varianza aditiva σ^2_A y de la varianza dominante σ^2_D entre y dentro de familias, en generaciones de autofecundación	226
Cuadro 41	Efecto del ligamiento sobre la probabilidad de eliminar un gen indeseable (b) ligado a un gen deseable (A)	244
Cuadro 42	Recuperación promedia de los genes del padre recurrente	246
Cuadro 43	Porcentaje de plantas homocigotas para los alelos del padre recurrente, en diferentes generaciones de retrocruzamiento	246
Cuadro 44	Coefficiente $K=ds/\sigma_F$ empleado en el cálculo del progreso esperado con selección truncada, en función del porcentaje P de selección	275
Cuadro 45	Resultados obtenidos por el método de selección entre y dentro de familias de medios hermanos, en diversas poblaciones de maíz (Paterniani, 1978)	284
Cuadro 46	Distribución de varianzas entre y dentro de diferentes tipos de familias	286
Cuadro 47	Interacción entre variedades de <i>Solanum</i> y razas del hongo <i>Phytophthora infestans</i>	329
Cuadro 48	Interacción diferencial entre variedades de hospedero y las razas del patógeno.	332
Cuadro 49	Ausencia de interacción diferencial entre variedades de hospedero y razas del patógeno	335
Cuadro 50	Efectos de una combinación antibiosis-antixenosis sobre los niveles de resistencia esperados	350
Cuadro 51	Plantas transgénicas expresando genes Cry de <i>Bacillus thuringiensis</i>	355
Cuadro 52	Genes inhibidores de proteínasa, de origen vegetal, utilizados para producir cultivares resistentes a insectos.	356
Cuadro 53	Genes inhibidores de proteínasa, de origen animal, usados para producir cultivares resistentes a insectos.	357
Cuadro 54	Algunos híbridos somáticos producidos a través de la fusión de protoplastos (Torres, 1998).	371

Índice de figuras

	Página
Figura 1	Los ocho centros de origen (diversidad) de las plantas cultivadas según Vavilov 41
Figura 2	Centros y no-centros de la agricultura, según Harlan 44
Figura 3	Procesos de divergencia genética en función del tiempo 45
Figura 4	Esquema del acervo génico primario (GP-1), acervo génico secundario (GP-2) y acervo génico terciario (GP-3) 55
Figura 5	Acervo génico del trigo 56
Figura 6	Acervo génico del tomate, <i>Lycopersicon esculentum</i> 57
Figura 7	Acervo génico del arroz y de la soya 57
Figura 8	Acervos génicos del trigo y la cebada. Se sobreponen en el nivel terciario 58
Figura 9	Relación entre tres especies cultivadas de la tribu Andropogonae 58
Figura 10	Esquema de la producción de semilla híbrida de cebolla de bulbo, usando macho esterilidad 86
Figura 11	Diagrama de flores brevistilas y longistilas 90
Figura 12	Representación gráfica del diferencial de selección (ds) y progreso genético debido a la selección (Δg) 103
Figura 13	Progreso genético debido a la selección, utilizando la gráfica de distribución normal 104
Figura 14	Población con distribución normal, presentando el punto truncamiento (t) 105
Figura 15	Regresión entre \hat{w}_i vs \hat{v}_i y parábola limitante para el carácter número de frutos por planta 142
Figura 16	Regresión entre \hat{Y}_i vs $(\hat{w}_i + \hat{v}_i)$ para el carácter número de frutos por planta 144
Figura 17	Regresión entre \hat{w}_i vs \hat{v}_i y parábola limitante para el carácter número de inflorescencias por planta 145
Figura 18	Regresión entre \hat{w}_i vs \hat{v}_i y parábola limitante para el carácter número de frutos por inflorescencia 149
Figura 19	Regresión entre \hat{Y}_i vs $(\hat{w}_i + \hat{v}_i)$ para el carácter número de frutos por inflorescencia 150
Figura 20	Endogamia originando individuos autocigóticos 164
Figura 21	Media y varianza de un carácter en función de la endogamia 167
Figura 22	Cambios en la media (\bar{X}_F) y varianza genotípica σ_g^2 en función de la endogamia, con dominancia positiva ($A1 > A2$) 170
Figura 23	Cambios en la media (\bar{X}_F) y varianza genotípica σ_g^2 en función de la endogamia, con dominancia negativa ($A1 < A2$) 172
Figura 24	Cambios en la media \bar{X}_F y varianza genotípica (σ_g^2) en función de la endogamia, con aditividad ($A1 = A2$) 174

	Página
Figura 25	Tipos de interacción genotipo x ambiente I: Ausencia de interacción. II: Interacción de tipo cuantitativa, III Interacción de tipo cualitativa 184
Figura 26	Estabilidad biológica y agronómica de dos variedades En el eje horizontal se presenta el índice ambiental que mide la productividad en cada ambiente y en el eje vertical la respuesta de cada variedad 186
Figura 27	Metodologías de campo para evaluar estabilidad y/o adaptabilidad 188
Figura 28	Diferentes situaciones de estabilidad ambiental. La variedad B ($b=1.0$) es el tipo de variedad más deseable 191
Figura 29	Respuesta de variedades mejoradas y criollas a condiciones favorables 192
Figura 30	Efectos de las desviaciones sobre la línea de regresión en la predicción del comportamiento de dos variedades 194
Figura 31	Selección masal simple en una población autógama nativa 206
Figura 32	Selección masal múltiple en una población autógama nativa 207
Figura 33	Esquema de selección utilizado en los experimentos de Johanssen (1903) 210
Figura 34	Selección individual con prueba de progenie en poblaciones autógamas 212
Figura 35	Esquema del método genealógico 228
Figura 36	Esquema del método poblacional o masal 232
Figura 37	Esquema del retrocruzamiento para transferir un gen dominante (MiMi), en tomate 237
Figura 38	Esquema del retrocruzamiento para transferir el gen recesivo (sp sp), en tomate 238
Figura 39	Esquema del retrocruzamiento recurrente 239
Figura 40	Esquema del método para producir variedades multilineales 249
Figura 41	Esquema del método de la descendencia de semilla única o S.S.D. 254
Figura 42	Uso del método genealógico y S.S.D., según propuesta de Casali y Tigchelaar (1975) 255
Figura 43	Esquema del método S.H.D. (Single Hill Descent) 256
Figura 44	Esquema del método M.S.D. (Multiple Seed Descent) 258
Figura 45	Esquema de selección masal simple 270
Figura 46	Esquema de la selección masal estratificada 276
Figura 47	Efecto de la selección realizada por Hopkins para alto y bajo contenido de aceite y proteína, en la variedad de maíz "Burr White". 281
Figura 48	Esquema de la selección entre y dentro de familias de medio hermanos en ambos sexos, usando semillas de reserva. 283
Figura 49	Esquema de selección entre y dentro de familias de medio hermanos en un solo sexo, sin usar semillas de reserva. 288
Figura 50	Esquema del método de selección entre y dentro de familias de hermanos completos. 290
Figura 51	Esquema de la selección recurrente recíproca de familias de medios hermanos 301
Figura 52	Esquema de la selección recurrente recíproca en familias de hermanos completos. 304

	Página
Figura 53	Efecto de la resistencia vertical sobre el desarrollo de la enfermedad 333
Figura 54	Efecto de la resistencia horizontal sobre el desarrollo de la enfermedad: resistencia horizontal de la variedad A,B,C. 336
Figura 55	Efecto de la resistencia horizontal y vertical, separadas y combinadas. 337
Figura 56	Cultivo de polen de arroz (Adaptado de Cornejo y Primo, 1984) 365
Figura 57	Cultivo de anteras de arroz (Adaptado de Cornejo y Primo, 1984) 366
Figura 58	Comparación entre el método de producción línea homocigotas por autofecundación y el método de cultivo de anteras 368
Figura 59	Producción de nuevas líneas a través de las técnicas haploides 369
Figura 60	Fusión de protoplastos de tomate y papa, con la formación del híbrido interespecífico (Adaptado de Lisei de Sá, 2000) 372
Figura 61	Representación esquemática de la producción de variantes somaclonales 374
Figura 62	Estrategia de mejoramiento para producir nuevos cultivares, usando variación somaclonal 375
Figura 63	Producción de semilla sintética a través de embriogénesis somática directa e indirecta, a partir del embrión nuclear o cigótico 377

1. Introducción

El mejoramiento de la productividad, calidad y adaptación de los cultivos se puede conseguir, básicamente, de tres maneras:

- Por el mejoramiento de las condiciones ambientales a través de prácticas correctas de producción o del manejo adecuado de los insumos, tales como suelo, fertilizantes, agua, pesticidas.
- Por el uso de semillas genéticamente superiores, que resultan de los programas de mejoramiento.
- Por el aprovechamiento simultáneo del mejoramiento genético y ambiental.

Para ilustrar estas estrategias se consideran los siguiente ejemplos:

- El ataque de un hongo a un cultivo puede ser prevenido con fungicidas (mejoramiento ambiental) o con la siembra de una variedad resistente (fruto del mejoramiento genético). El último proceso probablemente es el más económico.
- En trigo, el único proceso económicamente viable de combate a las enfermedades es la siembra de líneas o variedades resistentes (mejoramiento genético).
- El maíz es un cereal que siempre viene mejorado genéticamente, constantemente aparecen nuevos híbridos y variedades. El mejoramiento ambiental, sin embargo, también puede dar buenos resultados (modo más adecuado de siembra, fertilización, riego etc.).
- El aceite existente en el embrión del maíz tiene gran importancia industrial. Actualmente, existe la necesidad de formar variedades con mayor contenido de aceite (mejoramiento genético). Cambios en las condiciones ambientales, en los cultivos de maíz (fertilización, agua, etc.) no conseguirán provocar aumentos palpables en la cantidad de aceite de las semillas. El mejoramiento genético, en este caso, es el único medio de obtener tal aumento. Desde el punto de vista de los agricultores, las variedades mejoradas genéticamente ofrecen uno de los medios más efectivos, en términos de costos de producción, para aumentar el rendimiento y la calidad de los cultivos. Los ingenieros agrónomos, biólogos y

ambientalistas se sienten atraídos al mejoramiento genético por una razón muy importante: el rendimiento y calidad de los productos vegetales pueden ser incrementados mediante el uso de la genética, sin incurrir en los riesgos que a menudo acompañan el uso de sustancias químicas contaminantes, como fertilizantes y plaguicidas. El fitomejoramiento, en otras palabras, genera tecnología limpia, no contaminante.

El fitomejoramiento, en un sentido amplio, es el arte y la ciencia de alterar o modificar la herencia de las plantas para obtener cultivares (variedades o híbridos) mejorados genéticamente, adaptados a condiciones específicas, de mayores rendimientos económicos y de mejor calidad que las variedades nativas o criollas. En otras palabras, el fitomejoramiento busca crear plantas cuyo patrimonio hereditario esté de acuerdo con las condiciones, necesidades y recursos de los productores rurales, de la industria y de los consumidores, o sea de todos aquellos que producen, transforman y consumen productos vegetales.

El fitomejoramiento, entendido como el arte de selección de plantas, ha sido practicado por el hombre desde el comienzo de la agricultura, aproximadamente desde hace 11.000 años atrás. Sin embargo, el fitomejoramiento como ciencia, como algo creativo, empezó con el redescubrimiento de las leyes de Mendel, en 1900, por parte de Correns, De Vries y Tschermak.

El fitomejoramiento, como ciencia aplicada, es una sola, a pesar de que se fundamenta o se refuerza en un conjunto de disciplinas básicas tales como la genética, biología molecular, botánica, citología, biometría, fisiología, fitopatología, entomología, suelos, clima, nuevas biotecnologías, y en el conocimiento del medio socioeconómico donde se van a utilizar los nuevos cultivares.

El fitomejorador necesita obtener toda la información posible acerca del cultivo que va a mejorar y de las condiciones socioeconómicas del medio donde se van a utilizar los nuevos cultivares. Debe construir un programa consistente de largo alcance, "vivir" con su cultivo, "amar un poco" sus selecciones, variedades o híbridos pero sin sobredimensionarlos porque probablemente no son tan buenos como él cree. Además debe ser receptivo y hacer que los resultados lleguen a la comunidad.

Algunos fitomejoradores casi nunca entregan genotipos mejorados porque siempre están esperando producir la "mejor" variedad o el "mejor" híbrido. Se debe pensar que el fitomejoramiento implica un proceso de avances progresivos y que por lo tanto esto no va a ocurrir. Se debe entregar al público, la variedad o híbrido mejorado (aunque no el "mejor") para su uso y beneficio. La sociedad no se beneficia de los materiales mejorados que permanecen guardados en los centros experimentales.

Últimamente y con el auge de las nuevas biotecnologías, se ha pretendido crear una división entre el fitomejoramiento convencional o tradicional y el fitomejoramiento no convencional o realizado a través de las nuevas biotecnologías. Esto no es correcto y menós aún afirmar que el fitomejoramiento propiamente dicho pronto sería reemplazado por las nuevas biotecnologías. La biotecnología es una herramienta más, como lo son la genética, la fisiología, la biometría, que ayudará grandemente a la producción de nuevos cultivares. Los fitomejoradores, biotecnólogos vegetales, fisiólogos, fitopatólogos, deben fortalecer los equipos multidisciplinarios de trabajo, complementarse para enfrentar problemas de mutuo interés. Se deben olvidar las rivalidades o competencias entre fitomejoradores y biotecnólogos vegetales, pues ambos, trabajando armoniosamente, buscan las mismas metas u objetivos.

Todos los científicos dedicados a la producción agrícola deben comprender que la lucha por la producción de alimentos, para una población humana creciente, se ganará o perderá en los campos experimentales y en las fincas de los agricultores; los laboratorios serán solamente espacios para acelerar o incrementar la eficiencia de esta lucha.

1.1 Justificación y logros del fitomejoramiento

La alimentación humana depende en un 93% de los productos vegetales y en un 7% de los productos animales, pero éstos provienen indirectamente de las plantas. El 99% de la comida es producida en tierra firme y sólo el 1% lo es en los océanos y en las aguas interiores. El 80% de la población mundial utiliza exclusivamente plantas o derivados de éstas para el tratamiento de las diferentes enfermedades; alrededor de 7.000 compuestos químicos medicinales provienen de especies vegetales. Combustibles, materiales de construcción, ropa, insecticidas, herbicidas, también se derivan de las especies vegetales. Al conocer la gran importancia de las plantas, no es sorprendente que el hombre se haya preocupado desde hace muchos años atrás -y siga preocupándose- por obtener genotipos seleccionados o mejorados para satisfacer sus necesidades.

Los avances logrados en la producción de alimentos a partir de 1900 han sido progresivos y, sin duda sorprendentes para beneficio tanto de los agricultores como de los consumidores. El mejoramiento vegetal ha dado origen a variedades o híbridos cada vez más productivos con mayor resistencia a hongos, bacterias, virus, insectos, frío, calor, sequía, acidez, salinidad, y con gran adaptación a las diferentes condiciones en donde es posible el desarrollo de la agricultura.

Cientos de millones de hectáreas se cultivan hoy en día en el mundo con semillas de variedades o híbridos mejorados que producen entre 150 a 500 por ciento

más que las variedades cultivadas a comienzos del siglo xx, hecho que permite el suministro de alimentos y materia prima para la creciente demanda, la cual en la década de 1980 fue superior 210 veces a la existente en la década de 1900.

En el último siglo, el fitomejoramiento basado en métodos de hibridación entre diferentes variedades de la misma especie, junto con métodos especiales de selección en generaciones segregantes subsecuentes, ha alcanzado extraordinarios resultados que han repercutido considerablemente en la producción agrícola mundial. En muy pocos casos, la selección de mutantes (naturales o inducidos) o la utilización de plantas transgénicas han producido resultados tan espectaculares, hasta el momento.

A finales del siglo xix, las variedades de remolacha azucarera contenían alrededor del 9% de azúcar; hoy existen variedades con más del 20%. En la década de 1940, las variedades de girasol contenían alrededor del 30% de aceite, mientras los híbridos actuales contienen 50%, y algunas líneas poseen más del 60% de aceite. En la primera mitad del siglo XX, el rendimiento máximo del maíz era de 5.0 t/ha en Estados Unidos y en Europa; el rendimiento máximo actual excede las 20.0 t/ha. Las variedades de trigo de las décadas de 1960 y 1970 rendían entre 6.0 y 8.0 t/ha; actualmente las nuevas variedades exceden las 10.0 t/ha. Similares resultados se han logrado con muchos otros cultivos. En el Cuadro 1 se presenta el rendimiento máximo alcanzado y la relación entre el rendimiento máximo y el rendimiento promedio para algunos cultivos; en él se pueden observar las ganancias espectaculares obtenidas por el uso de nuevas variedades acompañadas de factores ambientales favorables.

Además se han producido desarrollos portentosos en una gran cantidad de cultivos tales como hortalizas, frutales, ornamentales y especies industriales (caña de azúcar, café, palma africana, algodón, caucho, etc.).

Los resultados del fitomejoramiento han sido extraordinarios, especialmente para que el mundo pueda tener alimento y materias primas para la industria. Ninguna actividad ha sido, es y será tan lucrativa para un país como el mejoramiento genético de plantas y animales.

El número de cultivares nacionales disponibles, de una especie determinada, en un país puede ser considerado como medidor del grado de desarrollo de su agricultura. A medida que ella crece, más cultivares son producidos. Las variedades pasan a tener cada vez más especificidad, más desarrollo y distribución geográfica más estrecha.

Considerando que las condiciones generales de la vida económica y agrícola de un país están en constante evolución o alteración, se puede afirmar que el mejo-

ramiento genético es una actividad que no cesará jamás. Siempre habrá la necesidad de producir nuevas variedades para atender a las nuevas demandas de tecnología.

Cuadro 1. Rendimiento máximo alcanzado y relación entre rendimiento máximo y rendimiento promedio de algunos cultivos (Borojevic, 1990).

Especie	Rendimiento máximo (t/ha)	Relación entre rendimiento máximo y rendimiento promedio
Maíz	23.9	4.3
Sorgo	21.5	6.5
Arroz	14.4	5.8
Trigo	14.1	2.3
Cebada	11.4	6.2
Avena	10.6	3.9
Soya	7.4	3.5
Papa	94.1	2.4
Remolacha azucarera	120.0	3.0
Caña	150.0	3.0

El mejoramiento genético genera ciencia y tecnología nacional y por lo tanto es obligatorio considerarlo en las diferentes estrategias de desarrollo e independencia agrícola y tecnológica del país.

1.2 El fitomejoramiento en Colombia

En Colombia se desconoce cuándo comenzó la investigación en fitomejoramiento. Se supone que las investigaciones se iniciaron al fundarse las primeras estaciones experimentales del Instituto Colombiano Agropecuario-ICA, tales como la de Palmira, Armero, la Picota, Tulio Ospina, Aracataca y San Joaquín, en las décadas de 1930 y 1940.

El convenio firmado entre el Gobierno Nacional y la Fundación Rockefeller en 1950 marcó una nueva etapa en las investigaciones sobre fitomejoramiento en Colombia. Correspondió a tal institución internacional organizar las actividades regionales de fitomejoramiento en maíz, frijol, trigo, cebada, avena, papa y arroz, las cuales quedaron bajo la dirección de la Oficina de Investigaciones Especiales del Ministerio de Agricultura.

Posteriormente aparecieron los centros privados de investigación tales como Cenicafé, Cenicaña, Cenipalma y Cenibanano y la Universidad Nacional de Colombia, cuyos programas de fitomejoramiento buscan producir genotipos mejorados y generar tecnología para algunos cultivos de interés y de importancia para el país.

La contribución del fitomejoramiento al desarrollo agrícola nacional se puede ilustrar por un sinnúmero de ejemplos relacionados con el incremento de caracteres agronómicos deseables en muchos cultivos y que han repercutido en el mejoramiento socioeconómico del pueblo colombiano.

Entre 1950 y 1960, el rendimiento promedio del maíz era de 0.5 t/ha; actualmente el rendimiento récord excede las 10.0 t/ha. En estos cambios espectaculares tuvo mucho que ver el antiguo programa de maíz del ICA. Las variedades de frijol de los años 50 y 60 rendían aproximadamente 0.4 t/ha; actualmente, las nuevas variedades exceden de 1.5 t/ha. Nuevamente el ICA a través del programa de leguminosas tuvo mucho que ver en este cambio.

El programa de mejoramiento genético de Cenicafé logró cambiar los rendimientos de 0.6 t/ha a 6.0 t/ha mediante la introducción de la variedad Caturra y adaptación de otras tecnologías de manejo, y últimamente con la variedad Colombia (resistente a la roya) ha hecho posible el cultivo de café en Colombia; además de ahorrarle al país 50.000 millones de pesos/año por la disminución en el uso de fungicidas.

Las variedades de caña en las décadas de los años 40 y 50 rendían aproximadamente entre 50.0 y 60.0 t/ha; actualmente las nuevas variedades exceden las 120 t/ha; el ICA y Cenicaña tienen responsabilidad en este espectacular cambio.

Las antiguas variedades de arroz rendían aproximadamente 1.2 t/ha; hoy las nuevas variedades rinden aproximadamente entre 9.0 y 12.0 t/ha. Los programas de arroz del ICA y del CIAT son en gran parte responsables de estos incrementos.

El programa de investigación "Mejoramiento genético y producción de semillas de hortalizas" de la Universidad Nacional de Colombia-Sede Palmira, en los últimos años ha entregado al horticultor colombiano los siguientes cultivares mejorados: Unapal-Arreboles (tomate tipo chonto), Unapal-Serrano (pimentón), Unapal-Bolo Verde (zapallo procedente de *Cucurbita moschata*), Unapal-Mandarino (zapallo procedente de *Cucurbita maxima*), Unapal Precbso (cilantro) y Unapal-Milenio (habichuela), los cuales sin lugar a dudas están incrementando el bienestar del agricultor y del consumidor.

Otra contribución significativa del fitomejoramiento ha sido el desarrollo en el país de la industria de semillas certificadas. Este proceso de la certificación se

inició en 1953, cuando se vendieron 65.0 toneladas de semillas de maíz. En la actualidad hay más de 50 empresas autorizadas para vender semilla certificada de muchos cultivos.

Si en el campo investigativo el fitomejoramiento le ha dado al país tantos resultados positivos, en el de la educación su contribución ha sido fructífera. En el Programa de Estudios para Graduados en Ciencias Agrícolas (PEG), adscrito a la Universidad Nacional y al Instituto Colombiano Agropecuario, se tuvo la Maestría en Genética y Fitomejoramiento, cuyo fin primordial fue capacitar a profesionales, con conocimientos teóricos suficientes para afrontar los problemas relacionados con la creación de nuevos genotipos, adaptados a las condiciones, necesidades y recursos del agricultor colombiano. Se formaron aproximadamente 50 magísteres entre 1967 y 1980, fecha en la cual desapareció el PEG.

Posterior a la desaparición del PEG, la Universidad Nacional de Colombia, en 1987, a través de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de Palmira y la Facultad de Agronomía de Bogotá, asumió la responsabilidad de seguir formando investigadores a nivel de Magíster y Doctorado en fitomejoramiento y en sistemas de producción de semillas. Solamente en la Sede de Palmira y hasta diciembre de 2000 se habían graduado 50 Magísteres en fitomejoramiento y 15 Magísteres en sistemas de producción de semillas.

1.3 Objetivos básicos del fitomejoramiento

El fitomejorador debe tener claramente definidos los objetivos que han de ser alcanzados en su trabajo investigativo. Esos objetivos varían de acuerdo con la especie, estado de mejoramiento en que ella se encuentre y especialmente con las condiciones, necesidades y recursos del agricultor, procesador y consumidor que van a utilizar los cultivares mejorados.

En términos generales se puede decir que el fitomejoramiento busca producir nuevos cultivares con:

1. Mayor capacidad de adaptación: Colombia tiene muchas áreas marginales para la agricultura. Un cierto grado de adaptabilidad a suelos con problemas o a regiones con irregularidades hídricas daría mayor seguridad al productor, reduciendo los riesgos en su labor. Claro está que la genética no puede realizar milagros, como por ejemplo el desarrollo de cultivares con buen rendimiento, sin que sea necesario la aplicación de fertilizantes, agua, etc. Lo que se enfatiza aquí es la posibilidad de producir plantas menos exigentes y más rústicas, para actividades agrícolas en regiones difíciles, desde el punto de vista de suelo y clima.

2. Mayor producción por planta y/o unidad de superficie: Aumento en la eficiencia fisiológica de las plantas, mejor aprovechamiento de los recursos del ambiente y de los diferentes insumos o mejora de los componentes del rendimiento, puede conducir a alcanzar este objetivo.
3. Mayor calidad de los productos vegetales: Aumento en la cantidad y calidad de carbohidratos y proteínas; incremento en el contenido de vitaminas y minerales; modificación de formas, colores, sabores, tamaños, etc., conducen a mejorar la calidad.
4. Mayor resistencia o tolerancia a enfermedades e insectos plagas: desarrollando genotipos con tales características se reducen los costos de producción y la necesidad del control químico con todas las ventajas ecológicas y de salud que esto supone.
5. Caracteres agronómicos de importancia modificados, por ejemplo: mayor macollamiento, reducción de la altura de planta, mayor resistencia al volcamiento, menor altura de carga, etc.
6. Mayor velocidad de desarrollo, que permita cosechar el producto en el menor tiempo posible. De este modo se puede aprovechar el suelo más intensamente durante el año.
7. Respuestas específicas al nivel tecnológico del productor rural que los utilizará. En nuestro país existen diferencias marcadas entre los productores rurales: los que practican la agricultura como una empresa comercial y los pequeños productores cuya agricultura es de subsistencia. Los cultivares para un tipo de productor no son adecuados para el otro.
8. Respuestas positivas a los sistemas de cultivos asociados: Esta práctica, muy común entre nosotros, consiste en efectuar cultivos con más de una especie coexistiendo en la misma área. De acuerdo con la especie se necesita que ella sea mejorada genéticamente, para resistir o tolerar la asociación y la competencia. Dentro de esta gama amplia de objetivos, le corresponde al fitomejorador identificar y establecer las prioridades del programa del fitomejoramiento para concentrar sus esfuerzos en ellas.

1.4 Etapas básicas del fitomejoramiento

La naturaleza genética de un nuevo cultivar determina en gran parte las etapas básicas del proceso de mejoramiento. Igualmente, la biología de la reproducción de la especie incide en las estrategias de mejoramiento.

El nuevo cultivar puede ser:

Híbrido simple: Cultivar constituido por una población homogénea con individuos heterocigotos y que se caracterizan por el vigor y la uniformidad. Este cultivar está indicado para una agricultura de mercado como el maíz, sorgo, cebolla, "brásica", cucúrbita, tomate etc. Son viables en especies alógamas y autógamas.

Híbrido varietal: Cultivar formado por una población heterogénea y heterocigota, con expresiones diversas de vigor híbrido. Es un material de mayor adaptación.

Variedad sintética o de polinización abierta: Los cultivares pueden ser compuestos de una mezcla estable de individuos hetero y homocigotos. Estos cultivares se adecuan más a agricultores con poco acceso a la tecnología. Ocurren en poblaciones alógamas,

Línea pura: Constituida por un genotipo homocigoto y que forma poblaciones homogéneas como las que se presentan en autógamas como en el trigo, soya, arroz, frijol, tomate, etc.

Compuestos varietales: Resultan de la mezcla de diversas líneas puras con cierto grado de uniformidad fenotípica.

Clones con diferente constitución genética: Ocurre en especies que permiten la reproducción vegetativa como caña de azúcar, yuca, cítricos, papa, etc.

En la producción de los anteriores cultivares se pueden presentar dos situaciones:

Cuando el fitomejorador tiene la esperanza de que el genotipo superior ya fue originado naturalmente y entonces su trabajo se reduce a encontrarlo y multiplicarlo.

Cuando los tipos superiores no existen, entonces el fitomejorador debe producirlos por medio de cruzamientos dirigidos, mutaciones o ingeniería genética. Aquí el objetivo sería reunir en una planta o conjunto de plantas el mayor número posible de genes ventajosos para la actividad agrícola, o producir artificialmente el carácter que no existe en la naturaleza.

La materia prima del mejoramiento está constituida por los genes que se encuentran dispersos en las plantas de una especie. El trabajo del fitomejorador se concentra en reunir una gran cantidad de genes favorables en las plantas de una variedad por medio de cruzamientos, esperando recombinar esos genes y obtener así nuevos genotipos.

El fitomejorador puede cruzar plantas, dos a dos; cruzar una con varias otras, autofecundarla y así sucesivamente, con miras a producir nuevas combinaciones génicas.

Cuando los genes deseados no se encuentran en variedades preexistentes el fitomejorador debe echar mano de las especies silvestres afines; éstas son agrónomicamente inadecuadas, interesando sólo algunos pocos genes. Así, solamente después de una larga secuencia de cruzamientos y selecciones, el fitomejorador podrá incorporar en su nueva variedad aquellos pocos genes deseables del tipo silvestre.

En la fase siguiente, después de los cruzamientos, los nuevos tipos son sometidos a pruebas cuidadosas de laboratorio y de campo, para identificar las nuevas combinaciones génicas interesantes. A medida que los nuevos tipos mejorados van siendo identificados los experimentos deben seguir aumentando en precisión y cubrimiento geográfico. El fitomejorador mide sus progresos cuando evalúa y comprueba la superioridad de los materiales en los centros experimentales y sobre todo en las fincas de los agricultores. Una vez conocida la superioridad agronómica y establecidas sus ventajas se procede a la distribución del nuevo cultivar.

1.5 Planeación de un programa de fitomejoramiento

En la planeación de un programa de fitomejoramiento se deben tener en cuenta los siguientes aspectos:

1.5.1 Definición de objetivos y prioridades

- Conocer las necesidades, condiciones y recursos del agricultor, intermediario, procesador y consumidor.
- Conocer muy bien los problemas existentes en la zona donde se va a utilizar el nuevo cultivar.

1.5.2. Realizar un inventario de lo que ya fue hecho

- Hacer una evaluación en la literatura publicada de lo que ya fue investigado con el fin de evitar repeticiones.
- Consultar a otros fitomejoradores, productores de semillas, etc. porque muchas veces todo lo que ha sido investigado sobre un determinado asunto todavía no ha sido publicado y por lo tanto no será encontrado en la literatura.

1.5.3. Identificación de la variabilidad de la especie

- Saber el origen, evolución, distribución geográfica y aspectos etnobotánicos de la especie.
- Conocer la variabilidad de los cultivares producidos en diferentes programas de fitomejoramiento.

- Conocer las variedades locales: son materiales que están siendo cultivados por los agricultores tradicionales y que no han sido trabajados en programas de fitomejoramiento. Se debe verificar el potencial de algunas de las variedades locales como material básico (germoplasma) para el programa de mejoramiento.
- Colectar y estudiar las especies silvestres o afines y establecer la capacidad de hibridación (flujo genético) entre ellas con el fin de promover la transferencia genética hacia la especie cultivada (introgresión genética).
- En caso de que no exista el carácter deseado en toda la variabilidad natural existente de la especie, se debe considerar la posibilidad de utilizar la ingeniería genética o la inducción de mutaciones, como último recurso.

1.5.4. Conocimiento profundo de la especie

- Morfología, taxonomía, aspectos ecológicos, genéticos, moleculares, agronómicos, principales enfermedades y plagas que la afectan y modifican la expresión de su potencial productivo.

El sistema de reproducción de la especie determina la estructura genética de las poblaciones. El método de mejoramiento es escogido, en gran parte, con base en el sistema de reproducción de la planta o en la capacidad de cruzamiento natural que ocurre en el lugar donde se practica el mejoramiento.

1.5.5. Estudio de la base genética

- Tipo de herencia del carácter.
- Expresión del carácter y su influencia ambiental.
- Eficiencia de los diferentes métodos de mejoramiento.

1.5.6. Conocimiento de las técnicas o métodos de mejoramiento

1.5.7. Conocimiento perfecto de los componentes del rendimiento

Es de mucho interés conocer la forma como están asociados los diferentes caracteres de la planta, especialmente para determinar la influencia de ellos en el rendimiento o en otro carácter de interés.

De acuerdo con los aspectos anteriormente mencionados con el nivel de desarrollo del cultivo y con los recursos materiales y económicos se procede a dar inicio al programa de mejoramiento.

1.6 Características de los programas de fitomejoramiento

- 1.6.1 El principal factor que garantiza el éxito del fitomejoramiento es la continuidad. Al discontinuar mucho material se pierde y se alarga el tiempo para entregar materiales mejorados.
- 1.6.2 Debe ser conducido en condiciones locales, teniendo en cuenta las características agroecológicas, económicas y sociales de la zona donde se van a utilizar los cultivares mejorados.
- 1.6.3 Conocimiento amplio por parte de los fitomejoradores de la genética, fisiología, enfermedades, plagas, clima, mercado, relacionados con el cultivo.
- 1.6.4 Debe trabajar con gran número de genotipos.
- 1.6.5 Es una actividad cuyos resultados se obtienen a mediano o largo plazo.
- 1.6.6 Requiere recurso humano capacitado, infraestructura apropiada y suficientes recursos financieros.
- 1.6.7 Los productos del fitomejoramiento deben ser evaluados continuamente por la comunidad agrícola.
- 1.6.8 Debe ser conducido mirando al futuro. Se necesitan en promedio siete años para producir nuevas variedades. Hay que predecir el futuro, resolver los problemas del mañana.
- 1.6.9 Debe producir altos beneficios sociales y/o económicos, acordes con las inversiones efectuadas y el impacto de los cultivares en los diferentes sectores.

2. La seguridad alimentaria y el fitomejoramiento

2.1 Seguridad o inseguridad alimentaria

La seguridad alimentaria, entendida como la producción y disponibilidad de alimentos para la población humana, es un tema candente y de permanente actualidad para la comunidad nacional e internacional. Está asociada estrechamente a dos retos o desafíos, de complicada o difícil respuesta:

- ¿Cómo producir suficientes alimentos, en forma económica y ambientalmente sostenible, para una población creciente?
- ¿Cómo distribuir el alimento en forma equitativa?

Estos desafíos implican que para eliminar el hambre de una población mundial en continuo crecimiento, se debe utilizar, por parte de la comunidad internacional y de los Estados una multiplicidad de estrategias científicas, tecnológicas, políticas, económicas y sociales. Por supuesto, la investigación científica ha jugado y jugará un papel importante en el incremento de los rendimientos y producción de varios cultivos, especialmente los cereales, en muchos países con deficiencias alimentarias. Sin embargo, aunque la producción mundial de alimentos se ha más que triplicado en las últimas tres décadas, la famosa "revolución verde" en la producción de cereales no ha solucionado el problema de desnutrición crónica de cientos de millones de personas, agobiadas por la pobreza alrededor del mundo.

El hambre, que aún brota endémicamente en algunas regiones del globo, no se deriva tanto de la falta de alimentos, sino de fallas en los sistemas de distribución y de situaciones sociales, políticas y económicas, tales como el desempleo y la inflación, que determinan el bajísimo poder adquisitivo de dichas poblaciones e impiden el acceso equitativo a los alimentos.

En el mundo no hay seguridad alimentaria si se consideran la distribución y acceso equitativo a los alimentos: en 1990, 15 millones de personas murieron por falta de alimentos; 800 millones, todas del Tercer Mundo, sufrían de desnutrición crónica y 200 millones de niños menores de cinco años poseían peso inferior al normal. Por lo visto, la inseguridad alimentaria es un problema de grandes dimen-

siones en el mundo, sobre todo en los países subdesarrollados que son los más pobres.

Las tres especies que suministran el 66% de las calorías y proteínas a la población mundial (maíz, trigo, arroz) se cultivan en su gran mayoría en los países desarrollados y son las multinacionales las que controlan el 90% del mercado mundial de estos cereales. Los países subdesarrollados dependen cada vez más de las importaciones masivas de cereales y otros productos agrícolas lo cual aumenta su inseguridad alimentaria. Parece increíble que países como Colombia, que tienen condiciones favorables para autoabastecerse y exportar excedentes agrícolas en grandes cantidades, compren sus alimentos en los países del Norte.

La comida de la humanidad se sustenta en una base sumamente estrecha de especies vegetales: solamente en 20 de 250.000 especies reportadas. Y lo más grave es que el germoplasma de éstos y otros cultivos de importancia o promisorios, es decir, la materia prima para producir los cultivares (variedades o híbridos) que necesita y necesitará el mundo para producir su comida está en su gran mayoría en los países del Norte o en las multinacionales.

La inseguridad alimentaria de los países del Tercer Mundo se debe a uno o varios de los siguientes factores: no producen sus alimentos básicos (casi toda la comida es importada), acceso inequitativo a los alimentos (no tienen dinero con qué comprarlos), el manejo del germoplasma (materia prima para producir los cultivares adaptados a las condiciones y necesidades de los países pobres) está bajo control de los países del Norte, multinacionales o institutos de investigación internacional, la alimentación se sustenta en pocas especies vegetales, impuestas por la cultura del Norte; no han sabido aprovechar la inmensa riqueza que existe en las naciones en proceso de desarrollo.

2.2. El crecimiento de la población y la demanda de alimentos

La población mundial crece a un ritmo acelerado, a pesar de las medidas de control de natalidad adoptadas en la mayoría de los países. Las naciones desarrolladas presentan una tasa de crecimiento cercana al cero por ciento, mientras que los países del Tercer Mundo muestran un dos por ciento o más.

Para tener una idea del incremento poblacional que experimenta el mundo, se manejan las siguientes cifras: en 1914 había solamente 1.600 millones de bocas por alimentar; hoy, en 2002, existen 6.200 millones. La población mundial, en promedio, está creciendo a una tasa de 1.000 millones por década. Una proyección media es que la población mundial alcanzará los 8.300 millones en el 2025; 10.000 millones en el 2050; esperando que se estabilice en cerca de 11.000 millones a finales del siglo XXI.

Para atender la demanda de alimentos de esta población creciente, se necesita incrementar los rendimientos de los cereales en un 80%, durante el período 1990 y 2025. ¿Será posible alcanzar esta meta, si se tiene en cuenta que los altos rendimientos de los cereales obtenidos en la revolución verde, hace treinta años, no han sido modificados significativamente hasta el momento?

La población de América Latina y el Caribe es de 500 millones de personas. Para el 2020 será de 700 millones. Durante este período, la demanda de alimento aumentará en un 61% y la posibilidad de incrementar el área agrícola es del 12%. De nuevo, incrementar los rendimientos por unidad de área es la salida o el reto que se debe enfrentar.

2.3. ¿Cómo alimentar un mundo con 10.000 millones de habitantes?

El reto de producir comida en forma económica y ambientalmente sostenible, para satisfacer las necesidades crecientes de la población, debe ser afrontado con todas las herramientas científicas disponibles por parte del hombre, sin excluir alguna. Afortunadamente, la investigación agrícola, los avances en producción y los esfuerzos de los agricultores de todo el mundo han logrado mantener la producción de alimentos por delante del incremento de la población mundial. Un ejemplo claro son los resultados de la revolución verde en cereales, que lograron triplicar los rendimientos por unidad de área. Sin embargo, no habrá una solución definitiva de la inseguridad alimentaria mundial hasta que se adopten medidas que permitan un balance racional entre producción, acceso a los alimentos y un crecimiento de la población humana.

La producción de alimentos o seguridad alimentaria para diez mil millones de habitantes es un gran reto que puede abordarse, desde el punto de vista científico, por uno o varios caminos.

2.3.1 Diversificar los cultivos empleados en la alimentación humana

La comida del mundo no puede seguir dependiendo de tan sólo veinte especies de las 250.000 descritas hasta el momento. Los países del Tercer Mundo deben reducir sustancialmente su dependencia de productos alimenticios producidos en los países del Norte. Explorar las inmensas posibilidades que les brindan las especies nativas del trópico, como fuentes de energía, proteína, vitaminas y minerales. Los llamados "cultivos menores", las frutas y hortalizas tropicales deben jugar un papel estratégico en la dieta y en la economía de los habitantes de los países subdesarrollados pues la conservación y utilización sostenible de estos recursos genéticos es crucial para su bienestar social y económico.

2.3.2 Incrementar los rendimientos en las actuales tierras

Aunque todavía existen vastas áreas que se pueden llevar a producción en Suramérica y África, muchos de los incrementos proyectados en la producción alimentaria tendrán lugar en las tierras actualmente en producción.

Se debe utilizar la riqueza del germoplasma para seleccionar genotipos con mayor eficiencia metabólica, con pérdidas reducidas de energía debidas a la fotorrespiración o con arquitectura de planta que favorezca el componente reproductivo en lugar del vegetativo en aquellas especies en las que no se utiliza la biomasa producida. La biología molecular jugará un papel decisivo en incrementar la eficiencia de los programas de mejoramiento genético y en aprovechar al máximo la diversidad genética presente en el planeta.

En el pasado, se buscaba seleccionar genotipos capaces de responder muy bien a la aplicación masiva de fertilizantes, pesticidas y herbicidas para conseguir las producciones máximas posibles, con un costo económico aceptable. Hoy, y en el futuro inmediato, las estrategias de mejoramiento deberán tener en cuenta los problemas relativos a la contaminación derivados de las actividades agrícolas y extra agrícolas. Por lo tanto, no es suficiente buscar una producción absoluta máxima posible, sino que se necesitará seleccionar genotipos que permitan conservar una elevada producción pero con un uso más limitado de fertilizantes, pesticidas y riesgos. ¡Tamaño reto!

2.3.3 Incrementar la frontera agrícola

Para continentes densamente poblados como Europa y Asia, la posibilidad de abrir nuevas tierras a la agricultura es casi imposible. Esta estrategia sería parcialmente posible en Suramérica y África, donde existen grandes extensiones inexploradas, pero solamente algunas pocas tierras de éstas podrían ser incorporadas a la producción agrícola debido a la fragilidad de sus suelos y del ecosistema en general.

2.3.4 Nuevas tecnologías

El mejoramiento genético convencional ha producido una gran cantidad de variedades e híbridos que han contribuido a incrementar el rendimiento, calidad, estabilidad de la producción y el mejoramiento del campo. Sin embargo, en los últimos treinta años no se han logrado aumentos significativos en los rendimientos, sobre todo en los cereales.

La biotecnología, especialmente la ingeniería genética, puede ser una ventana a través de la cual se pueda investigar nuevos "genes maestros" para alto rendimiento.

to potencial, eliminando los efectos confusos de otros genes, además de incorporar genes de otras especies biológicas para mejorar la estabilidad y calidad de los productos vegetales.

3. Origen, diversidad y evolución de las plantas cultivadas

3.1. Proceso histórico

Alexander von Humboldt y luego Alfonso de Candolle, en el siglo XIX, fueron los primeros investigadores en hacer referencia al origen de las especies domesticadas. Desde ese entonces el tema ha sido muy debatido por la comunidad científica internacional pero todavía existen dudas sobre cuándo, cómo, dónde y por qué el hombre comenzó a domesticar y cultivar plantas.

El hombre habita la tierra desde hace dos millones de años. En los primeros años de su historia, dependió exclusivamente de la naturaleza para obtener su alimento: era esencialmente cazador de animales y cosechador de plantas. El hombre primitivo fue nómada y posiblemente experimentó casi todos los recursos vegetales, convirtiéndose en un perito en distinguir plantas que le servían para su alimentación. Dedicaba mucho tiempo a buscar alimentos y seguramente aguantó hambre durante el período pre-agrícola.

Aproximadamente hace 11.000 años empezaron a cambiar los hábitos humanos para conseguir alimento: el hombre pasó de ser cazador-cosechador a productor de alimentos. Aparece la agricultura y el hombre se convierte en sedentario. Al principio tenía que complementar el alimento producido con el que obtenía de la caza y la cosecha natural, pero, gradativamente se tornó menos dependiente de las fuentes naturales de alimento, a medida que mejoraban y aumentaban en número sus plantas y animales domesticados. Dado que la producción de alimentos se tornaba más eficiente, surgieron las aldeas o pueblos y con el tiempo se formaron las ciudades y comenzó la civilización. Además, con la producción de alimentos el hombre tuvo tiempo para desarrollar las artes y la ciencia.

En los últimos años, la investigación arqueológica aumentó el conocimiento sobre el origen de la agricultura. Estas investigaciones suministraron evidencias sobre lo que comía el hombre primitivo, cómo vivía y cómo era su ambiente. Más recientemente, con el uso del carbono radioactivo fue posible determinar con relativa precisión la época en que el ser humano empezó a cultivar plantas.

Las evidencias acumuladas durante los últimos años indican que la agricultura se inició en diferentes partes del mundo. Sus primeros orígenes ocurrieron en el Oriente Medio, en las regiones montañosas y semiáridas próximas a la Mesopotamia. Posiblemente otros centros de origen de la agricultura se desarrollaron en el Viejo Mundo, por ejemplo en el sudeste de Asia, pero no se han encontrado evidencias arqueológicas para confirmar si esta hipótesis es anterior o posterior al origen en el Oriente Medio. En el Nuevo Mundo la agricultura comenzó algunos millares de años más tarde que en el Oriente Medio y tuvo sus orígenes en México y posteriormente en Perú.

3.2. Principales investigaciones sobre el origen y dispersión de las plantas cultivadas

Para establecer el origen y dispersión de las plantas cultivadas se han utilizado diferentes fuentes de evidencia (plantas actuales, plantas del pasado, hombre actual, hombre del pasado y otras) las cuales han sido calificadas (autenticidad, abundancia, tipo, interpretación, integración).

Las fuentes de evidencia, debidamente calificadas, además de establecer los mecanismos de evolución permiten contestar las preguntas: dónde, cuándo y cómo se originó la agricultura y por qué el hombre decidió hacer agricultura.

Muchas teorías sobre el origen de las plantas cultivadas están basadas en evidencias de dudosa calidad. Aun teorías que fueron bien elaboradas y sustentadas, por integración de evidencias, poco a poco han sido refutadas; ejemplo: la lenta revaluación de la teoría vaviloviana es un hecho para destacar. Vavilov presentó una gran cantidad de evidencias en su ensayo sobre "El origen de las plantas cultivadas"; sin embargo, la calidad de las evidencias dejó mucho que desear y en los últimos años casi todos los puntos relacionados con la teoría sobre centros de origen han sido refutados. De la teoría original queda muy poco; solamente persiste la afirmación que los cultivos son más variables en algunos lugares que en otros. Sin embargo, la teoría vaviloniana ha sido muy importante para buscar y coleccionar germoplasma para los diferentes cultivos.

Muchos investigadores se han interesado por estudiar el origen y la dispersión de los cultivos.

- De Candolle (1885), fue uno de los primeros que se interesó por los centros de origen de la agricultura, basándose en la variabilidad y datos históricos.
- Vavilov (1920-1951) recorrió gran parte del mundo coleccionando especies cultivadas (razas primitivas). Después de analizar su variabilidad morfológica concluyó que ésta no estaba distribuida al azar sino que se concentraba en ciertas regiones.

Basándose exclusivamente en la variabilidad de las razas primitivas, ignorando sus ancestrales, propuso el centro de origen primario y el centro de origen secundario. Sin embargo, Vavilov no diferenció bien el centro de origen con el centro de diversidad.

- Centro de origen o de domesticación es la región geográfica donde se originó una especie, es decir, el sitio donde la planta silvestre fue domesticada por el hombre y luego se dispersó. Es un hecho histórico.
- El centro de diversidad está relacionado con la región ecogeográfica donde se presenta una gran variación o diversidad genética de la especie. Es un hecho biológico. Se distinguen dos tipos de centros de diversidad:
 - Centro de diversidad primaria: donde además de la especie de interés económico, social o cultural se presentan especies silvestres relacionadas que exhiben características primitivas y alta frecuencia de caracteres dominantes.
 - Centros de diversidad secundaria: donde se presentan pocas especies silvestres relacionadas, los niveles de variación genética son bajos y ocurre alta frecuencia de caracteres recesivos.

El centro de diversidad puede ser o no ser el centro de origen. La presencia de gran diversidad no es prueba suficiente para decir que la especie se originó o domesticó en ese lugar, porque pueden existir factores, en dicha región, que favorezcan una gran diferenciación de especies, después de haber sido domesticada en otros lugares.

Vavilov, luego de recorrer gran parte del mundo, observó que en algunas regiones se concentra la mayoría de la variabilidad para determinadas especies. Describió cerca de 600 especies, de las cuales 500 eran del Viejo Mundo y de éstas 400 fueron encontradas en el sur de Asia. Determinó ocho centros de origen primario (Centros de diversidad primaria).

1. Centro de China: Es considerado el más antiguo y rico en número de especies. Reconoció 138 especies distintas, sobresaliendo la soya, especies de bambú, rábano, especies de *Brassica*, *Allium*, *Prunus*, *Pyrus* y *Citrus*.
2. Centro de la India: Reconoció 117 especies, destacándose el arroz, sorgo, guandul, berenjena, pepino, mango, especies de citrus, caña de azúcar, coco, algodón, crotalaria y pimienta.

- 2a. Centro Indo-Malayo: Considerado como complementario del centro indiano, incluye todo el archipiélago malayo y la Indochina. Reconoció 55 especies, sobresaliendo el banano, coco, caña de azúcar y pimienta.
3. Asiático Central: Reconoció 42 especies, destacándose trigo, centeno, arveja, garbanzo, lino, algodón, zanahoria, cebolla de bulbo, ajo, pera, uva y melón.
4. De Oriente Medio: Reconoció 83 especies sobresaliendo nueve especies de *Triticum*, centeno, avena, alfalfa, remolacha, repollo, col, coliflor, lechuga, higo, especies de *Pyrus* y especies de *Prunus*.
5. Mediterráneo: Reconoció 84 especies destacándose la lenteja, remolacha, nabo, ajo, espárrago, especies de *Triticum* y especies productoras de aceite.
6. Abisinio: Es el centro menos importante, considerado como un refugio de cultivos procedentes de otras regiones. Reconoció 38 especies de *Triticum*, cebada, sorgo, vigna, haba, higuera y café.
7. Sur de México y América Central: Incluye también las Antillas. Reconoció 49 especies, sobre saliendo el maíz, frijol, especies de Cucurbitáceas, batata, algodón, agave papaya, aguacate, guayaba y cacao.
8. Región Andina de Suramérica: Incluye áreas montañosas del Perú, Bolivia, y parte de Ecuador. Reconoció 45 especies, destacándose la papa, maíz, frijol, tomate, Cucurbita maxima, algodón, guayaba y tabaco.
- 8a. Chileno: Menciona solamente 4 especies, siendo la más importante la papa *Solanum tuberosum*, derivada a partir de las solanáceas de los Andes.
- 8b. Brasileño-Paraguayo: Reconoció 13 especies, destacándose la yuca, maní, cacao, piña, maracuyá y cayú.

En la actualidad se afirma que los centros de diversidad están distantes de los centros de origen o domesticación y que algunas especies se adaptan mejor fuera de su centro de diversidad, por estar libres de plagas y enfermedades, por lo menos en los primeros años.

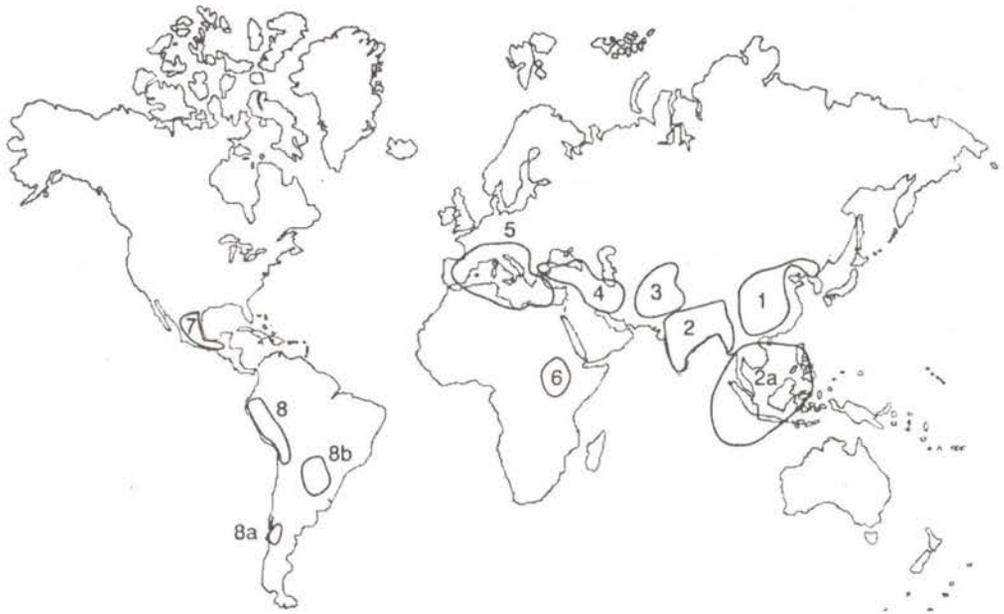


Figura 1. Los ocho centros de origen (diversidad) de las plantas cultivadas según Vavilov: 1 Chino; 2 Indiano; 2a Indo-malayo; 3 Asiático central; 4 De Oriente medio; 5 Mediterráneo; 6 Abisinio; 7 Sur de Méjico y Centroamericano; 8 Suramericano; 8a Chileno; 8b Brasilero-Paraguayo.

Vavilov no visitó regiones importantes tales como Australia, Norteamérica, las tierras bajas de Suramérica y gran parte de Africa, en donde se encuentra una inmensa variabilidad genética de muchas especies valiosas.

- Zhukosky: modificó un poco los centros de origen establecidos por Vavilov, adicionando nuevos centros de origen, abarcando prácticamente todo el globo terrestre. No incluyó solamente al desierto del Sahara, los polos y América del Sur. Estableció los megacentros (contrario al concepto de centro de origen que es un área estrecha) y admitió los no centros.
- Harlan (1971): propuso la integración de evidencias para obtener un alto nivel de confiabilidad. Afirmó que la agricultura se originó independientemente en tres áreas diferentes y que en cada área existe un sistema compuesto de un centro de origen y un no centro, en el cual las actividades de domesticación fueron dispersas en un radio de 5.000-10.000 kilómetros.

El centro de origen, según Harlan, es un área estrecha (geográficamente pequeña), perfectamente localizada, documentada y fechada, en donde el material salvaje fue transformado en domesticado por el hombre y a partir del cual las plantas se dispersaron.

El no centro, propuesto por Harlan, es un área geográficamente amplia, con poca documentación y no fechada, en donde ocurrió alguna domesticación. Los no centros están localizados en la región tropical, en donde no hay condiciones para conservar el material vegetal, debido a la alta temperatura y la humedad. Esto explica el por qué en esta zona no ha sido posible encontrar restos arqueológicos vegetales.

Los centros de origen de Harlan están ubicados en la zona templada, en donde hay condiciones y necesidad para guardar o conservar semillas. Por lo tanto, estos centros están bien documentados debido a la existencia de restos arqueológicos.

¿Será que nosotros colocamos los centros de origen en áreas donde la información es grande y asequible y los no centros en áreas donde poco conocemos?

Los centros de origen propuestos por Harlan tienen estas características:

1. Están localizados en la misma latitud (México, Cercano Oriente y Norte de China).
2. Están ubicados en la zona templada (estacionalidad climática) en donde existe mucha información arqueológica.
3. Presentan clima mediterráneo: vegetación rastrera, con periodos de sequía (6-8 meses) y con baja incidencia de plagas. La escasez de lluvias ofreció ciertas ventajas a los primeros agricultores, pues no existía cobertura vegetal densa y por lo tanto menor cantidad de enfermedades, plagas y malezas.
4. Son ecosistemas especializados: baja diversidad, producción primaria baja, equilibrio interno bajo.
5. Presentan presión de selección natural tipo 2: planta de porte pequeño (poca biomasa total), planta de ciclo corto y alto esfuerzo reproductivo.
6. Son regiones montañosas, con gran diversidad de microclimas y cierto aislamiento, lo cual fue favorable para crear variabilidad genética (Subpoblaciones locales).
7. Área geográfica pequeña, perfectamente localizada, fechada y documentada.

Los centros de origen según Harlan son los siguientes:

1. Centro del Cercano Oriente (A1):

Ubicado entre Irán, sudeste de Turquía y sur de las tierras altas del Jordán. (7.000 a. de C.) y está ampliamente documentado. Aquí se domesticaron el trigo, cebada, centeno, arveja, lenteja, corderos, cabras, cerdos y ganado.

Lo inadecuado de la teoría de Vavilov es mostrado por el hecho de que la cebada, en esta región, no es particularmente variable; hay mucha más variación en Etiopía que en su centro de origen. Dicho centro no siempre corresponde al centro de máxima variabilidad; ahora; los centros de máxima variabilidad ocurren lejos del

centro de origen (esto es un patrón común), sin embargo los cultivos no necesariamente se desarrollan en los centros de variabilidad, aunque ellos estén creciendo extensivamente en la región.

Paralelo a este centro de origen está el no centro africano (A2), ubicado al sur del Sahara y norte del Ecuador (aproximadamente 4.000 a. de C.). La agricultura se originó en las sabanas (ecotones). Aquí los africanos domesticaron el sorgo, caupí, café, algodón, palma africana, etc.

2. Centro de origen del norte de China (B1)

Este centro está ligado a la civilización de Yan-Shao y su edad parece ser de 4.000 a. de C. Aquí se domesticaron la soya, cítricos y algunas hortalizas.

El sudoeste de China (B2) es considerado como el no centro. Aquí se originaron la caña de azúcar y el banano.

3. Centro de origen de Meso América (C1):

Mesoamérica tiene todas las características de un centro de origen de la agricultura. Centro definido en tiempo y espacio en donde la agricultura se originó y a partir de la cual se dispersó. Tiene una edad aproximada de 6000-4.000 a. de C. Aquí se domesticaron el maíz, zapallo, frijol, amarantus, etc.

Parece que en el no centro de Suramérica (C2), especialmente en el Perú, la agricultura se originó después que la de México (3.000 a. de C.) porque el frijol y el ají suramericanos eran diferentes a los de México.

Últimamente Kaplan (1973) mencionó que la agricultura del Perú se originó al mismo tiempo o más temprano que la de México (6.000 a. de C.). Aquí se domesticaron la papa, pimentón, tomate, frijol.

Entre los centros de origen parece no existir comunicación. Solamente es posible la existencia de ligamiento entre México y América del Sur. Por lo tanto, la domesticación fue independiente en las tres áreas.

3.3. Evolución de las plantas

El evolucionista reconoce que la variabilidad de las poblaciones posee dos componentes: genético y ambiental.

La teoría moderna o sintética de la evolución admite cinco tipos básicos de procesos que tienen que ver con la evolución: mutación génica, variación en la estructura y número de cromosomas, recombinación genética, selección natural y aislamiento reproductivo.

Los tres primeros procesos generan la variabilidad genética sin la cual no puede ocurrir cambio; y la selección natural y el aislamiento reproductivo orientan las poblaciones en canales adaptativos. Además, tres procesos accesorios afectan el trabajo de los cinco procesos básicos anteriores:



Figura 2. Centros y no centros de la agricultura, según Harlan (A1, Centro de origen del Cercano Oriente; A2, no-centro africano; B1, Centro de origen del norte de China; B2, no-centro del sudoeste de China y Pacífico sur; C1, Centro de origen de Mesoamérica; C2, no-centro de Suramérica)

Migración de individuos de una población a otra, hibridación entre razas y especies relacionadas aumentan la variabilidad genética de una población y la deriva genética (efectos del azar) en pequeñas poblaciones. Estos procesos accesorios pueden alterar la manera como la selección natural guía el curso de la evolución.

Otros autores clasifican los procesos que generan variabilidad de la siguiente forma:

Mecanismos primarios (ocurren en todas las poblaciones): mutación, alteración en la estructura y número de cromosomas y recombinación genética.

Mecanismos secundarios (ocurren en algunas poblaciones): migración, hibridación y deriva genética.

La selección natural direcciona la variabilidad que es producida por los mecanismos primarios y secundarios, para ampliar la adaptabilidad de la población. La selección natural es el proceso reproductivo diferencial que confiere adaptabilidad. Los individuos más adaptados tienen mayor posibilidad de transmitir sus genes.

Los procesos de divergencia (diferenciación), resultantes de la selección natural se fijan cuando ocurre aislamiento reproductivo, en el tiempo.

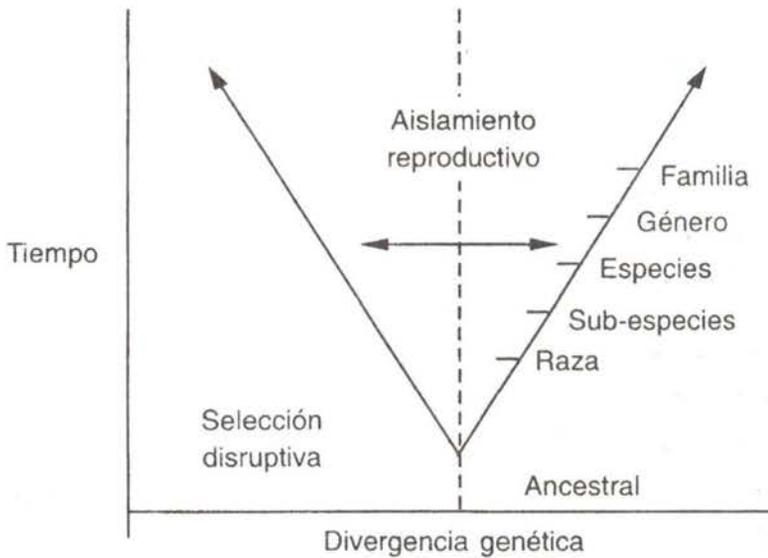


Figura 3. Procesos de divergencia genética en función del tiempo

Es importante estudiar el origen y la evolución de las plantas porque a través de ellos podemos identificar los parientes próximos al cultivo, estudiar la distribución geográfica de los parientes, razas silvestres (wild), razas invasoras (weed), interacción entre razas cultivadas y espontáneas, centros de diversidad, distribución de razas cultivadas y cambios durante la domesticación. Permite conocer además, la estructura del germoplasma del cultivo y las relaciones con otros cultivos, los cuales pueden ser aprovechados grandemente en el mejoramiento.

3.4. Cambios debidos a la domesticación en las plantas

Al ocurrir la domesticación, se presentan algunos cambios en las plantas silvestres. En el Cuadro 2 se presentan los principales cambios por evolución durante la domesticación de las plantas.

- **Competencia:** Las plantas cultivadas pierden su capacidad de competir con la vegetación natural, no pueden sobrevivir en vegetación natural cuando el hombre deja de cultivar la tierra. Sin embargo, algunas plantas cultivadas persisten como cimarronas por varios años pero al final desaparecen. Las formas ancestrales de las plantas cultivadas resisten mejor, pero no completamente, la presión de competencia con otra vegetación.
- **Gigantismo:** Se manifiesta en el órgano de la planta que el hombre ha seleccionado, y no necesariamente en toda la planta. Por ejemplo, el hombre selecciona frutas, semillas, tubérculos, rizomas grandes, si estas son las partes de la planta que se consumen. Estos órganos son mucho más grandes que sus equivalentes en las plantas silvestres.
- **Rango amplio de variabilidad morfológica:** Muchos de nuestros cultivos, tales como arroz, papa, trigo, maíz y otros, presentan un rango muy amplio de variabilidad morfológica. Como en el gigantismo, la parte de la planta que más interesa al hombre es la que muestra mayor variabilidad. Existe un rango amplio en la forma y color de las papas, ajíes, tomates, pero no en las hojas y flores de estas plantas porque son órganos que no interesan al hombre.
- **Rango amplio de adaptación fisiológica:** La planta fue llevada por el hombre a climas y condiciones distintas a las del sitio de origen. Igualmente la planta se adaptó al medio ambiente de los países y regiones en donde se cultiva. De este modo, presiones naturales de selección de suelo y clima, y presiones artificiales de los regímenes de los agricultores, han causado cambios de adaptación en las plantas cuando se las lleva lejos de su país original y cuando se han cambiado los regímenes agrícolas. En varios casos, las especies silvestres han formado híbridos con las plantas cultivadas en nuevas localidades. Cuando una planta adaptada y cultivada en una región, llega al lugar de distribución de otras especies relacionadas con ella, puede producir híbridos con estas especies relacionadas. Esto ha ocurrido en varias ocasiones con cultivos que han formado híbridos haciendo un canje de genes entre el cultivo y otra especie. La selección artificial también ha jugado un papel importante en varios casos.
- **Supresión de los mecanismos naturales de distribución de semillas:** Este proceso está bien marcado en todas las plantas domesticadas. El reemplazo de raquis frágil de los pastos silvestres por el raquis fuerte en los cereales, ha permitido que el hombre pueda cosechar una porción mayor de la semilla. Otro caso es el reemplazo de la distribución explosiva de semillas por el no explosivo en las formas cultivadas. Por ejemplo, los *Phaseolus* silvestres tienen vainas que explotan para liberar la semilla; el hombre ha seleccionado formas que no tienen ese mecanismo con el fin de cosechar más semillas. Hay otro ejemplo de reduc-

ción en el número de extensión de las aristas en cereales. Muchos de los trigos nuevos no tienen aristas, aunque en los tipo durum se han retenido las aristas casi completamente. En la papa hay una reducción en la longitud de los estolones. Las papas silvestres los tienen bastante largos y las cultivadas muy cortos. En el maní, las especies silvestres tienen un meristema muy largo en el gineceo que deja las semillas a gran distancia de la planta, pero en las cultivadas uno de los meristemas está suprimido y el otro es muy corto, así que todas las vainas están más o menos alrededor de la planta madre. Estos cambios son casi involuntarios debido a la forma de uso de la planta bajo cultivo.

- **Supresión de los mecanismos de protección:** Las plantas tienen que sobrevivir entre sí, con otras especies y con animales que las atacan. Ellas han elaborado varios mecanismos de protección. El hombre ha seleccionado mutaciones que tienen tendencia a suprimir estas características por razones obvias: por ejemplo, las calabazas silvestres tienen sabor amargo. Uno puede preguntarse por qué el hombre se interesó en estos frutos. La clave es que él primero se interesó en cultivarlas por las semillas y luego cuando habían cambiado por mutaciones del sabor amargo a dulce, el hombre también las seleccionó. Las espinas también protegen las plantas contra los animales, pero el hombre las seleccionó sin espinas y sin sustancias amargas o venenosas. Por ejemplo, *Solanum melongena*, casi no tiene espinas, pero sus antepasados en el África y la India sí las tenían. Poco a poco se han seleccionado especies sin espinas para su mejor uso y manejo. En *Dioscorea* (ñame) hay varias especies con raíces muy profundas. Este es un mecanismo de defensa contra animales como el cerdo que no puede llegar a ellas. El hombre ha seleccionado especies con raíces menos profundas. Es interesante tener todos estos procesos en la mente cuando se piensa en la evolución de plantas cultivadas.
- **Reducción en la fertilidad de semillas de plantas que se reproducen vegetativamente:** En apariencia la selección para rendimiento y vigor de las raíces o tubérculos ha resultado en reducción o en eliminación de la fertilidad; es probable que el seleccionar plantas para un mayor rendimiento de raíces se traduzca en la selección de plantas que no invierten su energía en formación de semillas, entonces, lo que parece que ha sido una selección directa para reducción de fertilidad es una selección indirecta en ese sentido.
- **Cambio de hábito:** En *Phaseolus*, por ejemplo, la forma de la planta silvestre es muy ramificada, con ramas vigorosas y crecimiento no determinado, así que tienen la facilidad de seguir creciendo indefinidamente. En cambio, las variedades cultivadas son reducidas a un tallo relativamente simple, no ramificado y muchas veces bastante corto.

- **Germinación rápida y uniforme de la semilla:** Las semillas de algunas especies pueden presentar latencia por varios períodos. Esto puede representar ventaja porque si algunas germinan y luego mueren por falta de humedad hay otras semillas para el futuro. En la agricultura esto no es necesario, puesto que el hombre necesita un cultivo que germine uniformemente y se coseche al mismo tiempo.
- **Autofecundación:** Asegura que las plantas sean genéticamente uniformes, mientras que en las plantas silvestres la variabilidad ayuda a la especie a sobrevivir cuando las condiciones ambientales son variables. Uniformidad es lo que busca el agricultor, diversidad es por lo general lo que busca la planta. Hay cultivos, como el centeno, el maíz y la papa, que no son autofecundados. En este último, la reproducción es por tubérculos.

En conclusión, en las plantas cultivadas y en muchos de los árboles frutales se puede crear un proceso selectivo común. Los procesos que dirigen la evolución y variabilidad de plantas bajo domesticación, son distintos a los de las plantas silvestres porque la selección y el modo de vida son diferentes.

- **Poliploidía en las plantas cultivadas:** Más o menos 40% de todas las especies de las angiospermas son poliploides, pero se ha aseverado que este fenómeno se encuentra con más frecuencia en las plantas cultivadas.

En el Cuadro 3 se presenta, a manera de ejemplo, un listado de especies diploides y poliploides.

Son muchos los cultivos totalmente diploides; entre los más importantes están la cebada, el maíz, los frijoles, los tomates, los garbanzos, varios árboles frutales y otras plantas de interés económico.

En cambio, otros cultivos han desarrollado unas series de poliploides. El trigo es el ejemplo clásico, que se reconoció en 1918 en el Japón. La avena también demuestra una serie poliploide más complicada que la del trigo. En los cultivos como la cebada, aunque la sección del género *Cercalia* es diploide, otras secciones demuestran poliploidía.

Son poliploides la mayor parte de cultivos de propagación vegetativa, tales como papa, ñame, yuca, taro, etc. Es de suponer que esto es así puesto que el material no tiene que pasar por la criba de meiosis como en plantas de reproducción por semilla. Es curioso, sin embargo, que otros cultivos como la piña, *Xanthosoma* y *Zingiber* sean diploides, aunque se reproducen vegetativamente. Varios cultivos son diploides y triploides, como Taro (*Colocasia*), *Curcuma*, *Canna*, manzanas, peras, etc. Otros son 2x y 4x, como cerezas y algodón. Otros son 4x ó 6x como *Ipomoea* (camote) (pero muchas de sus especies silvestres son diploides); tam-

bién ocurre lo mismo para café y tabaco. *Manihot* parece ser totalmente 4x. Se presentan series más complicadas en la papa, la ciruela, los bananos y rosa.

De este resumen de algunos cultivos se puede concluir que las especies diploides tienen una historia de evolución bastante amplia. Por otra parte, las especies o grupos de especies que demuestran poliploidía son mucho más interesantes para el citogenetista o el citotaxónomo, y por eso han atraído más atención que la que merecen, en comparación con las especies diploides.

Cuadro 2. Cambios por evolución durante la domesticación de las plantas

Características	Formas silvestres	Formas domesticadas
1. Variabilidad en competencia con otras especies	Buena	Pobre
2. Reservas alimenticias (Tamaño de fruto, etc.)	Mediano, no muy suculentas	Grande, suculentas
3. Variabilidad del órgano utilizado por el hombre (tamaño color y forma)	Poca variabilidad	Mucha variabilidad
4. Adaptación fisiológica	Rango estrecho a intermedio	Gran rango de adaptación
5. Mecanismos de dispersión		
a) Raquis de cereales	Quebradizo	No quebradizo
b) Estolones de papa	Largos	Cortos
c) Vainas en <i>Arachis</i>	Meristemos largos	Sin meristemos o reducidos
d) Dehiscencia explosiva (p.e. <i>Phaseolus</i> , etc.)	Presente	Ausente
e) Poros para dispersión de semillas (p.e. <i>Papaver somniferum</i>)	Presentes	Ausentes
f) Arista en cereales	Presentes	Ausentes o reducidos
6. Organos o partes protectoras		
a) Espinas	Presentes	Ausentes
b) Sabor amargo o venenoso	Presentes	Ausentes
c) Pubescencia dura	Presentes	Ausentes
7. Reproducción sexual (como en papa, batata, etc.)	Presente	Ausente o reducida
8. Hábito	Perenne	Annual
9. Uniformidad de germinación de la semilla	No sincronizada	Sincronizada y uniforme
10. Mecanismo de reproducción	Alógamas	Autógamas

Cuadro 3. Niveles de ploidia en algunos cultivos y árboles importantes

Diploides	Poliploides
Cebada	Trigo (2x, 4x, 6x)
Centeno	Avena (2x, 4x, 6x)
Maíz	Papa (2x, 3x, 4x, 5x)
Arroz	<i>Dioscorea</i> (ñame) (variable)
Colocasia	Ipomoea (Batata) (4x)
<i>Phaseolus</i>	Yuca (4x)
Lenteja	<i>Curcuma</i> (2x, 3x)
Cicer	<i>Xanthosoma</i> (2x, 3x)
Tomate	<i>Canna</i> (Achira) (2x, 3x)
Repollo	Caña de Azúcar (variable)
Almendra	Rosa (3x, 4x, 5x, 6x)
Durazno	Maní (4x)
Piña	Ciruelo (2x, 4x, 6x)
Olivo	Manzano (2x, 3x)
Palma aceitera	Pera (2x, 3x)
Té	<i>Musa</i> (banano) (2x, 3x, 4x)
Cacao	Tabaco (4x)
	Café (4x)
	Algodón (2x, 4x)

4. Clasificación de la variabilidad de las plantas

Cuando se trata de sistematizar la variación genética de las plantas es necesario tener claridad sobre el significado de especie. Existen diferentes conceptos de especie, los principales son:

4.1 Concepto tipológico

Este criterio existe desde la época de Platón y Aristóteles y fue adoptado por Lineo y sus seguidores. Según este concepto, la diversidad observada en el universo es el reflejo de un número limitado de tipos básicos o universales. El criterio de especie se basa en semejanza morfológica. Si una planta presenta discontinuidad morfológica, ésta es colocada en otra especie diferente al patrón o tipo morfológico.

En esta clasificación hay necesidad de establecer un patrón morfológico, llamado tipo, que es guardado generalmente en los museos botánicos o herbarios. A cada tipo se le atribuye un nombre genérico y otro específico, ejemplo: *Lycopersicon esculentum*. Organismos diferentes morfológicamente al patrón, deben tener un nombre genérico o específico diferente, ejemplo: *Lycopersicon hirsutum*.

La clasificación tipológica presenta las siguientes características:

- Es una clasificación estática: ignora la variabilidad que se está generando continuamente. Los organismos no son estáticos, están mudando y toda clasificación debe reflejar ese cambio que ocurre en el tiempo.
- Basándose en características morfológicas, esta clasificación ha traído inconsistencias, desacuerdos o confusiones entre los taxonomistas a nivel de género, especie y categorías inferiores. Ejemplo: Percival (1921) encontró dos especies de trigo, Snowden (1935) 31 especies cultivadas de sorgo, Jakuskevsky (1969) nueve especies cultivadas de sorgo y De Wet (1969) halló sólo una especie cultivada de sorgo. El Teosintle es clasificado por algunos taxonomistas dentro del género *Euchalena*, otros en *Zea* y otros dentro de razas o subespecies de *Zea mays*.

- No agrupa las diferentes taxas de acuerdo con el grado de relación filogenética. Por esto presenta problemas cuando se usa esta clasificación para estudiar el origen y evolución de las plantas.

4.2 Concepto biológico

Es un concepto basado en la integración de diferentes fuentes de evidencia y relaciones de naturaleza filogenética. Combina la descripción de la especie local en un determinado momento, con el potencial evolutivo para cambio continuo.

Según este concepto, especie es una población que tiene cohesión genética interna debido a un programa genético históricamente desarrollado, y que es compartido por todos sus miembros. Los miembros de una especie constituyen:

- Una comunidad reproductiva: los individuos de una especie animal, por ejemplo, son cónyuges potenciales y se buscan los unos a los otros con finalidad reproductiva.
- Una unidad ecológica: interactúa con otras especies con las cuales comparte el medio ambiente como una unidad.
- Una unidad genética: constituye un gran patrimonio genético en intercomunicación, ya que el individuo es sólo un vehículo temporario con una pequeña porción del contenido total del patrimonio genético.

La clasificación biológica refleja el grado de aislamiento reproductivo entre poblaciones, la diferenciación de las mismas en función del tiempo y por lo tanto el parentesco entre la especie cultivada y los posibles ancestrales. La divergencia genética que ocurre en el tiempo trae diferenciaciones morfológicas cada vez mayores, pero no siempre; ejemplo: las especies crípticas son morfológicamente idénticas pero no se cruzan porque están aisladas reproductivamente. Esta es la gran diferencia con el concepto tipológico.

Con el objetivo de ofrecer posibilidades para ser aprovechadas en programas de mejoramiento, Harlan y De Wet (1971), utilizando el concepto biológico de especie, propusieron el concepto de acervo génico o "genepool", el cual está constituido por toda la información genética de una población de organismos con reproducción sexual, en un momento dado, y que generalmente se aplica al grupo de especies filogenéticamente relacionadas, que componen el género.

Harlan y De Wet (1971) clasificaron la variabilidad de plantas en tres niveles (Figura 4):

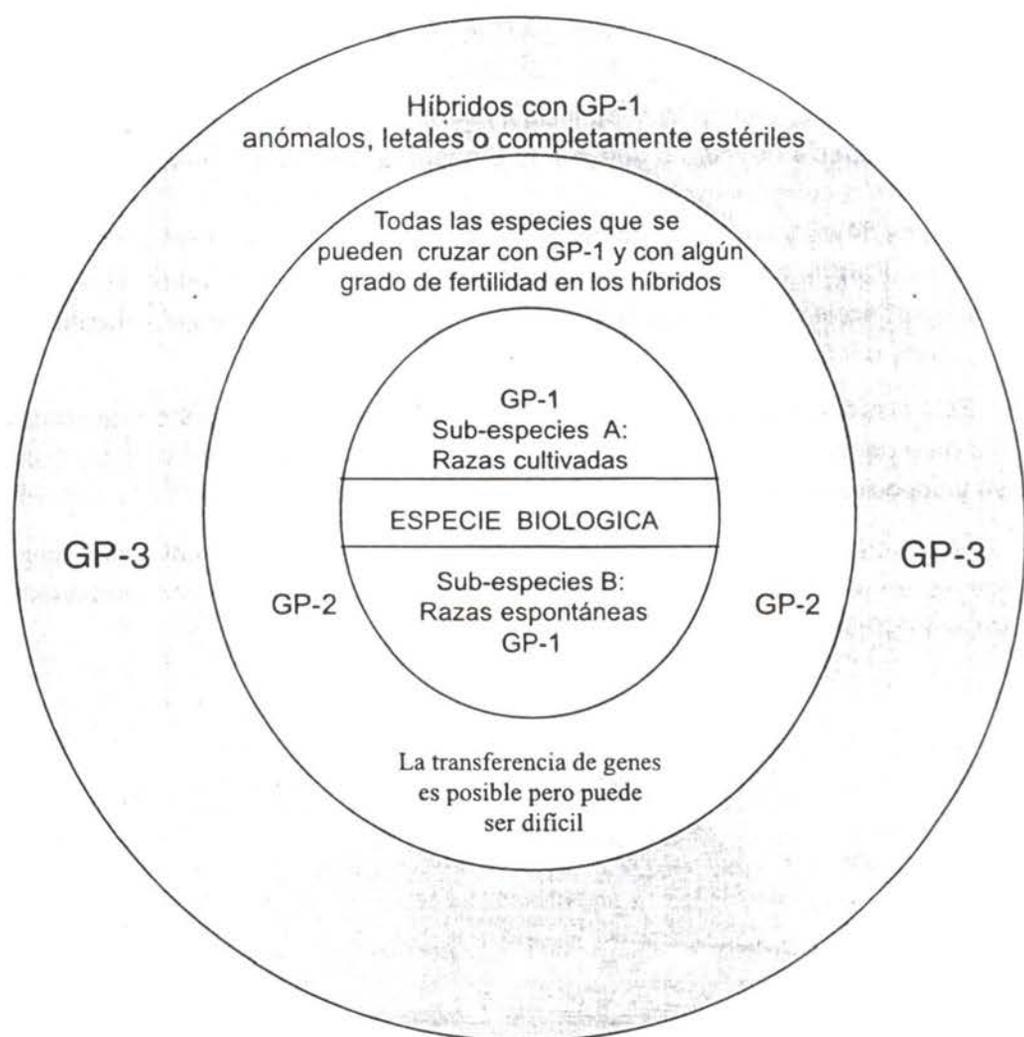


Figura 4. Esquema de acervo genético primario (GP-1) acervo genético secundario (GP-2) y acervo genético terciario (GP-3)

- Acervo genético primario (GP-1): incluye todas las poblaciones o razas que pueden cruzarse con la especie de interés, produciendo híbridos fértiles y en los cuales ocurre buen apareamiento de cromosomas y la segregación es normal.
- Acervo genético secundario (GP-2): incluye todas las especies biológicas que pueden cruzarse con la especie de interés, pero con flujo genético restringido. Pueden transferirse genes del acervo secundario al primario, pero aparecen

diferentes niveles de esterilidad en la progenie o pobre apareamiento de cromosomas.

- Acervo génico terciario (GP-3): incluye todas las especies que pueden cruzarse con la especie de interés generando progenies anómalas, con altos índices de letalidad o completamente estériles y por lo tanto incapaces de manifestar los efectos de los intercambios génicos, a través del uso de procedimientos tradicionales. Para la transferencia de genes de acervo terciario al primario se deben utilizar técnicas como el cultivo de embrión, hibridación somática, cruzamientos puente o ingeniería genética.

Esta clasificación da un conocimiento profundo de la estructura del germoplasma para un cultivo o una especie determinada, así como las relaciones entre cultivo y especies ancestrales.

En las Figuras 5, 6, 7, 8 y 9 se presentan algunos ejemplos de acervos génicos del trigo, tomate, arroz y soya y las relaciones filogenéticas entre trigo-cebada y caña-sorgo-maíz.

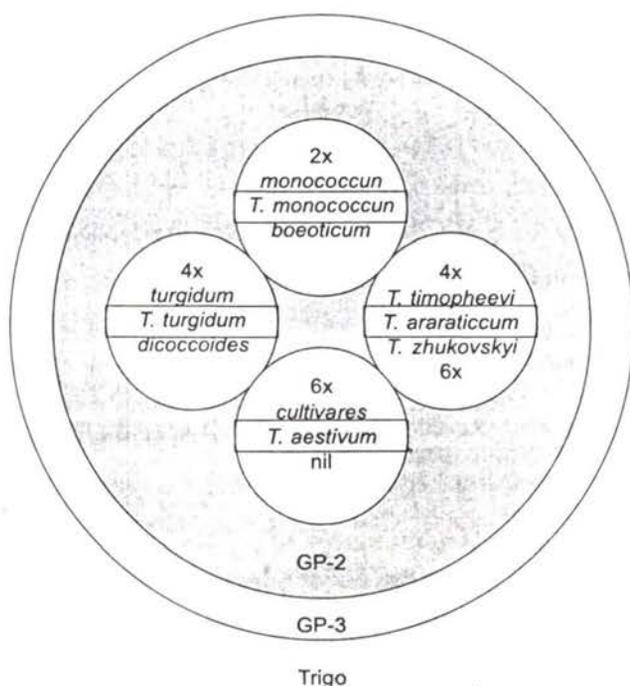


Figura 5. Acervo génico del trigo. El acervo génico secundario es muy grande e incluye todas las especies de *Aegilops*, *Secale* y *Haynaldia*, y especies como *Agropyron elongatum*, *A. intermedium* y *A. trichophorum*. El acervo génico terciario incluye muchas especies de *Agropyron* y *Elymus*.

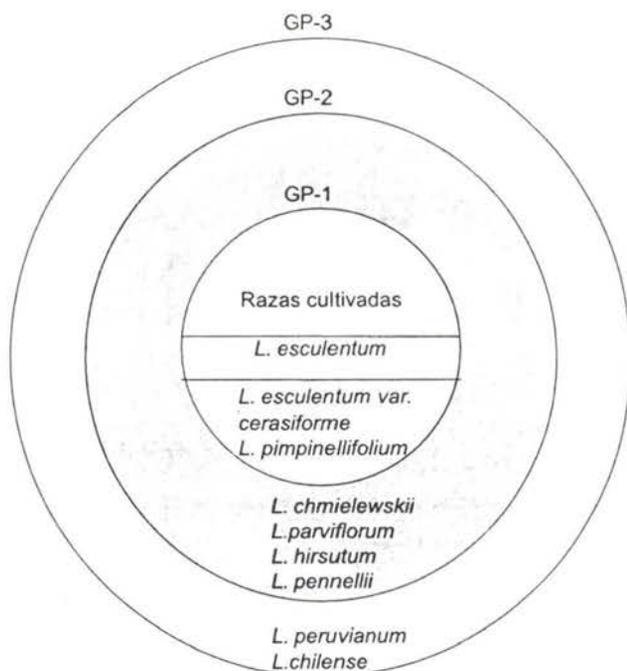


Figura 6. Acervo genético del tomate, *Lycopersicon esculentum*

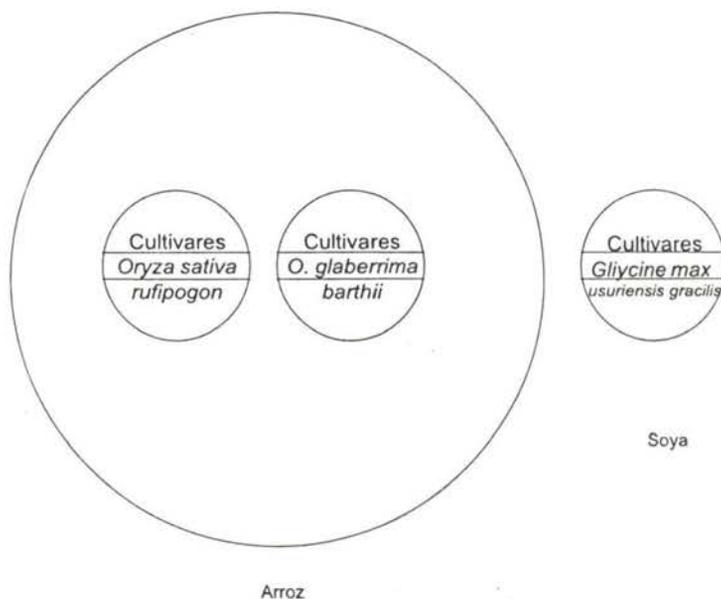


Figura 7. Acervos genéticos del arroz y de la soya. Dos especies de arroz domesticadas con acervos genéticos primarios separados. El acervo genético secundario contiene las especies de la sección *Euoryza* pero no presenta acervo genético terciario. La soya no tiene acervo genético secundario ni terciario.

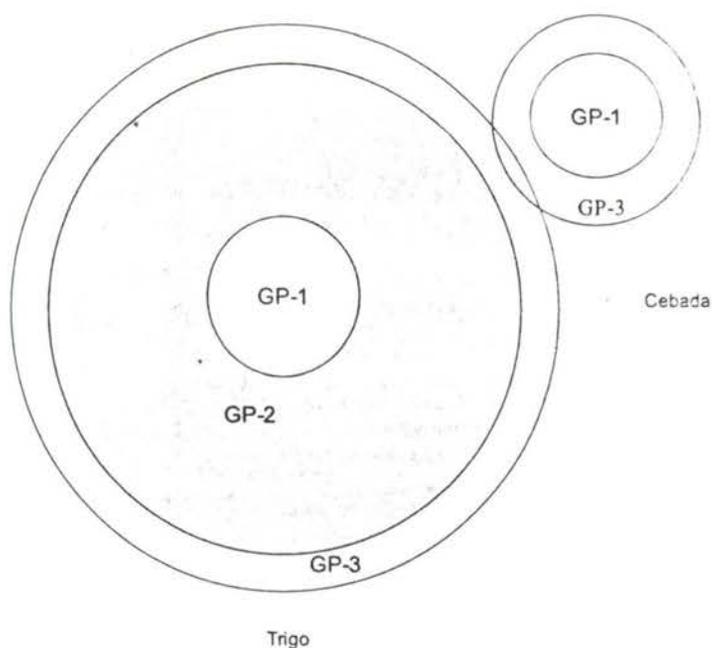


Figura 8. Acervos génicos del trigo y la cebada. Se superponen en el nivel terciario. La cebada no tiene acervo génico secundario, mientras que el trigo tiene 35 especies o más.

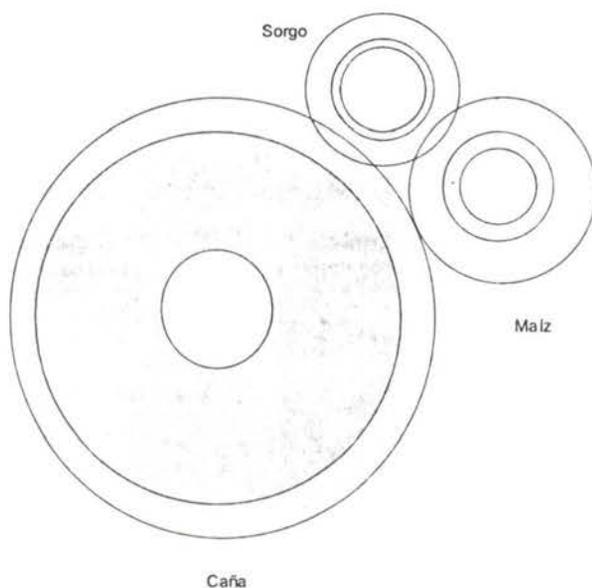


Figura 9. Relación entre tres especies cultivadas de la tribu andropogonae. El sorgo tiene un acervo génico secundario muy pequeño (una especie). El maíz tiene acervo génico secundario más grande y la caña contiene al menos siete especies en este acervo. Los acervos génicos se superponen en el nivel terciario.

5. Recursos fitogenéticos

5.1 Concepto e importancia

Los recursos fitogenéticos representan toda la diversidad genética vegetal, resultante del proceso evolutivo, desde que comenzó la vida en la tierra, hace 3.000 millones de años. La diversidad genética vegetal, sometida a un proceso de selección y adaptación permanente a las condiciones ambientales cambiantes, constituye un amortiguador contra los cambios nocivos en el medio ambiente y materia prima necesaria para numerosas investigaciones científicas, industriales y su conservación es vista como una cuestión de seguridad, de inversión y como un principio moral. Es nuestro recurso natural fundamental y es el más grande y profundo acervo en el que se encontrarán nuevos alimentos, fibras, carburantes, productos químicos, medicinas, productos farmacéuticos, herbicidas, insecticidas y materia prima para la industria.

Desde el punto de vista utilitarista, los recursos fitogenéticos pueden considerarse como recursos naturales, limitados y perecederos que proporcionan la materia prima o genes que, debidamente utilizados o combinados por el hombre, permiten obtener nuevas y mejores variedades de plantas. Son fuente insustituible de características tales como adaptación, resistencia a enfermedades, plagas y productividad. Los recursos fitogenéticos no son una renta inagotable, sino un capital cuyo nivel es preciso mantener si queremos seguir disfrutándolos. La responsabilidad de conservar ese nivel corresponde a toda la humanidad y sobre todo a los que más los utilizan y se benefician de ellos.

Los recursos fitogenéticos para la alimentación son además el resultado de la intervención del hombre, es decir de los agricultores que los han seleccionado y mejorado deliberadamente desde los orígenes de la agricultura, hace aproximadamente 11.000 años. A diferencia de toda la biodiversidad natural, los recursos fitogenéticos requieren una ordenación humana activa y constante.

Los recursos fitogenéticos incluyen variedades primitivas, variedades modernas, especies silvestres y arvenses relacionadas con las especies cultivadas, es-

pecies silvestres de valor actual o potencial y determinadas combinaciones genéticas útiles en los programas de mejoramiento (poliploides, polisómicos, con genes marcadores) que se pueden utilizar para obtener alimento, forrajes, fibras, carburantes, productos farmacéuticos, medicinales, etc.

Como fuente de alimentación, los recursos fitogenéticos constituyen la despensa de la humanidad. Su importancia, tanto real como estratégica, es enorme y su pérdida es una amenaza grave, a mediano y largo plazo, para el desarrollo agrícola y la seguridad alimentaria del mundo.

Se estima que existen en el mundo 250.000 especies vegetales. De éstas solo 100 especies suministran más del 90% del alimento; solo 20 proveen la mayoría de proteínas, calorías y aceites; solo tres especies (maíz, arroz y trigo), suministran el 66% de las proteínas y calorías. La humanidad depende de mucho menos del 1% de las especies vegetales existentes, mientras que las restantes siguen siendo desconocidas o en el mejor de los casos subutilizadas.

5.2 ¿Dónde se localizan los recursos fitogenéticos?

La diversidad genética no se distribuye al azar en el mundo, sino que está localizada principalmente en zonas tropicales y subtropicales que coinciden en muchos casos con países en vía de desarrollo: América Central y México, área Andina, Brasil, Paraguay, Chile, Asia Central, Cercano Oriente, India e Indo-Malasia, Etiopía y Mediterráneo.

El 90% de la diversidad biológica está localizada en las regiones tropicales y subtropicales de América del Sur, Asia y África. Brasil, Colombia y México poseen aproximadamente el 50% de la diversidad biológica del mundo. Los cinco países más ricos en biodiversidad son: Brasil, Indonesia, Colombia, México y Australia.

Colombia, que representa sólo el 0.75% de la superficie continental mundial (114.174.800 has) posee el 10% de la biodiversidad mundial. Es el país con mayor biodiversidad por unidad de área. Ocupa el primer lugar en diversidad de aves, anfibios y mariposas, el segundo lugar en diversidad de plantas (55.000 especies, representando el 18% del total) y de peces de agua dulce y el tercer lugar en diversidad de reptiles.

5.3 Clasificación de los recursos fitogenéticos

Los recursos fitogenéticos incluyen a los cultivares nativos de la especie, cultivares mejorados, poblaciones en proceso de mejoramiento, especies silvestres relacionadas y especies cultivadas relacionadas.

- **Cultivares nativos:** Son las variedades o poblaciones colectadas en regiones donde el cultivo se originó o diversificó o sea aquellas variedades que usan los agricultores tradicionalmente y que no han pasado por ningún proceso de mejoramiento sistemático y científicamente controlado y cuya semilla se produce en el mismo campo del agricultor. Muchas veces se usa el término "cultivo primitivo" como sinónimo de cultivar nativo pero esto no es correcto porque muchas variedades nativas de los centros donde la especie ha evolucionado y diversificado son variedades desarrolladas.

Las variedades nativas se denominan en inglés como "landraces". La definición de "landraces" es, un cultivar antiguo evolucionado de un cultivar silvestre. No es sinónimo de "raza", pues este es un término genético-taxonómico usado en la clasificación intraespecífica. Una raza es un agregado de poblaciones de una especie que tienen en común caracteres morfológicos, fisiológicos y usos específicos. Sin embargo, sus características distintivas no son lo suficientemente diferentes como para constituir una subespecie diferente.

Un ecotipo es el producto de la adaptación de una especie a un ambiente particular. Ecotipo no es sinónimo de raza. Una raza puede habitar varios ambientes y su área de adaptación puede ser muy amplia. Hay razas de altura que se pueden adaptar muy bien en zonas bajas, y viceversa. Lo que define la raza es principalmente su morfología y su fisiología, que a veces limita su adaptación, así como el ecotipo es principalmente su área de adaptación. Tanto las razas como los ecotipos de una especie son interfértiles.

- **Cultivares obsoletos:** Son las variedades que se introdujeron en una región como variedades mejoradas y que se siguen cultivando como variedades nativas.

En regiones donde la especie no se ha originado, casi toda la diversidad de la especie pertenece a la categoría de cultivares obsoletos. Por ejemplo, en la región andina, donde las arvejas y las habas se cultivan hace varios siglos, desde que fueron introducidas por los europeos, después de la conquista, los agricultores mantienen las variedades obsoletas, muchas de las cuales son ahora mezclas heterogéneas.

Constituyen una importante fuente de variabilidad por el aislamiento de zonas de producción moderna de estos cultivos. En regiones donde la especie se originó y diversificó es difícil distinguir las categorías nativas y obsoletas, a menos que una característica o grupo de características identifique claramente la variedad mejorada.

- **Cultivares mejorados:** Son los producidos con métodos científicos y sistemáticos de mejoramiento genético. La semilla original se produce fuera del campo

del agricultor, y ni el agricultor ni otra fuerza evolutiva natural participan en la generación de la variedad.

Un cultivar mejorado debe ser distinto de los anteriores. Debe ser uniforme para las características que lo definen y estable en el sentido de que sus características distintivas no se deben perder a través de las generaciones. Dependiendo del método por el cual son producidos los cultivares mejorados, pueden ser líneas, híbridos, clones, compuestos o variedades propiamente dichas.

Un clon es una población de plantas descendiente de una sola planta a través del proceso mitótico, por lo que todas las plantas de un clon son genéticamente idénticas.

Una línea pura es una población de una especie autógena donde todas las plantas son homocigotas y genéticamente iguales. Si poblaciones alógamas heterogéneas se autofecundan durante varias generaciones, la línea se denomina endocriada y no forma un cultivar por sí misma. El híbrido es un cultivar producido por el cruzamiento de dos o más líneas endocriadas a las que previamente se les ha determinado su habilidad combinatoria; al híbrido producido por la recombinación de muchas líneas se le denomina sintético.

Un compuesto es una mezcla de líneas o genotipos provenientes de varios cultivares, mantenidos por polinización normal. Si la especie es alógama, la recombinación durante varias generaciones produce una variedad. Si la especie es autógena, la población resultante es una multilínea, o sea una población heterogénea compuesta por individuos homocigotos.

- **Poblaciones en proceso de mejoramiento:** Son poblaciones creadas artificialmente por el fitomejorador; la mayoría de ellas se encuentran fuera del rango de variación natural de la especie, o son formadas por variedades de diverso tipo que no hubieran podido combinarse sin la participación del fitomejorador. Los genes son los mismos que los que se encuentran en variedades nativas, sólo que están ordenados en nuevos juegos de genotipos.
- **Poblaciones silvestres:** Las poblaciones o especies silvestres crecen y se desarrollan sin la intervención del hombre en los centros de origen o de diversificación; son especies que nunca fueron seleccionadas o cultivadas. Poseen genes particulares adaptados a las condiciones ambientales y de resistencia a insectos y enfermedades propios de la región. Hay dos categorías de especies silvestres: los progenitores de especies domesticadas y las usadas por el hombre en estado silvestre. La diferencia entre silvestre y cultivada, en muchos casos, puede ser pequeña. Cultivar es una población que el hombre siembra o cultiva para su uso. Las formas no cultivadas pueden ser "malezas" o silvestres. La "maleza"

prospera junto con las cultivadas en ambientes habitados por el hombre y las silvestres están adaptadas a ambientes no modificados por el hombre. La gran mayoría de malezas han evolucionado de especies silvestres que invaden los ambientes humanos después de la domesticación de la planta cultivada.

- **Especies cultivadas relacionadas:** En algunos casos un grupo de especies relacionadas se maneja como si fuera un solo cultivo; aunque generalmente hay un cultivo principal que es el que marca las plantas de manejo y conservación y los cultivares de otras especies simplemente se incorporan al germoplasma principal. Ejemplo: dentro del género *Cucurbita* se presentan cinco especies cultivadas: *C. moschata*, *C. maxima*, *C. argyrosperma*, *C. pepo* y *C. ficifolia*; en Colombia *C. moschata* es la especie principal, pero los cultivares de las otras especies se incorporan al germoplasma de *C. moschata*.
- **Pool o acervo genético:** El término pool o acervo genético se usa para relacionar las diferentes categorías de germoplasma y su posibilidad de intercambio de genes. Existen tres niveles de relación, que fueron descritos en el capítulo anterior.

5. 4. Conservación de los recursos fitogenéticos

Los recursos fitogenéticos pueden conservarse in situ o ex situ.

- **Conservación in situ:** se refiere a la conservación de los ecosistemas y los hábitats naturales y el mantenimiento y recuperación de poblaciones viables de especies en sus entornos naturales, y en el caso de las especies domesticadas y cultivadas en los entornos en que se hayan desarrollado sus propiedades específicas.

Esta modalidad ha sido practicada por nuestras comunidades y agricultores por muchas generaciones, básicamente con variedades locales y regionales las cuales se han utilizado para su subsistencia. Con los siglos, los agricultores y comunidades han adicionado un valor económico a estos materiales, a través de su selección y utilización. Estas variedades, basadas en la innovación del agricultor, son, fueron y serán la base para el desarrollo de futuras variedades comerciales.

Las actividades de conservación in situ, promovidas por los Estados, están representadas en las áreas de manejo especial y las reservas forestales; protegidas por Ley con diferentes categorías de conservación, en razón al papel estratégico que desempeñan como reservas de biodiversidad.

El Plan de Acción Mundial, promovido por la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, incluye cuatro actividades para la ordenación y el mejoramiento de los recursos fitogenéticos in situ:

- Estudio e inventario para evaluar la diversidad.
- Apoyo a la ordenación y mejoramiento en fincas.
- Asistencia a los agricultores en casos de catástrofe, para restablecer los sistemas agrícolas.
- Promoción de la conservación in situ de las especies silvestres afines de las cultivadas y las plantas silvestres para la producción de alimentos.
- **Conservación ex situ:** El principal método de conservación de los recursos fitogenéticos ha sido el uso de los bancos de germoplasma ex situ (almacenamiento de semillas a bajas temperaturas y humedad). En los años setenta se emprendieron colecciones masivas ante la amenaza de la erosión genética, y en la actualidad hay cerca de seis millones de muestras almacenadas en todo el mundo en bancos de germoplasma. Los cereales tales como el trigo, arroz y maíz están bien representados, aunque existen algunas lagunas determinadas. Otros cultivos básicos, como la yuca y la batata están bastante menos representados. Muchos cultivos tropicales no pueden ser almacenados como semillas y deben ser mantenidos como colecciones vivas en bancos de germoplasma de campo o mediante el mantenimiento *in vitro*.

Aunque actualmente hay más de 1000 bancos de germoplasma, sólo treinta países pueden proporcionar almacenamiento a largo plazo, pues existen pocas provisiones para el ordenamiento sostenible a largo plazo en los bancos de germoplasma existentes. El resultado es que muchas colecciones se hallan deterioradas y más de un millón de muestras precisan ser regeneradas. Los niveles de duplicación para el resguardo parecen ser bajos, si bien se carece de datos precisos debido a la falta de información y documentación en muchos de los bancos de germoplasma.

En el Cuadro 4 se presentan las seis mayores colecciones de germoplasma ex situ de algunos países, centros internacionales y bancos de germoplasma regionales. Se observa que aproximadamente el 70% de toda la semilla colectada, en su gran mayoría en los países subdesarrollados, está almacenada en los centros internacionales o en instituciones o laboratorios de países desarrollados. Norteamérica y Europa han extraído, clasificado, analizado y utilizado industrialmente estos recursos y el conocimiento asociado. La materia prima para la producción de nuevos cultivares, para la agricultura del futuro, está en manos de los países desarrollados.

Colombia conserva bajo la modalidad ex situ alrededor de 26.000 accesiones, que corresponden a 352 especies de importancia agrícola, forestal y ornamental (Cuadro 5). Del total de accesiones vegetales que posee el país, mantenidas en condiciones ex situ, el 70% se manejan en la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA) (Cuadro 6).

Cuadro 4. Las seis mayores colecciones de germoplasma ex situ de algunos cultivos, en países, centros internacionales y bancos de germoplasma regionales.

Cultivo	Total de muestras mundiales	Principales titulares										
		1	2	3	4	5	6	%	4	5	6	%
Trigo	784.500	CIMMYT	EE.UU.	Rusia	India	Alemania	Italia	6	6	Alemania	6	6
Cebada	485.000	Canadá	EE.UU.	Reino Unido	ICARDA	Brasil	Rusia	6	5	Brasil	5	5
Arroz	420.500	IRRI	China	India	EE.UU.	12	EE.UU.	8	8	Japón	5	4
Maíz	277.000	México	India	EE.UU.	10	Rusia	7	7	CIMMYT	5	4	4
Phaseolus	268.500	CIAT	EE.UU.	México	11	Brasil	10	10	Alemania	3	3	3
Soja	174.500	China	EE.UU.	AVRDC	10	Brasil	5	5	Ucrania	4	3	3
Sorgo	168.500	ICRISAT	EE.UU.	Rusia	6	Brasil	6	6	Etiopía	4	4	4
Brassica	109.000	India	Reino Unido	Alemania	9	EE.UU.	8	8	China	6	3	3
Caupi	85.500	IITA	Filipinas	EE.UU.	11	AVRDC	7	7	India	6	5	5
Maní	81.000	EE.UU.	India	ICRISAT	18	China	8	8	Argentina	6	2	2
Tomate	78.000	EE.UU.	AVRDC	Filipinas	6	Rusia	4	4	Alemania	6	3	3
Garbanzo	67.350	ICRISAT	ICARDA	Pakistán	9	EE.UU.	9	9	Irán	8	4	4
Algodón	49.000	India	Francia	Rusia	12	EE.UU.	6	6	Pakistán	5	3	3
Batata	32.000	CIP	Japón	EE.UU.	8	Perú	6	6	Filipinas	5	4	4
Papa	31.000	CIP	Colombia	Alemania	13	EE.UU.	8	8	Argentina	4	4	4
Haba	29.500	ICADA	Alemania	Italia	13	España	6	6	Rusia	6	6	6
Yuca	28.000	CIAT	Brasil	IITA	8	Uganda	6	6	India	5	4	4
Caucho	27.500	Malasia	Brasil	Cote d'Ivoire	5	Liberia	4	4	Viet Nam	4	2	2
Lenteja	26.000	ICARDA	EE.UU.	Rusia	8	Iran	7	7	Pakistán	4	3	3
Ajo/cebolla	25.500	Alemania	Reino Unido	India	8	Rusia	5	5	Hungria	6	4	4
Remol.azucarera	24.000	Alemania	Francia	Países Baj.	9	Yugoslavia	9	9	Rusia	7	5	5
Palma de aceite	21.000	Zaire	Malasia	Brasil	3	Ecuador	1	1	Colombia	6	1	1
Café	21.000	Cote d'Ivoire	Francia	Camérún	7	Costa Rica	7	7	Etiopía	6	5	5
Caña de azúcar	19.000	Brasil	India	EE.UU.	11	R.D/nicarua	11	11	Cuba	8	5	5
Name	11.500	IITA	Cote d'Ivoire	India	8	Filipinas	5	5	Sri Lanka	4	4	4
Banano/platano	10.500	INIBAP	Francia	Honduras	9	Filipinas	6	6	Papua NG	5	5	5
Cacao	9.500	Brasil	Trinidad/Tob	Venezuela	17	Filipinas	7	7	Costa Rica	6	5	5
Colocasia	6.000	Malasia	Papua NG	India	11	EE.UU.	8	8	Indonesia	7	6	6
Cocotero	1.000	Sierra leona	Venezuela	Francia	17	India	13	13	Colombia	11	9	9

Cuadro 5. Entidades nacionales que manejan bancos de germoplasma en condiciones ex situ. 1997.

Entidad	Razón Social	Grupo de Especies	No. Especies	No. Colecciones	
				INT.	NAT.
Cartón de Colombia	Privada	Forestales	12	790	-
CENICAFÉ	Privada	Café	18	2.900	-
CENICANA	Privada	Caña de Azúcar	6	1.049	244
COLTABACO	Privada	Tabaco	4	135	85
CONIF	Privada	Maderables	28	39	45
CVC	Pública	Forestales	45	99	-
ICA-CORPOICA	Mixta	Agrícolas	73	8.109	9.912
SINCHI	Pública	Amazónicas	+10	3	199
UNIPALMA	Privada	Palma africana	2	319	-
U. DE ANTIOQUIA	Pública	Ornamentales	92	-	92
U. DE CALDAS	Pública	Frutales	5	-	101
U. NACIONAL BOGOTÁ	Pública	Papa			
Papa criolla					
Otros tubérculos					
Cultivos andinos			32	55	208
U. NACIONAL MEDELLÍN	Pública	Frutales tropicales	10	-	250
U. NACIONAL PALMIRA	Pública	Hortalizas	5	200	1.000
U.P.T.C.	Pública	Frutales			
Forestales					
Ornamentales			10	3	7
TOTAL			352	13.701	12.150

1/ INT: Introducciones NAT: Nativas o criollas

Cuadro 6. Bancos de germoplasma manejados por CORPOICA

Cultivo	No. de muestras	Cultivo	No. de muestras
Trigo	622	Batata	186
Arroz	486	Ñame	82
Maíz	5.379	Ulluco	12
Sorgo	1.305	Quinua	28
Frijol	1.170	Arracacha	10
Soya	1.418	Achira	10
Algodón	1.037	Capsicum	206
Papa	453	Cucurbita	312
Papa criolla	2.133	Tomate	1.890
Yuca	21	Frutales (varios)	1.000

El 62% del total de colecciones ex situ se conservan en la modalidad de banco de semillas (semilla ortodoxa). Una menor proporción, 36%, se encuentra en condiciones de bancos de campo (especies de reproducción vegetativa o que presentan semilla recalcitrante) y apenas el 1.5% del germoplasma conservado en condiciones *in vitro* obedece a duplicados de las colecciones que se mantienen en campo.

El Plan de Acción Mundial (PAM) incluye cuatro actividades para mejorar la conservación ex situ de los recursos fitogenéticos:

- Mantenimiento de las colecciones ex situ existentes.
- Regeneración de las muestras ex situ amenazadas.
- Apoyo a la recolección planificada y selectiva.
- Ampliación de las actividades de conservación ex situ.

5. 5. Caracterización y evaluación de los recursos fitogenéticos

La evaluación se refiere a medir características genéticas de tipo cuantitativo que son afectadas por el medio ambiente, como son los factores de rendimiento y adaptación. La caracterización permite medir variables de tipo cualitativo, no afectadas por el medio ambiente.

Los recursos fitogenéticos en Colombia han sido caracterizados y evaluados parcialmente. El mayor énfasis se ha puesto en la caracterización morfoagronómica, con un trabajo escaso en las áreas de caracterización fisiológica, citogénica, bioquímica y molecular. Aproximadamente el 40% de las colecciones nacionales presentan algún grado de caracterización morfoagronómica, estando resaltado principalmente el aspecto de evaluación. En lo referente a la caracterización bioquímica y molecular se reporta que apenas el 1.2% de las colecciones (caña, musaceas y passifloras), han sido evaluadas con estos parámetros.

Las actividades de caracterización y evaluación ayudan a mejorar las estrategias de colección y conservación de germoplasma porque permiten detectar las necesidades de variabilidad y conservación más eficientes, promover su uso y diseñar estrategias de mejoramiento de las distintas especies.

5. 6. Documentación de colecciones

Documentar el germoplasma implica colocar a disposición de un usuario un conjunto de datos e información que identifica o acredita alguna condición o circunstancia del material genético que es sujeto de estudio, durante cualquiera de las fases de trabajo: colección, conservación, caracterización y evaluación, distribución y uso.

La actividad de documentación incluye también todas las gestiones de recopilación, procesamiento, actualización, monitoreo, consulta y emisión de informes relacionados con la dinámica de los recursos genéticos.

Los datos que se deben incluir en estos registros son los siguientes: datos de pasaporte (incluye datos de entrada o procedencia y/o sobre la colección), datos de caracterización y evaluación y descriptores de gestión (incluye datos sobre monitoreo del germoplasma, regeneración y distribución).

En Colombia se cuenta con un número reducido de bases de datos y se tienen pocos catálogos publicados. En promedio, el 80% de las colecciones poseen datos de pasaporte. Los bancos nacionales no forman parte de redes nacionales o subregionales de bancos de germoplasma, por lo tanto no hay intercambio de datos al interior del país.

5. 7. Utilización de los recursos fitogenéticos

Los recursos fitogenéticos son conservados para ser utilizados en beneficio del hombre. Actualmente estos recursos están subutilizados debido a la falta de infor-

mación sobre el valor y uso del material y a la carencia de comunicación entre los bancos de germoplasma, los fitomejoradores y los demás usuarios. Esto limita el aprovechamiento de los beneficios sociales y económicos a largo plazo.

En general, las entidades estatales y privadas utilizan muy poco las colecciones que se encuentran conservadas en los bancos de germoplasma *ex situ* en sus programas de mejoramiento genético. Esto se debe al hecho de que muchas accesiones aún no se han caracterizado, a la falta de información sobre los materiales existentes, a la dificultad de acceso a las colecciones, entre otras. Para el caso de Colombia, las colecciones correspondientes a 352 especies han sido evaluadas en un 40%, que resulta ser un dato avanzado frente a la situación reportada por otros países de la región americana. En el país, el objetivo de los programas de fitomejoramiento ha sido preponderantemente incrementar la producción mediante incrementos en rendimiento, no obstante los programas más recientes incluyen resistencia a condiciones de estrés bióticas y abióticas.

5. 8. Erosión de los recursos fitogenéticos

El país y el mundo viven un proceso acelerado de transformación de sus hábitats y ecosistemas naturales a causa de factores tales como la colonización y ampliación de la frontera agrícola, establecimiento de cultivos ilícitos, construcción de obras de desarrollo vial e infraestructura, actividad minera, adecuación de zonas cenagosas para el pastoreo, consumo de leña, incendios de ecosistemas naturales, producción maderera, introducción de especies foráneas e invasoras, la sobrexplotación de especies silvestres, la contaminación y sobre todo la generalización de la agricultura comercial moderna. Esta transformación conduce a la reducción de hábitats naturales o a su fragmentación y por lo tanto a la pérdida de variabilidad biológica que se conoce como erosión genética.

Existen datos que demuestran la gravedad del problema. En el mundo, cada año, se deterioran 17 millones de hectáreas; 100 especies biológicas se extinguen definitivamente; en una semana se pierden más especies de las que se perdieron en los tres siglos pasados. Si esta tendencia se mantiene, 60.000 de los 250.000 especies vegetales reportadas podrían desaparecer en las próximas tres décadas. En Colombia, cada año se deterioran 600.000 hectáreas, debido a la colonización y expansión de la frontera agrícola (73.3%), producción maderera (11.%), consumo de leña (11.9%), incendios forestales (2.0%) y cultivos ilícitos (2.0%).

La introducción de variedades mejoradas modernas, uniformes y mucho más productivas ha jugado un papel importante en el abastecimiento de alimento al mundo; sin embargo, ha conducido a una pérdida de numerosas variedades loca-

les heterogéneas, en muchos países del mundo, atentando contra el mecanismo de seguridad más importante que tiene la naturaleza: la diversidad. Con la pérdida de una especie o de una variedad local se elimina de forma irreversible la diversidad genética en ella contenida, que naturalmente incluye genes de adaptación a la zona en la que evolucionó.

El mundo depende de muy pocas especies vegetales para la producción de alimentos (menos del 1% de las 250.000 especies reportadas). Esta reducción de la diversidad no sólo se limita al número de especies sino también al número de variedades agrícolas sembradas dentro de cada especie, indicando la vulnerabilidad genética de los principales cultivos agrícolas. Por ejemplo: en Estados Unidos, el 15% del maní sembrado procede de sólo nueve variedades, el 96% de los guisantes procede de sólo dos variedades. En Colombia, de las 2.000 hectáreas sembradas de papa en 1996, solamente el 15% correspondía a variedades locales; de las 23 razas nacionales de maíz reportadas, prácticamente ninguna es cultivada, han sido reemplazadas por variedades o híbridos modernos.

6. Sistemas de reproducción de las plantas

De acuerdo con el sistema de reproducción, las plantas pueden dividirse en plantas de reproducción asexual o clonal y plantas de reproducción sexual.

6. 1. Reproducción asexual

La reproducción asexual se efectúa por medio de partes de la planta diferentes a la semilla: tallos (estacas, tubérculos, bulbos, rizomas, estolones), hojas, hijuelos, yemas, injertos, meristemos, callos, células somáticas, protoplastos o embriones asexuales producidos por apomixis.

La reproducción por este sistema conduce, en general, a la perpetuación de genotipos superiores con gran ventaja en el mejoramiento de plantas puesto que puede obtenerse un número indefinidamente grande de individuos genéticamente idénticos, independientemente del grado de heterocigosis de la planta "madre". Por lo tanto, el mejorador puede aprovechar los individuos sobresalientes que aparezcan en cualquier momento de su programa y perpetuarlos usando la reproducción asexual. Por lo anterior, el mejoramiento de estas plantas es en algunos aspectos menos complicado que el de otras especies.

De otro lado, si una variedad tiene un buen ideotipo pero, por ejemplo, se llega a presentar una enfermedad que no existía en la localidad, o bien, se forma una nueva raza fisiológica de una enfermedad ya existente, al estar constituida esta variedad por un solo genotipo y éste resultare susceptible a la enfermedad o tara fisiológica, obviamente los resultados no serían satisfactorios, según sea el efecto de esa epifilia. Como ejemplo se puede citar el desastre causado en 1830-1840 por el hongo *Phytophthora infestans* en los cultivos de papa en Europa y el causado por el insecto *Phylloxera vitifoliae* en los cultivos de uva en Francia, en 1860.

Apomixis: Formación de un embrión asexual o "seudo semilla" sin que ocurra la singamia. El embrión se desarrolla a partir de células haploides del saco embrionario o de células somáticas de la nucela sin que ocurra fertilización. Se presentan tres modalidades importantes de apomixis: partenogénesis, apogamia y aposporia.

Partenogénesis: Formación del embrión a partir de la célula huevo u oosfera del saco embrionario, sin que ocurra la fecundación. Si la oosfera es haploide, el embrión y la planta que se desarrollarán serán haploides. Si la célula huevo u oosfera es diploide, el embrión y la planta serán diploides.

Apogamia: Formación del embrión a partir de células del saco embrionario diferente a la oosfera. Generalmente es diploide porque se desarrolla a partir de la fusión de dos esporas o núcleos haploides del saco embrionario.

Aposporia: Formación del embrión a partir de células somáticas, sin intervención de las esporas. El embrión se forma a partir de células somáticas diploides, generalmente de la nucela.

En todos los casos de apomixis, la polinización tiene lugar para la iniciación y formación del endospermo, pero no hay fecundación. La apomixis tiene importancia en el mejoramiento porque la descendencia es semejante a la planta progenitora, los caracteres son de herencia materna. En algunas especies, como en el naranjo, algunas plantas producen semilla por apomixis y por fecundación, dando lugar a variación; en otras especies, se produce semilla únicamente por apomixis.

Especies forrajeras importantes como aquellas pertenecientes a los géneros *Brachiaria* y *Panicum* son apomícticas.

6. 2. Reproducción sexual

La reproducción sexual es aquella que se efectúa por medio de semilla resultante de la unión de dos gametos de diferente sexo, uno masculino llamado polen y otro femenino llamado óvulo.

La semilla sexual puede ser el resultado de procesos de autofecundación o de polinización cruzada natural. Según la cantidad de autofecundación o de cruzamiento natural, las plantas pueden ser clasificadas en las siguientes categorías:

- **Normalmente autógamias:** Tienen menos del 5% de polinización cruzada (PCN). Ejemplo: tomate, lechuga, arroz, frijol, soya, maní, papa, cebada, trigo, arveja. Las condiciones ambientales (insectos, vientos, temperatura, densidad de población) pueden modificar la cantidad de polinización cruzada natural. La autogamia se ve favorecida por la cleistogamia. Dentro de las plantas normalmente autógamias es necesario determinar la cantidad de cruzamiento natural para tener una base sobre el mantenimiento de la pureza (homogeneidad y homocigosis) durante el período de aumento, certificación y comercialización de un material mejorado y también sobre el grado de contaminación de las progenies.

Para determinar la cantidad de cruzamiento natural, preferentemente, se usa un "carácter marcador" que es un carácter cualitativo que depende de un solo par de genes, en lo posible con dominancia completa para facilitar el proceso de cuantificación.

A manera de ejemplo tómesese el caso de la flor roja con genotipo RR o Rr y flor blanca con genotipo rr. Se deben usar variedades progenitoras que sean homocigotas para el carácter dominante y para el carácter recesivo. Generalmente se recomienda sembrar un surco con semillas de una variedad de flor roja enseguida de un surco de otra variedad de flor blanca y así sucesivamente, o también sembrar un surco iniciado con semilla de una variedad de flor roja y enseguida a lo largo del mismo surco, sembrar una semilla de la otra variedad de flor blanca, dejando la distancia normal entre plantas y así sucesivamente hasta terminar la siembra; en el siguiente surco sembrar una semilla de la variedad de flor blanca y luego una semilla de la variedad de flor roja, se repite este procedimiento, lo que dará como resultado que una planta de una variedad, supongamos de flor blanca, estará rodeada por cuatro plantas de flor roja, aumentando así las probabilidades de cruzamiento natural.

Al momento de la maduración se cosecharán sólo las correspondientes al carácter recesivo (flor blanca), para que, en caso de existir cruzamiento, éste sea rr (hembra) por RR (macho) y cuyo resultado será Rr; o bien, si no hubo cruzamiento, la autofecundación dará rr (hembra) x rr (macho) cuyo resultado será rr flor blanca. Después de cosechar las semillas de las plantas madres homocigotas recesivas, algunas semillas serán producto de cruzamiento natural y otras se formarán por autofecundación; por lo tanto al sembrar esas semillas en el siguiente ciclo agrícola, simplemente se cuenta el total de plantas con flores blancas y las de flores rojas. Con los datos se calcula el porcentaje de cruzamiento natural. Supongamos que se encontraron 870 blancas y 22 rojas, para un total de 892; por lo tanto, el cruzamiento natural, en este ejemplo, es 2.47%.

- *Prevalentemente autógamas*: Tienen entre 5-20% de cruzamiento natural; ejemplo: algodón, ají, pimentón, berenjena, café.
- *Prevalentemente alógamas*: Tienen entre 20-70% de cruzamiento natural; ejemplo: sorgo.
- *Normalmente alógamas*: Tienen de 70 a 80% ó hasta 100% de cruzamiento natural; ejemplo: cebolla, zapallo, melón, zanahoria, repollo, girasol, cacao, yuca, maíz.

Es necesario insistir que no es posible delimitar en grupos a las plantas, de acuerdo con su porcentaje de cruzamiento natural, porque según sea el valor de

éste, las poblaciones de plantas podrán derivar entre un bajo o un alto porcentaje de homocigosis o de heterocigosis.

6.3 Consecuencias genéticas de los sistemas reproductivos

El modo de reproducción de la especie determina la constitución genética de las plantas individuales y la estructura genética de las poblaciones.

- **Constitución genética de las plantas:** Los individuos de una población autógama son homocigotos para la mayoría de los genes; los individuos de una población alógama son heterocigotos para la mayoría de los genes que controlan los diferentes caracteres.

- **Estructura genética de las poblaciones**
 - Reproducción asexual
 - Población: usualmente homogénea
 - Planta: altamente heterocigota

- **Reproducción sexual**
 - Normalmente autógama:
 - Población: normalmene autógama
 - Planta: normalmente homocigota

- **Prevalentemente autógama:**
 - Población: relativamente homogénea
 - Planta: relativamente homocigota

- **Normalmente alógama:**
 - Población: normalmente heterogénea
 - Planta: normalmente heterocigota

- **Determina, en gran parte, la metodología de mejoramiento a seguir.** En las plantas autógamas se presenta la endogamia (autofecundación) y en las alógamas la polinización cruzada natural que determina la estructura genética de las poblaciones y la constitución genética de la planta individual.

Cuadro 7. Diferencias principales entre especies autóгамas y alógamas.

Autógamas	Alógamas
1. No se presenta la recombinación genética. No intercambian sus genes con otras plantas.	1. Máxima recombinación genética, gran variabilidad genética.
2. El fitomejorador centra su interés en seleccionar y evaluar genotipos (el genotipo es permanente).	2. Poco interés por seleccionar y evaluar los individuos (el genotipo es pasajero).
3. Mayor interés por la frecuencia de genotipos en la población.	3. Mayor interés por la frecuencia de gametos en la población.
4. Una planta o genotipo puede dar origen a una variedad.	4. Una variedad es formada por el conjunto y recombinación de muchas plantas o genotipos.
5. No pierden vigor por autofecundación.	5. Generalmente pierden vigor por autofecundación
6. El mejoramiento avanza rápido pero puede parar rápido.	6. Las ganancias son lentas pero continuas. La recombinación genética garantiza el progreso en el mejoramiento.
7. Se debe aumentar variación genética por hibridación artificial, mutación, etc.	7. La variación genética se origina en forma natural por recombinación.
8. Las pruebas de progenie son fáciles y bien definidas.	8. Las pruebas de progenie son más difíciles y muy variables.

6. 4. Fenómenos que favorecen la polinización cruzada natural

Dioecia. Fenómeno por el cual las flores estaminadas y pistiladas están situadas en plantas diferentes. Existe la diferenciación sexual. Son normalmente alógamas, y de constitución genética heterocigota. Entre estas especies se encuentran el lúpulo, espárrago, papayo, jobjoba, marihuana, espinaca, álamo. Los fitomejoradores permanentemente seleccionan, dentro de estas especies, plantas con flores

perfectas con el fin de incrementar la producción por autofertilidad. Actualmente, casi todas las variedades mejoradas, dentro de especies dioicas, son autofértiles.

Monoecia. Separación de las flores estaminadas de las pistiladas dentro de una misma planta; ejemplo: maíz, girasol, centeno, cocotero, palma africana, higuera, sandía, melón, pepino, zapallo. Son plantas de libre polinización y de constitución genética heterocigota.

Las cucurbitáceas, casi siempre monoicas, pueden presentar los siguientes tipos de plantas: ginoicas, que sólo producen flores femeninas; androicas, sólo producen flores masculinas; andróginas, producen flores perfectas; andromonoicas, producen flores masculinas y andróginas. También se pueden presentar plantas polígamas que producen flores andróginas y unisexuales (masculinas y femeninas).

Protandria. Los estambres maduran antes que el pistilo; no hay coincidencia para la fecundación; ejemplos: cebolla, girasol, maíz.

Protogina. Los pistilos maduran antes que los estambres; ejemplos: aguacate y nogal.

Heterostilia. Los estambres y los pistilos presentan diferentes tamaños o longitudes.

Película protectora sobre la superficie del estigma. Los insectos deben perforar la película protectora para facilitar la polinización.

Forma de la flor y disposición del estigma y las anteras. Por ejemplo: en alfalfa es necesario que se presente el mecanismo de "tripping" (apertura mecánica de la flor por insectos) con el fin de que pueda ser polinizada por éstos.

Androesterilidad. Los gametos masculinos no son funcionales debido al efecto de genes mutantes.

Autoincompatibilidad. Imposibilidad fisiológica de producir semilla por autofecundación, aunque poseen gametos masculinos y femeninos viables.

6. 5. Metodologías para determinar el sistema reproductivo

El sistema reproductivo y la cantidad de cruzamiento natural, para la mayoría de las especies agrícolas es conocido, aunque existen variaciones en la taxa de cruzamiento natural debido a las variaciones ambientales, principalmente. Para el éxito

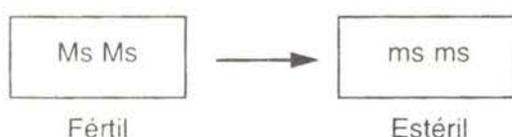
de un programa de mejoramiento es recomendable determinar la cantidad de cruzamiento natural, dentro de la especie de interés y para la región donde se desarrolla el programa. Para saber si una especie es autógena o alógena se pueden utilizar las siguientes metodologías:

- *Examen de la estructura floral:* Plantas dioicas obligatoriamente serán alógenas. Fenómenos como monoecia, dicogamia, androesterilidad, autoincompatibilidad o presencia de flores vistosas con olores fuertes favorecen la alogamia. La cleistogamia evidencia la presencia de autogamia. El hermafroditismo no es un indicio seguro de autogamia.
- *Aislamiento de plantas individuales:* Si la planta no produce semilla en condiciones de aislamiento, ojalá aislamiento en espacio, es un indicio fuerte de que la especie es alógena. Si produce semilla en aislamiento no significa necesariamente que la planta es autógena porque muchas especies alógenas, como el maíz y el zapallo, por ejemplo, son autofértiles.
- *Efecto de la endogamia:* Si se presenta pérdida de vigor o depresión por endogamia, la especie es alógena, con excepción de algunas **Cucurbitáceas**. Si no se presenta depresión, la especie probablemente es autógena.

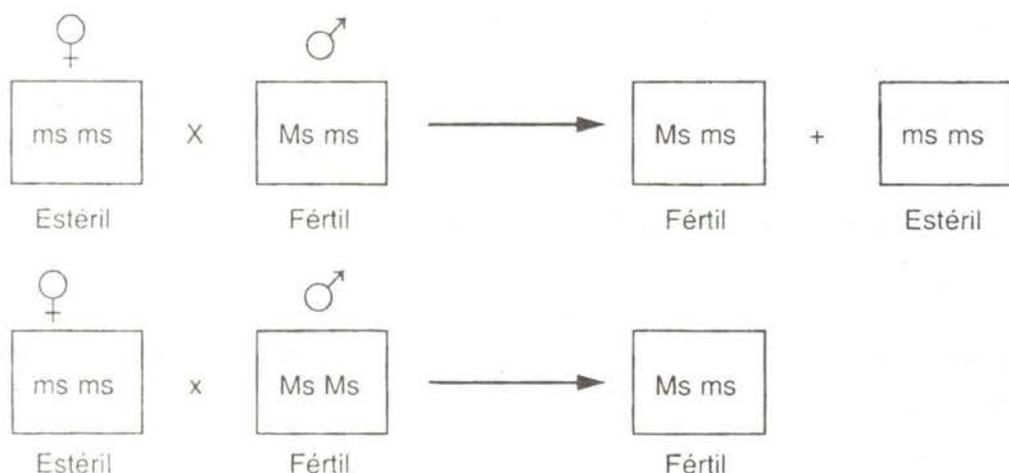
7. 1. Androesterilidad genética

Genes nucleares son responsables de este tipo de esterilidad. Se han encontrado ejemplos de androesterilidad controlados por un solo gen, en muchas especies cultivadas. Generalmente un gen recesivo es el responsable de la androesterilidad.

La androesterilidad genética, suele producirse, por mutación



Una vez detectada la planta androestéril, se la cruza inmediatamente con una planta fértil, que puede ser heterocigota ($Ms ms$) u homocigota ($Ms Ms$) de la misma variedad, con el fin de conservar el gen recesivo de la androesterilidad.



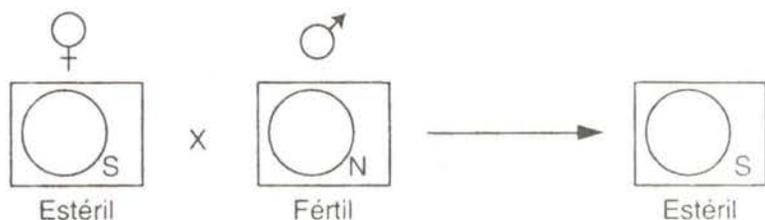
La semilla heterocigota $Ms ms$ constituye el material de reserva del gen "ms" y se lo guarda en los bancos de germoplasma. Este tipo de androesterilidad no es usado en la producción comercial de semilla híbrida, debido a la dificultad de mantener el gen "ms" en forma homocigota.

7. 2. Androesterilidad citoplasmática

Depende de factores citoplasmáticos. Existen plantas con un tipo especial de citoplasma que es androestéril, pero pueden producir semilla cuando están presentes las plantas polinizadoras adecuadas. En este tipo de esterilidad masculina no intervienen factores genéticos nucleares, salvo cuando entran a modificar el citoplasma para restaurar la fertilidad. Generalmente se produce por mutación, así:

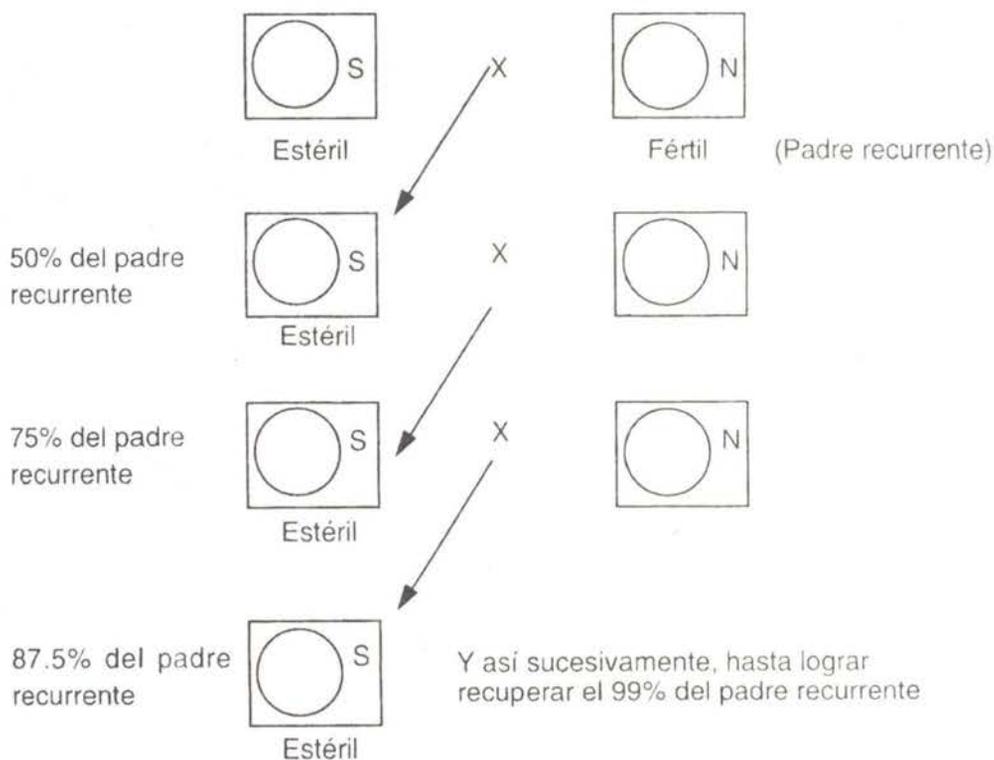


Una vez detectada la androesterilidad citoplasmática se debe cruzar con una planta fértil de la misma variedad, con el fin de aumentarla y almacenarla en los bancos de germoplasma para su posterior utilización.



La progenie será androestéril, puesto que su citoplasma se deriva casi por completo del gameto femenino.

Cuando el mejorador desea incorporar la androesterilidad citoplasmática a un material de su predilección, simplemente utiliza el retrocruzamiento:



La androesterilidad citoplasmática es muy útil en ciertas plantas ornamentales, debido a que toda la descendencia de las plantas androestériles es también androestéril, cualquiera que sea el polen utilizado y por lo tanto no darán semillas.

Estas plantas sin semillas tienden a mantener la flor durante más tiempo que las plantas semilladas y las flores permanecen frescas más días.

También es útil este tipo de androesterilidad para la producción de híbridos sencillos en algunas plantas cultivadas, en las que se utiliza alguna parte vegetativa de la planta como producto comercial.

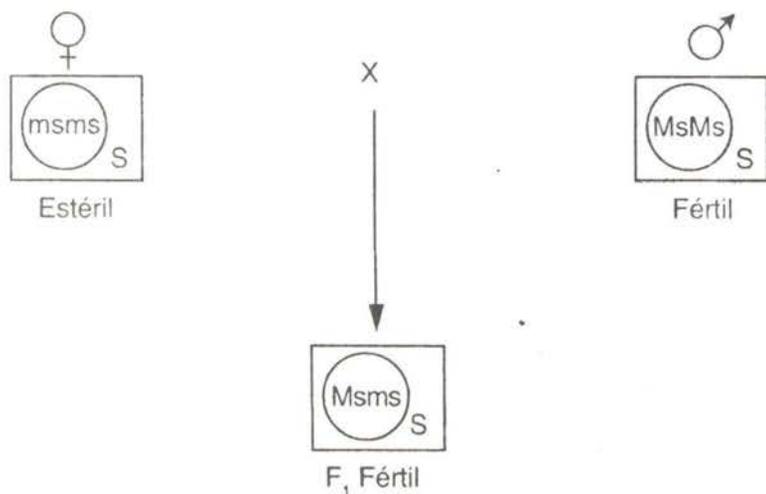
7. 3. Androesterilidad genético-citoplasmática

Es debida a la interacción entre un gen recesivo (*ms*) y un factor citoplasmático (*s*). Generalmente se produce así:



Este tipo de androesterilidad difiere del tipo citoplasmático en que la descendencia de las plantas androestériles no es necesariamente androestéril sino que puede ser fértil, cuando se utilizan ciertas plantas como polinizadoras.

Se ha comprobado que los polinizadores que producen híbridos fértiles, llevan genes (*Ms Ms*) que pueden restaurar la aptitud de producir polen en plantas con citoplasma estéril.



Existen los siguientes casos de androesterilidad genético-citoplasmática:

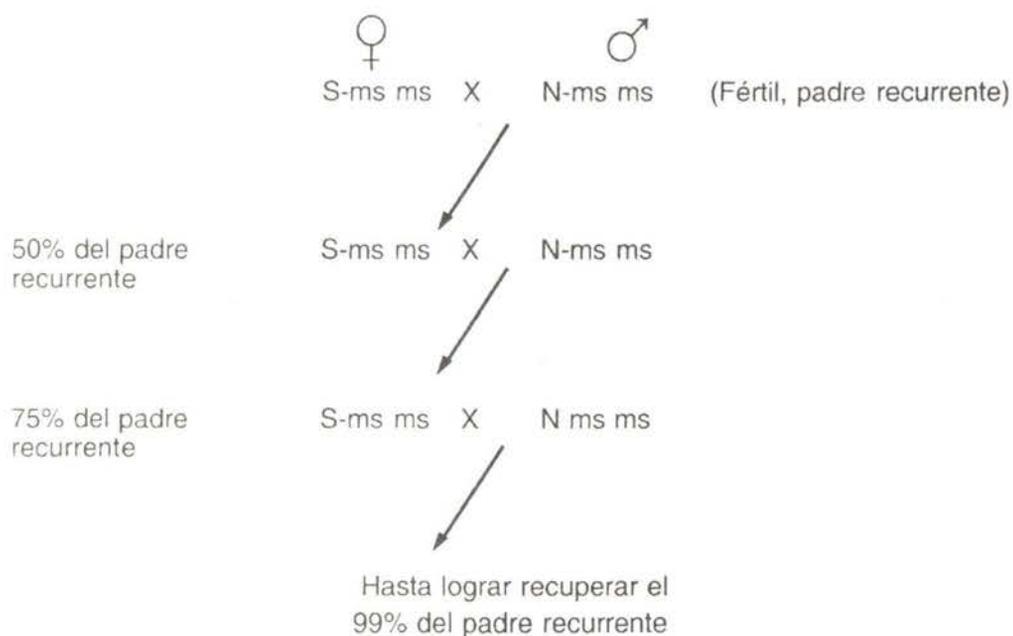
Citoplasma	Núcleo
N	Ms-Ms
N	Ms-ms
N	ms-ms
S	Ms-Ms
S	Ms-ms
S	ms-ms (Androestéril)

Para que las plantas sean androestériles debe existir la interacción entre el factor genético (ms ms) y el factor citoplasmático (S).

Cuando las plantas androestériles son cruzadas con plantas fértiles se obtienen los siguientes resultados:

Androestéril		Fétil	F1
S-ms ms	X	N-Ms Ms	→ S-Ms Ms (100% fértil)
S-ms ms	X	N-Ms ms	→ S-Ms ms + S-ms ms (50% fértil+50% estéril)
S-ms ms	X	N -ms ms	→ S-ms ms (100% estéril)
S-ms ms	X	S-Ms Ms	→ S-Ms ms (100% fértil)
S-ms ms	X	S-Ms ms	→ S-Ms ms + S-ms ms (50% fértil y 50% estéril)

Cuando el fitomejorador desea incorporar la androesterilidad genético citoplasmática a un material de su predilección, utiliza el retrocruzamiento:



Para ilustrar el procedimiento en la producción de híbridos comerciales, utilizando el fenómeno de la androesterilidad, se presenta un ejemplo en cebolla de bulbo (*Allium cepa* L.).

7. 4. Producción de híbridos de cebolla de bulbo usando androesterilidad.

Para la producción de semillas híbridas de cebolla, usando la androesterilidad, se necesitan tres líneas: A, B y R.

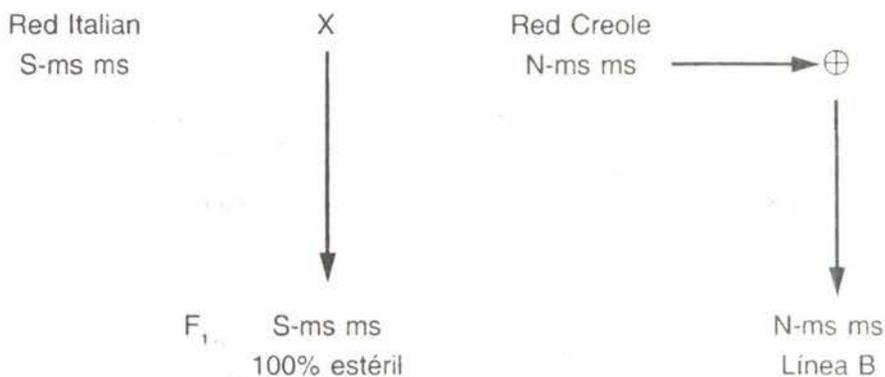
Línea A: Línea androestéril: S-ms ms

Línea B: Línea mantenedora de la línea A. Genéticamente es semejante a la línea A, excepto que produce polen (N-ms ms)

Línea R: Línea genéticamente diferente a la línea A y usada para hacer el cruzamiento con la línea A, para la producción de semilla híbrida. Se denomina línea restauradora (N-Ms Ms-ó N -ms ms).

• Producción de la línea mantenedora (Línea B)

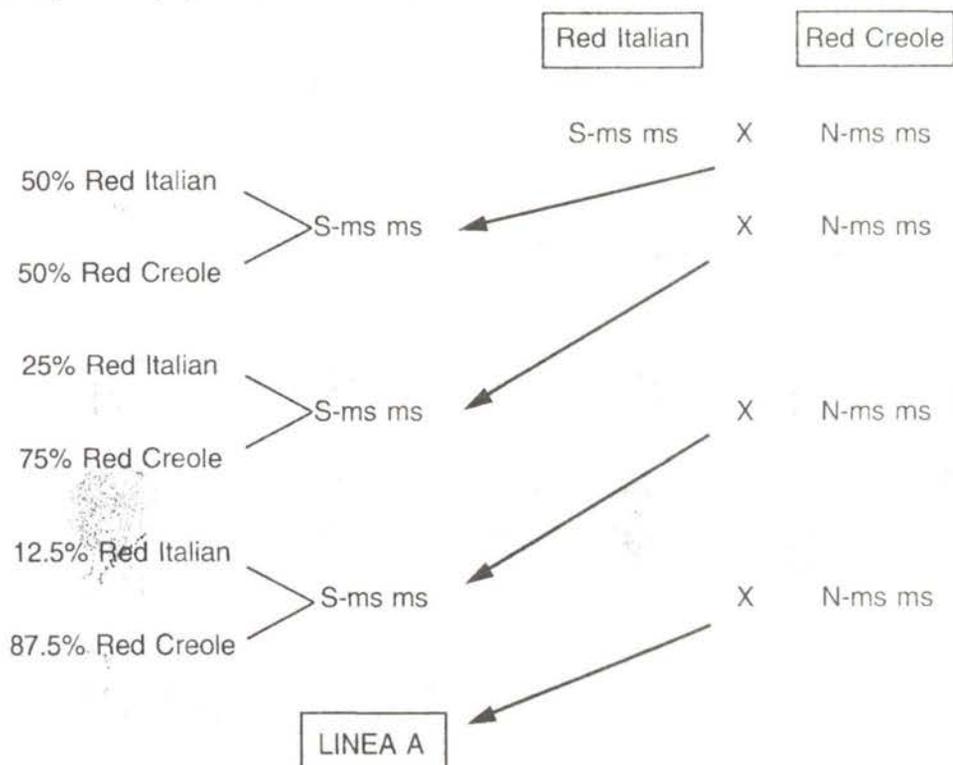
Una línea androestéril conocida (ejemplo: Red Italian línea 13- 73) se cruza con la variedad de interés (ejemplo: Red Creole)



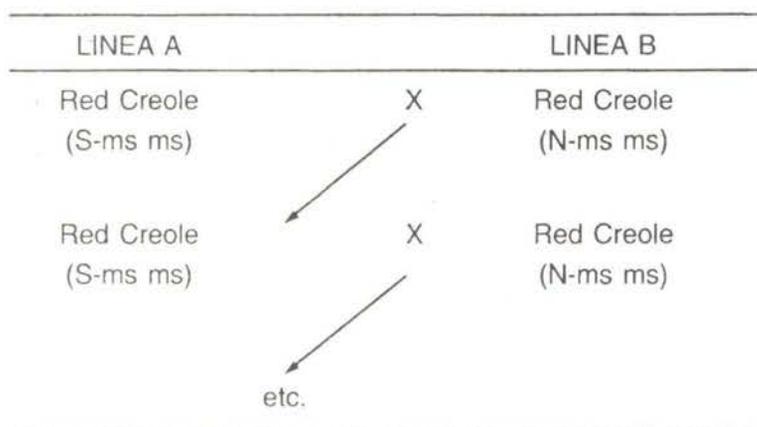
Si la progenie de este cruzamiento es 100% estéril, entonces la planta probada de Red Creole sería N-ms ms. Semillas provenientes por autofecundación a partir de esa planta probada formarán la línea B (N- ms ms).

• **Obtención de la línea A en la variedad Red Creole**

Utilizando la progenie F1 del cruzamiento anterior se procede por retrocruzamiento, a producir la línea A que será igual a la línea B, excepto que será androes-téril (isolínea).



• **Mantenimiento de la línea A:**



• **Producción de la semilla híbrida:**

Generalmente se utiliza la proporción de un surco de la línea masculina (línea R: N-ms ms) y cuatro surcos de la línea femenina (línea macho estéril A: S-ms ms). En la Figura 10 se presenta un esquema para la producción de semilla híbrida F1, usando machoesterilidad. El genotipo del polinizador, preferiblemente, debe ser N-ms ms, con el fin de evitar la posibilidad de obtener semilla F2.

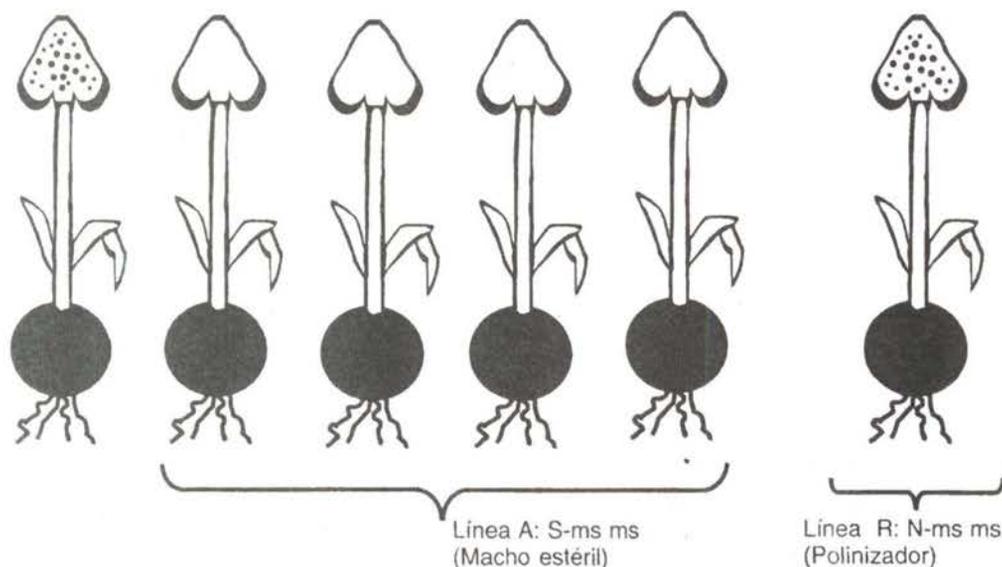


Figura 10. Esquema de la producción de semilla híbrida de cebolla de bulbo, usando macho esterilidad.

Las plantas androestériles pueden identificarse fenotípicamente de dos maneras:

- Examen en campo: las plantas androestériles poseen las anteras más pequeñas y arrugadas.
- Examen microscópico: cuando el polen es tratado con acetocarmín y observado bajo el microscopio se pueden tener dos posibilidades: si el polen es fértil se colorea y se muestra lleno, y si es estéril no colorea y se aprecia vacío.

La aplicación de la androesterilidad en la producción comercial no es tan sencilla porque:

- Existen genes modificadores que pueden influir en la precisión del mecanismo de la androesterilidad.
- El gameto masculino puede participar en la formación del cigoto con una pequeña porción del citoplasma, lo que puede ocasionar una falla en la esterilidad.
- El ambiente, especialmente la temperatura alta, puede afectar la expresión de la androesterilidad.

8. Incompatibilidad

Incompatibilidad es la incapacidad de las plantas, con polen y óvulos viables, de producir semillas debido a algún impedimento fisiológico que evita la fertilización.

La incompatibilidad puede operar en cualquier estado entre la polinización y la fecundación. En repollo, rábano y centeno, el polen generalmente no germina y si germina el tubo polínico no puede penetrar a través del estigma. En otras especies, el polen germina, penetra lentamente pero no alcanza el ovario a tiempo y en otras el polen germina, penetra a través del estigma, pero en el momento de ocurrir la fecundación los dos gametos se rechazan.

Indudablemente, el fenómeno de incompatibilidad hace que las plantas tengan una polinización cruzada forzada, lo cual evita la consanguinidad de las especies.

Este fenómeno es muy conocido y frecuente en diversas familias tales como *Gramineae*, *Leguminosae*, *Brassicaceae*, *Rosaceae*, *Compositae*, *Solanaceae*, *Onagraceae*, *Papaveraceae* y *Scrophulariaceae*. Se estima que la incompatibilidad se presenta en más de 300 especies pertenecientes a 20 familias.

Un tipo especial de incompatibilidad, el cual está bajo control genético, es la autoincompatibilidad que se caracteriza por la imposibilidad fisiológica de producir semilla por autofecundación.

Se distinguen dos sistemas de incompatibilidad: heteromórfico y homomórfico.

La incompatibilidad, en el sistema heteromórfico, se basa en diferencias morfológicas de las flores de diversas plantas. En *Primula vulgaris*, las anteras y los estigmas pueden ocupar dos posiciones complementarias en flores diferentes (Figura 11).

Estas especies de *Prímula* exhiben, también, dimorfismo en relación con el tamaño de los granos de polen y las células estigmáticas. Plantas longistilas tienen células estigmáticas grandes y granos de polen pequeños, mientras que las plantas brevistilas son portadoras de células estigmáticas pequeñas y granos de polen grandes.

Este carácter es controlado por un solo locus con dos alelos S y s, los cuales condicionan dos genotipos Ss (brevistila) y ss (longistila). El genotipo SS es deletéreo. Los únicos cruzamientos totalmente compatibles son brevistilas x longistilas (Ss x ss) o longistilas x brevistilas (ss x Ss). Ambos cruzamientos segregan para dar una descendencia constituida por igual número de plantas longistilas y brevistilas.

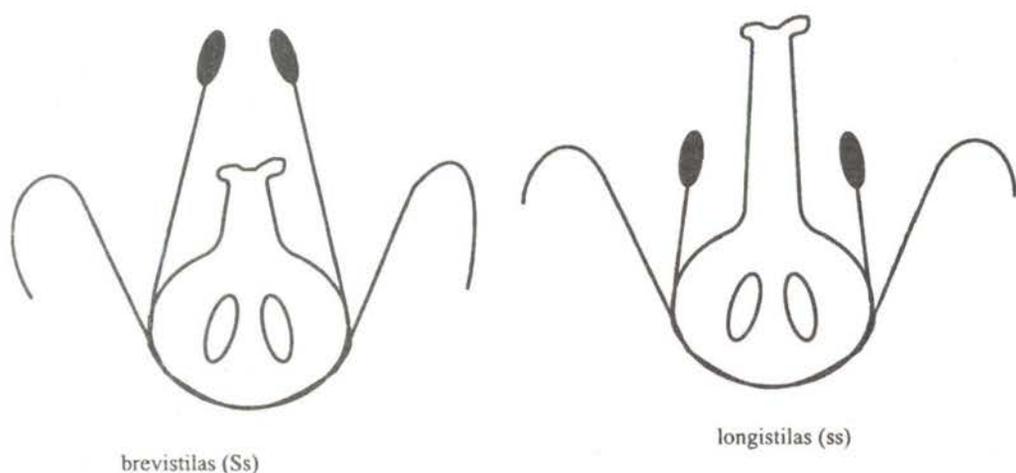
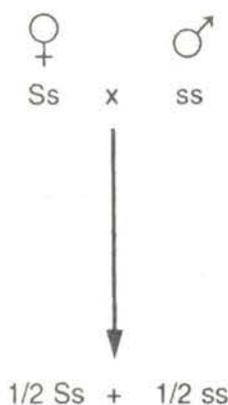


Figura 11. Diagrama de flores brevistilas y longistilas



Los granos de polen que contienen los alelos S ó s procedentes de una planta brevistila (Ss) son compatibles sobre estigmas de una planta longistila (ss) y similarmente, el polen s aportado por una planta longistila es compatible sobre una planta brevistila (Ss), pero ambos tipos de polen S y s resultan débilmente compatibles sobre los estilos Ss y ss cuando proceden, respectivamente, de genotipos Ss y ss.

La incompatibilidad, en el sistema homomórfico, no se basa en diferencias morfológicas de las flores, sino en la constitución genotípica de la planta, especialmente en el genotipo del gametofito o esporofito.

En el sistema homomórfico se distinguen dos tipos de incompatibilidad: gametofítica y esporofítica.

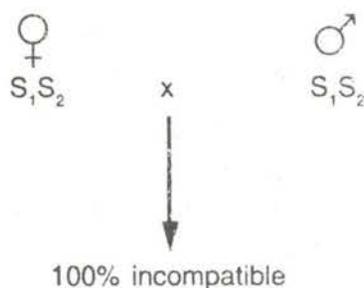
En el sistema gametofítico, la incompatibilidad resulta de la interacción entre el polen haploide y el estilo diploide y se manifiesta por la inhibición total o parcial del crecimiento del tubo polínico en su propio estilo o en otro estilo portador del mismo alelo. Se encuentra controlada, generalmente, por un solo locus S (locus de incompatibilidad) caracterizado porque tiene un gran número de formas alélicas: $S_1, S_2, S_3, \dots, S_n$ (serie alélica múltiple).

Si el grano de polen contiene, por ejemplo el alelo S_1 , éste no crecerá normalmente en el estilo diploide de una planta portadora del mismo alelo. Así, si una planta $S_1 S_2$ es polinizada por su propio polen o por el polen de otra planta $S_1 S_2$, ningún grano de polen alcanzará a los óvulos a tiempo para la fecundación.

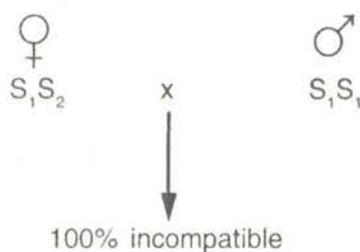
Los alelos de incompatibilidad del estilo no exhiben dominancia ni cualquier otra forma de interacción interalélica, existiendo por lo tanto completa independencia de acción en el estilo diploide.

El sistema gametofítico da lugar a tres tipos de polinización:

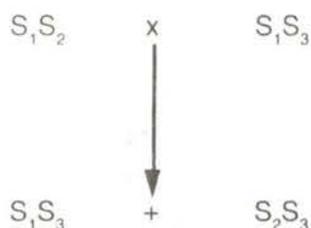
1. Incompatibilidad completa: ocurre entre plantas con igual genotipo de incompatibilidad; aquí se incluye la autopolinización. Ejemplo:



O en la polinización de un homocigote cualquiera (como padre) con un heterocigote (como madre) que tenga un alelo común con el homocigote.

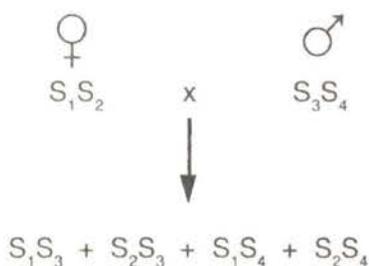


2. La mitad del polen es compatible: cuando las plantas tienen un alelo de incompatibilidad común. Ejemplo:



3. Todo el polen es compatible: cuando las plantas tienen alelos diferentes.

Ejemplo.



En el sistema esporofítico el fenómeno de incompatibilidad se encuentra determinado por el núcleo diploide del esporofito. En otras palabras, los genotipos de polen y del óvulo son determinados por el genotipo del tejido materno.

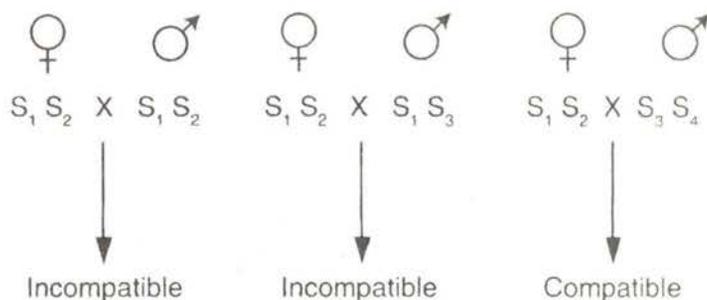
El sistema esporofítico se parece al gametofítico en que también está controlado por un solo gen S con alelos múltiples. Difiere del sistema gametofítico en que la reacción de incompatibilidad es impartida al polen por la planta a que éste pertenece.

ce. Además, en el sistema esporofítico pueden presentarse alelos con dominancia, acción individual o competencia en el polen o en el estilo, de acuerdo con las combinaciones alélicas implicadas.

En cacao, la incompatibilidad esporofítica está gobernada por un locus simple S con cinco alelos múltiples, por lo menos, con el siguiente orden de dominancia:

$S_1 > S_2 = S_3 > S_4 > S_5$. Además se ha comprobado que la reacción de incompatibilidad no se produce en el estilo, como sucede en otras especies, sino dentro del saco embrionario. También existen dos loci simples (A y B) con dominancia completa que actúan como precursores necesarios para que se dé la incompatibilidad.

Algunas reacciones de incompatibilidad, en cruzamientos entre varios genotipos de cacao son las siguientes:



Para explicar la reacción de incompatibilidad se han sugerido dos mecanismos: uno de estimulación complementaria y otro de reacción inhibidora. Por el primer mecanismo se supone que los tubos polínicos compatibles crecen más rápidamente debido a que son estimulados por una sustancia en el estilo, que es complementaria de los productos transportados por el polen. Se supone que los tubos incompatibles se desarrollan más lentamente debido a que faltan las sustancias promotoras del crecimiento o posiblemente a que las que se presentan en los tubos polínicos no son complementarias a las existentes en el estilo. Por otra parte, la inhibición de los tubos polínicos incompatibles lleva consigo la acción de un inhibidor que únicamente es específico contra los granos de polen o los tubos polínicos que tienen los mismos alelos que se hallan presentes en el estilo. La mayor parte de los hechos observados soportan la tesis de la presencia de una operación delimitada por un sistema inhibidor de tal tipo que tiene muchos aspectos en común con la reacción que se presenta en los animales de antígeno-anticuerpo.

La semejanza entre los sistemas de incompatibilidad y la reacción antígeno-anticuerpo ha sido estudiada en *Petunia*. Los antisueros obtenidos bajo la influen-

cia del polen procedente de cuatro genotipos de diferente incompatibilidad proporcionan la reacción de las precipitinas con otros extractos de polen, pero la reacción fue más intensa cuando ambos alelos eran homólogos a los estratos de polen y al antisuero. Además, el antisuero que había sido totalmente absorbido por extractos heterólogos dio reacción únicamente con extractos que tenían alelos S común con el antisuero absoluto. Ambas observaciones sugieren que los extractos de polen procedentes de distintos genotipos tienen diferentes propiedades antígenas.

8. 1. Producción de semilla híbrida usando la autoincompatibilidad

El uso de la autoincompatibilidad en la producción de semilla híbrida comercial se limita a muy pocas familias, principalmente *Brassicaceae* y *Compositaceae*.

En las *Brassicaceae*, (repollo por ejemplo) la autoincompatibilidad está condicionada por el locus génico S, con alelismo múltiple. Es un locus altamente polimórfico: decenas de diferentes formas alélicas ya han sido descritas. Sin embargo, una planta determinada solamente puede presentar dos alelos como máximo. Ejemplo: $S_1 S_2$, $S_3 S_4$, $S_5 S_6$,etc.

Una planta autoincompatible prácticamente no produce semilla cuando sus flores son autopolinizadas; de aquí la utilidad en la producción de semillas híbridas.

Surge entonces la pregunta: ¿cómo obtener semillas de una planta autoincompatible para poderla usar como línea parental de un híbrido? La respuesta es la polinización de botones florales cerrados (estigma inmaduro) con polen maduro cosechado de flores abiertas de la misma planta. La sustancia inhibidora (glicoproteína) de la germinación del grano de polen o del crecimiento del tubo polínico, presente en el pistilo, todavía no ha sido producida. A través de esta técnica se pueden producir líneas autofecundadas, homocigotas para los alelos S, como las de genotipos $S_1 S_1$, $S_2 S_2$,etc.

Si en una inflorescencia de repollo se autopolinizan botones florales cerrados y flores abiertas, se pueden tener hipotéticamente las siguientes situaciones en cuanto al número de semillas por silicua:

Planta de repollo No.	Número de semillas por silicua		Reacción
	Botones florales autopolinizados	Flores abiertas autopolinizadas	
	1	22	
2	20	1	Incompatible
3	21	23	Compatible
4	18	4	Incompatible (débil)
5	18	0	Incompatible (fuerte)

En el caso anterior, solamente las plantas 5 y 2 serían adecuadas para la producción de híbridos usando autoincompatibilidad.

Sin embargo, no basta que una planta sea autoincompatible para que pueda ser usada como progenitor en la producción de híbridos: es necesario que todas las plantas de su progenie autofecundada sean no sólo autoincompatibles, sino también incompatibles entre sí. Esto solamente es posible si la planta fuese homocigota para la autoincompatibilidad $S_1 S_1, S_2 S_2, S_3 S_3, S_4 S_4, \dots$ etc.

En esta condición reside una de las limitaciones del método, dado que la mayoría de las plantas derivadas de poblaciones de polinización abierta son heterocigotas (ejemplo: $S_1 S_2$) y la obtención de líneas homocigotas a partir de éstas es un proceso trabajoso y demorado. En general se gastan dos años, como mínimo, para identificar una planta como $S_1 S_1$ ó $S_2 S_2$, un año para la confirmación y un año más para el incremento de semilla (que se debe hacer manualmente, por polinizaciones en botón). Además se gastan cuatro años más para iniciar la etapa piloto de obtención de semillas híbridas.

Una vez obtenida la(s) línea (s) homocigotas autoincompatibles, el híbrido se produce, sembrando en forma intercalada hileras de la línea autoincompatible con la línea de un polinizador. Las semillas cosechadas en las hileras correspondientes a la línea autoincompatible serán las semillas híbridas. Si el polinizador fuese una población de polinización abierta o una línea autocompatible, las semillas que se cosechen deben descartarse. Si el polinizador fuese otra línea autoincompatible, homocigota para otro alelo de la serie **S**, las semillas cosechadas en esta línea serán también híbridas recíprocas que pueden mezclarse o no con el primer híbrido, a criterio del productor de semillas.

9. Variación fenotípica

Variación es la tendencia que se manifiesta en los individuos a diferenciarse unos de otros; es decir, es el fenómeno mediante el cual los descendientes de un par de progenitores difieren no sólo entre sí, sino en relación con los progenitores que les dieron origen. Es la tendencia opuesta a la herencia. La variación se debe a varias causas: hibridación inter e intra específica, recombinación de genes, mutaciones, poliploidismo y ambiente. Se distinguen dos tipos de variación:

9.1. Variación continua

Se expresa por pequeñas diferencias entre individuos, de tal manera que al examinar un carácter de una población, éste se puede agrupar entre dos valores extremos, existiendo grados intermedios entre ellos. Se presenta en caracteres cuantitativos controlados por muchos genes con efectos pronunciados del ambiente. Ejemplo: rendimiento, precocidad, contenido de proteína, resistencia horizontal.

9.2. Variación discontinua

Los individuos de una población se agrupan en unas pocas clases, o categorías fenotípicas de tal manera que un individuo se diferencia visiblemente del resto de los individuos de la población. Es propia de los caracteres cualitativos controlados por pocos genes y generalmente insensibles al ambiente. Ejemplo: presencia de tricomas, color de la flor, color del hipocotilo.

La caracterización de la variación fenotípica es importante para los programas de fitomejoramiento porque permite conocer las bases hereditarias de los diferentes caracteres, es decir, cuantificar el componente genético y el no genético o ambiental.

9.3. Componentes de la variación fenotípica y sus relaciones con la selección.

El valor que se observa o mide en un individuo se denomina fenotipo (F) y es el resultado de una contribución del genotipo (G) y de una contribución ambiental particular (E) asociada con el sitio donde él se desarrolla:

$$F = G + E$$

El valor G de un genotipo, en relación con un carácter dado, se define como la media aritmética de un gran número de medidas fenotípicas hechas todas en individuos que poseen el referido genotipo.

plantas del mismo genotipo

1 2 3 → m

Medidas

fenotípicas del

mismo genotipo $F_1 = G + E_1$ $F_2 = G + E_2$ $F_3 = G + E_3$ → $F_m = G + E_m$

$$G = \bar{F} = \frac{\sum F_i}{m} \quad (\text{para } m \text{ suficientemente grande})$$

Los efectos ambientales pueden ser positivos en ambientes que tienden a aumentar la medida fenotípica, o negativos en aquellos que provocan una disminución del valor fenotípico.

Al estimar la media de muchos valores fenotípicos (m muy grande), los efectos ambientales (E) tienden a anularse, de modo que la media representa mejor el valor genotípico (G) que una simple observación fenotípica (F). Esta es una de las razones para recomendar repeticiones en experimentos de campo.

Es claro que el componente ambiental involucrado en el fenotipo dificulta el reconocimiento de genotipos agrónomicamente favorables.

Para el fitomejorador, es importante saber qué proporción de las diferencias fenotípicas entre los individuos de una población es atribuible a diferencias genotípicas y cuánto a diferencias ambientales. Este problema generalmente se resuelve de manera indirecta, a través de la estimación de los componentes de la variación fenotípica. Considere el siguiente ejemplo.

Un fitomejorador pretende hacer selección para mayor producción de tomate por planta. Sembró dos lotes adyacentes. En el lote A sembró una variedad genéticamente heterogénea para efectuar selección en ella. En el otro B sembró una línea pura, con el fin de evaluar la influencia del ambiente sobre la producción. La heterogeneidad del suelo se asumió relativamente similar en los dos lotes. A la cosecha obtuvo los siguientes resultados.

Lote A (29 Plantas)				Lote B (18 Plantas)		
Kilogramos de frutos por planta				Kilogramos de frutos por planta		
3,8	6.6	4.7	9.0	5.2	4.8	3.9
7.3	6.9	5.4	4.3	4.3	4.1	5.7
9.7	5.6	5.8	7.3	6.1	6.0	5.9
4.2	10.2	8.8	3.6	4.9	5.5	5.8
7.4	6.2	3.9	6.2	3.8	6.1	5.2
8.6	4.3	10.4	9.3	4.0	4.2	4.4
3.8	2.6	4.4	5.9			

Cada semilla provenía de una planta madre diferente.
Media aritmética: 6.39 kg/planta

Todas las semillas provenían de una misma planta madre.
Media aritmética: 4.99 kg/planta

Con estos datos, el fitomejorador no pudo estimar la contribución del ambiente (E), en la producción final de frutos (F) de cada planta. Sin embargo, resolvió considerar genéticamente superiores aquellas plantas que produjeron nueve kilogramos o más de frutos (selección fenotípica). No pudo tener una confianza absoluta en estas producciones (9,0; 9,7; 10,2; 10,4 y 9,3 kg) como indicadoras de las calidades genotípicas de las plantas respectivas, pues en el lote B las diferencias en producción son atribuibles exclusivamente a variación ambiental. Por lo tanto, el mejorador se debió preguntar:

- ¿Cuál es el grado de confianza que se tiene al juzgar el valor genotípico de una planta por su correspondiente valor fenotípico?
- ¿Las semillas cosechadas en plantas fenotípicamente superiores darán progenes genéticamente superiores?
- ¿Una nueva variedad formada a partir de la mezcla de estas semillas debería producir más que la variedad original? ¿Cuánto?

9. 4. Estimación de las varianzas genotípica y ambiental

La eficiencia del proceso de selección de genotipos deseables está ligada a la cantidad de variabilidad genotípica disponible. Para estimar la varianza genética, es necesario conocer la variabilidad fenotípica de la población motivo de estudio.

$$\sigma_F^2 = \frac{\sum (F_i - M)^2}{N} = \frac{\sum d_i^2}{N}$$

Donde:

M = media

N = número de observaciones

Cuando se trabaja con muestras:

$$\hat{\sigma}_F^2 = \frac{\sum (F_i - m)^2}{n - 1}$$

Siendo m la media de la muestra y n el número de observaciones de la muestra.

La varianza es también la media de las desviaciones cuadráticas fenotípicas. La desviación estándar (raíz cuadrada de la varianza) es también una medida de variabilidad de la población. Cuanto mayor sea su valor, más posibilidades habrá de identificar individuos contrastantes.

$$\hat{\sigma}_F^2(\text{lote B}) = \frac{1}{(18-1)} \left[(5.2 - 4.99)^2 + (4.8 - 4.99)^2 + \dots + (4.4 - 4.99)^2 \right] = 0.69 (\text{kg/planta})^2$$

El valor 4.99 kg/planta corresponde a la media en la muestra de 18 plantas del lote B. La varianza también se puede estimar empleando el siguiente procedimiento:

$$\sigma_F^2(\text{lote B}) = \frac{1}{(18-1)} \left[(5.2^2 + 4.8^2 + \dots + 4.4^2) - \frac{1}{18} (5.2 + 4.8 + \dots + 4.4)^2 \right]$$

Como el lote B está compuesto por un solo genotipo, se concluye que las diferencias fenotípicas corresponden a diferencias ambientales.

$$\hat{\sigma}_F^2(\text{lote B}) = \hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_E^2$$

$$\hat{\sigma}_G^2 = 0$$

$$\hat{\sigma}_F^2(\text{lote B}) = \hat{\sigma}_E^2 = 0.69 (\text{kg/planta})^2$$

Para el lote A se tiene:

$$\hat{\sigma}_F^2(\text{lote A}) = \frac{1}{28-1} \left[(3.8^2 + 6.6^2 + \dots + 5.9^2) - \frac{1}{28} (3.8 + \dots + 5.9)^2 \right]$$

$$\hat{\sigma}_F^2 = 4.98 (\text{kg/planta})^2$$

$$\hat{\sigma}_F^2 = \hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_E^2 = 4.98$$

$$\hat{\sigma}_F^2(\text{lote A}) > \hat{\sigma}_F^2(\text{lote B})$$

Por la forma como se estableció el ensayo, se puede admitir que la variabilidad ambiental en el lote A es la misma que la del lote B.

$$\hat{\sigma}_F^2(\text{lote A}) = \hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_E^2$$

$$4.98 = \hat{\sigma}_G^2 + 0.69$$

$$\hat{\sigma}_G^2 = 4.29$$

Se concluye que las diferencias en producción de frutos entre plantas del lote A son debidas a diferencias de origen genético, pues $\hat{\sigma}_G^2 = 4.29$ es aproximadamente seis veces mayor que $\hat{\sigma}_E^2 = 0.69$.

En este caso, se deduce que valores fenotípicos son buenos indicadores de los valores genotípicos de las plantas; por lo tanto, el fitomejorador puede tener una confianza razonable en la producción de frutos, como criterio para reconocer plantas genotípicamente superiores.

9. 5. Coeficiente de heredabilidad y progreso esperado en la selección.

En el ejemplo anterior el valor $\hat{\sigma}_G^2 = 4,29$ por sí solo no aporta mayor información, a menos que se pueda establecer la proporción de la diferencia fenotípica $\hat{\sigma}_F^2$ debida a diferencias genotípicas entre las plantas $\hat{\sigma}_G^2$. Esta proporción universalmente se denomina heredabilidad (h^2), en sentido amplio.

$$\hat{h}^2 = \frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_F^2} \cdot 100 = \frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_E^2} \cdot 100$$

En el ejemplo, la \hat{h}^2 presente en la población sembrada en el lote A se estimó como:

$$\hat{h}^2 = \frac{4.29}{4.29 + 0.29} \cdot 100 = 86.1\%$$

La heredabilidad tiene una relación estrecha con la selección. La selección busca obtener y aislar grupos de individuos genéticamente mejores que la población original. Para medir el éxito de la selección se deben considerar los siguientes valores del carácter en estudio:

\bar{F}_0 = media del carácter en la población original

\bar{F}_S = media del carácter en los individuos seleccionados de la población original y que generan la población mejorada

\bar{F}_M = media del carácter en la población mejorada

Si la selección no da resultado $\bar{F}_M = \bar{F}_0$ El progreso conseguido con la selección es medido por $\Delta_g = F_M - F_0$

En el ejemplo de tomate, la población original produjo en media: $\bar{F}_0 = 6,29$ Kg./planta (estimativo basado en 28 plantas)

El fitomejorador no sabe cuánto producirá la población mejorada, porque todavía no terminó la selección. El coeficiente de heredabilidad dará un estimativo así:

$$\Delta_g \text{ (esperado) } = (F_s - F_o) \hat{h}^2 = ds \cdot \hat{h}^2$$

$$F_s - F_o = ds \text{ , (diferencial de la selección),}$$

La media (\bar{F}_s) de las plantas progenitoras de la nueva población es:

$$F_s = \frac{1}{5} (9.0 + 9.7 + 10.2 + 10.4 + 9.3) = 9.72 \text{ kg/planta}$$

$$\text{Por tanto: } ds = 9.72 - 6.29 = 3.43 \text{ kg/planta}$$

$$\Delta_g \text{ (esperado)} = 3.43 (0.861) = 2.95 \text{ kg/planta}$$

$$F_m = 6.29 + 2.95 = 9.24 \text{ kg/planta}$$

El progreso expresado en porcentaje será:

$$\Delta_g \text{ (\%)} = \frac{\Delta_g}{\bar{F}_o} \times 100 = \frac{2.95}{6.29} = 46.9$$

La nueva variedad mejorada de tomate producirá 46,9% más que la variedad original.

El progreso debido a selección, para nuestro ejemplo, se puede ver de la siguiente manera:

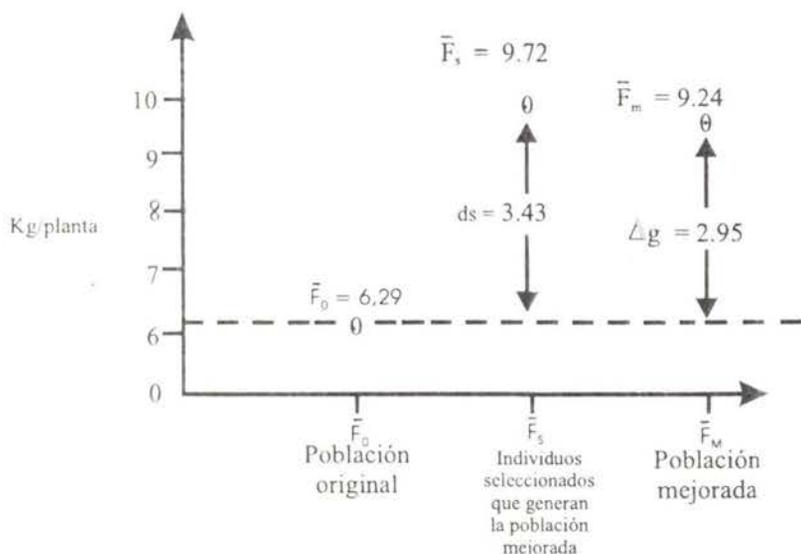


Figura 12. Representación gráfica del diferencial de selección (ds) y progreso genético debido a la selección (Δg)

Otra forma de representar el progreso debido a la selección es utilizando la gráfica de distribución normal de una población (Figura 13).

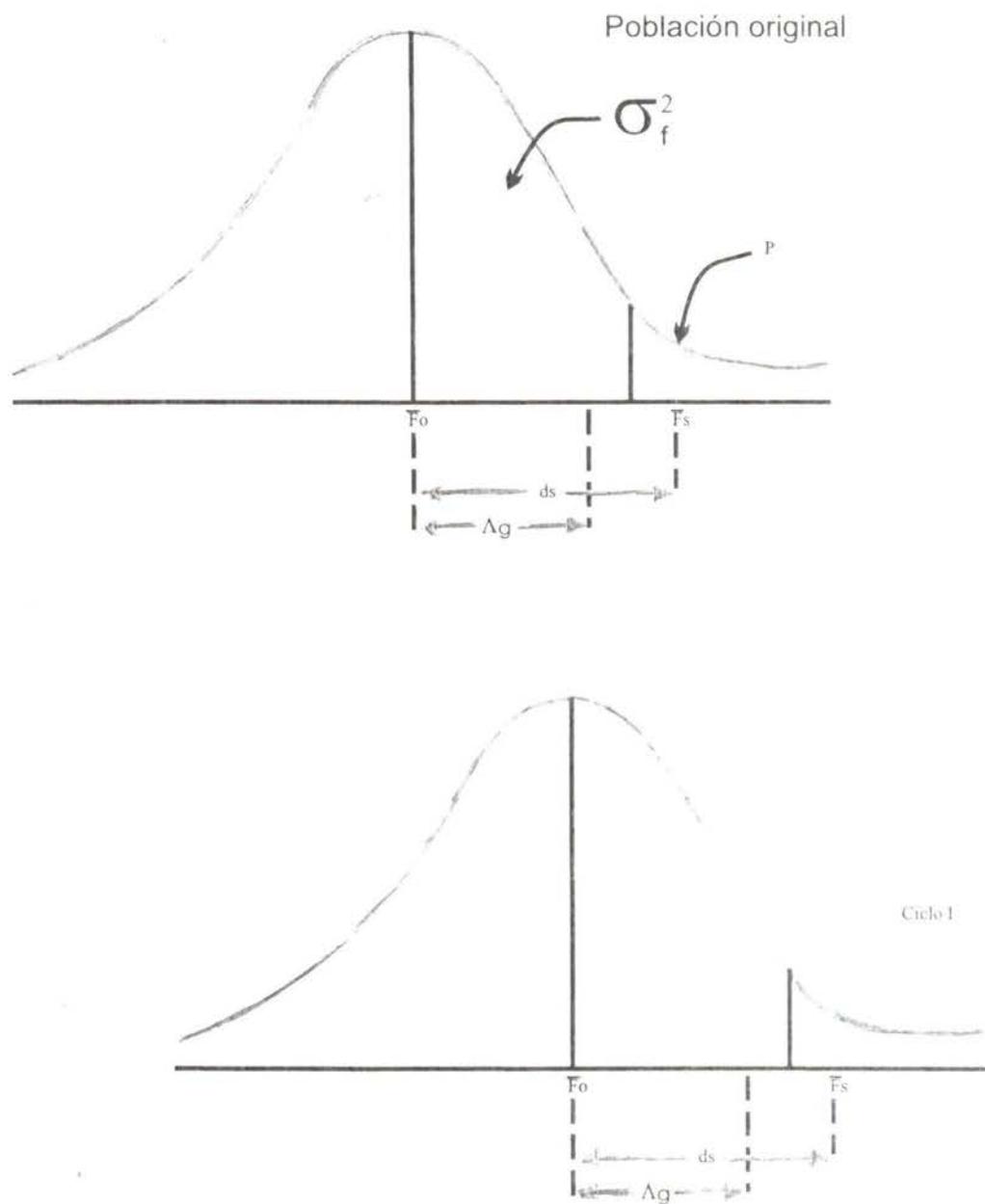


Figura 13. Progreso genético debido a la selección, utilizando la gráfica de distribución normal.

9.6. Intensidad de selección

El éxito de la selección no sólo depende de la heredabilidad sino también del diferencial de selección (selección más o menos rigurosa); en otras palabras el fitomejorador debe definir cuántas plantas serán descartadas y cuántas serán mantenidas. En el ejemplo del tomate, el fitomejorador mantuvo 5 plantas de un total de 28, o sea que seleccionó un 17.8%. El fitomejorador pudo haber preferido otro porcentaje de selección (intensidad de selección).

$$i = \frac{F_s - F_o}{\hat{\sigma}_F} = \frac{ds}{\hat{\sigma}_F}$$

$$ds = i \cdot \hat{\sigma}_F$$

$$\Delta_g = ds \cdot h^2 = i \cdot \hat{\sigma}_F \cdot h^2 = i \hat{\sigma}_F \cdot \frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_F^2} = i \cdot \frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_F}$$

La intensidad de selección i puede ser determinada por medio de las propiedades de la distribución normal, en función de una proporción de los individuos previamente seleccionados, facilitando estimar la ganancia por selección. Los valores de i , en función de la proporción de individuos seleccionados p que corresponden a la proporción de la población encontrada a la derecha del punto de truncamiento t , siendo Z la altura de la ordenada en ese punto (Figura 14).

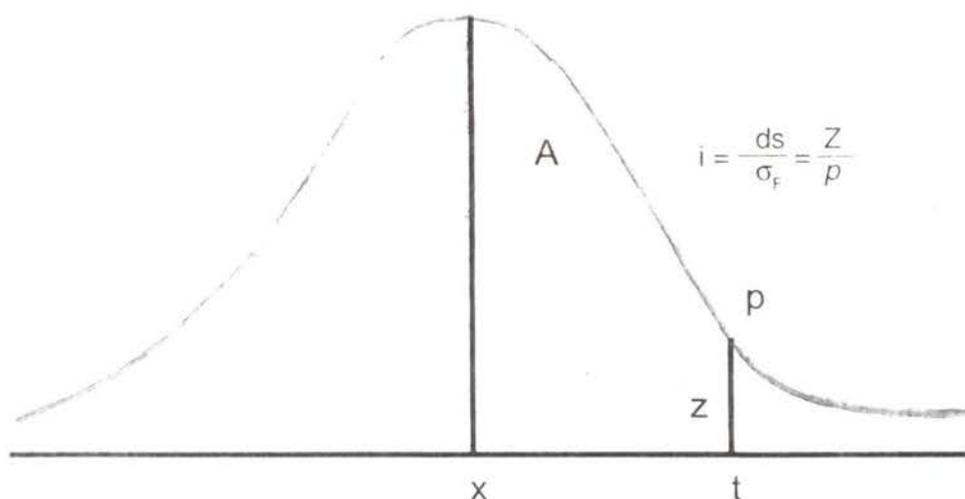


Figura 14. Población con distribución normal, presentando el punto de truncamiento (t).

Con base en lo anterior, i corresponde al número de desviaciones estándar, por las cuales el promedio de los individuos seleccionados supera al promedio de la población, antes de la selección. Consecuentemente, la ganancia por selección se puede predecir para cualquier proporción de individuos seleccionados.

El valor de i se encuentra en las tablas de Fisher y Yates (1943). A continuación se presentan los valores de i más frecuentes, en función de una proporción de los individuos previamente seleccionados:

Proporción de individuos seleccionados (%)	1	2	5	10	20	30	50
i	2.66	2.42	2.06	1.76	1.40	1.16	0.80

La relación entre intensidad de selección y la proporción de individuos seleccionados es válida sólo cuando se utiliza una muestra grande (mayor de 50), es decir, cuando se pretende seleccionar entre un gran número de individuos evaluados. Para la selección entre pocos individuos (20 o menos) el valor de i es un poco inferior y se encuentra en las tablas presentadas por Falconer (1981).

9. 7. Modelo genotípico de medias

Para estimar los aportes debidos a los componentes genéticos (\hat{g}_i) ambiental (\hat{e}_j) y de interacción (\hat{ge}_{ij}) asociados a la expresión fenotípica de un rasgo, así como establecer la importancia o influencia de cada genotipo, ambiente e interacción en dicha expresión, se puede usar el modelo fenotípico de medias.

$$\hat{P}_{ij} = \mu + \hat{g}_i + \hat{e}_j + \left(\hat{ge}_{ij} \right)$$

Donde:

\hat{P}_{ij} = Expresión fenotípica del genotipo i -ésimo en el ambiente j -ésimo

μ = Media fenotípica general

\hat{g}_i = Efecto genético promedio del genotipo i -ésimo

\hat{e}_j = Efecto ambiental promedio del ambiente j -ésimo

$(\hat{ge})_{ij}$ = Efecto de interacción genético-ambiental del genotipo i -ésimo en el ambiente j -ésimo.

$$\hat{g}_i = \hat{G}_i - \mu$$

\hat{G}_i = Promedio del genotipo "i" en todos los ambientes (j)

$$(\hat{e}_j) = E_j - \mu$$

E_j = Promedio del ambiente "j" probado en todos los genotipos (i)

$$(\hat{ge})_{ij} = P_{ij} - \left[\mu + \hat{g}_i + \hat{e}_j \right]$$

El siguiente cuadro resume la información experimental obtenida en una evaluación de genotipos y ambientes.

Genotipos	Ambientes				Gi	gi
	E ₁	E ₂	E ₃	E ₄		
G ₁	14	8	6	12	10	+2
G ₂	6	5	7	6	6	-2
G ₃	12	4	8	12	9	+1
G ₄	8	11	3	6	7	-1
Ej	10	7	6	9	$\mu = 8$	$\Sigma gi = 0$
ej	+2	-1	-2	+1	$\Sigma \hat{e}_j = 0$	

Las interacciones genotipo ambiente $(\hat{ge})_{ij}$ son las siguientes:

Genotipos	Ambientes				$(\hat{ge})_{ij}$
	E ₁	E ₂	E ₃	E ₄	
G ₁	+2	-1	-2	+1	0
G ₂	-2	0	+3	-1	0
G ₃	+1	-4	+1	+2	0
G ₄	-1	+5	-2	-2	0
$(\hat{ge})_{ij}$	0	0	0	0	

La calificación o importancia de cada genotipo, ambiente o de la interacción respectiva se establece según la naturaleza del carácter y el interés en la selección así:

Si interesa aumentar la expresión del rasgo, se destacan los efectos de los genotipos G_1 ($\hat{g}_1=+2$) y G_3 ($\hat{g}_3=+1$). Ambientes favorables con efectos positivos: E_1 ($\hat{e}_1=+2$) y E_4 ($\hat{e}_4=+1$). Las mejores interacciones son:

$$(GE)_{23} (\hat{ge})_{23}=+3 \text{ y } (GE)_{42} (\hat{ge})_{42}=+5$$

Si el interés del fitomejorador es disminuir la expresión del rasgo (por ejemplo reducir altura de planta) se destacan los genotipos: G_2 ($\hat{g}_2=-2$) y G_1 ($\hat{g}_1=-1$). Ambientes favorables con efectos negativos se destacan E_3 ($\hat{e}_3=-2$) y E_2 ($\hat{e}_2=-1$) y la interacción que presenta la más baja expresión del rasgo es $(GE)_{32} (\hat{ge})_{32}=-4$.

10. Estimación de los componentes de la varianza genética por el método de los retrocruzamientos

W. Johansen en 1909 demostró que la varianza fenotípica de cualquier carácter tiene dos componentes: genético y ambiental.

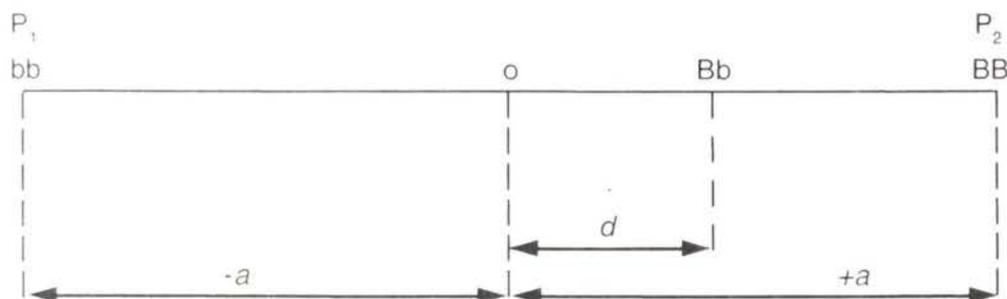
$$V_F = V_G + V_E$$

R.A. Fisher en 1918 propuso la descomposición de la varianza genética en tres componentes: aditiva, dominante y epistática.

$$V_G = V_A + V_D + V_{Epi}$$

La estimación de los componentes de la varianza genotípica es importante para determinar el avance en los programas de mejoramiento, dado que permite estimar parámetros genéticos como coeficiente de heredabilidad (h^2), grado medio de dominancia (g.m.d) y progreso genético esperado en la selección (Δ_g).

El método de retrocruzamiento se usa frecuentemente en la separación de los componentes de la varianza genotípica. Fue propuesto por Warner (1952) y se fundamenta en el modelo matemático de Fisher, Immer y Tedin (1932) descrito con detalles por Mather (1949) y Jenkins (1982, 1984):



En el esquema para un locus simple se asume que la media de los padres es cero, o sea, se usa el origen para medir el efecto de los diferentes alelos de cada locus, **a** representa el efecto genético aditivo y corresponde a la diferencia entre uno de los homocigotos y la media de ambos homocigotos o la mitad de la diferencia entre los dos homocigotos; **d** representa el efecto de dominancia y corresponde a la diferencia entre el comportamiento del heterocigoto y la media de ambos homocigotos.

Este método utiliza: dos (2) progenitores homocigotos o líneas puras, P_1 y P_2 , las generaciones F_1 y F_2 , y los retrocruzamientos hacia los dos padres (RC_1 y RC_2)

Si se adopta la convención que $P_1 = bb$ y $P_2 = BB$, el cruzamiento $P_1 \times P_2$ origina la $F_1 = Bb$. Si P_1 y P_2 son líneas puras, entonces la varianza entre individuos dentro de P_1 , P_2 y F_1 es de naturaleza ambiental, de manera que las tres generaciones pueden ser usadas para medir la varianza ambiental (V_E):

$$V_E = \frac{1}{3}(V_{P1} + V_{P2} + V_{F1}) \quad (I)$$

La constitución genotípica de la generación F_2 es:

$$\frac{1}{4}(bb) : \frac{1}{2}(Bb) : \frac{1}{4}(BB)$$

De acuerdo con el modelo matemático adoptado, la media de los individuos F_2 es:

$$\bar{F}_2 = 1/4(-a) + 1/2(d) + 1/4(a)$$

$$\bar{F}_2 = 1/2d \quad (II)$$

La varianza genotípica entre individuos F_2 (V_{GF2}) es:

$$V_{GF2} = 1/4(-a^2) + 1/2(d^2) + 1/4(a^2) - (\bar{F}_2)^2 \quad (III)$$

Sustituyendo II en III y simplificando:

$$V_{GF_2} = 1/2a^2 + 1/4d^2 \quad (IV)$$

Si k loci controlan la herencia del carácter cuantitativo, se tiene que:

$$V_{GF_2} = 1/2 \sum_1^k a^2 + 1/4 \sum_1^k d^2 \quad (V)$$

$$V_{GF_2} = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 \quad (VI)$$

De acuerdo con la expresión VI, la variación genotípica entre individuos F_2 se fracciona en dos componentes: la varianza genética aditiva (σ_A^2) que corresponde a una varianza fijable a través de la selección de líneas homocigotas y la varianza dominante (σ_D^2) que es un tipo de variación no fijable, y depende de las propiedades de los heterocigotos. Ambos componentes no son influenciados por la distribución de alelos entre las dos líneas parentales ni por la dirección de la dominancia.

La expresión VI puede adaptarse a la nomenclatura de Mather y Jenkins (1982, 1984), haciendo:

$$\sigma_A^2 = 1/2D \quad \text{y} \quad \sigma_D^2 = 1/4H$$

Para separar los componentes de varianza aditiva y dominante hay necesidad de los retrocruzamientos $F_1 \times P_1$ y $F_1 \times P_2$. La constitución genotípica de los dos retrocruzamientos es:

$$F_1 \times P_1: RC_1 = 1/2Bb + 1/2bb$$

$$F_1 \times P_2: RC_2 = 1/2Bb + 1/2BB$$

Siguiendo un procedimiento similar el empleado para F_2 se obtienen las varianzas genotípicas entre individuos de RC_1 ($VGRC_1$) y de RC_2 ($VGRC_2$):

$$V_{GRC_1} = 1/2\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + 1/2 \sum_1^k ad \quad (VII)$$

$$V_{GRC_2} = 1/2\sigma_A^2 + \sigma_D^2 - 1/2 \sum_1^k ad \quad (VIII)$$

Comparando VII con VIII se observa que el retrocruzamiento hacia el padre P_2 , con predominio de genes dominantes, tiene varianza genotípica menor, debido al efecto negativo de la interacción epistática.

Experimentalmente, los genotipos se evalúan a través de los fenotipos y por tanto cada observación es acompañada de un efecto ambiental. Así, las varianzas fenotípicas entre individuos en las generaciones F_2 , RC_1 y RC_2 son:

$$VF_2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2 \quad (IX)$$

$$V_{RC_1} = 1/2\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + 1/2 \sum_1^k ad + \sigma_E^2 \quad (X)$$

$$V_{RC_2} = 1/2\sigma_A^2 + \sigma_D^2 - 1/2 \sum_1^k ad + \sigma_E^2 \quad (XI)$$

Para eliminar la influencia del componente de interacción entre efectos génicos a y d se suman las ecuaciones X y XI:

$$V_{RC_1} + V_{RC_2} = \sigma_A^2 + 2\sigma_D^2 + 2\sigma_E^2 \quad (XII)$$

La varianza aditiva se estima a través de la relación:

$$\sigma_A^2 = 2V_{F_2} - (V_{RC_1} + V_{RC_2}) \quad (XIII)$$

La varianza dominante se estima por la relación:

$$\sigma_D^2 = (V_{RC_1} + V_{RC_2}) - V_{F_2} - V_E \quad (XIV)$$

A partir de los componentes de varianza se puede estimar la heredabilidad, el grado medio de dominancia y el progreso esperado en la selección.

El coeficiente de heredabilidad en sentido estrecho (h_e^2) se estima por la ecuación:

$$h_e^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2} \quad (XV)$$

$$h_e^2 = \frac{2V_{F_2} - (V_{RC_1} + V_{RC_2})}{V_{F_2}}$$

El error asociado a la estimación de h^2 se estima por la expresión obtenida por Vello y Vencovsky (1978):

$$S(h^2) = \left[\frac{2}{N_{F_2} + 1} (2 - h^2)^2 + \frac{2}{V_{F_2}} + \frac{V_{RC_1}}{N_{RC_1} + 1} + \frac{V_{RC_2}}{N_{RC_2} + 1} \right]^{1/2} \quad (XVI)$$

En la ecuación XVI, N representa el número de individuos evaluados en cada generación.

El grado medio de dominancia se estima por:

$$g.m.d = \left(\frac{2\sigma_D^2}{\sigma_A^2} \right)^{1/2}$$

g.m.d = 0 : acción génica aditiva

g.m.d < 1 : dominancia parcial

g.m.d = 1 : dominancia completa

g.m.d > 1 : sobredominancia

El progreso genético esperado por la selección en F_2 se estima por:

$$\Delta_g = i \frac{\sigma_A^2}{(V_{F_2})^{1/2}} \quad \text{Siendo: } i = \text{intensidad de selección}$$

Recomendaciones para obtener parámetros genéticos confiables:

- Utilizar tamaños poblacionales mínimos de 100 individuos para las generaciones no segregantes (P_1 , P_2 , F_1); 200 para los retrocruzamientos (RC_1 , RC_2) y el mayor número posible de individuos F_2 .
- Diseño experimental con repeticiones.
- Estratificar las parcelas e intercalar las poblaciones P_1 , P_2 y F_1 con las generaciones segregantes.
- Emplear distancias de siembra adecuadas para la evaluación individual de plantas.
- Proporcionar condiciones óptimas de manejo agronómico (fertilización, riego, prácticas culturales etc.) para la expresión genotípica total, principalmente en función del carácter de interés.

Ejemplo: Allard (1971) estudió el carácter días a floración en trigo a partir del cruzamiento entre la variedad Ramona (P_1) y la variedad Baart (P_2). Los datos experimentales fueron:

Generaciones	No. de plantas	Promedio de días a floración	Varianza estimada
P_1	159	12,99	11,036
P_2	148	27,61	10,320
F_1	171	18,45	5,237
F_2	552	21,20	40,350
RC_1	326	15,63	17,352
RC_2	314	23,36	34,288

$$\sigma_E^2 = 1/3 (11,036 + 10,320 + 5,237) = 8,864$$

$$\sigma_A^2 = 2(40,350) - (17,352 + 34,288) = 29,060$$

$$\sigma_D^2 = (17,352 + 34,288) - 40,350 - 8,864 = 2,426$$

$$h^2 = \frac{29,060}{40,350} = 0,72$$

$$S(h^2) = 0,11$$

$$gmd = \sqrt{\frac{2 \times 2,426}{29,060}} = 0,41$$

$$p = 5\% \text{ plantas más precoces} \quad i = 2,06$$

$$\Delta_g = 2,06 \sqrt{\frac{29,060}{40,350}} = 9,42 \text{ días}$$

$$\frac{9,42}{21,20} \times 100 = 44\%$$

En este ejemplo la varianza fenotípica de F_2 fue descompuesta en los componentes: aditivo, dominante y ambiental. La heredabilidad del carácter fue estimada en 72 + 11%. El grado medio de dominancia fue 0.41, indicando la existencia de dominancia parcial en la herencia del tiempo para florecimiento, debido a que el RC_1 tiene menor varianza, el padre P_1 (variedad Ramona) debe poseer mayor cantidad de genes dominantes en comparación con el padre P_2 (Bart). La selección del 5% de las plantas F_2 más precoces debe provocar una reducción media de 9,42 días en el tiempo de florecimiento; o sea se obtiene un 44% del progreso. Esta selección debe originar una F_3 con tiempo de 11,78 días.

El método de los retrocruzamientos, para estimar componentes de varianza, puede utilizarse en autógamias, alógamas e intermediarias, siempre y cuando los progenitores sean líneas puras.

11. Cruzamientos dialélicos

Es un sistema de apareamiento en donde p progenitores se cruzan entre sí para producir un número determinado de progenies $p(p-1)$ si se incluyen los cruzamientos recíprocos y $p(p-1)/2$ si no se incluyen.

Los progenitores pueden ser líneas totalmente homocigotas o poseer algún grado de heterocigocidad.

Una de las principales limitaciones es el número de progenitores que se pueden incluir en los cruzamientos dialélicos. Cuando se usan $p = 10$; $p=15$ ó $p=20$ el número de cruzamientos, sin incluir recíprocos, que se producen para evaluación son: 45, 105 y 190, respectivamente. Por esta razón la mayoría de los trabajos sobre dialélicos usan 10 progenitores o menos.

Uno de los objetivos fundamentales de los cruzamientos dialélicos es estimar la habilidad combinatoria general (h.c.g.) y la habilidad combinatoria específica (h.c.e.).

Cuadro 8. Cruzamientos dialélicos, obtenidos a partir de seis progenitores, incluyendo los cruzamientos recíprocos.

Progenitores (p)	Progenitores (p)				Total de progenitores
	1	2	3	4	
1	X1.1	X1.2	X1.3	X1.4	X1.
2	X2.1	X2.2	X2.3	X2.4	X2.
3	X3.1	X3.2	X3.3	X3.4	X3.
4	X4.1	X4.2	X4.3	X4.4	X4.
Total de progenitores	X.1	X.2	X.3	X.4	X..

h.c.g es el comportamiento promedio de una línea a través de los cruzamientos en que participa. Se asocia con los efectos aditivos.

h.c.e se refiere a aquellas combinaciones híbridas que tienen un comportamiento relativamente mejor o peor de lo que se podría esperar con base en el comportamiento promedio de las líneas parentales. Se asocia con los efectos de dominancia.

El análisis de habilidad combinatoria general permite identificar los mejores progenitores con habilidad para transmitir sus caracteres deseables a la descendencia y la habilidad combinatoria específica permite identificar aquellas combinaciones híbridas F_1 sobresalientes.

Los cruzamientos dialélicos pueden ser analizados usando diferentes metodologías; sin embargo, las más utilizadas por los programas de mejoramiento son los propuestos por Griffing (1956) y Hayman (1954 a y 1954b).

11. 1. Metodología de Griffing

En el análisis de cruzamientos dialélicos se pueden generar cuatro métodos de análisis, dependiendo del tipo de material experimental que se utilice:

Método 1: Incluye progenitores, cruzamientos directos y cruzamientos recíprocos (todas las p_2 combinaciones).

Método 2: Incluye progenitores y cruzamientos directos, pero no tiene en cuenta los recíprocos. Comprende los materiales presentes en la diagonal y encima de la diagonal ($p(p+1)/2$ combinaciones).

Método 3: Incluye los cruzamientos directos y recíprocos pero no incluye los progenitores. Se eliminan los materiales presentes en la diagonal ($p(p-1)$ combinaciones)

Método 4: Incluye solamente los cruzamientos directos. No incluye los progenitores ni los cruzamientos recíprocos ($p(p-1)/2$ combinaciones).

De acuerdo con la naturaleza de los progenitores, se pueden generar dos modelos de análisis:

Modelo 1: Llamado también modelo fijo, en el cual los progenitores han sido deliberadamente seleccionados y constituyen, *per se*, el material sobre el cual se realiza el estudio y no hay una población de referencia sobre la que se hará inferencia de ningún tipo. En estos estudios se estiman efectos genéticos tales como habilidades combinatorias generales y específicas, pero no se pueden determinar componentes de varianzas genéticas y por lo tanto tampoco heredabilidad.

Modelo 2: Los progenitores constituyen una muestra aleatoria de genotipos pertenecientes a una población de referencia sobre la que se realizarán ciertas inferencias. En este modelo se pueden estimar componentes de varianza y heredabilidad.

Los cuatro métodos y los dos modelos dan origen a ocho análisis genético-estadísticos diferentes. Para cada uno de los cuatro métodos se consideran las dos situaciones relacionadas con la naturaleza del material experimental.

Los detalles de los ocho análisis genético-estadísticos pueden verse en Griffing (1956). Por ser uno de los análisis más utilizados en los programas de fitomejoramiento, sólo se presentará el análisis correspondiente al método 2, modelo 1, utilizando el diseño experimental de bloques completamente al azar.

En el diseño de bloques completamente al azar se supone que existen **a** genotipos resultantes del cruzamiento dialélico, distribuidos al azar en cada uno de los **b** bloques y que hay **c** plantas en cada una de las **ab** parcelas. Entonces, el modelo matemático para las observaciones del orden i_{jkl} es:

$$X_{ijkl} = \mu + v_{ij} + b_k + (bv)_{ijk} + e_{ijkl}$$

Donde:

μ = Efecto de la media general del experimento

v_{ij} = efecto del genotipo ij

b_k = efecto del bloque k

$(bv)_{ijk}$ = interacción entre el genotipo ij y el bloque k

e_{ijkl} = efecto microambiental (error residual) en la observación (planta individual) ijkl.

En el análisis de la habilidad combinatoria, el efecto de genotipo se puede descomponer en términos de efectos de habilidad combinatoria general y habilidad combinatoria específica, así:

$$v_{ij} = g_i + g_j + S_{ij} \text{ (cuando no se incluyen cruzamientos recíprocos)}$$

$$v_{ij} = g_i + g_j + S_{ij} + r_{ij} \text{ (cuando se incluyen cruzamientos recíprocos)}$$

Donde:

g_i y g_j = efectos de h.c.g. de los progenitores i o j

S_{ij} = efecto de h.c.e para el cruzamiento entre i y j

r_{ij} = mide la diferencia entre el híbrido $i \times j$ y $j \times i$

$\sum g_i = 0$ porque los efectos de h.c.g. son desviaciones con respecto a la media general del experimento μ ; $\sum S_{ij} = 0$ porque los efectos de h.c.e. miden las desviaciones respecto a las expectativas basadas en el promedio de h.c.g. de las líneas progenitoras de cada híbrido.

Entonces, bajo el método 2, modelo 1 y utilizando el diseño experimental de bloques completamente al azar, el modelo matemático para el análisis de la habilidad combinatoria es:

$$X_{ijkl} = \mu + g_i + g_j + S_{ij} + b_k + (gb)_{ijk} + 1/bc + \sum \sum e_{ijkl}$$

$$i, j = 1, 2, \dots, p$$

$$k = 1, 2, \dots, b$$

$$l = 1, 2, \dots, c$$

donde:

μ = media general del experimento

g_i y g_j = efecto de la h.c.g. de los progenitores i y j

S_{ij} = efecto de la h.c.e. para el cruzamiento $i \times j$ ($S_{ij} = S_{ji}$)

b_k = efecto del bloque k

$(gb)_{ijk}$ = efecto de la interacción entre el genotipo ij y el bloque k

$1/bc \sum \sum e_{ijkl}$ = efecto residual de la observación $ijkl$

Para el análisis estadístico se tienen en cuenta las siguientes restricciones:

$$\sum_i g_i = 0$$

$$\sum_j S_{ij} + S_{ii} = 0 \text{ (para cada } i \text{)}$$

El análisis de varianza para el método 2, modelo 1 es el siguiente:

Cuadro 9. Análisis de varianza para el método 2, modelo 1, propuesto por Griffing.

Fuentes de variación	G.L.	S.C.	C.M.	Esperanza de los cuadrados medios.
h.c.g.	p-1	SCg	Mg	$\sigma^2 + \frac{p+2}{p-1} \sum g_i^2$
h.c.e.	p(p-1)/2	SCs	Ms	$\sigma^2 + \frac{2}{p(p-1)} \sum \sum S_{ij}^2$
Error	m	SCe	M'e	σ^2

$$SC_g = \frac{1}{p+2} \left\{ \sum_i (X_{i1} + X_{i2})^2 - \frac{4}{p} X^2 \dots \right\}$$

$$SC_s = \sum \sum X_{ij}^2 - \frac{1}{p+2} \sum (X_{i1} + X_{i2})^2 + \frac{2}{(p+1)(p+2)} X^2 \dots$$

$$E(M'e) = \frac{1}{bc} \sigma^2$$

$$X_i = \sum_j X_{ij} = X_{i1} + X_{i2} + X_{i3}$$

Cuadrado medio esperado del error

$$M'e = \frac{Me}{bc} \quad \text{Donde: } b = \text{bloques} \quad \text{y} \quad c = \text{plantas}$$

Para probar las diferencias entre los efectos de h.c.g se usa:

$$F |(p-1), m| = \frac{Mg}{M'e}$$

donde: $(p-1)$ = G.L. de padres

m = G.L. del error

Para probar las diferencias entre los efectos de h.c.e. se usa:

$$F |p(p-1)/2, m| = \frac{Ms}{M'e}$$

Los efectos se pueden estimar de la siguiente manera:

$$\hat{\mu} = \frac{2}{p(p+1)} X_{..}$$

$$\hat{g}_i = \frac{1}{p+2} \left| X_{i.} + X_{.i} - \frac{2}{p} X_{..} \right|$$

$$s_{ij} = X_{ij} - \frac{1}{p+2} \left| X_{i.} + X_{.i} + X_{j.} + X_{.j} \right| + \frac{2}{(p+1)(p+2)} X_{..}$$

La varianza de los valores de la media de los padres o de los F_i es:

$$\text{Var}(X_{ij}) = M'e = \hat{\sigma}^2$$

La varianza de la diferencia entre los valores de dos medias es:

$$\text{Var}(X_{ij} - X_{kl}) = 2 \hat{\sigma}^2$$

Las varianzas de los efectos se pueden estimar así:

$$\text{Var}(\hat{u}) = \frac{2}{p(p+1)} \hat{\sigma}^2$$

$$\text{Var}(\hat{g}_i) = \frac{p-1}{p(p+2)} \hat{\sigma}^2$$

$$\text{Var}(\hat{S}_{ij}) = \frac{p(p-1)}{(p+1)(p+2)} \hat{\sigma}^2$$

$$\text{Var}(\hat{S}_{ij}) = \frac{p^2+p+2}{(p+1)(p+2)} \hat{\sigma}^2$$

La varianza de los efectos de h.c.g., para cada progenitor se puede estimar así:

$$\hat{\sigma}_{gi}^2 = (\hat{g}_i)^2 - \frac{p-1}{p(p+2)} \hat{\sigma}^2$$

La varianza de los efectos de h.c.e. para cada progenitor se puede estimar así:

$$\hat{\sigma}_{si}^2 = \frac{1}{p-2} \sum_i \hat{S}_{ij}^2 - \frac{p-3}{(p-2)} \hat{\sigma}^2$$

A continuación se presentan, a manera de ejemplo, los resultados de un trabajo de investigación realizado por Vallejo, Sanint y Martínez (1996) cuyo objetivo principal fue analizar la heterosis y la habilidad combinatoria para el carácter producción de tomate por planta y sus componentes, a partir de un cruzamiento dialélico, utilizando el método 2, modelo 1, de Griffing (1956).

Se utilizaron seis líneas endocriadas como progenitores (Motelle, Angela I 5100, Olho Roxo, Raminho, Licapal 21 y Zambao), y los quince híbridos F1, sin incluir los recíprocos. El material experimental fue sembrado en condiciones de campo, utilizando un diseño experimental de bloques completamente al azar con cuatro repeticiones. La parcela experimental estuvo constituida por seis plantas en total, con cuatro plantas útiles.

Los principales resultados fueron los siguientes:

Heterosis

El carácter producción por planta presentó heterosis promedia positiva pero relativamente baja (7.34%). Los híbridos que exhibieron mayor heterobeltiosis fueron Motelle x Angela I 5100 (145.02%), Motelle x Zambao (130.01%) y Motelle x Raminho (115.78%) (Cuadros 10 y 11).

Cuadro 10 Promedio parental (P), promedio de cada progenitor en los cruzamientos donde intervino (C) y heterosis promedia para los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de frutos (X_3)

Progenitores		X_1		X_2		X_3	
		P	C	P	C	P	C
Motelle	(1)	8.007.50	10051.21	108.21	119.51	72.32	83.20
Angela 1 5100	(2)	8437.50	9724.62	88.93	113.38	95.82	87.01
Olho Roxo	(3)	9353.50	9609.87	75.62	104.89	125.54	89.28
Raminho	(4)	8966.25	9461.25	90.81	118.27	97.91	80.64
Licapal 21	(5)	9521.87	9211.12	122.68	112.41	78.43	82.92
Zambao	(6)	7996.25	8958.75	98.50	113.12	85.02	86.29
Promedio		8697.08	9335.96	97.46	113.54	92.51	84.46
Heterosis promedia (%)		7.34		16.50		-8.26	

Cuadro 11 Heterosis relativa (H.R.) y heterobeliosis (H.B.) para el carácter producción por planta, en híbridos de tomate.

	Heterosis %	Angela 5100 (2)	Olho Roxo (3)	Raminho (4)	Licapal 21 (5)	Zambao (6)
Motelle (1)	H.R.	148.80	99.00	121.67	99.75	120.35
	H.B.	145.02	91.95	115.78	91.82	130.01
Angela I 5100 (2)	H.R.		130.20	113.75	98.15	107.72
	H.B.		98.15	111.00	92.52	104.90
Olho Roxo (3)	H.R.			100.13	101.10	70.64
	H.B.			97.52	100.12	70.64
Raminho (4)	H.R.				90.53	107.60
	H.B.				95.14	102.38
Licapal 21 (5)	H.R.					113.10
	H.B.					104.03

El carácter número de frutos por planta presentó heterosis promedia positiva y relativamente alta (16.5%). Los híbridos que exhibieron mayor heterobeliosis fueron Motelle x Angela I 5100 (126.36%), Angela I 5100 x Raminho (128.21%) y Olho Roxo x Raminho (120.43%). (Cuadros 10 y 12).

El carácter peso promedio de fruto presentó heterosis promedia negativa (-8.26%). El único híbrido que exhibió heterobeliosis positiva fue Licapal-21 x Zambao (105.9%) (Cuadros 10 y 13).

Habilidad combinatoria

Los cuadrados medios del análisis de varianza individual, para los diversos caracteres, presentaron diferencias altamente significativas, indicando la variabilidad existente entre los genotipos (líneas e híbridos) cuando se les compara con base en los fenotipos expresados (Cuadro 14).

Los valores de los coeficientes de variación (CV) para los diferentes caracteres fueron relativamente bajos, indicando alta confiabilidad de los datos obtenidos en el trabajo de campo (Cuadro 14).

Cuadro 12 Heterosis relativa (H.R.) y heterobeltois (H.B.) para el carácter número de frutos por planta, en híbridos de tomate.

	Heterosis %	Angela I 5100 (2)	Olho Roxo (3)	Raminho (4)	Licapal 21 (5)	Zambao (6)
Motelle (1)	H.R.	145.84	106.26	129.99	91.36	120.35
	H.B.	126.36	90.06	119.24	86.19	114.65
Angela						
I 5100 (2)	H.R.		123.27	129.55	103.65	108.70
	H.B.		114.05	128.21	90.40	103.42
Olho Roxo (3)	H.R.			131.42	104.19	129.07
	H.B.			120.43	84.21	114.08
Raminho (4)	H.R.				118.26	115.74
	H.B.				102.91	111.23
Licapal 21 (5)	H.R.					105.84
	H.B.					95.42

Cuadro 13 Heterosis relativa (H.R.) y heterobeltois (H.B.) para el carácter peso promedio de frutos en híbridos de tomate.

	Heterosis %	Angela I 5100 (2)	Olho Roxo (3)	Raminho (4)	Licapal 21 (5)	Zambao (6)
Motelle (1)	H.R.	107.02	89.06	90.14	103.76	105.45
	H.B.	93.90	70.18	78.36	99.73	97.57
Angela						
I 5100 (2)	H.R.		82.26	89.66	82.17	96.08
	H.B.		72.52	88.07	80.01	90.67
Olho Roxo (3)	H.R.			75.36	92.51	84.27
	H.B.			67.07	75.15	70.67
Raminho (4)	H.R.				81.30	90.58
	H.B.				73.22	84.61
Licapal 21 (5)	H.R.					110.16
	H.B.					105.90

Cuadro 14 Valores y significancias de los cuadrados medios y coeficientes de variación (C.V.) del análisis de varianza individual, para los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3).

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios (C.M.)		
		X_1	X_2	X_3
Genotipo	20	13695888.90 **	3491.44 **	2.054.44 **
Bloques	3	17362904.70	904.48	810.54
Genotipos por bloques	60	3842.598.70	439.69	134.42
Plantas por parcela	252	2232650.90	357.95	112.92
Total	335			
C.V. %		16.06	17.32	12.25

En el análisis de varianza de la habilidad combinatoria se presentaron diferencias significativas del 1% de probabilidad en los cuadrados medios de los diferentes caracteres, tanto para habilidad combinatoria general como para la específica (Cuadro 15). Estos resultados señalan que en la variación genética participan conjuntamente los efectos de h.c.g. (acción génica aditiva) y los efectos de h.c.e. (acción génica no aditiva). Lo anterior permite planificar futuros programas de mejoramiento, ya sea para la obtención de líneas superiores, aprovechando la herencia transgresiva en las diferentes generaciones segregantes originadas a partir de los híbridos F_1 , o aprovechando la acción génica no aditiva, evaluando los híbridos con mejores posibilidades, para una futura comercialización.

A pesar de que ambos tipos de habilidad combinatoria contribuyeron significativamente en la variación genética de los diferentes caracteres evaluados; el componente de varianza debido a la h.c.e. ($1/15S_1S_1S_1^2$) contribuyó más a la variación genética que el componente de varianza debido a la h.c.g. ($1/5SG_4^1$) y el ambiente (s^2).

Análisis del carácter producción por planta en tomate

Las variedades Motelle, Angela I 5100, Raminho y Licapal 21, además de presentar alta producción por planta, presentaron los mayores efectos positivos de

h.c.g (Cuadro 16), lo cual las convierte en buenos progenitores para un programa de mejoramiento que busque producir líneas mejoradas porque harían manifestar su alta producción por planta en sus progenies segregantes.

En relación con los estimativos de las varianzas de los efectos de h.c.g. (sG_1^2), para el carácter producción por planta, los menores valores correspondieron a los progenitores Angela I 5100 y Motelle (Cuadro 17) indicando que estos materiales transmitieron uniformemente el carácter producción por planta a sus progenies.

La varianza ambiental presentó igual magnitud para todos los progenitores y para todos los caracteres evaluados (Cuadro 18). La varianza ambiental con base individual superó a la varianza ambiental con base en el promedio de todos los caracteres, ya que la primera varianza tiene en cuenta el número de plantas por parcela.

Los híbridos Motelle x Angela I 5100, Motelle x Zambao, Licapal x Zambao y Motelle x Raminho, presentaron altos efectos de h.c.e. para el carácter producción por planta (Cuadro 19). Los anteriores efectos asociados con las altas heterobeltiosis, hacen que estos híbridos sean promisorios para posterior comercialización.

Cuadro 15 Valores y significancias de los cuadrados medios de habilidad combinatoria y componentes de varianza basados en los valores promedios de los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3)

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios (C. M.)		
		X_1	X_2	X_3
h.c.g.	5	649 307.30 **	313.98 **	301.71 **
h.c.e.	15	1391 540.60 **	184.56 **	70.82 **
Residuo	252	139 540.60	22.37	7.06
TOTAL	272			
Componentes de varianza				
$1/5 sG_1^2$		318 604.14	36.45	36.83
$1/15 s_i s_j S_{ij_2}$		1251 531.30	162.19	63.76
s^2		139 540.60	22.37	7.06

** Significancia al nivel del 1% de probabilidad

n.s. No significativo al nivel del 1% de probabilidad

Cuadro 16 Valores de los efectos de habilidad combinatoria general para los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3).

Habilidad combinatoria general	Caracteres		
	X_1	X_2	X_3
Motelle	268.33	6.32	-6.09
Angela I 5100	209.27	- 2.25	2.17
Olho Roxo	-296.67	-10.00	11.02
Raminho	114.35	1.27	-1.39
Licapal 21	121.93	5.57	-4.73
Zambao	-417.21	- 0.025	-0.98
Error estándar			
S ($\hat{G}_i - \hat{G}_j$)	187.77	2.36	1.32

En cuanto a las varianzas de los efectos de h.c.e. la mayoría de los progenitores presentaron varianzas altas; solamente el progenitor Raminho presentó varianza relativamente baja, indicando uniformidad en la transmisión de este carácter a sus combinaciones híbridas (Cuadro 20).

Análisis del carácter número de frutos por planta en tomate

Las variedades Motelle, Licapal-21 y Raminho, presentaron los mayores efectos de h.c.g. positivos para el carácter número de frutos por planta (Cuadro 16), lo cual los convierte en buenos progenitores para incrementar este carácter dentro de los programas de mejoramiento. Las variedades Angela I 5100, Olho Roxo y Zambao exhibieron efectos negativos de h.c.g. El progenitor Angela I 5100 presentó un valor relativamente bajo de varianza del efecto de h.c.g. (Cuadro 17), lo cual confirma la habilidad para transmitir uniformemente este carácter a sus progenies.

Los híbridos Motelle x Angela I 5100, Olho Roxo x Raminho y Olho Roxo x Zambao, presentaron los mayores efectos de h.c.e. para el carácter número de frutos por planta (Cuadro 19) confirmando su significativa heterobeltiosis: 126.36%, 120.43% y 114.08%, respectivamente.

Análisis del carácter peso promedio de fruto en tomate

Se destacaron las variedades Olho Roxo y Angela I 5100 por presentar valores promedios altos para el carácter peso promedio de fruto. Además, presentaron los mayores efectos de h.c.g. positivos (Cuadro 16), lo cual los convierte en buenos progenitores para un programa de mejoramiento que busque incrementar este carácter.

Los progenitores con valores negativos para los efectos de h.c.g. (G_i) para el carácter peso promedio de fruto, presentaron efectos de h.c.g. positivos para el carácter número de frutos por planta, a excepción del progenitor Zambao.

Las varianzas más bajas de los efectos de h.c.g. correspondieron a los progenitores Raminho y Licapal (Cuadro 17) pues sus desviaciones estándar no superaron el 50% del valor de sus respectivos efectos de h.c.g.; por lo tanto estos dos progenitores transmitirán en forma muy uniforme el carácter peso promedio de fruto a sus progenies.

Cuadro 17 Estimativos de varianza de los efectos habilidad combinatoria general asociados con cada progenitor para los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3).

	Caracteres		
	X_1	X_2	X_3
Motelle	42930.01	34.15	35.62
Angela I 5100	14722.95	0.42	3.23
Alho Roxo	58942.11	113.71	119.97
Raminho	-15995.00	-3.05	0.46
Licapal 21	-14204.00	26.42	2.09
Zambao	14499.20	-4.66	-0.5

Cuadro 18. Estimativos de las varianzas ambientales con base individual y con base en la media, para los caracteres producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3).

	Caracteres		
	X_1	X_2	X_3
$\hat{\sigma}_e^2$	2232650.90	357.90	112.92
$\hat{\sigma}_e^2$	139540.60	22.30	7.06

Cuadro 19 Estimativos de los efectos de habilidad combinatoria específica para los caracteres de producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3).

	Caracteres		
	X_1	X_2	X_3
\hat{S}_{1^2}	2 597.45	24.46	6.85
$\hat{S}_{1,3}$	- 531.61	- 6.40	-3.88
$\hat{S}_{1,4}$	722.45	13.18	- 2.84
$\hat{S}_{1,5}$	807.70	-15.11	1.98
$\hat{S}_{1,6}$	1 398.93	9.49	2.97
$\hat{S}_{2,3}$	107.46	5.60	- 9.20
$\hat{S}_{2,4}$	357.68	8.45	0.97
$\hat{S}_{2,5}$	- 678.01	- 2.61	- 4.18
$\hat{S}_{2,6}$	- 101.37	- 4.82	- 1.36
$\hat{S}_{3,4}$	143.62	15.63	-12.47
$\hat{S}_{3,5}$	547.30	- 0.35	3.50
$\hat{S}_{3,6}$	-1838.56	14.30	- 8.37
$\hat{S}_{4,5}$	- 337.47	10.44	9.23
$\hat{S}_{4,6}$	159.80	- 0.65	- 1.82
$\hat{S}_{5,6}$	1 040.97	2.54	8.70
Error estándar			
$(\hat{S}_{ij}-\hat{S}_{ik})$	494.16	6.26	3.51
$(\hat{S}_{ij}-\hat{S}_{kj})$	457.51	5.69	3.25

Cuadro 20 Estimativos de la varianza de los efectos de habilidad combinatoria específica, asociados con cada progenitor para los caracteres de producción por planta (X_1), número de frutos por planta (X_2) y peso promedio de fruto (X_3).

$\sigma^2 \hat{S}_{ij}$	CARACTERES		
	X_1	X_2	X_3
Motelle	2435484.13	266.05	15.40
Angela I 5100	1734395.13	165.99	32.67
Alho Roxo	894000.42	113.53	79.08
Raminho	97759.02	132.93	57.96
Licapal 21	283103.54	70.89	43.83
Zambao	1509529.11	64.38	34.64

Sólo 6 híbridos presentaron efectos positivos de h.c.e. (S_i) para el carácter peso promedio de frutos. Los valores más altos corresponden a los híbridos Raminho x Licapal-21 (9.23), Licapal 21 x Zambao (8.7), Olho Roxo x Licapal 21 (3.5) y Motelle x Zambao (2.97) (Cuadro 19). Sin embargo, los híbridos Licapal 21 x Zambao y Motelle x Zambao revisten mayor importancia al presentar heterosis alta y efectos de h.c.e. positivos para producción por planta.

11.2. Metodología de Hayman

Esta metodología fue desarrollada para ser utilizada en cruzamientos dialélicos que incluyen líneas homocigotas únicamente, siendo por lo tanto usada ampliamente en autógamias. Se desarrolló inicialmente para el modelo fijo, en donde los progenitores y sus híbridos correspondientes constituyen toda la población estudiada (Hayman 1954 a y 1954 b); posteriormente fue ampliada para el caso en donde las líneas puras constituyen una muestra aleatoria (modelo aleatorio). (Hayman, 1960 a). Se basa en un modelo genético con las siguientes restricciones: progenitores homocigotos, segregación diploide, ausencia de diferencias entre cruzamientos recíprocos, los genes no alélicos deben presentar segregación independiente, ausencia de alelismo múltiple, los genes se deben distribuir independientemente entre los progenitores.

Para estudiar esta metodología se considerará la siguiente tabla dialélica $p \times p$, donde X_{ii} y X_{ij} , con $i = 1, 2, \dots, p$ y $j = 1, 2, \dots, p$, que constituyen los progenitores y los híbridos F1 resultantes del cruzamiento del i -ésimo progenitor con el j -ésimo progenitor, respectivamente. Se asumirá además que $X_{ij} = X_{ji}$. En la tabla dialélica se considerará el conjunto de progenitores (diagonal), las progenies de cada progenitor ($\sum X_{i.}$ o $\sum X_{.j}$) y las medias de las progenies de cada progenitor ($\sum X_{i.}/p$ o $\sum X_{.j}/p$).

Cuadro 21. Cruzamientos dialélicos obtenidos a partir de cuatro progenitores incluyendo los recíprocos.

Progenitores (p)	Progenitores (p)				Total de progenitores ($\sum X_{i.}$)	Media de progenitores ($\sum X_{i.}/p$)
	1	2	3	4		
1	$X_{1,1}$	$X_{1,2}$	$X_{1,3}$	$X_{1,4}$	X_1	$X_{1.}/p$
2	$X_{2,1}$	$X_{2,2}$	$X_{2,3}$	$X_{2,4}$	X_2	$X_{2.}/p$
3	$X_{3,1}$	$X_{3,2}$	$X_{3,3}$	$X_{3,4}$	X_3	$X_{3.}/p$
4	$X_{4,1}$	$X_{4,2}$	$X_{4,3}$	$X_{4,4}$	X_4	$X_{4.}/p$
Total de progenitores ($\sum X_{.j}$)	$X_{.1}$	$X_{.2}$	$X_{.3}$	$X_{.4}$	$\sum X_{i.} = \sum X_{.j}$	
Media de progenitores $\sum(X_{.j}/p)$	$X_{.1}/p$	$X_{.2}/p$	$X_{.3}/p$	$X_{.4}/p$		

Las varianzas y covarianzas que se pueden estimar en la tabla dialélica se utilizarán para obtener componentes de varianza genética, parámetros genéticos y también para efectuar el análisis gráfico a través de la regresión lineal. Esta metodología permite estudiar además, el control genético de los diferentes caracteres, clasificar los progenitores teniendo en cuenta el grado de dominancia y estimar el límite de selección.

De acuerdo con la tabla dialélica se estimarán las siguientes varianzas y covarianzas, para cada uno de los bloques del diseño experimental bloques completamente al azar:

1, Varianza de los progenitores (Volo):

$$V_{\text{olo}} = \left(\begin{array}{c} 1 \\ p-1 \end{array} \right) \left[\sum_i X_{ii}^2 - \left(\sum_i X_{ii} \right)^2 / p \right]$$

2. Varianza de la progenie del progenitor i (V_i)

$$V_i = \left(\frac{1}{p-1} \right) \left[\sum_i X_{ij}^2 - \left(\sum_i X_{ij} \right)^2 / p \right]$$

3. Media de las varianzas de la progenie del progenitor i (V_{ii})

$$V_{ii} = \left(\frac{1}{p} \right) \sum_i V_i$$

4. Covarianza de la progenie del progenitor i con el progenitor no recurrente W_i .

$$W_i = \left(\frac{1}{p-1} \right) \left[\sum_i X_{ii} X_{ij} - \left(\sum_i X_{ii} \sum_i X_{ij} \right) / p \right]$$

5. Media de las covarianzas entre la progenie del progenitor i con el padre no recurrente (W_{oloi}):

$$W_{oloi} = \left(\frac{1}{p} \right) \sum_i W_i$$

6. Varianza de las medias de la progenie del progenitor i (V_{oli}):

$$V_{oli} = \left(\frac{1}{p-1} \right) \left[\sum_i X_{i.}^2 - \left(\sum_i \bar{X}_{i.} \right)^2 / p \right]$$

7. Diferencia entre la media de los progenitores y la media de sus progenies

$$(M_{ii} - M_{io})^2$$

$$(M_{ii} - M_{io})^2 = \left(\frac{1}{p} \right) \left[\sum_i X_{ii} - \left(\sum_i X_i \right) / p \right]^2$$

Con el fin de verificar si los datos experimentales se ajustan al modelo aditivo-dominante (ausencia de epistasis) se debe realizar el análisis de varianza o la prueba de homogeneidad de los valores ($W_i - V_i$). En los casos en que la hipótesis

de homogeneidad sea aceptada, se prosigue el análisis haciendo la regresión de los W_i en V_i , usando el modelo lineal simple de la forma $W_i = a + bV_i$ y se construirá la parábola limitante ($W_i^2 = V_{\text{olo}} \cdot V_i$). En ausencia de interacción no alélica y distribución independiente de genes entre los progenitores, W_i y V_i estarán relacionadas por una línea de regresión con b aproximadamente igual a 1.

En caso de sobredominancia, la recta interceptará al eje de las ordenadas (W_i) por debajo del origen; en el caso de dominancia incompleta, la interceptará por encima del origen. En ausencia de dominancia, la recta será tangente a la parábola.

La forma como se distribuyen los progenitores a lo largo de la recta de regresión, indica la distribución de los genes dominantes y recesivos en los genotipos parentales. Los que poseen mayor proporción de genes dominantes se encontrarán más cerca al punto de origen y presentarán valores menores de W_i y V_i ; los que posean mayor número de genes recesivos estarán alejados del punto de origen, con mayores valores de W_i y V_i , cercanos a la intersección de la línea de regresión con la parábola limitante.

Se determinará la correlación (r) entre el grado de dominancia de cada progenitor ($W_i + V_i$) y su comportamiento promedio (Y_i). El signo y la magnitud del coeficiente de correlación se usarán para evaluar el sentido de actuación de los genes dominantes.

Cuando el coeficiente de correlación (r) presente valores significativos y próximos de 1, se procederá a estimar los límites de selección, sustituyendo los valores máximos y mínimos de W_i y V_i en la ecuación $Y_i = a + b(W_i + V_i)$, obtenidos de la siguiente manera:

$$W_i = a + bV_i$$

$$V_i = (W_i - a) / b \quad (1)$$

$$\text{Como } W_i^2 = V_{\text{olo}} \cdot V_i$$

$$W_i = \pm [V_{\text{olo}} (W_i - a) / b]^{\frac{1}{2}}, \text{ en esta ecuación se obtendrá un valor máximo } (W_i)$$

y un valor mínimo (W_i''), los cuales se sustituirán en la ecuación (1) y se obtendrán valores máximos y mínimos para V_i . Así, se obtendrá:

$$Y_i = a + b (W_i \text{ máximo} + V_i \text{ máximo})$$

$$Y_i = a + b (W_i \text{ mínimo} + V_i \text{ mínimo})$$

Posteriormente se procederá a la estimación de los componentes de variación, así:

1. Componente genético relacionado con la acción génica aditiva (\hat{D}):

$$\hat{D} = V_{\text{olo}} - \hat{E}$$

\hat{E} = Cuadrado medio del residuo (error experimental). En el presente caso \hat{E} es el cuadrado medio de la interacción genotipo x bloque.

2. Componente genético relacionado con la varianza debida a los desvíos de la dominancia de los genes con efectos positivos (\hat{H}_1):

$$\hat{H}_1 = V_{\text{olo}} - 4W_{\text{oloi}} + 4V_{\text{iii}} - (3p-p) \hat{E} / p$$

3. Componente genético relacionado con la varianza debida a los desvíos de dominancia de los genes con efectos negativos (\hat{H}_2):

$$\hat{H}_2 = 4V_{\text{iii}} - 4V_{\text{oli}} - 2\hat{E}$$

4. Componente genético relacionado con las frecuencias relativas de genes dominantes y recesivos en la población parental (\hat{F}). Si los alelos dominantes son más frecuentes que los alelos recesivos, \hat{F} será positivo.

$$\hat{F} = 2 V_{\text{olo}} - 4W_{\text{oloi}} - 2(p-2) \hat{E} / p$$

5. Componente genético relacionado con las frecuencias relativas de genes dominantes y recesivos en cada progenitor (\hat{F}_i):

$$\hat{F}_i = 2 V_{\text{olo}} + W_{\text{oloi}} + W_{\text{iii}} + (W_i - V_i) - 2(p-2) \hat{E} / p$$

6. Componente genético relacionado con la acción génica dominante (\hat{h}_2); refleja el cuadrado de la diferencia entre la media de los progenitores y la media general de las p^2 combinaciones posibles de la tabla dialélica.

$$\hat{h}_2^2 = 4(M_{ii} - M_{io})^2 - 4(p-1) \hat{E} / p^2$$

Para estimar la significancia de los componentes de la variación genética, es necesario determinar las respectivas desviaciones estándar, de acuerdo con la metodología de Hayman (1954, b). El cálculo de la desviación estándar comprende

básicamente tres pasos:

1. Cálculo de la varianza (S^2)

$$S^2 = 1/2 \text{ Var } (W_i - V_i)$$

Como norma general, si el valor del componente genético dividido por su desviación estándar excede el valor de 1.96, el componente es significativamente diferente de cero.

2. Cálculo de multiplicadores

$$C \hat{D} = (p^5 + p^4) / p^5 = 1.1429$$

$$C \hat{H}_1 = (p^5 + 41p^4 - 12p^3 + 4p^2) / p^5 = 6.6239$$

$$C \hat{H}_2 = 36 p^4 / p^5 = 5,1429$$

$$C \hat{F} = (4p^5 + 20p^4 - 16p^3 + 16p^2) / p^5 = 6.5773$$

$$C \hat{h}_2 = (16p^4 + 16p^2 - 32p + 16) / p^5 = 2.3200$$

$$C \hat{E} = p^4 / p^5 = 0.1429$$

3. Cálculo de la desviación estándar

$$S \hat{D} = (S^2 \times C \hat{D})^{1/2}$$

$$S \hat{H}_1 = (S^2 \times C \hat{H}_1)^{1/2}$$

$$S \hat{H}_2 = (S^2 \times C \hat{H}_2)^{1/2}$$

$$S \hat{F} = (S^2 \times C \hat{F})^{1/2}$$

$$S \hat{h}_2 = (S^2 \times C \hat{h}_2)^{1/2}$$

$$S \hat{E} = (S^2 \times C \hat{E})^{1/2}$$

Los componentes de la variación genética se utilizan para estimar los parámetros genéticos:

1. Grado medio de dominancia (g.m.d.):

$$(\hat{H}_1 / \hat{D})^{1/2}$$

2. Producto de las frecuencias medias de los alelos de efectos positivos y negativos en loci con dominancia: $\hat{H}_2 / 4\hat{H}_1$. Tiene un valor máximo teórico de 0.25, cuando la frecuencia de alelos positivos y negativos es igual a 0.50.

3. Relación entre el número de alelos dominantes y alelos recesivos:

$$(4\hat{H}\hat{D}_1)^{1/2} + \hat{F}(4\hat{D}\hat{H})^{1/2} - \hat{F}$$

Cuando está próximo de 1, indica que la distribución de genes dominantes y recesivos en los progenitores es uniforme.

4. Número mínimo de genes o bloques génicos que exhiben dominancia en los progenitores: \hat{h}^2 / \hat{H}_2

El valor de $(\hat{H}_1 / \hat{D})^{1/2}$, la significancia de \hat{H}_2 y la diferencia $(\hat{D} - \hat{H}_1)$ se usan para estimar el grado de dominancia.

5. Heredabilidad en sentido estrecho

$$\hat{h}_e = \frac{1/2\hat{D} + 1/2\hat{H}_1 + 1/2\hat{H}_2 - 1/2\hat{F}}{1/2\hat{D} + 1/2\hat{H}_1 + 1/4\hat{H}_2 - 1/2\hat{F} + \hat{E}}$$

6. Heredabilidad en sentido amplio

$$\hat{h}_a = \frac{1/2\hat{D} + 1/2\hat{H}_1 - 1/4\hat{H}_2 - 1/2\hat{F}}{1/2\hat{D} + 1/2\hat{H}_1 - 1/4\hat{H}_2 - 1/2\hat{F} + \hat{E}}$$

A continuación se presentarán, a manera de ejemplo, los resultados de una investigación realizada por Vallejo y Urrego (1996) cuyo objetivo principal fue analizar genéticamente el carácter número de frutos de tomate por planta y sus componentes (número de inflorescencias por planta y número de frutos por inflorescencias) en un cruzamiento dialélico entre siete cultivares de tomate tipo chonto, utilizando la metodología de Hayman. Los progenitores fueron: Angela Gigante, Licapal 21, Raminho, Olho Roxo, Introducción 1258, Introducción 1475 e Introducción 1597. El material experimental fue sembrado en condiciones de campo, utilizando un diseño experimental de bloques completamente al azar con cinco repeticiones. La parcela experimental estuvo formada por cinco plantas efectivas.

Los principales resultados fueron los siguientes:

Los progenitores y sus correspondientes híbridos presentaron variabilidad para los caracteres número de frutos por planta, número de inflorescencias por planta y

número de frutos por inflorescencias (Cuadro 22), lo cual se confirmó a través del correspondiente análisis de varianza (Cuadro 23).

El análisis de varianza relacionado con la prueba de homogeneidad de los valores ($\hat{W}_i - \hat{V}_i$) no presentó diferencias significativas para ninguno de los caracteres estudiados (Cuadro 24), lo cual permitió la aceptación de la hipótesis de homogeneidad y la aplicación de la metodología de Hayman.

Cuadro 22 Valores promedios para los diferentes caracteres evaluados en una población dialélica compuesta por siete progenitores y sus respectivos híbridos F1 (sin recíprocos) de tomate "chonto" *Lycopersicon esculentum* Mill.

	Nº de frutos por planta	Nº de Inflores- cencias/ planta	Nº de frutos/ Inflorescencia
Angela Gigante 100(1)	24.28	6.90	3.54
Licapal 21 (2)	29.06	7.06	4.12
Raminho (3)	26.96	6.82	3.96
Olho Roxo (4)	16.08	5.02	3.22
1258 (5)	27.20	7.82	3.46
1475 (6)	25.56	6.56	3.94
1707 (7)	17.76	6.68	2.66
1 x 2	26.50	6.42	4.14
1 x 3	30.46	7.60	4.00
1 x 4	24.44	6.56	3.72
1 x 5	26.72	6.62	4.08
1 x 6	21.56	6.62	3.22
1 x 7	22.28	6.60	3.40
2 x 3	32.00	7.32	4.40
2 x 4	23.86	7.02	3.70
2 x 5	29.98	8.02	3.74
2 x 6	22.42	6.86	3.28
2 x 7	26.90	6.40	4.22
3 x 4	24.42	6.70	3.70
3 x 5	27.10	7.56	3.60
3 x 6	24.88	6.16	4.04
3 x 7	27.19	6.00	4.62
4 x 5	23.54	6.06	3.90
4 x 6	16.66	4.90	3.44
4 x 7	14.32	5.26	2.74
5 x 6	21.42	5.98	3.64
5 x 7	25.18	7.72	3.26
6 x 7	21.10	5.22	4.06

Cuadro 23 Cuadrados medios del análisis de varianza, con base en los valores promedios para los caracteres número de frutos por planta, número de inflorescencias por planta y número de frutos por inflorescencia en una población dialélica de tomate "chonto" *Lycopersicon esculentum* Mill.

Fuente de variación	Grados de libertad	Nº de frutos por planta	Nº de Inflores. por planta	Nº frutos/ Inflorescencias
Bloques	4	3.1013 ns	0.3729 ns	0.4117 ns
Genotipos	48	89.9583 **	3.3359 **	1.0374 **
Genotipos x bloque	192	8.7290	0.3490	0.3192
Total	244			
Media general (Y..) =		24.97	6.59	3.71
Desv. Estándar (S) =		2.95	0.59	0.56
Coefficiente variac. (S/Y..) =		12.17	9.07	12.54

ns = Efecto no significativo

** = Efecto altamente significativo (nivel del 1 %)

Cuadro 24 Cuadrados medios del análisis de varianza para los valores ($\hat{W}_i - \hat{V}_i$), prueba de homogeneidad, para los caracteres número de frutos por planta, número de inflorescencias por planta y número de frutos por inflorescencia, en una población dialélica de tomate "Chonto" *Lycopersicon esculentum* Mill.

Fuente de variación	Grados de libertad	Nº frutos/planta	Nº Infloesc. por planta	Nº frutos/ Inflorescencia
Bloques	4	153.1411 ns	0.7301 *	0.1941 ns
Tratamiento	6	45.5465 ns	0.0811 ns	0.0995 ns
Error	24	50.0668	0.2463	0.0768
Total	34			

ns = Efecto no significativo

** = Efecto significativo (nivel del 5 %)

Análisis del número de frutos por planta en tomate

La regresión de \hat{W}_i sobre \hat{V}_i con $\hat{\beta} = 0.75 \pm 0.122$ (Figura 15), no difirió estadísticamente de 1 ($P = 5\%$), pero sí de cero ($P=1\%$), demostrando que el modelo aditivo-dominante es adecuado, no existiendo evidencia de acción génica epistática.

La alta correlación negativa ($r = -0.86^{**}$) entre los grados de dominancia de los progenitores ($\hat{W}_i + \hat{V}_i$) y su comportamiento promedio (\hat{Y}_i) indica que los alelos dominantes favorecen el mayor número de frutos por planta. Los progenitores con mayor número de frutos por planta (Licapal-21, 1258, Raminho 1475 y Angela Gigante) se localizaron próximos a la extremidad inferior del segmento de la recta (Figura 15), lo cual indica que el mayor número de frutos por planta está asociado con alta proporción de genes dominantes.

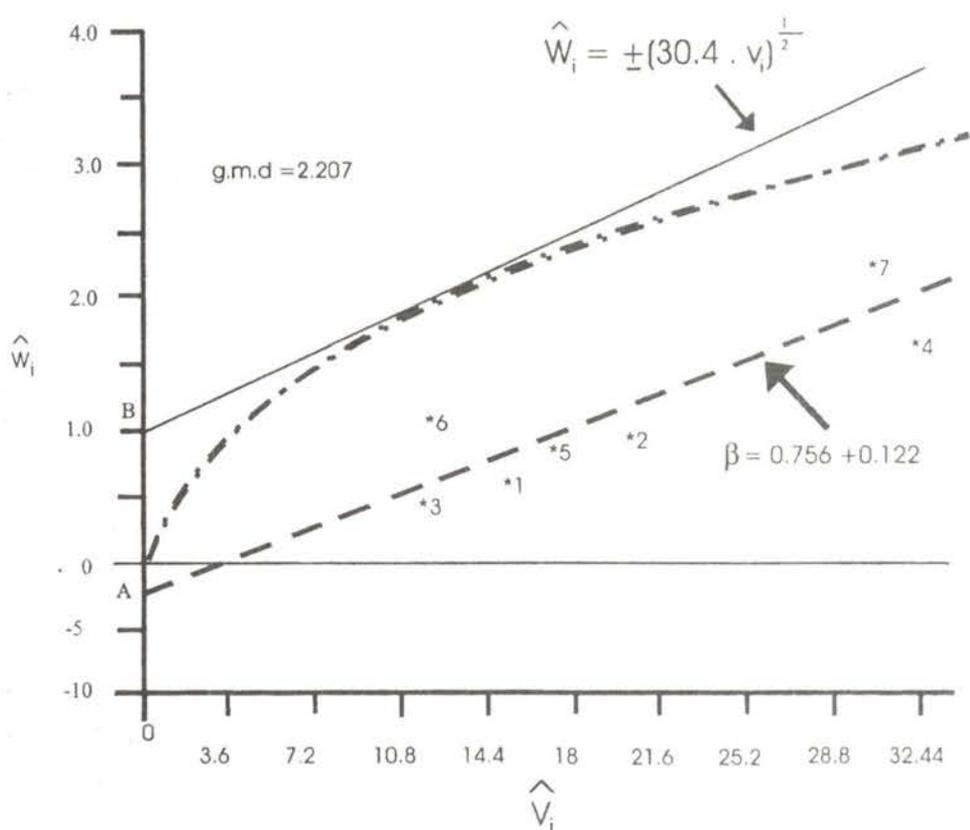
Los cultivares con menor número de frutos por planta (Olho Roxo y 1507) se localizaron en la extremidad superior de la recta (Figura 15), lo cual explica que el menor número de frutos por planta está asociado con mayor cantidad de genes recesivos.

Según la posición de los progenitores en la recta (Figura 15), la mayor cantidad de genes dominantes favorables, para mayor número de frutos por planta, se encontró en el siguiente orden: Raminho, 1475, Angela Gigante, 1258, Licapal-21, 1507 y Olho Roxo, respectivamente.

Según Hayman (1954 a y b) Toledo y Kiihl (1982), cuando es significativa la correlación entre $(\hat{W}_i + \hat{V}_i)$ y \hat{y}_i , indica que el efecto de dominancia es, principalmente, unidireccional y permite estimar el límite de selección para todos los genes dominantes y recesivos. Tales límites pudieron ser estimados para el número de frutos por planta, y corresponden a 34.12 frutos por planta para los genes dominantes y 3.15 frutos por planta para los genes recesivos, respectivamente (Figura 16).

El componente genético aditivo ($\hat{D} = 21.67^{**} \pm 2.28$) y el componente relacionado con la acción génica dominante, con efectos positivos, $\hat{H}_1 = 34.61^{**} \pm 5.49$ (Cuadro 25) indican que tanto los desvíos aditivos de los genes como los dominantes contribuyeron a la expresión del número de frutos por planta, aunque la magnitud de ambos muestra que la variación debida a los desvíos dominantes tuvo mayor contribución a la expresión del carácter número de frutos por planta.

El hecho de que el componente genético relacionado con los desvíos de genes de efectos negativos (\hat{H}_2) difiera significativamente de cero, indica la existencia de algún grado de dominancia. El valor negativo ($\hat{D} - \hat{H}_1 = -12.94$) indica sobredominancia, lo que se puede confirmar por el valor de $(\hat{H}_1 / \hat{D})^2 = 1.26$ (Cuadro 26) y por el hecho de que la recta de la regresión intercepta el eje de las ordenadas por debajo del origen.



PROGENITORES	\hat{W}_i	\hat{V}_i
(1) Angela Gigante	7.523	14.326
(2) Licapal-21	9.808	18.840
(3) Raminho	7.074	12.932
(4) Olho Roxo	20.116	32.126
(5) Tipo 1258	9.764	16.364
(6) Tipo 1475	10.174	30.393

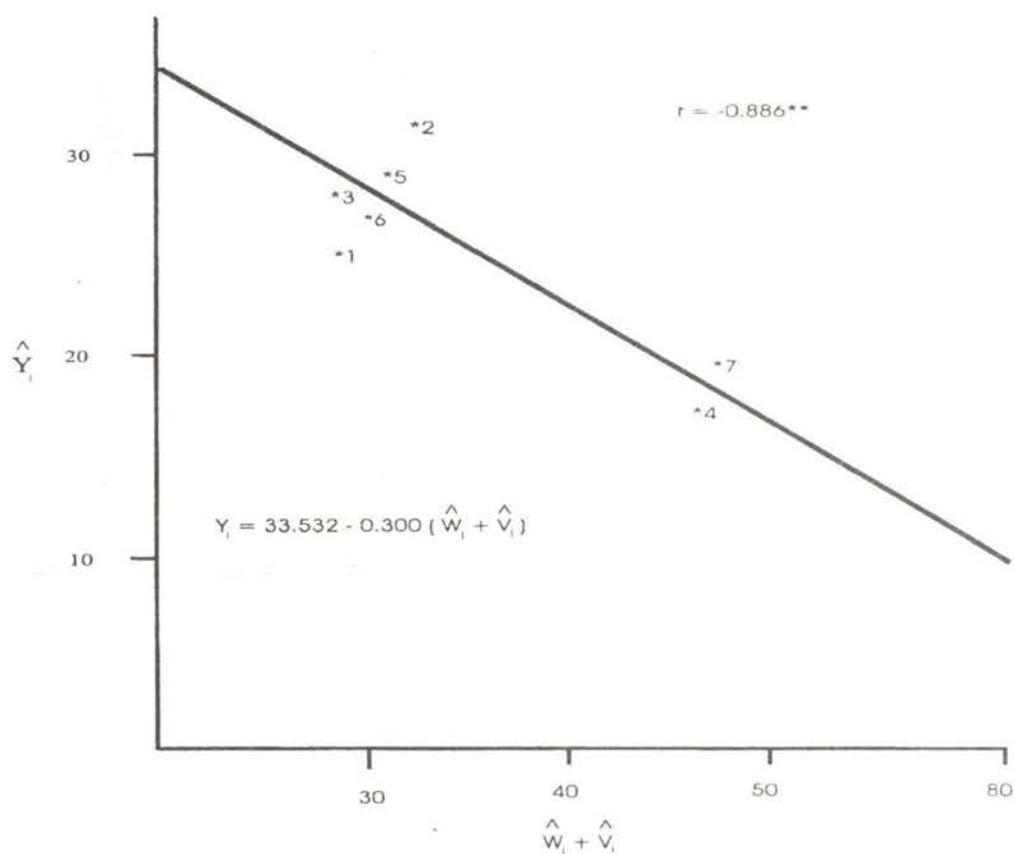
Figura 15. Regressión entre \hat{W}_i vs \hat{V}_i y parábola limitante para el carácter número de frutos por planta.

Cuadro 25. Componentes genéticos y error experimental relacionados con la varianza de los caracteres, número de frutos por planta, número de inflorescencias por planta y número de frutos por inflorescencia, en tomate "chonto", *Lycopersicon esculentum* Mill.

Carácter	Componentes de Variación					
	\hat{D}	\hat{H}_1	\hat{H}_2	\hat{F}	\hat{h}_2	\hat{E}_e
1 Número de frutos por planta	21.67 ** ±2.282	34.61 ** ±5.94	25.30 ** ±4.80	-2.22 ns ±5.47	0.29 ns ±3.25	8.72 ** ±0.80
2 Número de inflorescencia por planta	0.651 ** ±0.09	1.46 ** ±0.23	1.41 ** ±0.20	-0.30 ns ±0.23	-0.91 ns ±0.13	0.34 ** ±0.03
3 Número de frutos por Inflorescencia	0.13 ns ±0.10	1.08 ** ±0.25	0.91 ** ±0.22	0.11 ns ±0.25	0.12 ns ±0.152	0.31 ** ±0.03

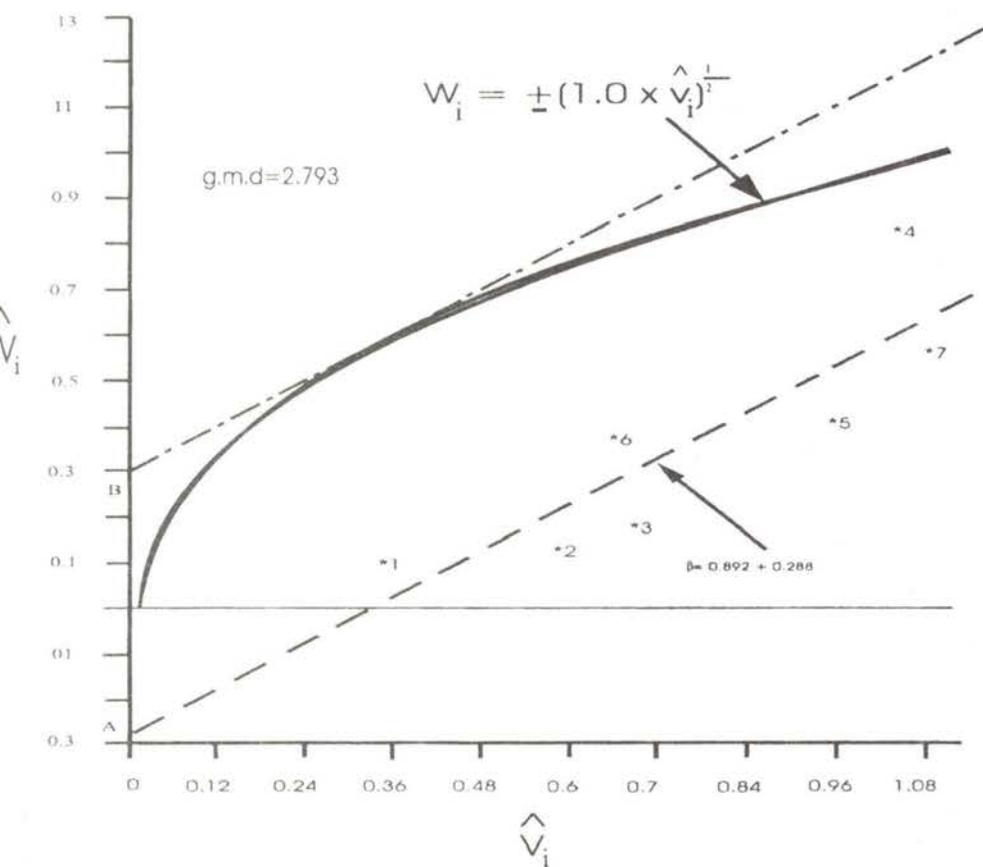
ns = efecto no significativo

** = efecto altamente significativo (nivel 1%)



PROGENITORES	W_i	V_i
(1) Angela Gigante	21.852	24.28
(2) Licapal-21	28.648	29.06
(3) Raminho	20.006	26.96
(4) Olho Roxo	52.242	16.08
(5) Tipo 1258	26.128	27.20
(6) Tipo 1475	22.494	25.56
(7) Tipo 1507	54.400	17.76

Figura 16 Regresión entre \hat{Y}_i vs $(\hat{W}_i + \hat{V}_i)$ para el carácter número de frutos por planta



PROGENITORES	\hat{W}_i	\hat{V}_i
(1) Angela Gigante	0.124	0.374
(2) Licapal-21	0.266	0.644
(3) Raminho	0.284	0.756
(4) Olho Roxo	0.868	1.008
(5) Tipo 1258	0.502	0.988
(6) Tipo 1475	0.474	0.766
(7) Tipo 1507	0.640	1.072

Figura 17. Regresión entre \hat{W}_i vs \hat{V}_i y parábola limitante para el carácter número de inflorescencias por planta.

El grado medio de dominancia obtenido gráficamente, a través de la fórmula (g.m.d.) = $2(\widehat{AB}/\widehat{OB})^{1/2} = 2.20$ también confirmó la mayor participación de la acción génica sobredominante (Hayman, 1958 y Park y Davis, 1976).

La relación entre el número de alelos dominantes y alelos recesivos está en proporción aproximada de 1:1, en la población parental. La estimación del número de genes con dominancia, para este carácter, no pudo ser realizada en virtud de que \widehat{h}_2 no fue significativamente diferente de cero.

Análisis del número de inflorescencia por planta en tomate

Para este carácter no se presentó evidencia de epistasis, una vez que el coeficiente de regresión ($\widehat{\beta} = 0.89 \pm 0.22$), (Figura 17) no difirió significativamente

de 1 a un nivel de confianza ($P = 5\%$), pero sí de 0 ($P = 5\%$), lo que demuestra la adecuación del modelo aditivo- dominante.

El coeficiente de correlación ($r = 0.44$ n. s) entre los grados de dominancia de los progenitores ($\widehat{W}_i + \widehat{V}_i$) y los valores promedios de los progenitores (\widehat{y}_i), no fue estadísticamente significativo y por lo tanto no permite estimar los límites de selección para este carácter debido a la ausencia de dominancia unidireccional para mayor o menor número de inflorescencias por planta.

Debido a lo anterior, en la Figura 17 se observa la clasificación relativa de los progenitores, sin ninguna tendencia, en cuanto a proporción de genes dominantes y recesivos, así: Angela Gigante, progenitor que produjo el mayor número de inflorescencias por planta, se encuentra próximo a la extremidad inferior de la recta y en la parte superior de la recta se halla un grupo variable de progenitores: Olho Roxo, que presentó el menor número de inflorescencias, 1258 que presentó el mayor número de inflorescencias y 1507 con un valor intermedio.

Los componentes ($\widehat{D} = 0.65^{**} \pm 0.09$) y ($\widehat{H}_1 = 1.46^{**} \pm 0.23$) indican que tanto la varianza debida a los efectos aditivos y dominantes contribuyeron significativamente a la expresión del carácter número de inflorescencias por planta.

El hecho de que el componente \widehat{h}_2 difirió significativamente de cero indica la existencia de algún grado de dominancia y el hecho de que ($\widehat{D} - \widehat{H}_1 = -0.81$) fue menor que cero (Cuadro 26), indica sobredominancia; lo que se puede confirmar por el valor de $(\widehat{H}_1/\widehat{D})^{1/2} = 1.49$ y por la intercepción de la recta por debajo del origen (Figura 17).

El grado medio de dominancia a través del gráfico $2(\widehat{AB}/\widehat{OB})^{1/2} = 2.79$ confirmó nuevamente la presencia de sobredominancia para este carácter.

Cuadro 26 Parámetros genéticos derivados de los componentes de varianza de los caracteres, número de frutos por planta, número de inflorescencia por planta y número de frutos por inflorescencia en tomate "chonto" *Lycopersicon esculentum* Mill.

Carácter	Parámetros Genéticos						
	$(\hat{H}/\hat{D})^{1/2}$	\hat{h}_2 / \hat{H}_2	$\frac{(4\hat{D}\hat{H})^{1/2} + \hat{F}}{(4\hat{D}\hat{H})^{1/2} - \hat{F}}$	$\hat{H}_2 / 4\hat{H}_1$	$\hat{D} - \hat{H}_1$	\hat{h}_e	\hat{h}_a
	(a)	(b)	(c)	(d)		(e)	(f)
No. Frutos por planta	1.26	0.01	0.92	0.18	-12.94	0.52	0.72
No. Inflorescencia/planta	1.49	0.13	1.50	0.24	-0.81	0.41	0.71
No. Frutos/ inflorescencia	2.87	0.13	1.35	0.21	-0.44	0.14	0.50

- a) Grado medio de dominancia
- b) Número mínimo de genes que exhiben dominancia
- c) Razón del número de alelos dominantes para alelos recesivos
- d) Proporción de genes con efectos positivos y negativos en los padres
- e) Heredabilidad en sentido estrecho
- f) Heredabilidad en sentido amplio

La relación de alelos dominantes y alelos recesivos fue aproximadamente 1.5:1 (Cuadro 26) mostrando una leve asimetría que se reflejó, también, a través de las frecuencias de los genes de efectos positivos y negativos ($\hat{H}_2 / 4\hat{H}_1 = 0.24$) muy similar a 0.25 que se presenta cuando la frecuencia de alelos positivos y negativos es igual a 0.5. La estimación del número de genes con dominancia, no pudo realizarse en virtud de que \hat{h}_2 no fue significativamente diferente de cero.

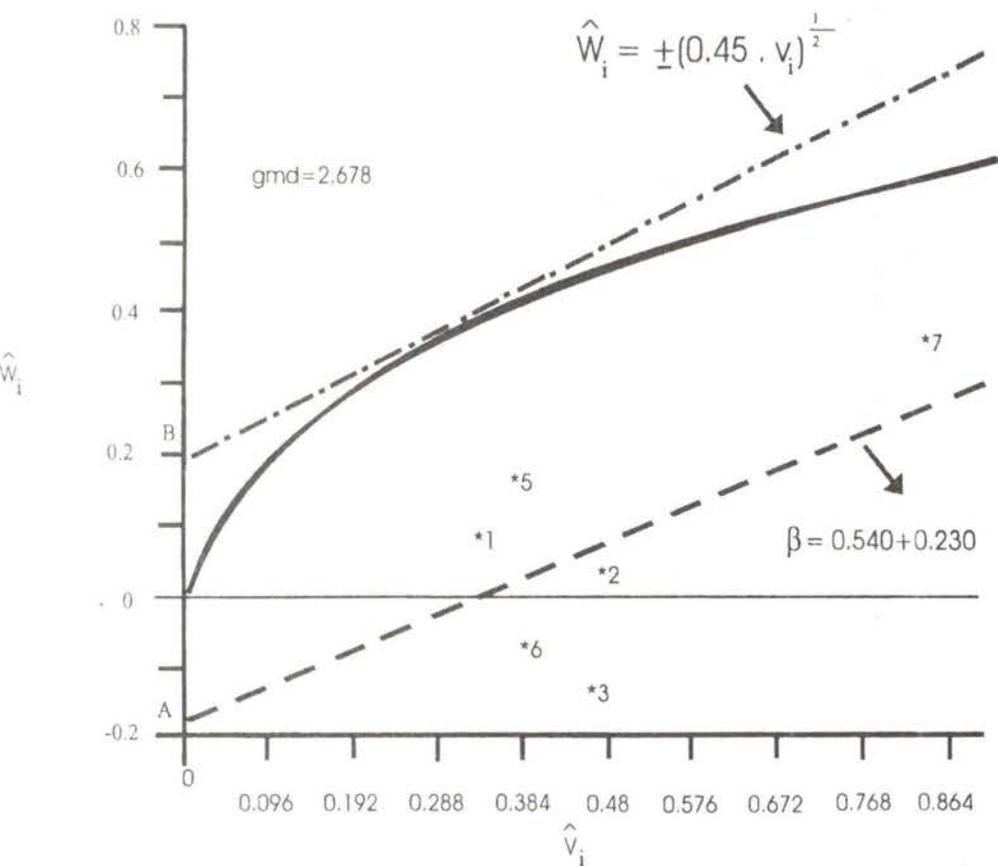
Análisis del número de frutos por inflorescencia en tomate

No se hallaron evidencias de epistasis para el carácter número de frutos por inflorescencias. La correlación ($\hat{\rho} = -0.86^{**}$) entre el grado medio de dominancia ($\hat{W}_i + \hat{V}_i$) y los valores promedios de los progenitores (\hat{y}_i) sugirió la presencia de los alelos dominantes actuando en sentido de aumentar el número de frutos por inflorescencia. Los progenitores Angela Gigante, 1258, 1475, Raminho y Licapal-21, poseedores de los mayores valores promedios para el carácter número de frutos por inflorescencia, se ubicaron en la extremidad inferior de la recta (Figura 18), indicando que poseen mayor cantidad de genes dominantes favorables para alto número de frutos por inflorescencia. El componente genético debido a los desvíos aditivos ($\hat{D} = 0.13^{ns} \pm 0.10$), estadísticamente no fue diferente de cero, lo cual sugiere que este componente no tiene incidencia significativa en la expresión del carácter. El componente genético

debido a los desvíos dominantes con efectos positivos ($\hat{H}_1 = 1.08^{**} \pm 0.25$) fue significativamente diferente de cero, lo cual demuestra su gran importancia en la expresión del número de frutos por inflorescencia.

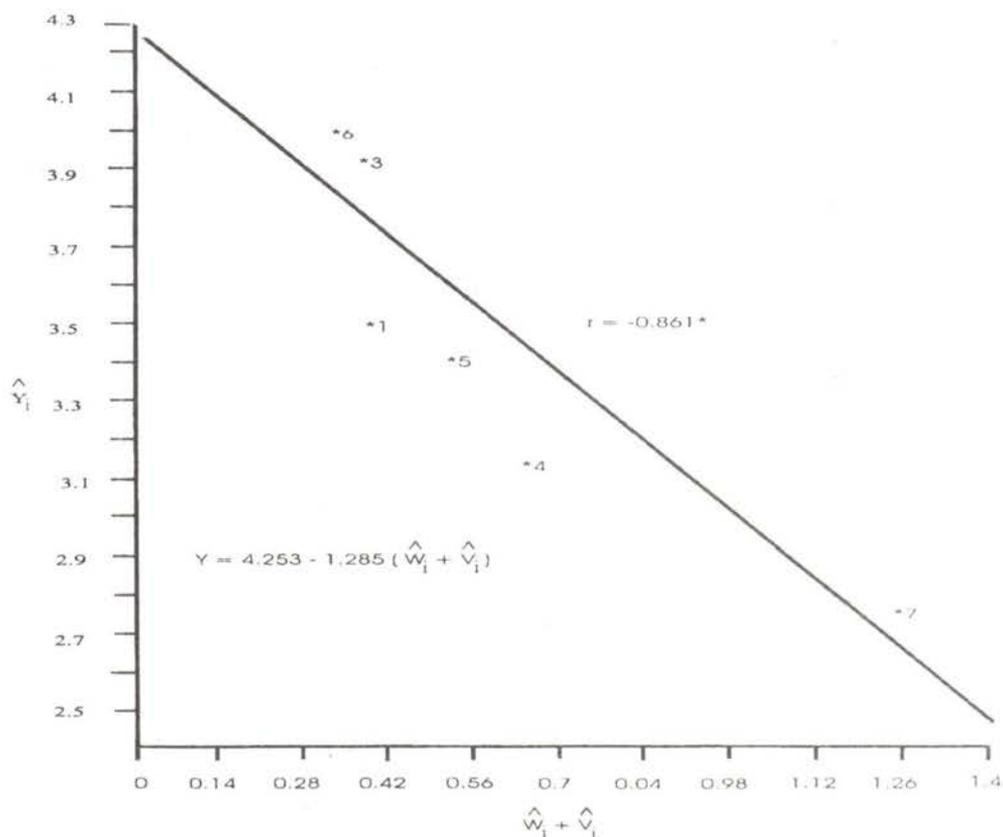
El hecho de que el componente genético \hat{H}_2 difirió significativamente de cero indica la existencia de algún grado de dominancia, y el hecho de que $(\hat{D} - \hat{H}_1) = -0.44$ fue menor que cero (Cuadro 26) indica la presencia de sobredominancia, lo que se puede confirmar por el valor de $(\hat{H}_1 / \hat{D})^{1/2} = 2.87$ y por la intercepción de la recta de regresión por debajo del origen.

Los alelos con cierto grado de dominancia predominan, en número, sobre los recesivos en una proporción de 1.35:1. Existió pequeña asimetría entre las frecuencias de alelos positivos y negativos lo cual se verificó a través del valor $\hat{H}_1 / 4\hat{H}_2 = 0.21$, menor que 0.25. El número de bloques génicos con efecto dominante, no se pudo establecer debido a la ausencia de significancia del componente genético \hat{h}_2 .



PROGENITORES	\hat{W}_i	\hat{V}_i
(1) Angela Gigante	0.070	0.260
(2) Licapal-21	0.046	0.608
(3) Raminho	0.076	0.430
(4) Olho Roxo	0.074	0.608
(5) Tipo 1258	0.116	0.302
(6) Tipo 1475	0.052	0.346
(7) Tipo 1507	0.404	0.856

Figura 18. Regresión entre \hat{W}_i vs \hat{V}_i y parábola limitante para el carácter número de frutos por inflorescencia



PROGENITORES	$(\hat{W}_i + \hat{V}_i)$	\hat{Y}_i
(1) Angela Gigante	0.330	3.54
(2) Licapal-21	0.442	4.12
(3) Raminho	0.354	3.96
(4) Olho Roxo	0.682	3.22
(5) Tipo 1258	0.418	3.46
(6) Tipo 1475	0.294	3.94
(7) Tipo 1507	1.260	2.66

Figura 19. Regresión entre \hat{Y}_i vs $(\hat{W}_i + \hat{V}_i)$ para el carácter número de frutos por inflorescencia

12. Heterosis y producción de híbridos en autógamias

La heterosis y el vigor híbrido han sido términos usados como sinónimos por muchos autores, pero actualmente se considera que heterosis es un estímulo al desarrollo (causa) y el vigor híbrido es la manifestación fenotípica de la heterosis (efecto).

El término de heterosis fue propuesto originalmente por G.H. Shull, en 1914, para describir el vigor híbrido manifestado en generaciones heterocigotas, derivadas del cruzamiento entre individuos genotípicamente diferentes. En otras palabras, heterosis sería la expresión genética de los efectos benéficos de la hibridación. En general, el efecto principal esperado está relacionado con un aumento significativo de la productividad. Sin embargo, un gran número de caracteres agrónomicamente importantes son, también, mejorados a través de la heterosis.

En los últimos cuarenta años, el vigor híbrido o heterosis ha sido uno de los temas más intensamente estudiados. Gran número de trabajos científicos, tesis, monografías, libros y reuniones científicas realizados acumularon un acervo considerable de conocimientos teóricos y prácticos que permitieron destacar la importancia de la heterosis como un eficiente método de mejoramiento genético. Además de lo anterior, tornó viable el desarrollo y la producción de cultivares híbridos de primera generación, en escala comercial, en un gran número de especies económicamente importantes.

El vigor híbrido o heterosis es medido de varias maneras.

- Heterosis relativa (H.R.): es la relación entre el promedio de la generación F_1 y el promedio de sus progenitores, expresada en porcentaje

$$H.R = \frac{F_1}{(P_1 + P_2)/2} \times 100$$

- Heterobeltiosis (H.B.): es la relación entre el promedio de la generación F_1 y el progenitor de mejor comportamiento (PMC)

$$H.B = \frac{F_1}{PMC} \times 100$$

- Heterosis promedio de cada progenitor: es el comportamiento de cada progenitor en los cruzamientos donde interviene.

El uso del vigor híbrido, como método de mejoramiento, permite obtener cultivares F_1 en forma rápida y eficiente. La producción de genotipos heteróticos incluye tres etapas básicas:

- Selección de buenos progenitores que pueden ser líneas endocriadas o variedades de polinización abierta.
- Producción de numerosos cruzamientos entre los progenitores seleccionados.
- Evaluación y selección de los mejores cruzamientos.

A manera de ejemplo se calcularán y analizarán los diferentes tipos de heterosis para el carácter producción por planta (expresada en kilogramos) en un cruzamiento dialélico entre seis progenitores seleccionados de tomate, evaluados en un diseño experimental de bloques completos al azar, con cuatro repeticiones. La unidad experimental fue de cuatro plantas efectivas.

♀ \ ♂	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
(1) Motelle	8,149b	12,278a	8,600b	10,265ab	8,743b	10,377ab
(2) Angela Gigante		8,437b	9,180b	9,842ab	8,814b	8,851b
(3) Olho Roxo			9,357b	9,122b	9,533b	9,421b
(4) Raminho				8,866b	9,059b	9,017b
(5) Licapal					9,521b	9,906ab
(6) Zambao						7,996b

Valores seguidos de las mismas letras no difieren significativamente entre sí (Tukey 5%).

Por lo tanto, la heterosis relativa (H.R) y heterobeltiosis (H.B) para este conjunto de cruzamientos será:

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	Heterosis Promedio
(1)	----	H.R 148,0	98,3	120,7	98,9	128,5	118,9
		H.B 145,5	92,0	115,8	103,6	127,3	116,8
(2)		----	H.R 103,2	114,0	98,2	107,7	114,2
			H.B 98,2	111,0	92,6	104,9	110,4
(3)			----	H.R 100,1	101,0	108,6	102,2
				H.B 97,5	100,1	100,7	97,7
(4)				----	H.R 98,5	107,0	108,0
					H.B 95,1	101,7	104,2
(5)					----	H.R 113,1	101,9
						H.B 104,0	99,1
(6)							----

Considerando el promedio de los progenitores, los valores heteróticos (H.R), varían entre -1,8% (2x5) y 48,0% (1x2). Sobresalen los híbridos 1x2 (48,0%), 1x6 (28,5%), 1x4 (20,7%), 2x4 (14%) y 5x6 (13,1%). Sin embargo, de estas cinco combinaciones híbridas sólo los híbridos 2x1 y 1x6 difieren estadísticamente de sus respectivos progenitores.

Desde el punto de vista práctico, la heterobeltiosis (H.B) es una medida de mayor interés cuando se busca explotar comercialmente el vigor híbrido. De todas las combinaciones evaluadas, sobresalen los híbridos 1x2 (45,5%), 1x6 (27,3%), 1x4 (15,8%) y 2x4 (11,0%) por cuanto exhiben un mejor comportamiento en relación con el padre superior, para el carácter producción por planta.

Según los resultados anteriores, el progenitor Motelle (1) presenta el mayor valor heterótico promedio, tanto para heterosis relativa (18,9%) como para heterobeltiosis (16,8%), seguido del progenitor Angela Gigante (2) con 14,2% para heterosis relativa y 10,4% para heterobeltiosis.

Según lo anterior, existen dos conceptos de heterosis: uno que propone que existen efectos de heterosis, si el vigor del híbrido supera al vigor promedio de

ambos progenitores y el otro que asume que sólo habrá heterosis si el vigor del híbrido supera a la expresión del mejor de sus progenitores. Sin embargo, como ya se dijo, desde el punto de vista práctico el vigor híbrido es importante solamente cuando el híbrido F_1 es superior al mejor progenitor.

Actualmente, algunos investigadores sostienen que no es aceptable considerar a la heterosis sólo como la mayor expresión de los caracteres favorables (heterosis positiva); en otros casos, la heterosis puede presentar una menor expresión (heterosis negativa) de los caracteres favorables, como la precocidad. Hay caracteres en las plantas que en lugar de aumentar (heterosis positiva) se debe disminuir su expresión para un aprovechamiento benéfico de la humanidad.

Como el vigor híbrido es la manifestación fenotípica de la heterosis, es importante cuantificar cuál es la contribución del componente genético (acción aditiva y no aditiva) y cuál es la contribución del componente ambiental en la superioridad de un determinado híbrido F_1 . Para esto es necesario realizar estudios de habilidad combinatoria.

Habilidad combinatoria se refiere al comportamiento de líneas o cultivares cuando son usados en combinaciones híbridas, entre sí. A este concepto se asocian la capacidad transgresiva de los genotipos y la respuesta heterótica de los mismos.

El estudio de la habilidad combinatoria es importante en programas de mejoramiento genético, por cuanto permite identificar un conjunto de progenitores con alta capacidad de cruzamiento.

La habilidad combinatoria se divide en habilidad combinatoria general (h.c.g) y habilidad combinatoria específica (h.c.e). La primera se refiere al comportamiento promedio de una línea en una serie de cruzamientos y la segunda se refiere al desvío, superior o inferior, de un determinado cruzamiento en cuanto al promedio de la h.c.g de sus padres.

La habilidad combinatoria general está asociada con la presencia de genes con efectos aditivos, principalmente, y la habilidad combinatoria específica depende básicamente de genes con efectos dominantes, epistáticos u otros tipos de interacciones.

Cuando el efecto de h.c.g (\hat{g}_i) para un determinado progenitor, positivo o negativo, es alto, indica que dicho parental es muy superior o inferior a los demás progenitores del dialélico, en relación con el comportamiento promedio de los cruzamientos. Además, ese valor indica que los genes tienen efectos predominantemente aditivos. Por lo tanto, los progenitores con los más altos valores (\hat{g}_i) son los

más indicados para formar nuevas poblaciones, favoreciendo la selección de nuevas líneas homocigotas.

El efecto de la h.c.e (\hat{S}_{ij}) es la desviación de un híbrido en cuanto al que sería esperado y con base en la h.c.g de sus progenitores. Valores bajos absolutos de \hat{S}_{ij} indican que el comportamiento de un determinado híbrido es relativamente mejor (\hat{S}_{ij}) o peor (\hat{S}_{ij}) al esperado con base en la h.c.g. de los padres. Los valores S_{ij} expresan la importancia de los genes que exhiben efectos de dominancia o epistasia.

Utilizando el anterior cruzamiento dialélico, entre seis progenitores seleccionados de tomate se calcularán y analizarán los efectos de h.c.g (\hat{g}_i) y h.c.e. (\hat{S}_{ij}). Primeramente se realizará el análisis de varianza para habilidad combinatoria, utilizando el método 2, modelo mixto B de Griffing (1956 b):

Fuentes de variación	G.L	Cuadrado medio
h.c.g	5	133427,25 n.s
h.c.e	15	10968833,30 **
Error	60	240123,75
$\frac{1}{5} \sum g_i^2$	1/	
$\frac{1}{15} \sum_i \sum_j S_{ij}^2$	856709, 55	

n.s No significativo

** Significativo al nivel del 5% de probabilidad

1/ Valor negativo

El cuadrado medio fue altamente significativo para h.c.e. y no lo fue para h.c.g., indicando que los efectos génicos no aditivos son los responsables del control genético del carácter producción por planta en tomate. Los efectos génicos aditivos no intervienen significativamente en la manifestación de este carácter; no obstante, y con fines didácticos se presentan los efectos de h.c.g. (\hat{g}_i) para cada progenitor y algunos comentarios al respecto.

Efecto de h.c.g para cada progenitor

Carácter							EE ($\hat{g}_i - \hat{g}_j$)
	\hat{g}_1	\hat{g}_2	\hat{g}_3	\hat{g}_4	\hat{g}_5	\hat{g}_6	
Producción por planta	181,4	91,1	-68,6	-9,12	-1,54	-193,33	245,0

Los progenitores 1 y 2 presentan valores positivos de \hat{g}_i y por tanto contribuyen genéticamente a una mayor producción por planta, \hat{g}_i en los cruzamientos en donde intervienen. Los progenitores 3 y 6 con valores negativos de \hat{g}_i disminuyen la producción por planta en los cruzamientos en donde intervienen.

Finalmente se presentan los efectos de h.c.e. (\hat{S}_{ij}) de los respectivos híbridos.

Híbrido	Efectos de h.c.e. del carácter producción por planta (\hat{S}_{ij})
1x1	-1515,2
1x2	2703,9
1x3	-813,9
1x4	761,6
1x5	-738,4
1x6	1087,1
2x2	-1046,4
2x3	-143,6
2x4	458,2
2x5	-577,5
2x6	-348,2
3x3	188,6
3x4	-102,1
3x5	301,6
3x6	380,9
4x4	-417,2
4x5	-231,6
4x6	-81,7
5x5	223,3
5x6	799,5
6x6	-918,8

$$EE\left(\hat{S}_{ii} - \hat{S}_{jj}\right) = 490.0$$

$$EE\left(\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{ik}\right) = 648.2$$

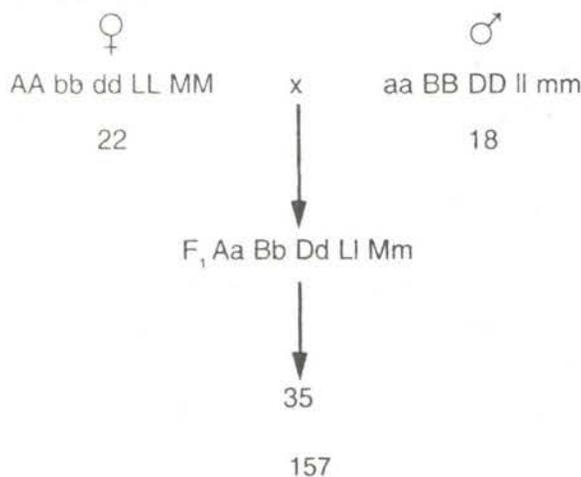
$$EE\left(\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{kl}\right) = 600.1$$

Las combinaciones híbridas exhiben una variación relativamente grande (cuatro veces el respectivo error estándar). Los híbridos 1x2 y 1x6 presentan los mayores valores \hat{S}_{ij} , sin embargo solamente el híbrido 1x2 difiere estadísticamente de los demás. Por tanto, éste se convierte en una combinación potencialmente buena, que puede comercializarse después de comprobar su superioridad en ensayos refinados siempre y cuando reúna otras características agronómicas que exige el mercado del tomate.

12.1 Teorías que explican la heterosis

1. Teoría de la sobredominancia: Shull y East en 1908 afirmaron que la heterocigosidad de por sí, es necesaria para la completa expresión del vigor híbrido y por lo tanto el individuo más valioso es aquel que tiene más loci en estado heterocigótico, porque supone que hay estímulo fisiológico como consecuencia de la diversidad genética de los gametos ($Aa > AA$).

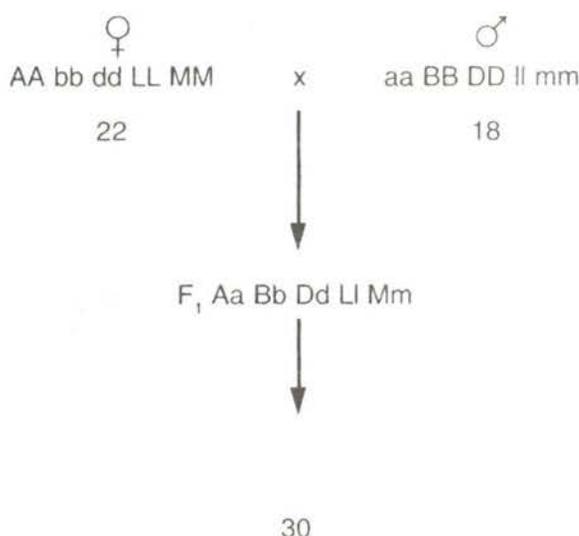
Esta teoría supone que es una expresión por efectos intralélicos, al interaccionar las reacciones enzimáticas que desencadenan simultáneamente el gen dominante "A" y el recesivo "a", cuya reacción enzimática total es mayor en el híbrido F_1 , de las de cada gen homólogo dominante y recesivo por separado. Ejemplo: Si asumimos que el loci dominante contribuye al carácter con 6, el loci recesivo con 2 y el loci heterocigote con 7 tenemos:



El híbrido F_1 manifiesta un mayor valor en comparación con el promedio de sus progenitores que es de 20, o con el mejor progenitor cuyo valor es de 22.

2. Teoría de la dominancia: Propuesta por Davenport (1908), Bruce (1910), Keeble y Pellew (1910); según esta teoría la heterosis se debe a la acción de genes con dominancia completa.

El vigor híbrido es el resultado de reunir genes dominantes favorables. La heterocigosis no se considera esencial para la verdadera expresión de la heterosis y teóricamente los individuos homocigotos para los genes favorables serán tan vigorosos como los heterocigotos para esos genes. Para este caso, el loci homocigoto dominante y el heterocigoto darán cada uno un valor de 6 y el homocigoto recesivo un valor de 2.



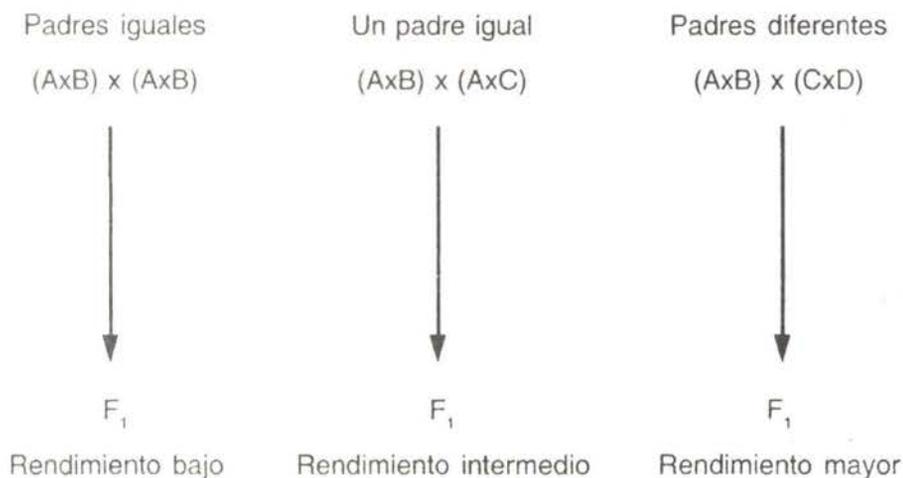
3. Teoría epistática: Las dos teorías anteriores se fundamentan en la relación intralélica para explicar los efectos de la heterosis. La teoría epistática se basa en las interacciones enzimáticas de genes que están en diferentes loci para dar una heterosis positiva (transheterosis) o en una heterosis negativa (cisheterosis) para la expresión de un carácter.

En realidad, no es posible cuantificar o interpretar la heterosis por separado: sino es más práctico considerarla en su totalidad desde el punto de vista de la manifestación del fenotipo y éste como el resultado de la acción e interacción del genotipo total con el medio ambiente; cuya interpretación coincide con Hayman que dice que la heterosis es la diferencia entre la F_1 y el promedio de sus progenitores; o bien cuando la F_1 supera el mayor progenitor.

12.2. Aspectos conocidos de la heterosis

1. La heterosis se logra en la hibridación, pero no es un fenómeno universal ni fácilmente observable. Se presenta cuando se cruzan dos padres genéticamente diferentes. La mayor dificultad en la utilización de la heterosis como método de mejoramiento es la identificación de cruzamientos heteróticos. La producción de líneas endocriadas, por ejemplo en maíz, es relativamente simple, el problema es cómo identificar los mejores cruzamientos.
2. La heterosis sirve para determinar el grado de relación genética entre los progenitores. Si el valor de la heterosis es superior al 100% se dice que los dos progenitores que se cruzaron son diversos genéticamente.

Hayes y Johnson (1952) efectuaron un experimento en maíz para comparar los efectos de la diversidad genética al cruzar líneas endocriadas y obtuvieron el siguiente resultado:



3. La heterosis es más observable en plantas alógamas que en plantas autógamas debido a que en las primeras hay mayor diversidad genética. En plantas autógamas se cree que la heterosis no es muy aparente, pero últimamente se reportan casos sorprendentes de heterosis en tomate (Cuadro 27), pimentón, berenjena, trigo, avena, algodón, etc.
4. El mayor valor de la heterosis se presenta en la F_1 , pero ésta se pierde paulatinamente en futuras generaciones de segregación. La heterosis persiste indefinidamente en plantas de propagación vegetativa o en cultivos perennes.

Cuadro 27. Efectos de heterosis observados en tomate *Lycopersicon esculentum*, Mill, para rendimiento y sus componentes.

Carácter	Heterosis	Autores
Rendimiento	13-66	Rick y Buttler, 1956; Chen, 1972; Lobo y Marín, 1975; Estrada, 1984; Melo, 1988; Vallejo, 1988; Maluf, 1989.
Número de frutos/planta	10-55	Chen, 1972; Lobo y Marín, 1975; Estrada, 1984; Melo, 1988; Maluf, 1989.
Peso promedio/fruto	1-20	Lobo y Marín, 1975; Estrada, 1984; Melo, 1988; Maluf, 1989.
Número de Inflorescencias / planta	1-16	Estrada, 1984; Melo, 1988.
Número de Frutos / Inflorescencia	1-37	Estrada, 1984; Melo, 1988.
Número de lóculos/fruto	1-20	Hanna y Hernández, 1979; Estrada, 1984; Melo, 1988.
Peso promedio/lóculo	1-34	Estrada 1984.

5. El grado de endocria está estrechamente relacionado con la manifestación de vigor híbrido. Para la producción de híbridos en plantas alógamas, se necesita producir líneas endocriadas. A mayor grado de endocria de estas líneas, posiblemente se obtendría mayor vigor híbrido.
6. La heterosis incrementa la expresión morfológica: puede presentarse incremento del tamaño de las partes de una planta pero el número de partes (raíces, tubérculos, hojas, etc.) es poco afectado; o aumento del número de partes de la planta pero el tamaño es poco afectado.
7. La heterosis favorece cambios en la expresión fisiológica: se han detectado incrementos metabólicos que producen aumentos de crecimiento. La mayor eficiencia metabólica conduce a una mayor precocidad y eficiencia fotosintética, lo cual se traduce en incrementos del crecimiento y la productividad.

12.3 Ventajas y limitaciones de los híbridos F_1 en autógamias

1. Permite reunir en un solo individuo características deseables que están presentes en progenitores separados; por ejemplo, resistencia múltiple a diferentes enfermedades.
2. Permite la producción y uso de genotipos superiores en tiempos relativamente cortos.
3. Puede expresar ganancias genéticas significativas, debido a las interacciones génicas presentes en la generación híbrida.
4. Usualmente los híbridos F_1 exhiben mayor uniformidad que sus progenitores.
5. En general, los híbridos F_1 muestran una baja interacción ambiental, debido a su condición heterocigota. Esta mayor capacidad de homeostasis provee mayor adaptación y consecuentemente mayor estabilidad en la producción.
6. El uso de la semilla híbrida sirve como un estímulo para desarrollar la industria semillista en especies autógamias, la cual contribuye indirectamente a mejorar la productividad de los cultivos.
7. Como la semilla híbrida F_1 es de alto valor económico, el gasto de semilla híbrida por unidad de área es bajo.

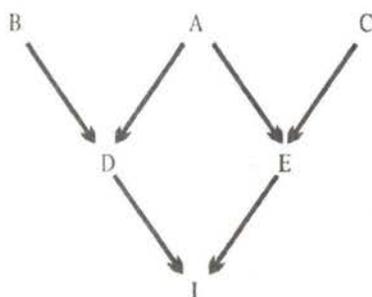
De otro lado, el uso exclusivo de semillas híbridas presenta estas limitaciones:

1. La heterosis se basa solamente en una fracción de la totalidad de los genes presentes en la especie, a menos que los métodos de mejoramiento usados incrementen la frecuencia de los genes favorables en la población básica. En otras palabras, la producción de híbridos F_1 en forma comercial, será promisorio, siempre y cuando los programas hayan mejorado previamente sus poblaciones básicas.
2. La heterosis en autógamias se puede aprovechar solamente cuando la semilla híbrida se puede producir fácilmente y a bajo costo, o cuando el producto comercial tiene un alto valor. Por ejemplo, en tomate y pimentón se pueden producir comercialmente semillas híbridas F_1 haciendo cruzamientos manuales. En cultivos como el trigo se utiliza la androesterilidad; pero en otros como la soya o el frijol es muy complicado producir semilla híbrida F_1 en forma comercial, debido a la baja cantidad de semilla producida en cada cruzamiento.
3. La producción de semilla híbrida de buena calidad es poco viable en muchas áreas donde hay deficiencia de facilidades para su producción, procesamiento y distribución.

13. Endogamia

3.1 Introducción

La endogamia hace referencia al sistema de cruzamientos entre individuos emparentados. Ejemplo:



La planta I es endógama o endocriada porque sus progenitores D y E están emparentados: son medios hermanos.

El efecto de la endogamia es una consecuencia de la autocigocidad que provoca un aumento en la homocigocidad media en todos los loci del genoma. Autofecundaciones o retrocruzamientos sucesivos con un padre recurrente endógamo son procesos que llevan a un grado fuerte de endogamia.

El efecto de la endogamia es medido por el coeficiente de endogamia F . Para definir F , imagínese un locus homocigoto con dos alelos de un individuo endógeno. Si estos dos alelos son idénticos por descendencia o sea, derivados por replicación del ADN de un único alelo en la población parental que originó el individuo endógamo, entonces el individuo es denominado autocigótico para este locus. Si los dos alelos no son copias de un mismo alelo de la generación ancestral, ellos son denominados alelos independientes y el individuo será alocigótico para ese locus (Figura 20).

En otras palabras, el individuo homocigótico puede ser autocigótico o alocigótico. El autocigótico ocurre cuando el individuo diploide homocigoto presenta dos copias idénticas de un mismo alelo. Alocigótico cuando el individuo diploide homocigótico se forma por copias de genes diversos, es decir, tiene origen diferente. El concepto de endogamia se refiere solamente a los autocigotos. Los autocigotos provienen de autofecundación. Los alocigotos pueden derivarse de autofecundaciones o cruzamientos (Figura 20).

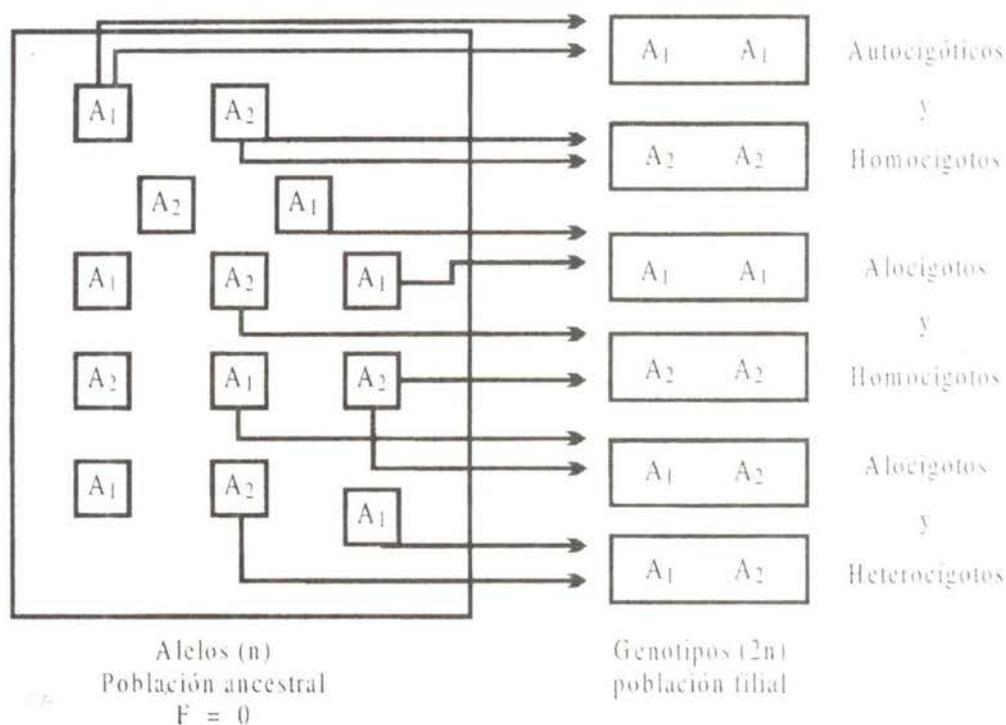


Figura 20. Endogamia originando individuos autocigóticos

El coeficiente de endogamia F se define como la probabilidad de que un individuo diploide lleve alelos idénticos por descendencia y mide la cantidad de autoci-gocidad de una población en relación con la población ancestral.

$F \longrightarrow 0$ en poblaciones alógamas

$F \longrightarrow 1$ en poblaciones autóгамas

La endogamia altera las frecuencias genotípicas de la población, pero no su frecuencia génica; por lo tanto la endogamia no es considerada como un método de mejoramiento. Alterando las frecuencias genotípicas de la población, la endogamia produce cambios en la media y en la varianza del carácter.

Cuadro 28. Frecuencias genotípicas en función de la endogamia

Genotipos	Frecuencias genotípicas en especies		
	Intermedias	Alógamas	Autógamas
	$(0 < F < 1)$	$(F = 0)$	$(F = 1)$
A_1A_1	$p^2(1-F) + pF$	p^2	p
A_1A_2	$2pq(1-F)$	$2pq$	0
A_2A_2	$q^2(1-F) + qF$	q^2	q
Total	1	1	1
$p = f(A_1)$	$q = f(A_2)$		

Obsérvese que las frecuencias genotípicas dependen de las frecuencias génicas (p y q) y del coeficiente de endogamia F .

Disminuyendo la frecuencia de genotipos heterocigotos, la endogamia altera la media del carácter en la población, según la ecuación de Falconer (1981).

$$(1) \quad m_f = m_o - 2F \sum_{loci} d\bar{p}\bar{q}$$

Donde:

m_f = media del carácter de la población filial

m_o = media del carácter de la población ancestral

d = desvío de dominancia: $A_1A_2 - \frac{A_1A_1 + A_2A_2}{2}$

p = frecuencia del alelo A_1 en la población

q = frecuencia del alelo A_2 en la población

De acuerdo con la expresión (1), la alteración en la media del carácter provocada por la endogamia corresponde a:

$$(II) \quad - 2F \sum_{loci} dp\bar{q}$$

En la expresión (II), el factor principal es la dominancia direccional. Si los genes que aumentan la expresión de un carácter son dominantes sobre los alelos que reducen la expresión del carácter, entonces la endogamia resultaría en reducción de la media de la población. Esta sería la desventaja práctica de la endogamia que puede ser ejemplificada por la pérdida de vigor que normalmente ocurre cuando una especie alógama, como el maíz, es autofecundada por sucesivas generaciones, para la obtención de líneas que posteriormente serán combinadas en híbridos comerciales.

Durante la endogamia, cada locus génico puede contribuir diferentemente a la alteración de la media del carácter, dependiendo de la frecuencia génica. Las alteraciones mayores sobre la media del carácter suceden cuando los alelos dominante y recesivo de un locus ocurren con frecuencias iguales ($p = q = 0,5$) en la población.

La alteración de la media del carácter es directamente proporcional al valor de F , en ausencia de epístasis.

Aumentando la frecuencia de genotipos homocigotos, la endogamia da como beneficio un aumento de la variabilidad genética en la población, de acuerdo con la ecuación de Falconer (1981).

$$(III) \quad \sigma_{gF}^2 = 2pqa^2(1+F) = \sigma_{g_0}^2(1+F)$$

Donde:

$\sigma_{gF}^2 =$ Varianza genética en la población filial

$\sigma_{g_0}^2 =$ varianza genética de la población ancestral

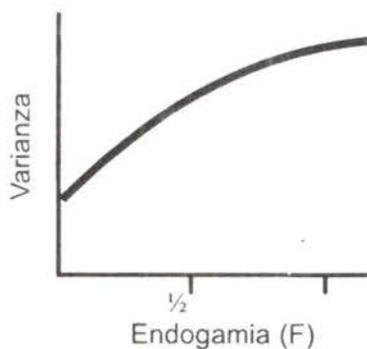
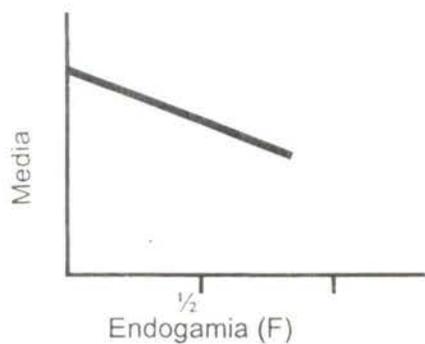
$p =$ frecuencia del alelo A_1 en la población

$q =$ frecuencia del alelo A_2 en la población

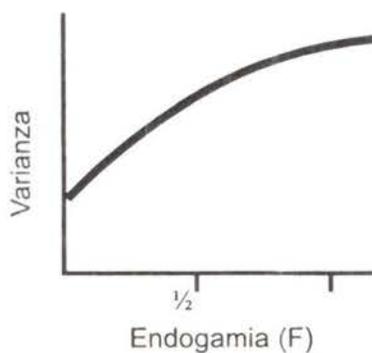
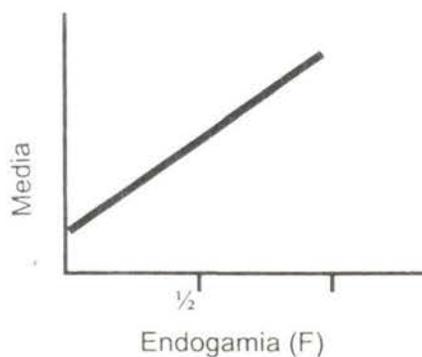
$a =$ efecto genético aditivo $\frac{A_1A_1 - A_2A_2}{2}$

En ausencia de dominancia, la ocurrencia de endogamia completa ($F=1$) doblaría la varianza de la población, independiente de las frecuencias génicas en la población ancestral (III). Cuando genes dominantes también están presentes en la herencia del carácter, entonces el efecto de la endogamia sobre la varianza de la población dependería de las frecuencias génicas iniciales.

a. Dominancia positiva ($A_1 > A_2$)



b. Dominancia negativa ($A_1 < A_2$)



c. Aditividad ($A_1 = A_2$) o ($d = 0$)

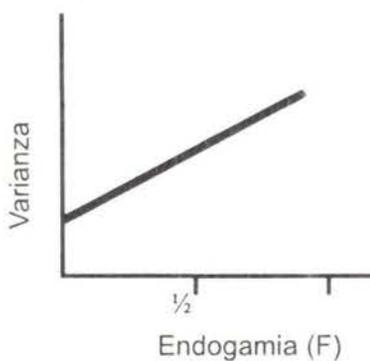
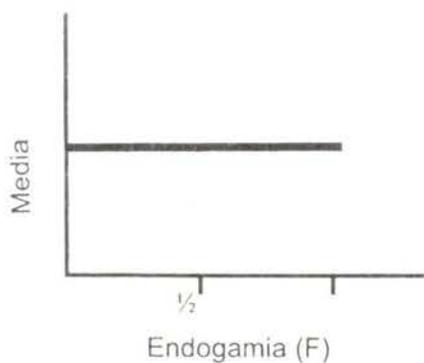


Figura 21. Media y varianza de un carácter en función de la endogamia

A manera de ejemplo se estudiará el efecto de la endogamia sobre la estructura genética de la población, analizando las frecuencias genotípicas y cambios de la media y varianza genotípica en función del coeficiente F ; suponiendo:

- Dominancia positiva ($A_1 > A_2$)
- Dominancia negativa ($A_1 < A_2$)
- Aditividad ($A_1 = A_2$)

Genotipos	Valores genotípicos			Frecuencia genotípica original	Frecuencias genotípicas después de: 1⊗ 2⊗.....6⊗
	$A_1 > A_2$	$A_1 < A_2$	$A_1 = A_2$		
A_1A_1	100	100	100	0.25	
A_1A_2	100	20	60	0.50	
A_2A_2	20	20	20	0.25	

a. Con dominancia positiva ($A_1 > A_2$)

- \bar{X}_0 Media de la población original:

$$\bar{X}_0 = (100 \times 0.25) + (100 \times 0.50) + 20 (0.25) = 80$$

- $\sigma_{g_0}^2$ = varianza genotípica original:

$$\sigma_{g_0}^2 = 0.25 (100-80)^2 + 0.50 (100-80)^2 + 0.25 (20-80)^2 = 1200$$

- Coefficiente de endogamia (F) en diferentes generaciones de autofecundación:

$$F = 1/2(1 + F_{t-1})$$

$$F_1 = 1/2(1 + 0) = 1/2$$

$$F_2 = 1/2(1 + 1/2) = 3/4$$

$$F_3 = 1/2(1 + 3/4) = 7/8$$

$$F_4 = 1/2(1 + 7/8) = 15/16$$

$$F_5 = 1/2(1 + 15/16) = 31/32$$

$$F_6 = 1/2(1 + 31/32) = 63/64$$

$$p_F^2 = p^2(1 + F); \quad q_F^2 = q^2(1 + F)$$

- Media para la primera generación de autofecundación:

$$\bar{X}_{F_1} = (100 \times 0.375) + (100 + 0,25) + (20 \times 0.375) = 70$$

- Varianza genotípica para la primera generación de autofecundación:

$$\sigma_{g_1}^2 = 0.375 (100-70)^2 + 0.25 (100-70)^2 + 0.375 (20-70)^2 = 1500$$

Genotipos	Valor genotípico	Frecuencia genotípica original	Frecuencias genotípicas					
			1⊗	2⊗	3⊗	4⊗	5⊗	6⊗
A ₁ A ₁	100	0.2500	0.37500	0.43750	0.46875	0.48437	0.49218	0.49609
A ₁ A ₂	100	0.5000	0.25000	0.12500	0.06250	0.03125	0.01562	0.00078
A ₂ A ₂	20	0.2500	0.37500	0.43750	0.46875	0.48437	0.49218	0.49609
P		0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
Q		0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
X _f		80.0	70.0	65.0	62.5	61.2	60.6	59.6
σ _{g_F} ²		1200.0	1500.0	1575.0	1593.7	1598.4	1599.6	1588.9
F		0	1/2	3/4	7/8	15/16	31/32	63/64

Con dominancia positiva (A₁ > A₂), a medida que la endogamia aumenta, disminuye la media (\bar{X}_F) y aumenta la varianza genotípica $\hat{\sigma}_{g_F}^2$.

b. Con dominancia negativa (A₁ < A₂)

- $X_0 = (100 \times 0.25) + (20 \times 0.50) + (20 \times 0.25) = 40$

- $\sigma_{g_0}^2 = 0.25 (100-40)^2 + 0.5 (20-40)^2 + 0.25 (20-40)^2 = 1200$

- Media para la primera generación de autofecundación:

$$= (100 \times 0.375) + (20 \times 0.25) + (20 \times 0.375) = 50$$

- \bar{X}_{F_1} = Varianza genotípica para la primera generación de autofecundación:

$$\sigma_{g_1}^2 = 0.375 (100-50)^2 + 0.25 (20-50)^2 + 0.375 (20-50)^2 = 1500$$

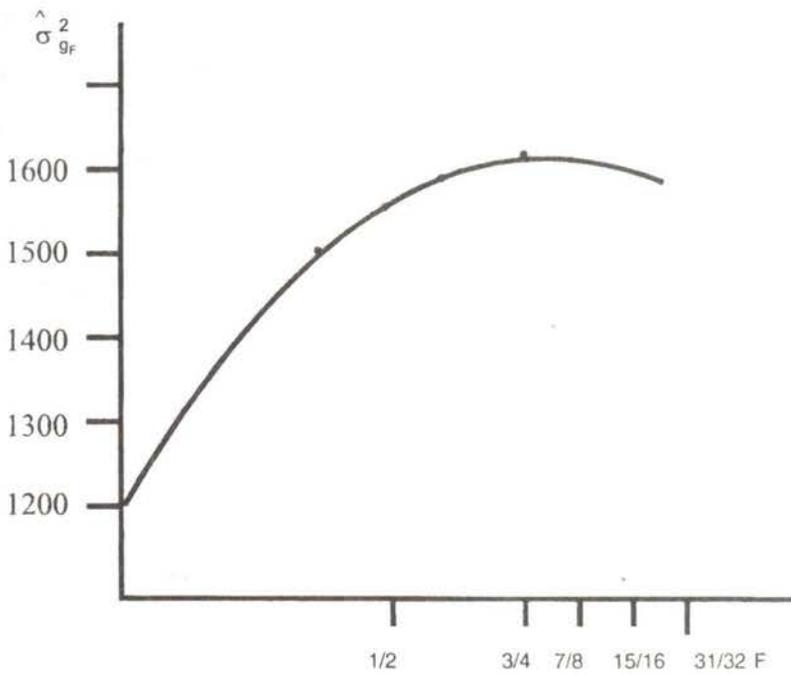
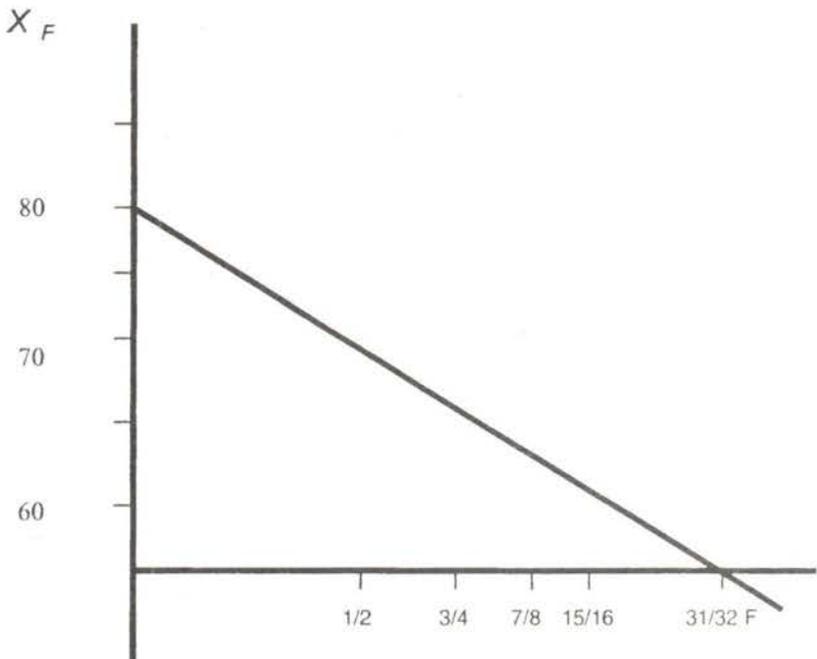


Figura 22 Cambios en la media (X_F) y varianza genotípica $\hat{\sigma}_{gF}^2$ en función de la endogamia, con dominancia positiva ($A_1 > A_2$)

Genotipos	Valor genotípico	Frecuencia genotípica original	Frecuencias genotípicas					
			1⊗	2⊗	3⊗	4⊗	5⊗	6⊗
A_1A_1	100	0.25000	0.37500	0.43750	0.46875	0.48437	0.49218	0.49609
A_1A_2	20	0.50000	0.25000	0.12500	0.06250	0.03125	0.01562	0.00078
A_2A_2	20	0.25000	0.37500	0.43750	0.46875	0.48437	0.49218	0.49609
p		0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
q		0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
X_F		40.0	50.0	56.5	57.5	58.7	59.3	59.5
σ_{gF}^2		1200.0	1500.0	1593.7	1598.4	1598.4	1599.6	1588.9
F	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{7}{8}$	$\frac{15}{16}$	$\frac{31}{32}$	$\frac{63}{64}$	

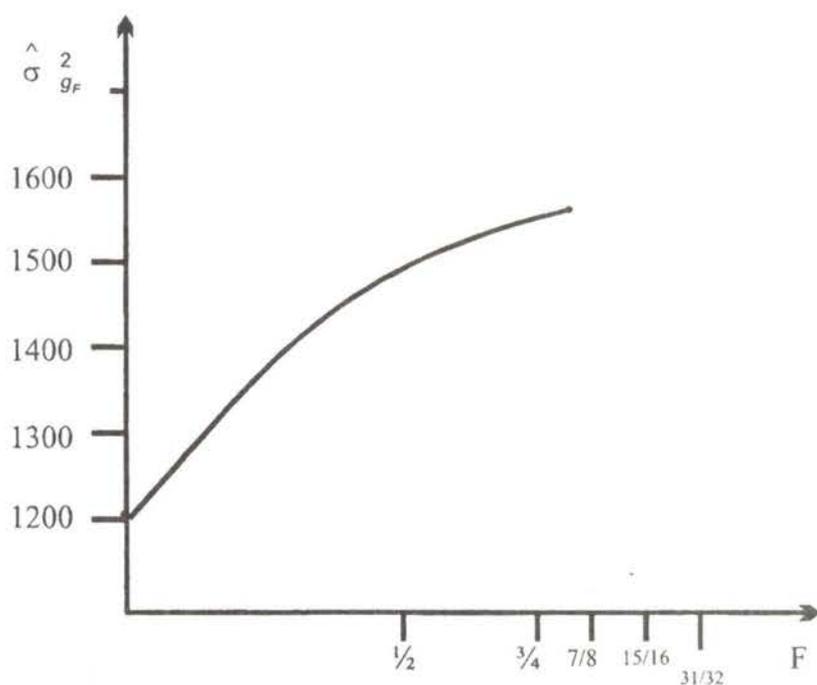
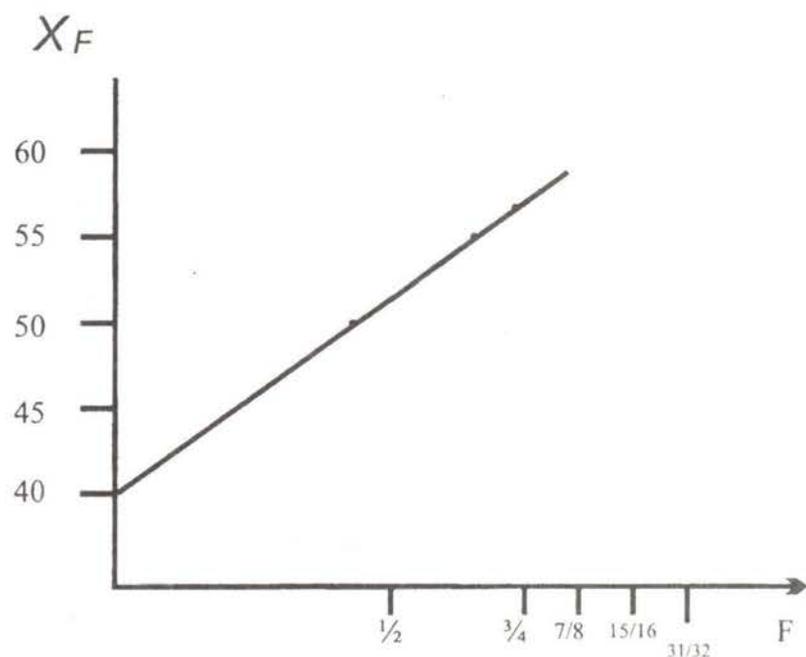


Figura 23. Cambios en la media X_F y varianza genética $\hat{\sigma}_{g_F}^2$ en función de la endogamia, con dominancia negativa ($A_1 < A_2$)

Con dominancia negativa ($A_1 < A_2$), a medida que la endogamia aumenta, la media (X_F) y la varianza genotípica (σ_g^2), también aumentan.

c. Con aditividad ($A_1 = A_2$)

- $X_0 = (100 \times 0.25) + (60 \times 0.50) + (20 \times 0.25) = 60$

- $\sigma_{g_0}^2 = 0.25 (100-60)^2 + 0.50 (60-60)^2 + 0.25 (20-60)^2 = 800$

- Media para la primera generación de autofecundación:

- $X_{F_1} = (100 \times 0.375) + (60 \times 0.25) + (20 \times 0.375) = 60$

- Varianza genotípica para la primera generación de autofecundación:

$$\sigma_{g_1}^2 = 0.375 (100-60)^2 + 0.25 (60-60)^2 + 0.375 (20-60)^2 = 1.200$$

Genotipos	Valor genotípico	Frecuencia genotípica original	Frecuencias genotípicas					
			1⊗	2⊗	3⊗	4⊗	5⊗	6⊗
A_1A_1	100	0.25	0.37500	0.43750	0.46875	0.8437	0.49218	0.49609
A_1A_2	60	0.50	0.25000	0.12500	0.06250	0.03125	0.01562	0.00078
A_2A_2	20	0.25	0.37500	0.43750	0.46875	0.48437	0.49218	0.49609
p		0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
q		0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
X_{F_1}		60.0	60.0	60.0	60.0	60.0	60.0	60.0
σ_F^2		800.0	1200.0	1400.0	1500.0	1549	1574.97	1587.48
F		0	1/2	3/4	7/8	15/16	31/32	63/64

Con aditividad ($A_1 = A_2$), a medida que la endogamia aumenta, la media \bar{X}_{F_1} permanece constante y la varianza genotípica σ_g^2 también aumenta.

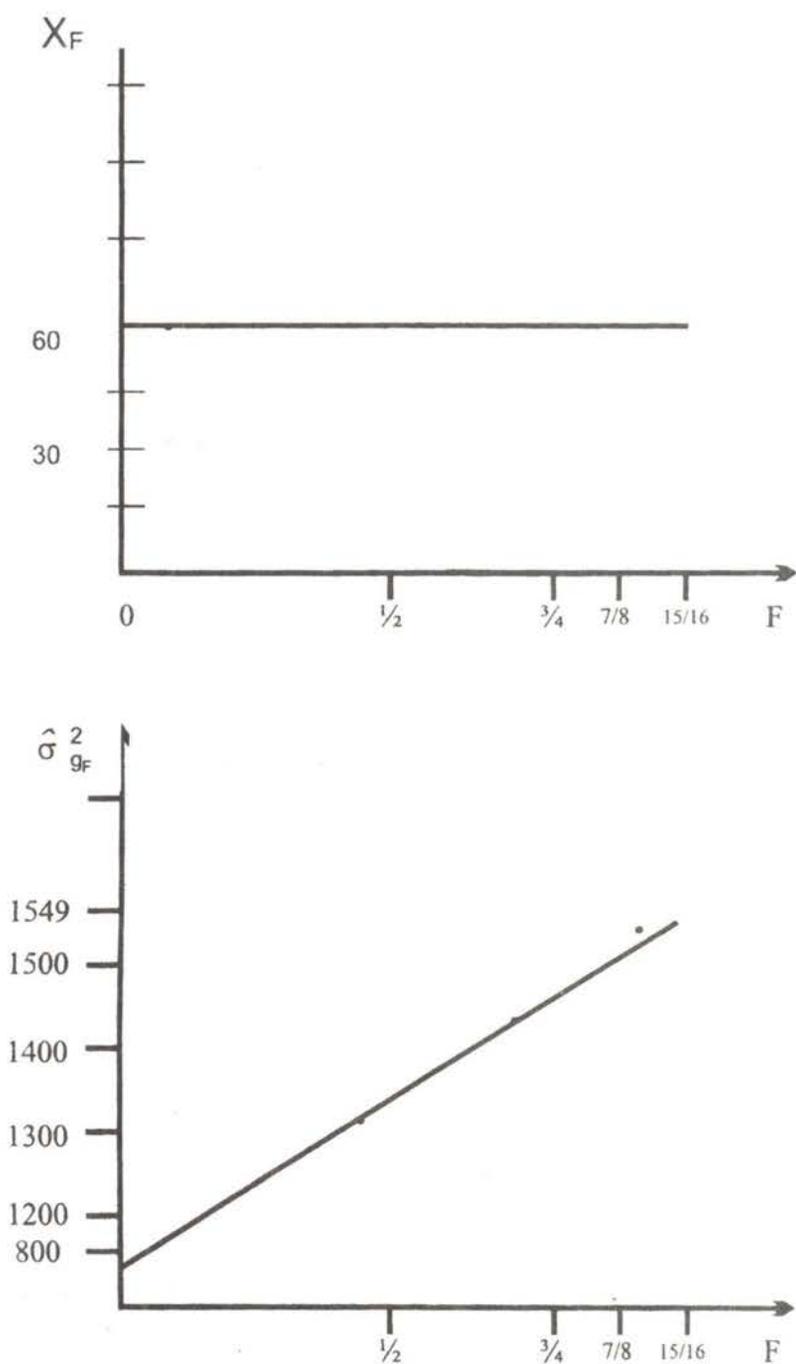


Figura 24. Cambios en la media X_F y varianza genotípica ($\hat{\sigma}_{gF}^2$) en función de la endogamia, con aditividad ($A_1 = A_2$).

13.2 Endogamia debido a la autofecundación

Las especies cultivadas presentan diferentes grados de autofecundación natural. Especies alógamas como cebolla, zanahoria, maíz, girasol presentan porcentajes casi nulos de autofecundación natural. El algodón y la berenjena muestran porcentajes intermedios (aproximadamente el 50%) de autofecundación natural. Especies autógamas como tomate, frijol, soya y arroz presentan alrededor del 100% de autofecundación natural.

A medida que el porcentaje de autofecundación natural aumenta, mayor será el grado de endogamia natural en la población. Esta relación se explica en la siguiente fórmula:

$$F = \frac{W}{2 - W}$$

Donde W = porcentaje de autofecundación natural (W=0 para especies alógamas y W=1 para autógamas).

Conociendo el porcentaje de autofecundación natural de una especie, es posible estimar F y luego sustituyendo en las ecuaciones del Cuadro 28 se encontrarán las frecuencias genotípicas en la población. A partir de las frecuencias genotípicas se puede estimar la media y varianza para los diferentes caracteres.

Cuadro 29. Frecuencias genotípicas en una especie del grupo intermediario

(p=0.7, q=0.3, W = 0.5)

$$F = \frac{0.5}{2 - 0.5} = 0.33$$

Genotipos	Frecuencias genotípicas		
	Alocigótico	Autocigótico	Total
A ₁ A ₁	0.33	0.23	0.56
A ₁ A ₂	0.28		0.28
A ₂ A ₂	0.06	0.10	0.16
Totales	0.67	0.33	1.00

Para una población con $W = 50\%$ de autofecundación natural, 56% de los loci de la población son A_1A_1 , 33% en condición alocigótica y 23% en condición autocigótica. Obligatoriamente, todos los loci A_1A_2 (28%) están en condición alocigótica. De los 16% de loci A_2A_2 , 6% están en estado alocigótico y 10% en autocigosis. El total de autocigosis en la población es del 33% que corresponde al coeficiente de endogamia.

En un proceso de autofecundación repetida, la endogamia en una población original que contiene solamente individuos heterocigotos, conduce al incremento de genotipos homocigotos en detrimento de los individuos heterocigotos.



Cuadro 30. Incremento de los genotipos homocigotos en función de la generación de autofecundación.

Generación de autofecundación	Frecuencias genotípicas				
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	F	p
0	0	1	0	0	1/2
1	1/4	1/2	1/2	1/2	1/2
2	3/8	2/8	3/8	3/4	1/2
	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
t	$\frac{1 - (1/2)^t}{2}$	$(1/2)^t$	$\frac{1 - (1/2)^t}{2}$	$1 - (1/2)^t$	1/2
∞	1/2	0	1/2	1	1/2

De esta forma, el coeficiente de endogamia se calcula en función del número de generaciones de autofecundación (t), así:

$$F = 1 - (1/2)^t$$

Si la población original tiene endogamia F_0 , F será:

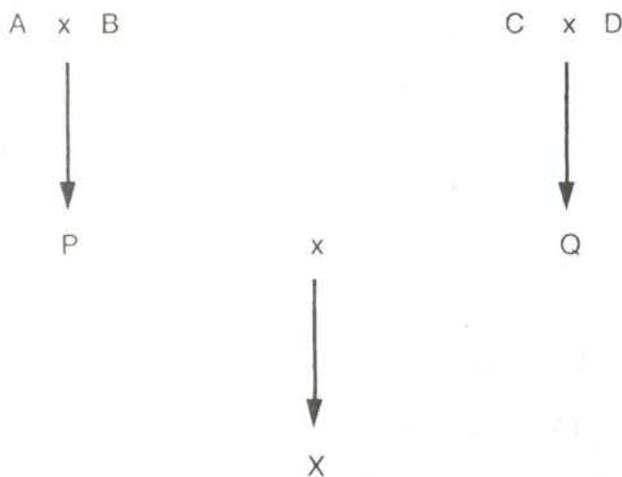
$$F = 1 - (1/2)^t (1 - F_0)$$

La endogamia en la generación t se calcula a partir de la endogamia en la generación anterior (t-1):

$$F_t = \frac{1}{2} (1 + F_{t-1})$$

13.3 Coeficiente de parentesco de Malécot

El coeficiente de parentesco entre dos individuos es la probabilidad de que dos gametos tomados al azar, uno de cada individuo, lleven alelos idénticos por descendencia. El coeficiente de parentesco de Malécot permite la deducción de las expresiones para el cálculo de endogamia en sistemas regulares de apareamiento entre hermanos completos, medio hermanos, etc. Considera la siguiente genealogía:



El parentesco entre los individuos P y Q es simplemente el promedio de los parentescos AC, AD, BC y BD, o sea:

$$f_{PQ} = \frac{1}{4} (f_{AC} + f_{AD} + f_{BC} + f_{BD}) = F_X$$

El coeficiente de parentesco entre los ancestrales P y Q es igual a la endogamia del descendiente X. La expresión anterior representa la regla básica para relacionar parentescos de una generación con aquellos de la próxima generación.

Si ocurre sobreposición de generaciones, el parentesco entre dos individuos es equivalente al parentesco promedio de un individuo con los dos parentales del otro individuo. En la genealogía anterior se tiene:

$$f_{PC} = \frac{1}{2} (f_{AC} + f_{BC})$$

$$f_{PD} = \frac{1}{2} (f_{AD} + f_{BD})$$

$$f_{PQ} = \frac{1}{2} (f_{PC} + f_{PD})$$

Dos reglas adicionales se deben considerar:

- Se debe asumir que los padres de la primera generación no son relacionados con $F = 0$
- Los primeros parentescos diferentes de cero ocurren en la progenie de los padres

Endogamia en un sistema regular de hermanos completos

t-2



t-1

t

$$F_X = f_{PQ} = \frac{1}{4} (f_{AA} + f_{AB} + f_{BA} + f_{BB})$$

$$= \frac{1}{4} (2f_{AB} + f_{AA} + f_{BB})$$

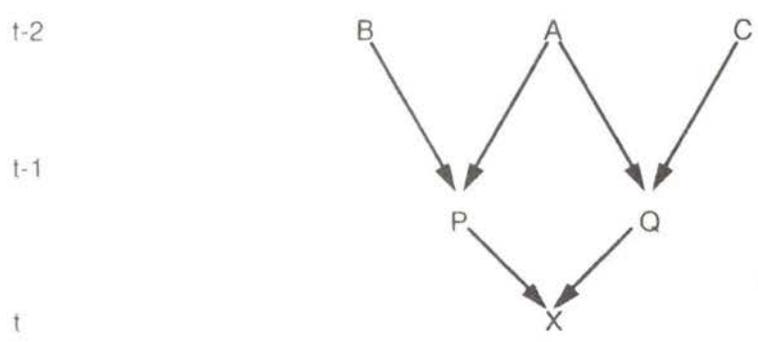
$$f_{AB} = f_{PA} = f_{QA} = f_{PB} = f_{QB} = f_{t-1}$$

$$f_{AA} = f_{BB} = \frac{1}{2} (1 + f_A)$$

$$F_A = F_B = F_{t-2}$$

$$F_X = \frac{1}{4} [(1 + 2F_{t-1}) + F_{t-2}]$$

Endogamia en un sistema regular de medios hermanos



$$F_X = f_{PQ} = \frac{1}{4} (f_{BA} + f_{BC} + f_{AA} + f_{AC})$$

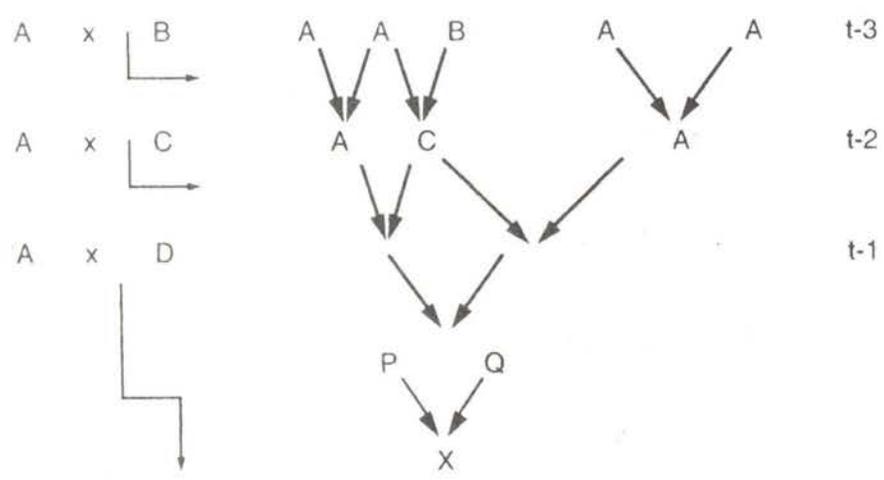
$$f_{AB} = f_P = f_Q = F_{t-1}$$

$$f_{BC} = F_{t-1} = f_P = f_Q$$

$$f_{AA} = \frac{1}{2} (1 + F_{t-2})$$

$$F_X = \frac{1}{8} [(1 + 6 F_{t-1}) + F_{t-2}]$$

Endogamia en un sistema regular de retrocruzamientos sucesivos



$$F_X = f_{PO} = \frac{1}{4} (f_{AC} + f_{AA} + f_{CC} + f_{AC})$$

$$f_{AC} = F_P = F_O = F_{I-1}$$

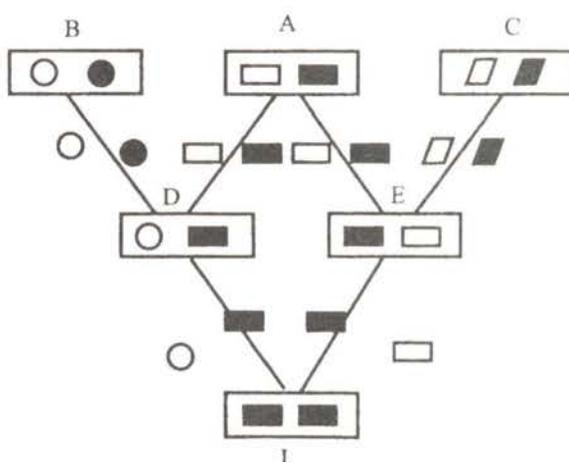
$$f_{CC} = f_{AA} = \frac{1}{2} (1 + F_A)$$

$$F_x = \frac{1}{4} (1 + F_A + 2F_{I-1})$$

$$F_A = \text{endogamia del padre recurrente}$$

13.4 Cálculo de la endogamia en genealogías

Se considerará la siguiente genealogía:



El individuo I es homocigoto en este locus, como consecuencia de la unión de dos copias idénticas de un gen del ancestral A. El individuo I pudo haber tenido otra constitución genética ya que es cuestión de probabilidad.

La probabilidad del individuo I de ser homocigoto es:

$$P(I = \boxed{\blacksquare \blacksquare}) = (1/2) (1/2) (1/2) (1/2) = 1/16$$

$$P(I = \boxed{\square \square}) = (1/2) (1/2) (1/2) (1/2) = 1/16$$

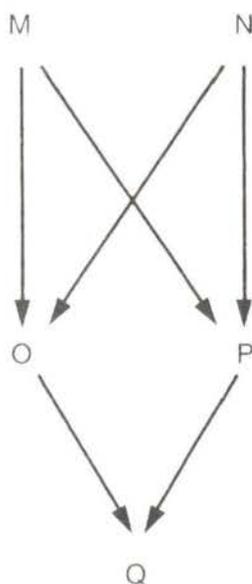
$$P(I = \boxed{\blacksquare \blacksquare} \text{ ó } \boxed{\square \square}) = (1/2)^4 + (1/2)^4 = (1/2)^3 = 1/8$$

Por tanto el coeficiente de endogamia F_i es igual a:

$$F_i = (1/2)^3 = 1/8$$

En la expresión $F_i = (1/2)^3$, el exponente representa el número de ancestrales existentes en el recorrido que se hace comenzando en i , pasando por los ancestrales y volviendo a i . El recorrido en este caso es I-E-A-D-I; los ancestrales son tres: E, A, D.

Ejemplo: Estimar la endogamia del individuo Q, de la siguiente genealogía:



$$F_Q = (1/2)^3 (1 + F_M) + (1/2)^3 (1 + F_N)$$

$$\text{Si } F_M = F_N = 0$$

$$F_Q = (1/2)^3 + (1/2)^3 = (1/2)^2 = 1/4$$

Generalizando se llega a que:

$$F_x = \sum_i (1/2)^{n_i} (F_{A_i})$$

Donde:

A_i = ancestral común, cuyos genes pueden juntarse posteriormente en Homocigosis,

n_i = número total de ancestrales que se encuentran en cada recorrido

En el cálculo de endogamia en genealogías deben tenerse en cuenta las siguientes consideraciones:

- a. Identificar todos los ancestrales comunes.
- b. Se debe conocer el coeficiente de endogamia de cada ancestral común.
- c. Contar el número de ancestrales del recorrido.
- d. Al realizar el recorrido no se puede pasar dos veces por un mismo ancestral y las flechas pueden cambiar de dirección, una sola vez.

14. Interacción Genotipo-Ambiente

14.1. Introducción

La expresión fenotípica (F) de los diferentes caracteres es dependiente del genotipo (G), ambiente (A) y de la interacción genotipo por ambiente (GxA)

$$F = G + A + GxA$$

El genotipo es la constitución hereditaria completa (expresada y latente) de un organismo. Comprende todos los genes localizados en los cromosomas y los factores de herencia citoplasmática.

Ambiente es el conjunto de todas las condiciones externas que afectan el crecimiento y desarrollo de un organismo. Incluye factores ambientales predecibles (algunas características de clima como radiación solar; tipo y fertilidad de suelo; fecha, densidad y método de siembra) y factores ambientales impredecibles (cantidad y distribución de lluvias; temperatura y humedad relativa; presiones repentinas de insectos o enfermedades).

La interacción genotipo por ambiente (GxA) se la puede definir como el comportamiento relativo diferencial que muestran los genotipos cuando se les somete a diferentes ambientes; o expresado en otros términos, es la incapacidad de un genotipo para responder similarmente cuando se le siembra en varios ambientes.

La interacción GxA reduce la asociación entre los valores genotípicos y fenotípicos y obliga a los fitomejoradores a considerar la estabilidad o adaptabilidad de los materiales.

Existen tres posibilidades cuando se estudia la interacción GxA (Figura 25):

- a. No se presenta G x A o si se da ésta no es estadísticamente significativa.
- b. La G x A es estadísticamente significativa pero no produce cambios en el orden de mérito de los genotipos, evaluados en diferentes ambientes. Esta interacción es de tipo cuantitativo o de escala.

c. La $G \times A$ es tan significativa que resulta en cambios en el orden de mérito de los genotipos, evaluados en diferentes ambientes. Esta interacción es de tipo cualitativo y complica mucho más el trabajo del fitomejorador y eventualmente puede obligar a liberar dos o más variedades o híbridos específicamente adaptados a distintos ambientes.

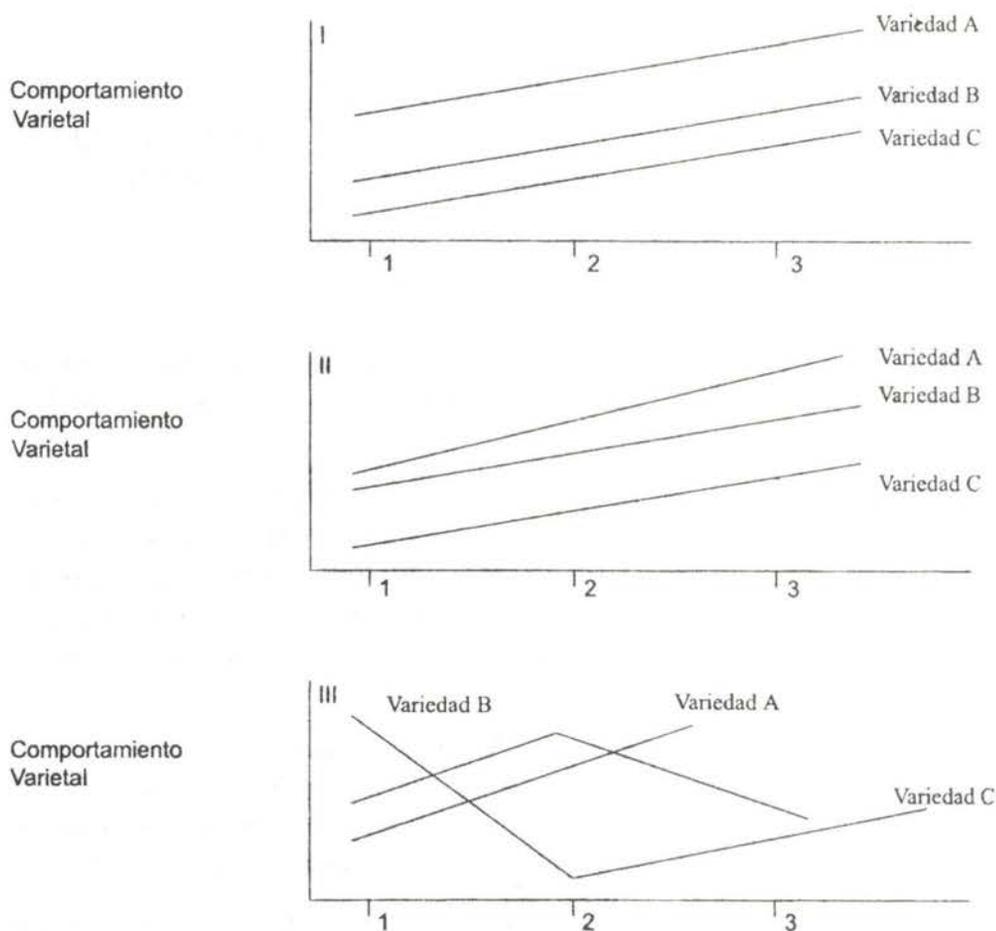


Figura 25. Tipos de interacción genotipo x ambiente I: Ausencia de interacción. II: Interacción de tipo cuantitativo, III: Interacción de tipo cualitativo.

En la interacción I y II, la variedad A fue siempre, en todos los ambientes, superior a las otras variedades; aun cuando en el caso II existió interacción de tipo cuantitativo. En el caso III, la situación es complicada porque en el ambiente 1, la variedad C fue la mejor, pero en los ambientes 2 y 3 las mejores variedades fueron, respectivamente, B y A.

14.2. Conceptos asociados al estudio de la interacción genotipo por ambiente

En el tema de interacción genotipo x ambiente existe una serie de términos o conceptos que se hace necesario establecer alguna claridad

Estabilidad y/o adaptabilidad

Estos dos términos son usados como sinónimos o asociados a dos conceptos diferentes.

Algunos autores utilizan el término estabilidad para describir un comportamiento uniforme y predecible a través del tiempo (semestres o años) o prácticas agronómicas, de un determinado genotipo en una determinada localidad. La adaptabilidad para estos mismos autores se refiere a un comportamiento uniforme y predecible de un determinado genotipo a través de distintas localidades.

Otros investigadores utilizan los términos estabilidad y adaptabilidad como sinónimos.

Estabilidad biológica y agronómica

La estabilidad biológica u homeostática se refiere al comportamiento constante, sin variación, de un genotipo a través de todos los ambientes donde es evaluado, independiente de si las condiciones son favorables o no para el cultivo (Figura 26).

La insensibilidad de un genotipo a condiciones ambientales cambiantes puede ser de gran interés biológico, pero no agronómico; porque la agricultura de mercado busca que los genotipos respondan positivamente a condiciones favorables para el cultivo.

La estabilidad agronómica es la capacidad de un genotipo de responder al potencial productivo ofrecido por cada ambiente en donde es evaluado (Figura 26).

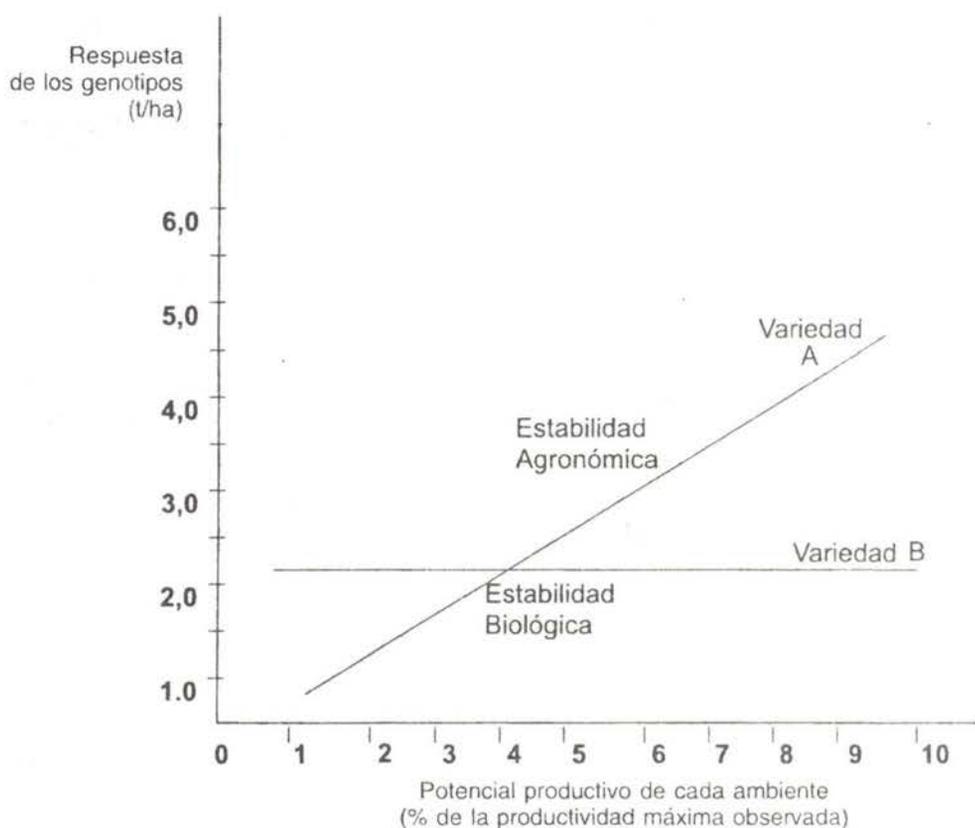


Figura 26. Estabilidad biológica y agronómica de dos variedades. En el eje horizontal se presenta el índice ambiental que mide la productividad en cada ambiente y en el vertical la respuesta de cada variedad.

Homeostasis, Plasticidad, Amortiguamiento

Homeostasis es la habilidad de una población, en panmixia, para equilibrar su composición genética y resistir cambios repentinos, es decir un mecanismo de autocorregulación del organismo, el cual le permite estabilizarse ante las variaciones ambientales externas e internas.

Plasticidad de un carácter es la capacidad que tiene un genotipo para alterarse por las diferencias ambientales; de ahí que la plasticidad corresponda a una falta de homeostasis.

Amortiguamiento es la capacidad que tiene una población para ajustar su condición genotípica y fenotípica en respuestas a condiciones fluctuantes del ambiente. En este sentido homeostasis y amortiguamiento son hasta cierto punto equivalentes.

14.3. Metodologías de campo para realizar estudios de adaptabilidad y/o estabilidad.

Los estudios de adaptabilidad y/o estabilidad requieren de una alta inversión, un tiempo algo extenso y una amplia gama de localidades para la obtención de resultados confiables.

El fitomejorador puede utilizar dos alternativas: 1) trabajar en ambientes naturales o, 2) ambientes artificiales o controlados.

En la Figura 27 se representan esquemáticamente los ambientes de evaluación y sus diferentes posibilidades.

14.4. Metodologías estadísticas utilizadas para determinar la interacción genotipo por ambiente.

En el presente escrito los términos estabilidad y adaptabilidad se usaron como sinónimos y se refieren a la capacidad de un determinado genotipo de responder positivamente a condiciones ambientales favorables tales como riego, adecuada fertilización, temperatura y humedad relativa óptima, ausencia de plagas y enfermedades, buen manejo agronómico, ausencia de malezas. Es decir se utilizará el sentido agronómico de estabilidad.

Para cuantificar la estabilidad o adaptabilidad del rendimiento se han desarrollado numerosos y variados procedimientos estadísticos.

Metodologías basadas en el análisis de varianza (Andeva)

Sprague y Federer (1951) usaron Andeva para calcular los componentes de variación asociados a genotipos, ambientes y a la interacción G x A. Sin embargo, no dieron información sobre la estabilidad de los genotipos individuales.

En el Andeva, las fuentes de variación se dividen en efectos principales y sus respectivas interacciones (Cuadro 31). Se determinan los cuadrados medios de las fuentes de variación y se realizan las pruebas de F con el fin de estudiar la significancia o no de la correspondiente fuente de variación. Posteriormente se calculan los componentes de variación, para el efecto principal del genotipo y sus respectivas interacciones con semestres y localidades. Finalmente se determina el error estándar para cada componente de varianza.

Plaisted y Peterson (1959) propusieron un método para obtener estimadores de la interacción G x A para cada genotipo. Realizaron un análisis combinado de varianza sobre ambientes, para cada par de genotipos y calcularon la σ^2_{GxA} para cada par. No verificaron la significancia de la σ^2_{GxA} . Esta metodología presenta gran dificultad cuando se evalúan muchos genotipos.

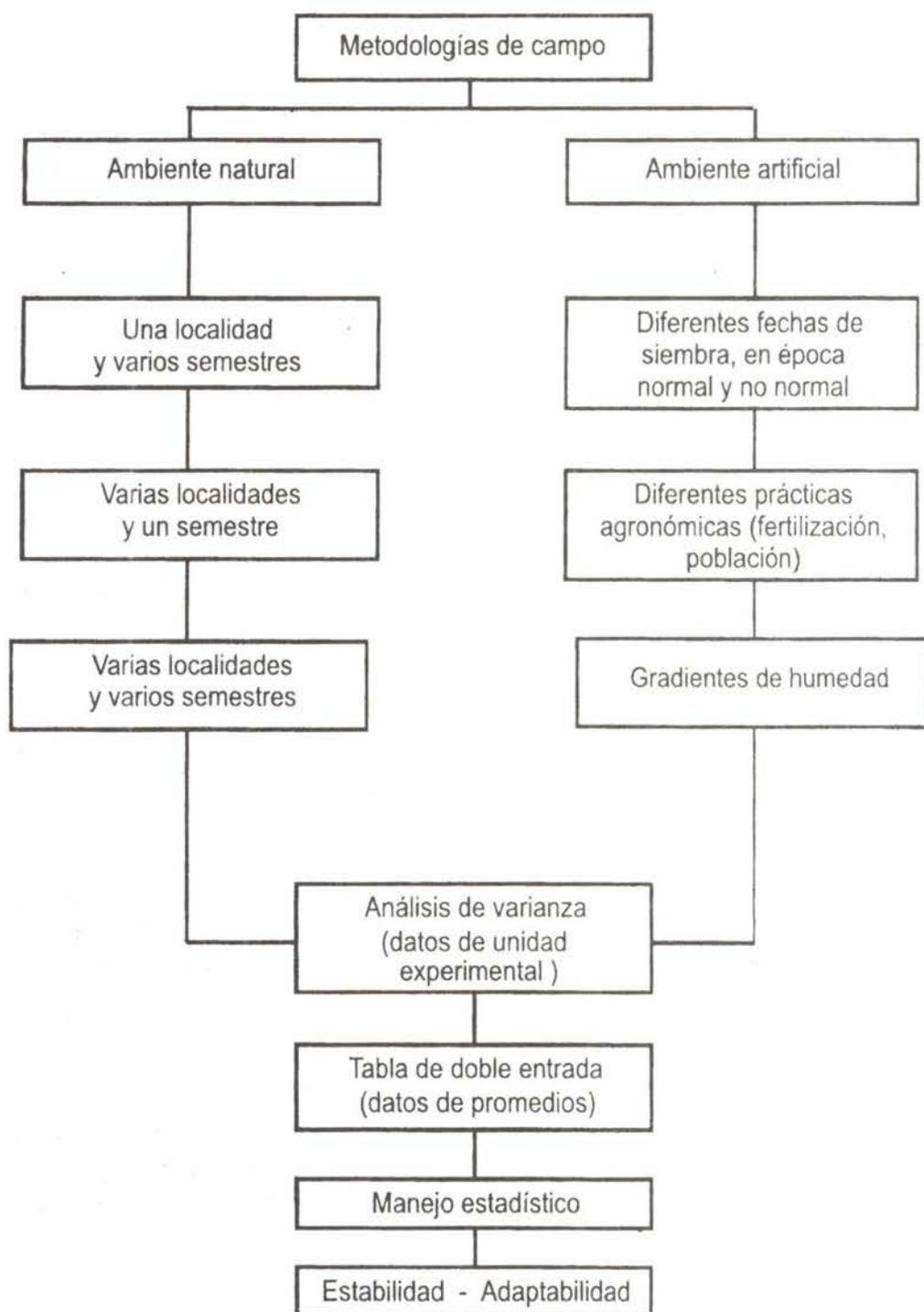


Figura 27 Metodologías de campo para evaluar estabilidad y/o adaptabilidad.

Cuadro 31. Análisis de varianza para experimentos en un cultivo semestral, con diferentes localidades y semestres.

Fuente de variación	GL	Cuadrados medios esperados
1. Una localidad y un semestre:		
Repeticiones	(r-1)	
Genotipos	(g-1)	$\sigma_e^2 + r(\sigma_g^2 + \sigma_{g^i}^2 + \sigma_{g^s}^2 + \sigma_{g^s}^2)$
Error	(r-1)(g-1)	σ_e^2
2. Una localidad y dos o más semestres:		
Semestres	(S-1)	
Repeticiones en Semestres	S(r-1)	
Genotipos	(g-1)	$\sigma_e^2 + r(\sigma_{g^s}^2 + \sigma_{g^s}^2) + rs(\sigma_g^2 + \sigma_g^2)$
Genotipos x semestres	(g-1)(S-1)	$\sigma_e^2 + r(\sigma_{g^s}^2 + \sigma_{g^s}^2)$
Error	S(r-1)(g-1)	σ_e^2
3. Un semestre y dos o más localidades:		
Localidades	(l-1)	
Repeticiones en Localidades	l(r-1)	
Genotipos	(g-1)	$\sigma_e^2 + r(\sigma_{g^i}^2 + \sigma_{g^s}^2) + rl(\sigma_g^2 + \sigma_{g^s}^2)$
Genotipos x localidades	(g-1)(l-1)	$\sigma_e^2 + r(\sigma_{g^i}^2 + \sigma_{g^s}^2)$
Error	l(r-1)(g-1)	σ_e^2
4. Dos o más Localidades y dos o Más semestres:		
Semestres	(S-1)	
Localidades	(l-1)	
Rep/Sem/localidad	sl(r-1)	
Semestres x localidades	(S-1)(l-1)	
Genotipos	(g-1)	$\sigma_e^2 + r\sigma_{g^s}^2 + rs\sigma_{g^i}^2 + rl\sigma_{g^s}^2 + rls\sigma_g^2$
Genotipos x semestres	(g-1)(S-1)	$\sigma_e^2 + r\sigma_{g^s}^2 + rl\sigma_{g^s}^2$
Genotipos x localidades	(g-1)(l-1)	$\sigma_e^2 + r\sigma_{g^s}^2 + rs\sigma_{g^i}^2$
Gen x semestre x loc.	(g-1)(S-1)(l-1)	$\sigma_e^2 + r\sigma_{g^s}^2$
Error	sl(g-1)(S-1)(l-1)	σ_e^2

Wrike (1962), propuso el método de la ecovalencia, el cual utiliza Andeva de los experimentos, basándose en las interacciones entre los genotipos y los ambientes, las que se distribuyen entre los genotipos. Los que tengan baja participación en el valor de las interacciones $G \times A$, se consideran estables en el carácter y por definición tienen una ecovalencia pequeña. Situación contraria se presenta con los genotipos con gran participación en $G \times A$.

Metodologías basadas en la regresión

Finlay y Wilkinson en 1963 propusieron realizar un análisis de regresión del rendimiento de cada variedad sobre el índice ambiental de cada localidad, con el fin de estimar la estabilidad de los genotipos.

Índice ambiental es una estimación del potencial de rendimiento de cada localidad. Es la diferencia entre el rendimiento promedio de las v variedades en la localidad j y el promedio de la v variedades en todas las l localidades en las que se realizó la valuación.

$$I_j = \sum_i \left(\frac{X_{\cdot j}}{v} \right) - \sum_i \sum_l \left(\frac{X_{\cdot l}}{vl} \right)$$

donde:

I_j = Índice ambiental del ambiente j

X_{ij} = Rendimiento de la variedad i en el ambiente j .

El concepto básico de este análisis se esquematiza en la Figura 28. Por definición una variedad estable es aquella que tiene un coeficiente de regresión igual o cercano a 1.0. Cuando una variedad cumple con este requisito, demuestra un comportamiento promedio estable tanto en ambientes poco productivos ($I < 0.0$), como en aquellos altamente productivos ($I > 0.0$). La variedad B, en la Figura 29, tiene este comportamiento. Si bien es superada por la variedad A en ambientes poco productivos, demuestra tener adaptación aceptable a ambientes limitantes de la producción, pero también responde positivamente a las mejores condiciones de aquellas localidades donde I es positivo. En cambio la variedad A fue muy buena en ambientes pobres, pero no demostró capacidad de responder a los mayores insumos y/o mejores condiciones de los ambientes productivos. La variedad C tuvo un comportamiento inverso al de A: excelente en ambientes altamente productivos pero muy pobre en los de índice ambiental negativo.

El fitomejorador busca producir variedades con alto rendimiento promedio y buena estabilidad ($b = 1.0$).

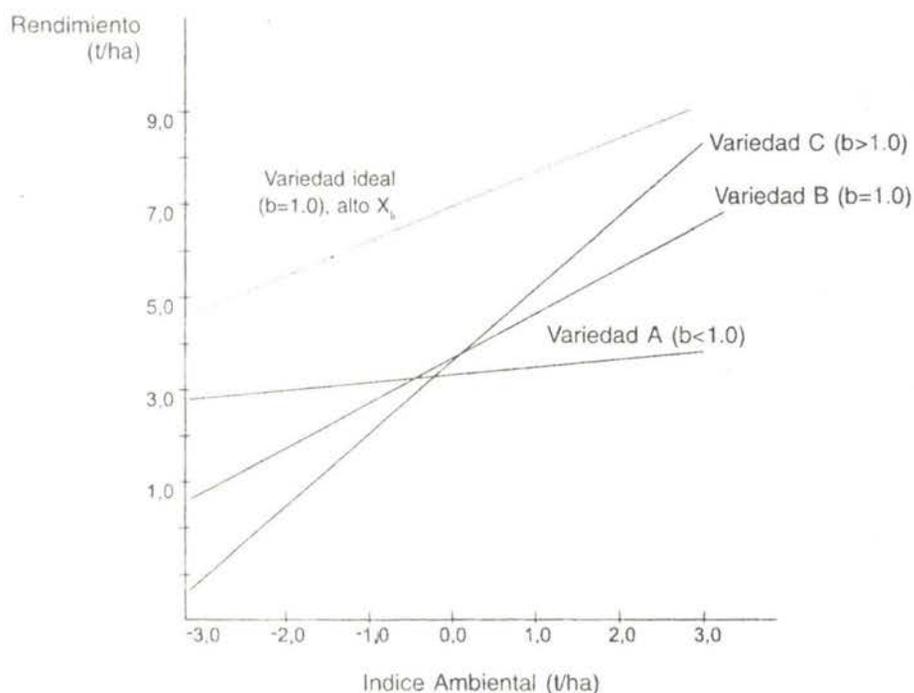


Figura 28. Diferentes situaciones de estabilidad ambiental. La variedad B ($b=1.0$) es el tipo de variedad más deseable.

En la Figura 29 se muestra el objetivo de un programa de mejoramiento: las variedades criollas, poco mejoradas, son generalmente de comportamiento aceptable en ambientes de baja profundidad, pero responden poco a condiciones más favorables y a fertilizaciones adecuadas. Por lo tanto, estas variedades generalmente tienen un coeficiente de regresión menor a 1.0. La revolución verde consistió en introducir variedades de arroz y trigo con alta respuesta al uso de mayores insumos; pero a la vez no descuidó el comportamiento de las mismas en ambientes menos productivos, de modo que el mismo permanecía competitivo en comparación con las variedades no mejoradas.

Eberhart y Russell en 1966 modificaron ligeramente la propuesta de Finley y Wilkinson incorporando las desviaciones respecto a la línea de regresión como un segundo criterio de estabilidad. El siguiente modelo resume la propuesta de Eberhart y Russell:

$$X_{ij} = \mu_i + b_i I_j + d_{ij}$$

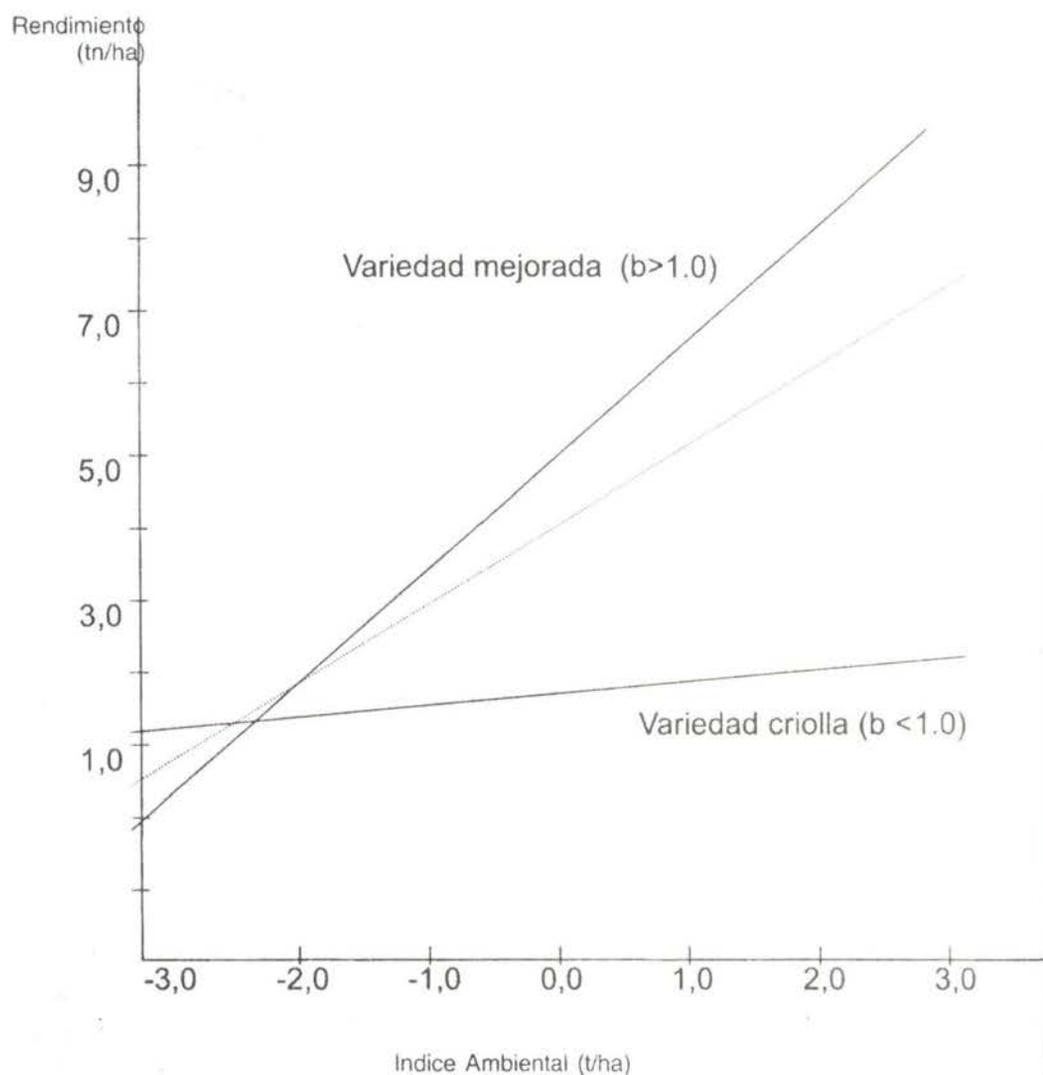


Figura 29. Respuesta de variedades mejoradas y criollas a condiciones favorables

Donde:

X_{ij} = Comportamiento de la variedad i en el ambiente j .

μ_i = Media de la variedad i a través de todos los ambientes

b_i = Coeficiente de regresión, el cual mide la respuesta de la variedad i a los cambios ambientales.

I_j = Índice ambiental obtenido como la diferencia entre la media de todas las variedades en el ambiente j menos la media general.

d_{ij} = Desviación de la regresión de la variedad i en el ambiente j .

En la Figura 30 se puede observar que las medias de la variedad A se localizan cerca de la línea de regresión, y por lo tanto se puede predecir con exactitud el rendimiento que logrará tanto en ambientes altamente productivos como en los poco productivos. Por el contrario, las medias de la variedad B en las distintas localidades oscilan grandemente a lo largo de la línea de regresión y la predicción del rendimiento será difícil. Una variedad estable, para Eberhart y Russell, es aquella que muestre un coeficiente de regresión cercano a uno ($b_i = 1.0$) y la sumatoria de sus desviaciones próximas a cero ($\sum d_{ij}^2 = 0.0$)

El mejorador de plantas busca variedades de alto rendimiento, con un coeficiente de regresión cercano a uno ($b_i = 1.0$) y desviaciones de la regresión tan pequeñas como sea posible ($\sum d_{ij}^2 = 0.0$).

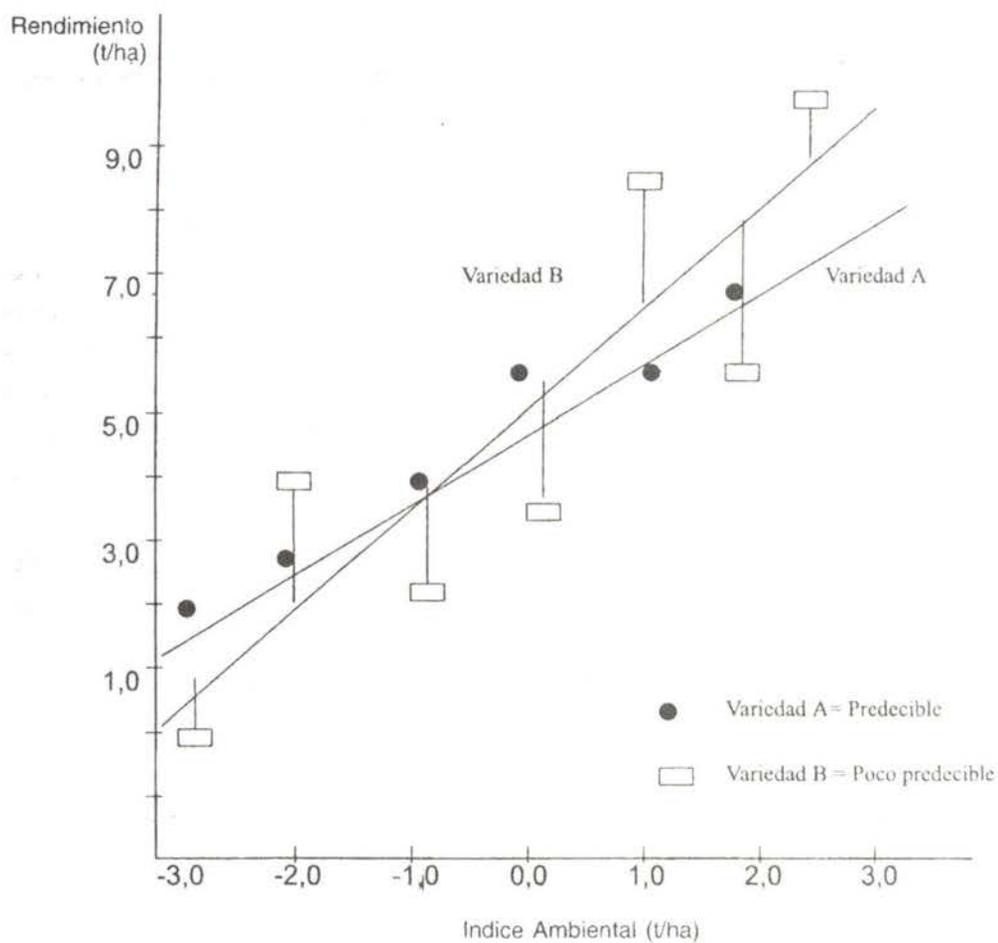


Figura 30. Efecto de las desviaciones sobre la línea de regresión en la predicción del comportamiento de dos variedades.

En el Cuadro 32 se resume el significado de los parámetros de estabilidad obtenidos por la metodología de Eberhart y Russell.

Cuadro 32. Significado de los parámetros de estabilidad obtenidos por la metodología de Eberhart y Russell.

Coeficiente de regresión (bi)	C.M.de la desviación de la regresión ($\sum d^2_{ij}$)	Significado
=1	=0	Variedad estable y predecible
=1	>0	Buena respuesta en todos los ambientes, pero poco predecible
< 1	=0	Mejor respuesta en ambientes desfavorables y predecible.
< 1	> 0	Mejor respuesta en ambientes desfavorables, pero poco predecible.
> 1	= 0	Mejor respuesta en ambientes favorables y predecible.
> 1	> 0	Mejor respuesta en ambientes favorables, pero poco predecible

14.5. Ejemplo numérico para el cálculo de parámetros de estabilidad según la metodología de Eberhart y Russell.

Se utilizará la sumatoria de cuatro repeticiones provenientes de la tesis de maestría de Freddy Salazar (1996), relacionadas con la evaluación del rendimiento de ocho variedades de maíz en cinco ambientes de suelos ácidos y uno normal localizado en Palmira (Cuadro 33).

Cuadro 33. Rendimiento de ocho variedades de maíz en cinco ambientes de suelos ácidos y uno normal localizado en Palmira.

Variedad	Ambientes						Total Genotipos
	Brasil	Carimagua	Palmira	Quilichao	Villavo 1	Villavo 2	
CMS	18.079	12.131	23.488	10.208	17.465	9.075	90.446
ETO	16.68	5.221	25.312	4.919	17.329	8.524	77.985
Tuxpeño	13.911	8.874	31.364	3.353	16.129	6.886	80.517
SA 7	17.748	8.567	28.192	9.32	17.039	9.85	90.716
SA 6	17.082	9.271	27.898	3.711	17.933	8.238	84.133
SA 5	15.939	6.502	24.896	8.638	21.078	11.447	88.53
SA 4	15.985	7.019	31.208	8.667	20.037	9.847	92.763
SA 3	20.383	8.605	30.508	10.855	18.848	11.732	100.115
Total Ambientes	135.807	66.19	222.866	58.855	145.858	75.629	705.205

Cálculo de la media general (M.G.)

$$M.G. = \frac{\sum X_{ijk}}{v. l. r.}$$

Donde:

v = variedades: 8

l = localidades o ambientes: 6

r = repeticiones: 4

X_{ijk} = rendimiento de la variedad i en el ambiente j y en la repetición k

$$M.G. = \frac{705.205}{8 \times 6 \times 4} = 3.673$$

Cálculo de índices ambientales para cada localidad

$$I_j = \frac{\sum (X \cdot j \cdot)}{v r} - M.G$$

$I_{(loc. 1)}$	=	$\frac{135.807}{8 \times 4}$	-	3.673	=	0.571
$I_{(loc. 2)}$	=	$\frac{66.190}{8 \times 4}$	-	3.673	=	-1.604
$I_{(loc. 3)}$	=	$\frac{222.866}{8 \times 4}$	-	3.673	=	3.291
$I_{(loc. 4)}$	=	$\frac{58.855}{8 \times 4}$	-	3.673	=	-1.834
$I_{(loc. 5)}$	=	$\frac{145.858}{8 \times 4}$	-	3.673	=	0.885
$I_{(loc. 6)}$	=	$\frac{75.629}{8 \times 4}$	-	3.673	=	-1.310
$\sum I_j$	=	0.000				

Cálculo de la regresión del comportamiento promedio de cada variedad en cada localidad (variable dependiente) sobre el índice ambiental de cada localidad (variable independiente).

$$b = \left(\sum \frac{X_{ij}}{r} \times I_j \right) / \sum (I_j)^2$$

$$\begin{aligned} \text{Variedad 1} = & \left[\frac{18.079}{4} \times 0.571 \right] + \left[\frac{12.131}{4} \times (-1.604) \right] + \left[\frac{23.488}{4} \times 3.292 \right] \\ & + \left[\frac{10.208}{4} \times (-1.834) \right] + \left[\frac{17.465}{4} \times 0.855 \right] + \left[\frac{9.075}{4} \times (-1.310) \right] \end{aligned}$$

$$\text{Variedad 1} = 13.257$$

Y así sucesivamente hasta efectuar el cálculo para la variedad 8

$$\begin{aligned} \text{Variedad 8} = & \left[\frac{20.383}{4} \times 0.571 \right] + \left[\frac{8.605}{4} \times (-1.604) \right] + \left[\frac{30.508}{4} \times 3.292 \right] \\ & + \left[\frac{10.039}{4} \times (-1.834) \right] + \left[\frac{18.848}{4} \times 0.855 \right] + \left[\frac{11.732}{4} \times (-1.310) \right] \end{aligned}$$

$$\text{Variedad 8} = 20.291$$

$$\Sigma (lj)^2 = (0.571)^2 + (-1.604)^2 + (3.292)^2 + (-1.834)^2 + (0.855)^2 + (-1.310)^2 = 19.596$$

$$b_1 = \frac{13.257}{19.596} = 0.677$$

y así sucesivamente hasta calcular b_8

$$b_8 = \frac{20.291}{19.596} = 1.035$$

Estimación de las desviaciones respecto a la línea de regresión.

Para esto se debe proceder a estimar o calcular los siguientes datos:

Suma de cuadrados (S.C.) del rendimiento de cada variedad:

$$S.C_1 = \left(\frac{18.079}{4} \right)^2 + \left(\frac{12.131}{4} \right)^2 + \dots + \left(\frac{9.075}{4} \right)^2 - \left(\frac{90.446}{4} \right)^2 \quad 6$$

$$S.C_1 = 9.617$$

Y así sucesivamente, hasta calcular $S.C_8$

$$S.C_h = \left(\frac{20.383}{4} \right)^2 + \left(\frac{8.605}{4} \right)^2 + \dots + \left(\frac{11.732}{4} \right)^2 - \left(\frac{100.115}{4} \right)^2 \quad 6$$

$$S.C_h = 21.464$$

Cálculo de la sumatoria de los cuadrados de las desviaciones ($\sum d_{ij}^2$):

Como habrá desviaciones positivas y negativas, éstas se elevan al cuadrado, de modo que en realidad se trabaja con cuadrados de desviaciones.

Las desviaciones corresponden a la diferencia entre el rendimiento real en cada localidad y el rendimiento esperado en función de la línea de regresión.

$$\sum d_{ij}^2 = S.C_i - b \left[\left(\sum \frac{X_{ij} \cdot l_j}{r} \right) \right]$$

$$\sum d_1^2 = 9.617 - 0.677 (13.257) = 0.648$$

y así sucesivamente hasta calcular $\sum d_8^2$

$$\sum d_8^2 = 21.464 - 1.035 (20.291) = 0.453$$

Cálculo del parámetro de estabilidad $S^2 d_i$:

Como en estos estudios se trabaja con medias de cada variedad en cada localidad, se debe tener en cuenta la variación debida al error experimental. El cuadrado medio del error es una estimación del error contenido en el cálculo de las medias de cada variedad en cada localidad. En el Andeva realizado para este trabajo se estimó el cuadrado medio del error que fue de 0.670; pero como se trabajó con medias, el error apropiado es, entonces:

$$\frac{CM \text{ Error}}{r} = \frac{0.670}{4} = 0.1675$$

entonces:

$$S^2 d_1 = \frac{\sum d_{ij}^2}{l-2} - \frac{\text{CM Error}}{r}$$

$$S^2 d_1 = \frac{0.648}{6-2} - 0.1675 = -0.006$$

y así sucesivamente hasta calcular $S^2 d_8$

$$S^2 d_8 = \frac{0.453}{6-2} - 0.1675 = -0.054$$

Los valores negativos se interpretan como estimaciones de un parámetro poblacional igual a cero. En otras palabras, las desviaciones alrededor de la recta de regresión son menores que el error experimental. Al mejorador le interesan variedades que tengan el valor $S^2 d_i$ lo más próximo a cero.

Cuadro 34. Resumen de los principales parámetros de estabilidad

Variedad	SC de Genotipos	Coficiente de regresión	$\sum \left(\frac{x_{ij}}{r} - l_i \right)$	$b \left[\left(\frac{\sum x_{ij}}{r} - l_i \right) \right]$	$SC - b \left[\left(\frac{\sum x_{ij}}{r} - l_i \right) \right]$	S^2_{di}
CMS	9.617	0.677	13.257	8.969	0.648	-0.006
ETO	20.607	1.016	19.995	20.219	0.388	-0.071
TUXP	30.892	1.225	24.013	29.426	1.465	0.199
SA 7	17.864	0.948	18.57	17.597	0.267	-0.101
SA 6	23.722	1.084	21.247	23.037	0.684	0.004
SA 5	16.281	0.873	17.101	14.924	1.357	0.172
SA 4	26.133	1.142	22.384	25.57	0.563	-0.027
SA 3	21.464	1.035	20.291	21.01	0.453	-0.054

Localidad						
1	2	3	4	5	6	$\sum (l_j \times l_j)$
l_j 0.571	-1.605	3.292	-1.834	0.885	-1310	19.596

$$\text{CM Error del Andeva} = \frac{0.670}{4} = 0.1675$$

Cuadro 35. Significado de los parámetros de estabilidad

Variedad	Total de genotipos en los 6 ambientes	b	S ² di	Significado		
CMS	90.446	0.677	-0.006	Mejor respuesta en ambientes desfavorables y predecibles.		
ETO	77.985	1.016	-0.071	Mejor respuesta en ambientes favorables y predecibles.		
TUXP	80.517	1.225	0.199	Mejor respuesta en ambientes favorables y poco predecibles.		
SA 7	90.716	0.948	-0.101	Mejor respuesta en ambientes favorables y predecibles.		
SA 6	84.133	1.084	0.004	Mejor respuesta en ambientes favorables, poco predecibles.		
SA 5	88.530	0.873	0.172	Mejor respuesta en ambientes desfavorables, poco predecibles.		
SA 4	92.763	1.142	-0.027	Mejor respuesta en ambientes favorables, predecibles.		
SA 3	100.115	1.035	-0.054	Mejor respuesta en ambientes favorables, predecibles.		
	Brasil	Carimagua	Palmira	Quilichao	Villavo 1	Villavo 2
I _j	0.571	-1.605	3.292	-1.834	0.885	-1.310
Total de Ambientes	135.807	66.190	222.866	58.855	145.858	75.629

15. Mejoramiento genético de especies autóгамas

Las poblaciones de las especies autóгамas pueden ser homogéneas y homocigotas (constituidas por una sola línea pura) o heterogéneas y homocigotas (constituidas por mezclas de líneas puras).

La heterogeneidad de las poblaciones autóгамas es debida, generalmente, a mezclas o a la segregación de algunos loci mutantes, cruzamientos naturales o heterocigosidad residual. Esta heterogeneidad es la base para la selección individual o masal en estas poblaciones.

Entre los métodos de mejoramiento genético más utilizados en las especies autóгамas se destacan los siguientes:

1. Selección.

1.1 Selección masal.

1.2 Selección de plantas individuales con prueba de progenie.

2. Poblaciones obtenidas por hibridación.

2.1 Genealógico o pedigrí.

2.2 Poblacional o masal.

2.3 Retrocruzamiento.

2.4 Descendencia de Semilla Única o S.S.D y sus modificaciones.

2.5 Selección recurrente.

3. Uso del vigor híbrido en la generación F_1 .

5.1 La selección en especies autóгамas

La selección, como método de mejoramiento, es un procedimiento que sigue el tomejorador para separar los mejores genotipos de los menos favorecidos. Es un proceso discriminatorio de reproducción diferencial de determinados genotipos.

La selección, en general, descansa sobre dos principios básicos: La selección sólo puede actuar sobre diferencias heredables. La selección no crea variabilidad sino que actúa solamente sobre la ya existente.

La selección, como método de mejoramiento (selección artificial), difiere de la selección natural en diversos aspectos:

- La selección artificial se utiliza en ambientes escogidos o seleccionados. En selección natural esto no ocurre.
- En selección artificial, la superioridad recae sobre ciertos genotipos que el fitomejorador considera más favorables (mayor rendimiento, calidad, etc.). En selección natural, la superioridad recae sobre genotipos con mayor capacidad de sobrevivir y de reproducirse, en otras palabras, sobre plantas más rústicas.
- La selección natural se presenta generalmente en poblaciones grandes con predominio de cruzamientos naturales al azar. La selección artificial se efectúa en poblaciones con pequeño número de individuos seleccionados y generalmente con polinización controlada.
- La selección artificial es más rápida que la selección natural para obtener cambios en la media de ciertos caracteres.

El éxito de la selección varía de una población a otra, dentro de una especie o de especie a especie. Si hay considerable variación genotípica de tipo aditivo (intra locus e interloci) y una alta heredabilidad, la selección puede causar grandes y permanentes cambios en la población. La varianza genotípica de tipo aditivo puede estar presente, pero si la heredabilidad es baja, la selección es inefectiva para cambiar la población, a menos que aquella se acompañe con apareamientos adecuados y un buen control ambiental.

El procedimiento general consiste en:

- Selección de los mejores individuos en una población heterogénea.
- Utilización de los individuos seleccionados como progenitores de la siguiente generación.
- La selección no termina con un solo ciclo de selección, puesto que es prácticamente imposible agotar la variación genética aditiva en un solo ciclo, y además porque los efectos aditivos no comprenden la totalidad de la variación genética y por la influencia del medio ambiente.
- Segundo ciclo de selección en la población.
- Realización de varios ciclos adicionales hasta el agotamiento de la varianza genética aditiva, o hasta que lo determinen otras circunstancias.

El progreso debido a la selección depende de la variabilidad genética aditiva del carácter, del efecto ambiental y de la presión de selección. Aumentando la presión de selección se puede incrementar la eficiencia en la selección pero se corre el riesgo de agotar muy rápido la variabilidad genética aditiva de la población. A medida que se avanza en la selección, la variabilidad genética aditiva se agota y por lo tanto el diferencial de selección y la ganancia genética disminuyen considerablemente. La ganancia genética siempre presenta valores menores que el diferencial de selección debido a los efectos genéticos no aditivos y al ambiente.

15.2 Selección masal en especies autóгамas

La selección masal (S.M.) es el método de mejoramiento más antiguo que se ha utilizado en especies autóгамas. La selección masal se desarrolló y se practicó antes de conocerse los trabajos sobre la línea pura de Johannsen. Los agricultores seleccionaron plantas o semillas dentro de cultivares heterogéneos (poblaciones nativas) con el fin de efectuar la siguiente siembra. Esto lo hacían sin conocer la genética del carácter y las consecuencias genéticas de su actividad. Debido a las diferentes preferencias personales del agricultor y a los distintos usos que se le daban al cultivo, la selección masal permitió que se desarrollara una gran diversidad de cultivares (variedades nativas).

En los primeros años del mejoramiento de plantas la selección masal fue el principal y único método para mejorar el cultivo. Antiguamente se le conocía como selección sistemática y se creía que la selección continua producía un efecto acumulativo o creativo.

La selección masal, más tarde, fue adoptada por los fitomejoradores como un método para aumentar la frecuencia de genotipos deseables durante la autofecundación en poblaciones desarrolladas por hibridación o mutación.

La selección masal consiste en seleccionar, en la población original, centenas de plantas con fenotipos semejantes y deseables, mezclar las semillas de plantas seleccionadas y finalmente tomar una muestra para efectuar la próxima siembra.

Este procedimiento se repite tantas veces como sea necesario hasta que la población se torne homogénea. Cuando el material llega a la homogeneidad se procede a la multiplicación de las semillas y a la distribución a los agricultores (Figuras 1 y 32).

El objetivo principal de la S.M. es, a través de la selección de los mejores fenotipos, mejorar el nivel general de la población por la selección y reunión de los genotipos superiores ya existentes en la población.

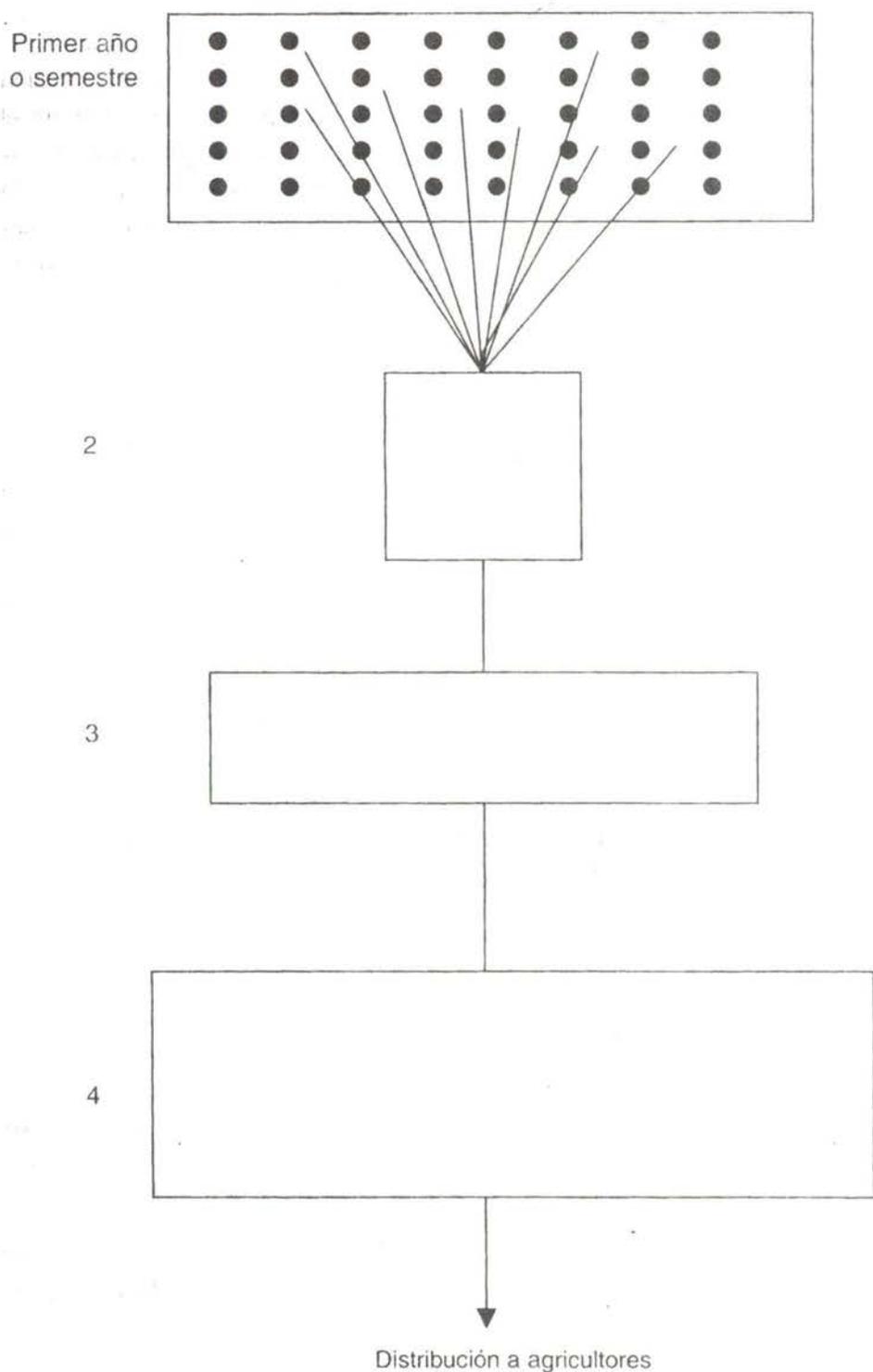


Figura 31. Selección masal simple en una población autógena nativa.

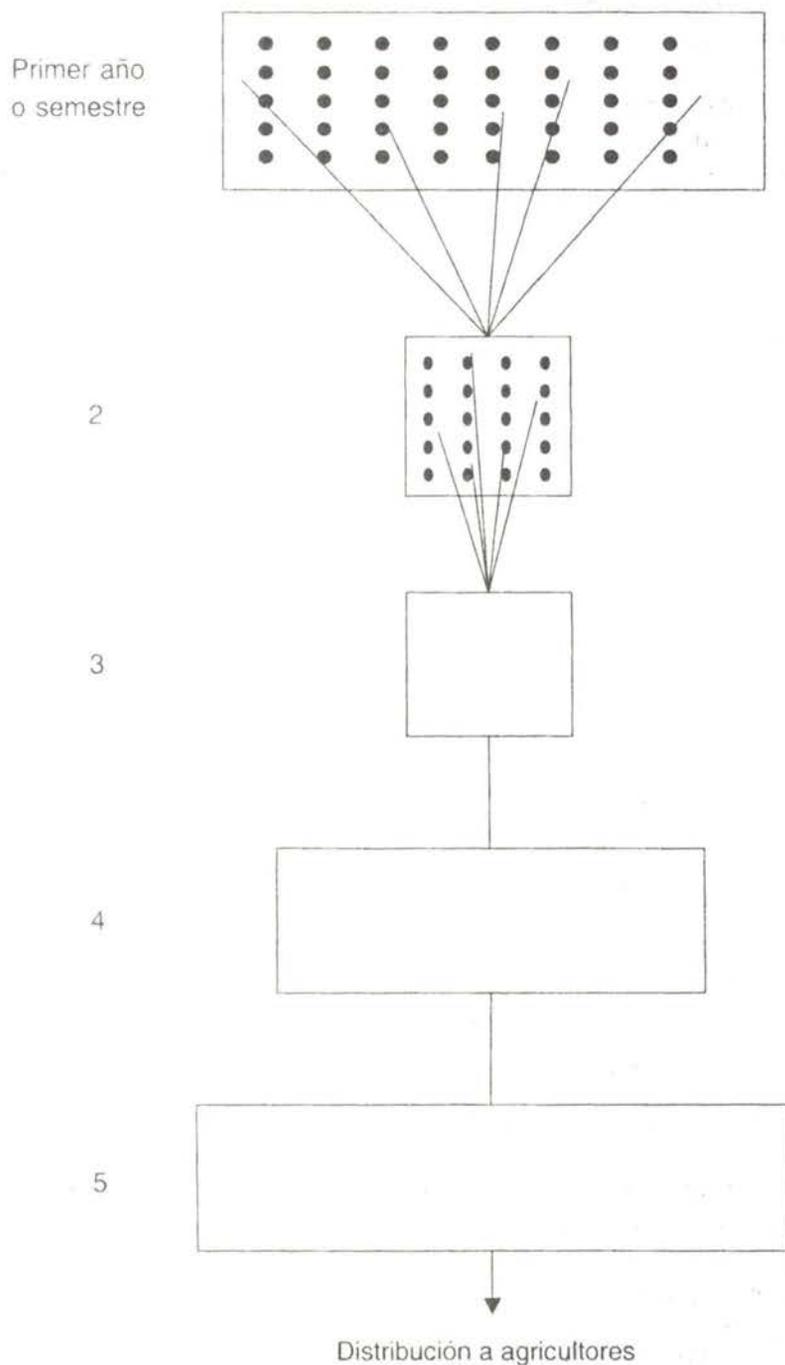


Figura 32. Selección masal múltiple en una población autógena nativa.

La selección masal como método de mejoramiento parece tener, actualmente, su mayor aplicación en países donde todavía existen variedades locales o nativas. En estos países el método puede ser útil para eliminar tipos de valor agrícola bajo, sin los peligros inherentes a la selección de genotipos únicos.

En países con agricultura altamente desarrollada la selección masal es útil en la purificación de variedades existentes como una etapa en la obtención de semillas puras. Incluye la eliminación de plantas fuera de tipo, directamente en el campo o eliminación de semillas fuera de tipo en la muestra cosechada.

Las variedades que son obtenidas por S.M. contienen un menor número de genotipos, comparados con los genotipos de la población original; pero ese número es mayor comparado con el único genotipo que caracteriza las variedades obtenidas por selección individual con prueba de progenie.

A pesar de que la S.M. en plantas autógamas tiene uso limitado, presenta las siguientes ventajas o funciones importantes en el mejoramiento de plantas:

- Es un método seguro, rápido y poco costoso para mejorar las variedades locales, incrementando los genotipos deseables en esas variedades.
- Sirve para purificar variedades existentes, con el fin de producir semillas puras.

La selección masal presenta las siguientes desventajas:

- En S.M. no se sabe si las plantas seleccionadas están en homocigosis o heterocigosis. Plantas que se encuentran en esta última condición, segregarán en la siguiente generación, obligando al fitomejorador a repetir la selección. Las mejores plantas pueden ser el resultado del vigor híbrido.
- No es posible saber si los fenotipos superiores se presentan debido a la carga genética o a la influencia del ambiente. La selección se hace con base en el fenotipo y no en el genotipo.
- La selección masal no incluye prueba de progenie.
- La efectividad de la S.M. depende de la heredabilidad del carácter. La S.M. no es efectiva para caracteres de baja heredabilidad.
- En S.M. se mezclan plantas buenas y malas.

El resultado de la selección masal es una variedad formada por la mezcla de varios genotipos (líneas puras), muy similar a la población original en tipo y rendimiento.

Consideraciones genéticas de la S.M. en autógamias:

- La S.M. en especies autógamias incrementa el porcentaje de genotipos deseables.
- La efectividad de la S.M. depende de la heredabilidad del carácter. Cualquier hecho que aumente las diferencias entre genotipos y reduzca la variación ambiental incrementará la heredabilidad y la efectividad de la S.M. Ejemplo: la S.M. para resistencia a una enfermedad será más efectiva cuando hay una infestación uniforme del patógeno,
- Las consecuencias genéticas de la S.M. en autógamias son diferentes de la S.M. en alógamas. En autógamias, la frecuencia de genotipos heterocigotos disminuye progresivamente en cada generación de endocria y la frecuencia de genotipos homocigotos aumenta, disminuyendo la efectividad de la selección.

En alógamas, la frecuencia de genotipos heterocigotos es función génica. La frecuencia de genotipos homocigotos y heterocigotos en una población alógama no cambia a menos que la selección sea efectiva para alterar la frecuencia de alelos que controlen el carácter de interés.

15.3 Teoría de la línea pura

El biólogo danés W. L. Johannsen (1903) dio las bases científicas para la selección de especies autógamias cuando definió la "línea pura" y descubrió el mecanismo genético a través del cual se podría producir.

Estudió los efectos de la selección en el peso de la semilla del frijol. Utilizó la variedad comercial Princess, la cual era heterogénea para peso o tamaño de semilla. Observó que las descendencias de las semillas más pesadas se caracterizaban por tener un peso mayor de semilla que las que provenían de semillas de menor peso. Esto demostró que la selección por peso de la semilla había sido efectiva.

En la Figura 33 se esquematizan, de manera resumida, los experimentos de Johannsen. En la variedad Princess se seleccionaron 19 semillas, cada una con un peso característico diferente. Estas semillas fueron sembradas separadamente con el fin de observar su descendencia.

Como la descendencia de cada semilla conservaba el peso característico, Johannsen concluyó que el lote original estaba compuesto por una mezcla de líneas puras. De esta manera definió la línea pura como la descendencia de un individuo homocigoto autofecundado.

Además, dentro de la descendencia de cada semilla observó la presencia de diferentes pesos o tamaños, lo cual no era debido a causas genéticas sino a factores ambientales.

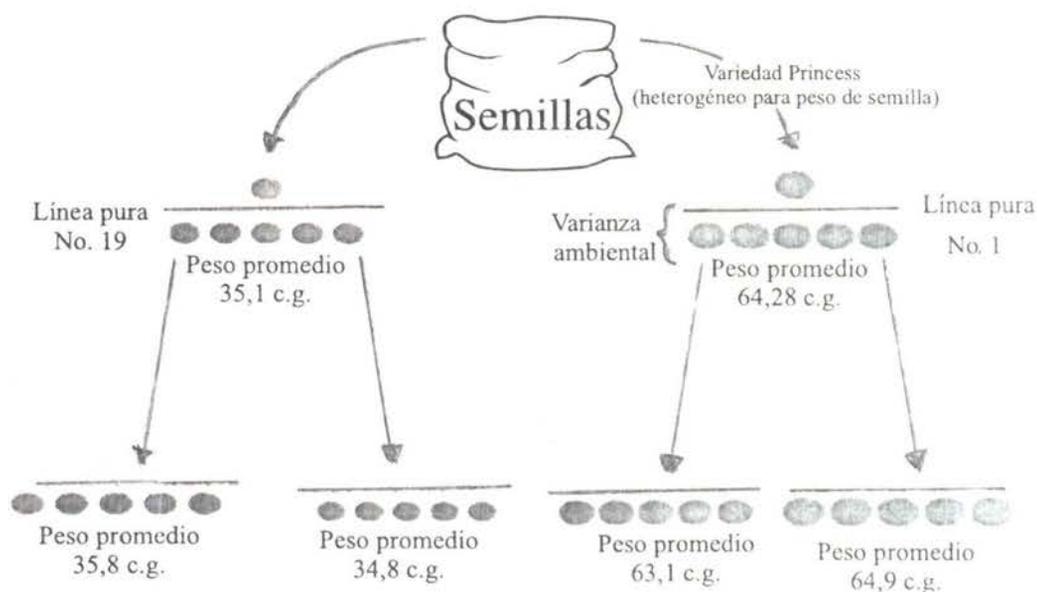


Figura 33. Esquema de selección utilizado en los experimentos de Johannsen (1903).

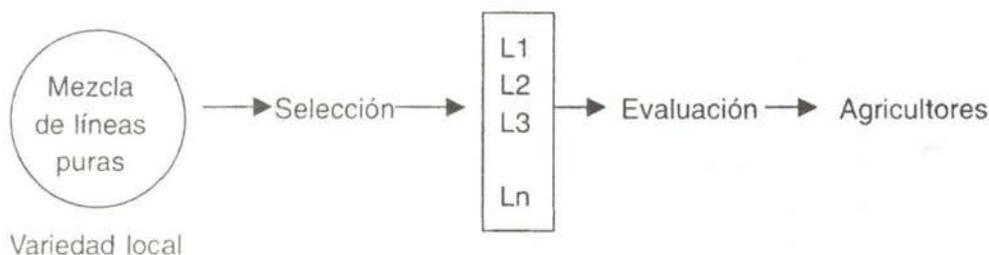
Los experimentos de Johannsen dieron las bases para la selección y sus consecuencias. Puesto que el frijol es una especie autógama y su autofecundación continua conduce a la homocigosis, el lote original del que partió Johannsen debía ser un conjunto de líneas homocigotas. Por lo tanto la descendencia de una semilla no presentaría normalmente segregación genética y como consecuencia las variaciones observadas dentro de una línea sólo tendrían el componente de origen ambiental.

Por otra parte, la selección en la población original fue efectiva porque la variación existente en ella tenía el componente genético. Esta interpretación hecha por Johannsen esclareció la diferencia esencial entre fenotipo y genotipo, estableciendo una fuerte base científica para explicar el papel de la selección.

15.4 Selección de plantas individuales con prueba de progenie

La selección de plantas individuales con prueba de progenie ha sido muy utilizada en la producción de nuevas variedades de especies autógamas, a partir de variedades locales antiguas, mantenidas por los agricultores durante muchas generaciones.

Esquemáticamente se la puede representar así:



Las líneas componentes de la variedad local pueden ser muy semejantes en cuanto a su morfología pero ser diferentes en cuanto a su valor agrícola. Lo anterior constituye la base para la selección de una nueva variedad estable.

La selección de plantas individuales con prueba de progenie generalmente incluye tres etapas diferentes:

Primera etapa: Selección de un gran número de plantas individuales (líneas) dentro de la población original. La diversidad genética se encuentra entre líneas y muy poca dentro de las líneas.

Con el fin de incrementar la eficiencia de la selección se puede utilizar un control ambiental a través de la estratificación del suelo de acuerdo con el grado de fertilidad o humedad del suelo, drenaje, etc.

Se debe seleccionar intensamente para caracteres de alta heredabilidad como resistencias a enfermedades, colores, etc. No se debe seleccionar intensamente para caracteres de baja heredabilidad como rendimiento y calidad.

Segunda etapa: Siembra de las progenies de las plantas individuales seleccionadas con el fin de proceder a la evaluación. Esta valoración visual puede prolongarse durante varios años, eliminando rápidamente las plantas con defectos aparentes. Frecuentemente se realizan inoculaciones artificiales de los principales patógenos que atacan el cultivo con el fin de eliminar las plantas susceptibles. Posteriormente las líneas seleccionadas se cultivan en varios semestres o localidades con el fin de observar su comportamiento en diferentes ambientes.

Tercera etapa: Se inicia cuando el fitomejorador ya no puede decidir entre las líneas basándose solamente en su observación y tiene que realizar experimentos con diseños experimentales apropiados, suficiente número de repeticiones y testigos con el fin de comparar las selecciones en cuanto a rendimiento y a otros caracteres.

En forma detallada los pasos que se deben seguir en la selección individual con prueba de progenie son (Figura 34):

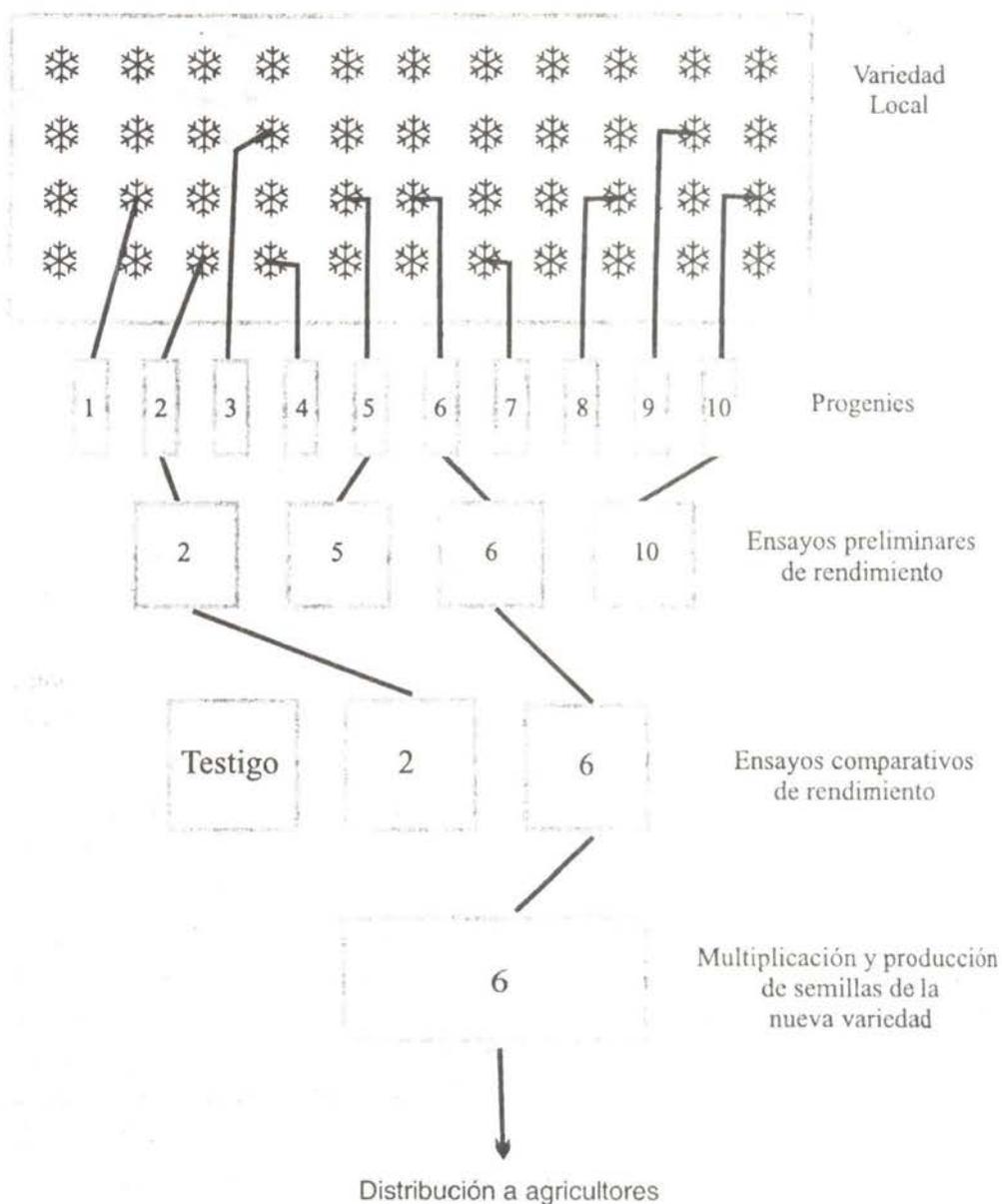


Figura 34. Selección individual con prueba de progenie en poblaciones autógamias

1. Primer semestre:

- Siembra de la variedad local con numerosas plantas individuales. Se debe partir de poblaciones originales con gran tamaño para obtener éxito en el programa. Cuando se vayan a seleccionar líneas de alta calidad o rendimiento se debe incrementar la población original.
- Selección de plantas con mejor apariencia para el carácter de interés. Se deben seleccionar intensamente para los caracteres de alta heredabilidad como resistencia, color de tallo, grano, precocidad, etc. No se debe seleccionar intensivamente para caracteres de baja heredabilidad como rendimiento, calidad.
- Cosecha de plantas individuales, en forma separada.

2. Segundo semestre:

- Siembra de la semilla de cada planta seleccionada en un surco individual. En esta etapa se deben tener en cuenta las siguientes observaciones:
- Eliminar las progenies que estén segregando, a menos que sean muy superiores.
- Seleccionar los mejores surcos.
- Cosechar separadamente la semilla de los surcos seleccionados.

3. Tercer semestre:

- Sembrar surcos individuales de longitud apropiada.
- Utilizar varios ambientes (altura, precipitación, fertilidad, sequía, sales, etc.).
- Seleccionar los mejores surcos.

4. Cuarto semestre:

- Pruebas preliminares de rendimiento en centros experimentales o fincas de agricultores.
- Se debe utilizar diseño experimental y testigos apropiados.

5. Quinto semestre: Pruebas regionales en diferentes localidades y épocas.*6. Sexto semestre:* Multiplicación de semillas.*7. Séptimo semestre:* Registro y entrega de la nueva variedad.

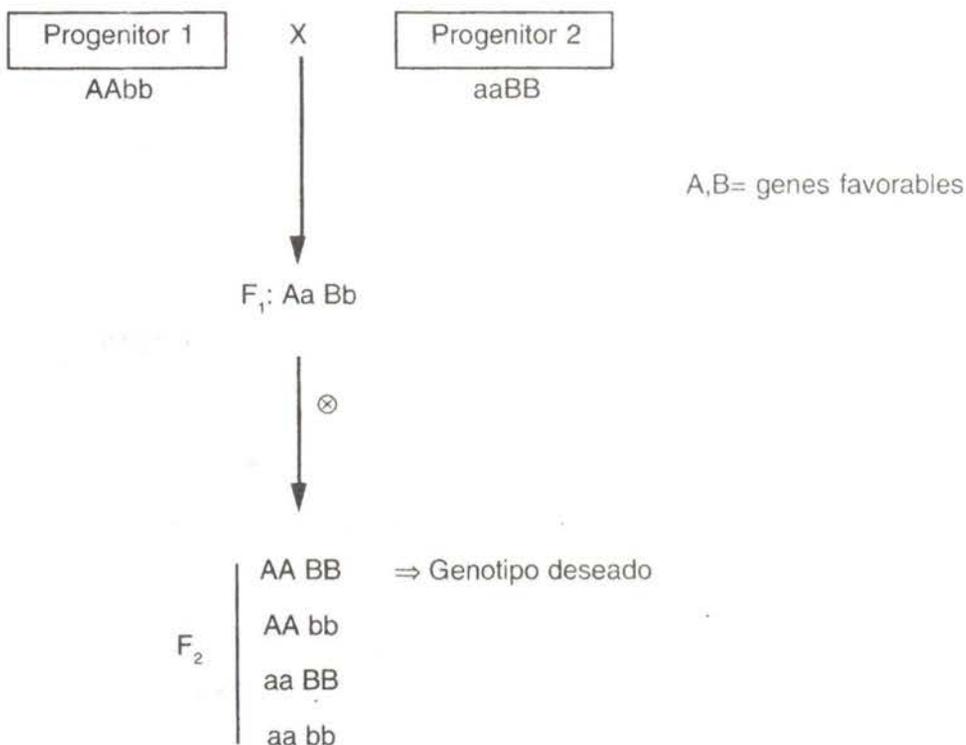
15.5 Hibridación en especies autóгамas

Hibridación es el proceso a través del cual se cruzan progenitores de diferente constitución genética, con el objeto de lograr la transferencia de características deseables (genes) entre los progenitores.

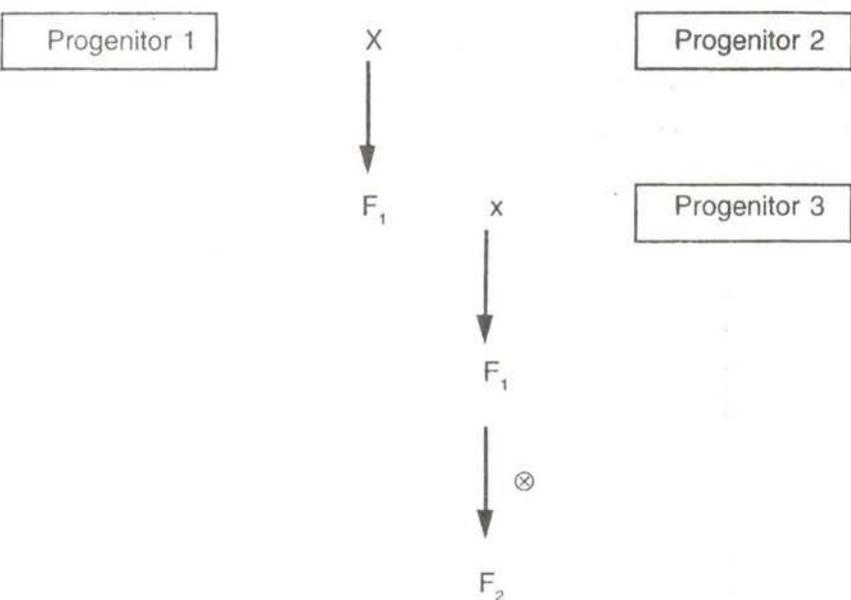
La hibridación o cruzamiento es la principal estrategia para el mejoramiento genético de las especies autóгамas; a través de ella se logran formas cultivadas superiores a las existentes.

La hibridación, como método de mejoramiento, tiene los siguientes objetivos:

- **Combinar en un solo genotipo, los genes favorables presentes en dos o más progenitores diferentes.**
- Cruzamiento entre dos progenitores diferentes

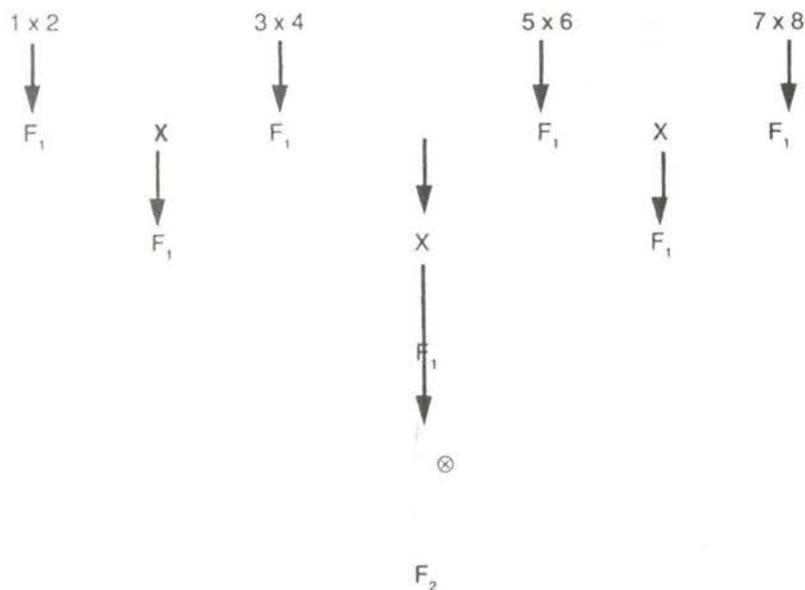


- Cruzamiento entre tres progenitores diferentes:



Selección del genotipo deseado en la población segregante.

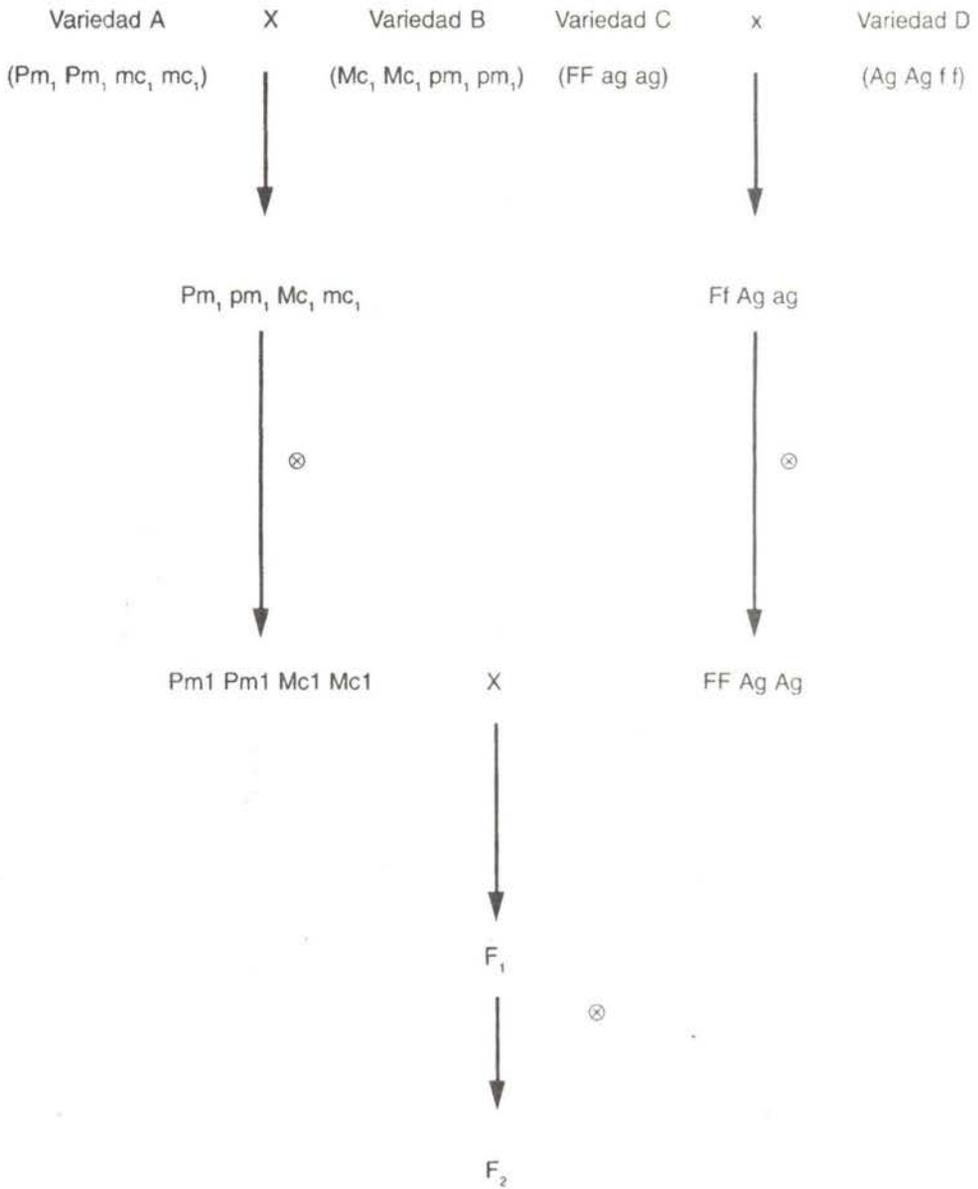
- Hibridación compleja; utilizando ocho progenitores:



Selección del genotipo deseado en la población segregante.

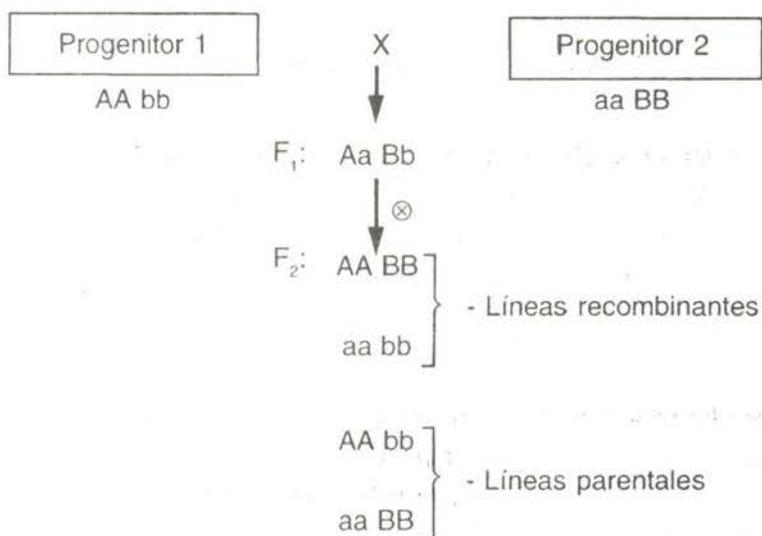
Ejemplo:

Combinar en una sola variedad de melón el gen de resistencia a Oidio, (P_{m1}) presente en la variedad A, el gen de resistencia a *Mycosphaerella* (M_{c1}) presente en la variedad B, el gen de resistencia a *Fusarium* (F) presente en la variedad C y el gen de tolerancia a pulgón (A_g) presente en la variedad D.



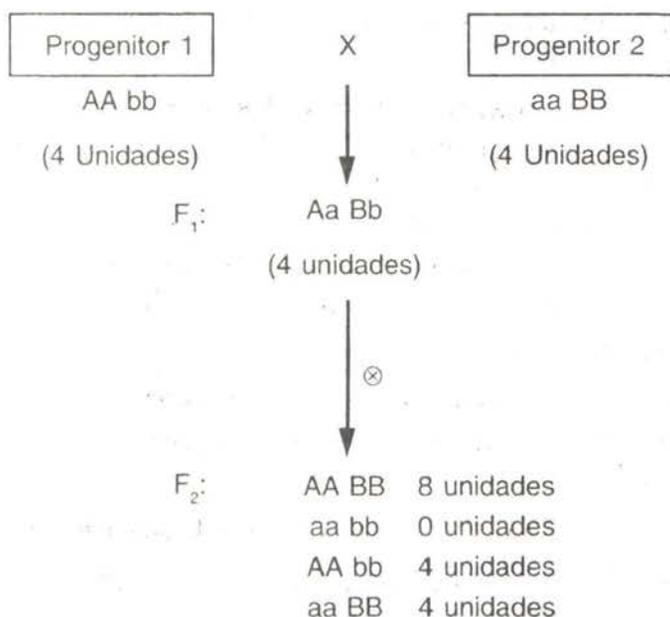
Selección de la variedad resistente a tres enfermedades y una plaga.

- Aumentar la variabilidad genética, utilizando los procesos de recombinación y segregación.



- Aprovechar la segregación transgresiva en herencia cuantitativa.

En el siguiente ejemplo se supone que los genes A y B contribuyen con dos unidades cada uno a la manifestación genotípica del carácter y los genes a y b contribuyen con cero unidades.



Segregación transgresiva es la aparición en F_2 , o en cualquier generación segregante, de genotipos superiores o inferiores en comparación con los progenitores. Es la base del mejoramiento genético de caracteres cuantitativos en especies autóгамas.

15.5.1. Selección de progenitores para la hibridación en especies autóгамas

El éxito del mejoramiento por hibridación depende, en gran parte, de la buena selección de los progenitores. Los criterios que se tienen en cuenta para escoger progenitores para un programa de hibridación, en especies autóгамas, son:

- Los progenitores deben tener los caracteres deseables que se quieren combinar o reunir. Manifiestar claramente las características que se pretenden reunir en la nueva variedad.

Si el fitomejorador está interesado en combinar caracteres cualitativos (resistencia a enfermedad), la selección de progenitores es una labor fácil; pero si el objetivo es combinar caracteres cuantitativos, la selección de progenitores es difícil porque la heredabilidad es baja.

- En lo posible esos progenitores deben ser materiales adaptados. Muchas veces uno de los progenitores es una variedad local, bien aceptada, que presenta ciertas características indeseables que no se observan en el otro progenitor.

La nueva variedad no debe ser marcadamente inferior en rendimiento, adaptación y regularidad a la variedad a la que ha de sustituir. Por esta razón un progenitor se elige casi siempre por su comportamiento comprobado en las zonas en las cuales se va a cultivar y el otro porque complementa algún defecto específico del primero.

- Los progenitores deben tener promedios altos en el carácter de interés y que genéticamente sean diferentes para aprovechar al máximo el valor heterótico o la segregación transgresiva. Cuando el componente genético aditivo es el más importante, el promedio general es un buen indicativo para la producción de líneas buenas en generaciones avanzadas. También es necesario conocer la heterosis del cruzamiento entre los progenitores para saber si se logrará producir líneas buenas.
- Deben tener buena habilidad combinatoria. Esta se estudia a través del análisis dialélico, bien sea para la habilidad combinatoria general o habilidad combinatoria específica.
- La selección de los progenitores debe ser hecha de una manera secuencial, así:
 - ◆ Evaluar los progenitores por sus características deseables.

- ◆ Evaluar la generación F_1 en cruzamientos dialélicos.
- ◆ Evaluar la generación F_2 en diferentes localidades, épocas y con repeticiones.

Después de todo lo anterior el fitomejorador tendrá una idea de la capacidad de los progenitores y del potencial de los híbridos para producir buenas líneas homogotas en generaciones avanzadas de mejoramiento.

15.5.2. Técnicas de hibridación.

- Siembra de los progenitores seleccionados, generalmente en invernaderos. Se debe tener en cuenta el número adecuado de plantas por cada progenitor y la sincronización de la floración entre progenitores.
- Definir qué progenitores serán utilizados como polinizadores y cuáles serán utilizados como hembras; teniendo en cuenta si existe efecto materno o si los caracteres son dominantes o recesivos.
- Efectuar los cruzamientos mediante polinización artificial. Generalmente el día anterior se hace la emasculación (retirada de las anteras) en el progenitor femenino por intermedio de una pinza; enseguida se protege la flor emasculada con una bolsa u otros dispositivos que no permitan la contaminación con polen extraño. Al día siguiente, más o menos a las 8:00 a.m., se cosecha polen del progenitor masculino y se coloca sobre el estigma de la flor emasculada, finalizando el proceso. Después que la flor emasculada es polinizada, se recomienda que ella permanezca protegida para tener garantía en el proceso.
- Cosecha individual de frutos o semillas híbridas.

15.5.3. Estructura genética de las poblaciones segregantes

Después de la hibridación artificial, el híbrido F_1 (Aa), como consecuencia de la autofecundación natural, segregará en la proporción $\frac{1}{4}$ AA: $\frac{1}{2}$ Aa: $\frac{1}{4}$ aa; en donde el 50% de los individuos de esta progenie serán heterocigotas. En la siguiente generación estas heterocigotas segregarán, aumentando el número de individuos homocigotos en la población. Al mismo tiempo, los homocigotos AA y aa reproducirán sus propios genotipos. Después de varias generaciones de autofecundación, la población resultante estará constituida apenas por los genotipos homocigotos AA y aa, siendo muy baja la proporción de genotipos heterocigotos. En el Cuadro 36 se pueden observar detalladamente los cambios en la estructura familiar e individual después de sucesivas generaciones de autofecundación.

Cuadro 36 Estructura familiar e individual en diferentes generaciones de autofecundación.

Generación (F_n)	Familias y genotipos			Coefficiente de endogamia (F_1)	Media generacional
P_1	AA	X	aa	1	0
		↓			
		Aa		0	h
		↓ ⊗			
F_2	$\frac{1}{4}$ AA	+ $\frac{1}{2}$ Aa	+ $\frac{1}{4}$ aa	0	$\frac{1}{2}$ h
	↓	↓ ⊗	↘		
F_3	$\frac{1}{4}$ AA + $\frac{1}{2}$ ($\frac{1}{4}$ AA + $\frac{1}{2}$ Aa + $\frac{1}{4}$ aa) + $\frac{1}{4}$ aa				$\frac{1}{4}$ h
.				.	.
.				.	.
.				.	.
.				.	.
F_∞	$\frac{1}{2}$ AA	+	$\frac{1}{2}$ aa	1	0

Cuando se consideran n pares de genes y m generaciones de autofecundación, la proporción (P) de plantas completamente homocigotas es dada por la fórmula:

$$P = \left[\frac{(2^m - 1)}{2^m} \right]^n$$

Considerando cinco genes independientes, después de cinco generaciones de autofecundación (F_5), el 85% de los individuos de la población serán homocigotas para todos los cinco loci.

El porcentaje de plantas homocigotas (P) también puede obtenerse por la fórmula:

$$P = [1 - (2^m - 1)]^n$$

Esta fórmula representa un binomio, en donde el primer término es 1 y el segundo término es (2^m-1) . Desarrollando este binomio, el exponente del primer término indica el número de loci heterocigotos y el exponente del segundo término indica el número de loci homocigotos.

Ejemplo: Para $n = 3$ y $m = 4$ (F_5), se tiene:

$$[1 + (2^4-1)]^3 = (1 + 15)^3$$

desarrollando el binomio se tiene:

$$1^3 (15)^0 + 3(1)^2 (15)^1 + 3 (1)^1 (15)^2 + (1)^0 (15)^3$$

Por lo tanto, se tiene:

- 1 Planta con los tres loci heterocigotos.
- 45 Plantas con dos loci heterocigotos y un homocigoto.
- 675 Plantas con un locus heterocigoto y dos loci homocigotos.
- 3.375 Planta con los tres loci homocigotos.

Sumando se tienen 4.096 plantas, de las cuales el 82,39% son completamente homocigotas.

Por otro lado, las autofecundaciones sucesivas también conducen a reducir la heterocigosis y aumentar sucesivamente la homocigosis, dando como resultado un gran número de líneas homocigotas diferentes. Con n genes en heterocigosis, el número posible de líneas es igual a 2^n .

La proporción de heterocigosis después de m generaciones de autofecundación es obtenida por la siguiente expresión:

$$P = \frac{1}{2^m}$$

Así, el porcentaje de heterocigosis en diferentes generaciones de autofecundación será:

F^2	=	$\frac{1}{2^1}$	=	0,5000	=	50,00 %
F^3	=	$\frac{1}{2^2}$	=	0,2500	=	25,00%
F^4	=	$\frac{1}{2^3}$	=	0,1250	=	12,00%
F^5	=	$\frac{1}{2^4}$	=	0,0625	=	6,25%
F_m	=	$\frac{1}{2^{m-1}}$	\Rightarrow	Tiende a ser cero		

Cuando se consideran varios loci en heterocigosis, la reducción de ésta es más lenta. Sin embargo, si se consideran 10 loci heterocigotos, después de diez generaciones de autofecundación se presenta más del 99% de homocigosis.

En el Cuadro 37 se presentan algunos datos numéricos relacionados con híbridos de progenitores que difieren en n loci.

Se puede observar que el número de combinaciones posibles es directamente proporcional al número de genes en segregación. En un programa de mejoramiento es prácticamente imposible manejar todas las combinaciones posibles; sin embargo, se debe procurar manejar poblaciones grandes en las generaciones iniciales y en generaciones avanzadas tratar de obtener un número adecuado de líneas puras para evaluación final. El número de líneas puras diferentes dependerá del número de loci heterocigotos n del progenitor original F_1 . Matemáticamente se presentarán 2^n combinaciones.

En la selección de un determinado genotipo se presentan una serie de limitaciones tales como: número de semillas que produce una planta, espacio necesario para evaluación y capacidad del mejorador para evaluar el material. Ejemplo: un híbrido original (F_1) con 10 loci heterocigotos puede producir $2^{10} = 1.024$ líneas diferentes.

Cuadro 37. Datos numéricos relacionados con híbridos de progenitores que difieren en n loci.

No. de loci	No. de gametos en F_1	Genotipos posibles en F_2	Población F_2 mínima perfecta	Fenotipos en F_2 con	
				Dominancia completa	Ausencia de dominancia y epistasia
1	2	3	4	2	3
2	4	9	16	4	9
5	32	243	1.024	3	243
10	1.024	59.049	1.084.576	1.024	50.049
20	1.048.576	3.486.784.401	1.099.511.627.776	1.048.576	3.486.784.401
21	2.097.151	10.460.353.203	4.398.046.511.104	2.097.152	10.460.353.203
m	2^n	3^n	4^n	2^n	3^n

En F_2 , el genotipo de cada una de esas 1.024 líneas aparecería solamente una vez en $4^{10} = 1.048.576$ plantas. Por lo tanto, si se quieren tener todas las líneas en F_2 se requiere manejar una población sumamente grande. Por esta razón, el fitomejorador procura mantener el alelo favorable en cada locus, independiente de la homocigosis, en las primeras generaciones [(la frecuencia de los genotipos con el alelo favorable a partir de la F_2 ($AA + Aa = 75\%$) es mayor que la frecuencia de los genotipos homocigotos para el alelo favorable ($AA = \frac{1}{4} = 25\%$)]. Así, el fitomejorador debe tratar de manejar un tamaño poblacional mínimo en las primeras generaciones, no excesivamente grande, que le permita seleccionar plantas con un alelo favorable, por lo menos en todos los loci segregantes. A medida que avanzan las generaciones de autofecundación, aumenta la posibilidad de obtener loci con alelos favorables.

En el Cuadro 38 se presentan los coeficientes de varianza aditiva (σ_A^2) entre y dentro de las líneas en diferentes generaciones de autofecundación. Se observa que a medida que avanza el proceso de autofecundación, la varianza aditiva aumenta entre las líneas y disminuye dentro de las líneas. En generaciones avanza-

das la (σ^2_A) entre las líneas es uno (1) y la (σ^2_A) dentro de las líneas es cero (0), En el Cuadro 39 se observan los cambios de la varianza aditiva (σ^2_A) y varianza de la interacción aditiva x aditiva (σ^2_{AA}) a medida que se avanza en generaciones de autofecundación. Igualmente en el Cuadro 40 se presentan los coeficientes de la varianza aditiva (σ^2_A) y de la varianza dominante (σ^2_D), entre y dentro de familias, a medida que se avanza en generaciones de autofecundación.

Cuadro 38. Coeficiente de varianza aditiva (σ^2_A) entre y dentro de líneas, en diferentes generaciones de autofecundación.

Generación	Varianza Aditiva (σ^2_A)		
	Entre líneas	Dentro de líneas	Total
F2	-	-	1/2
F3	1/2	1/4	3/4
F4	3/4	1/8	7/8
F5	7/8	1/16	15/16
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
F _n	$1 - (1/2)^{n-2}$	$(1/2)^{n-1}$	$1 - (1/2)^{n-1}$
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
Líneas homocigotas	1	0	1

Cuadro 39. Varianza aditiva (σ_A^2) y varianza de interacción aditiva x aditiva (σ_{AA}^2) en generaciones de autofecundación.

Generación	Varianzas		Total
	Entre familias	Dentro de familias	
F ₂	.	.	$1/2 \sigma_A^2 + 1/4 \sigma_{AA}^2$
F ₃	$1/2 \sigma_A^2 + 1/4 \sigma_{AA}^2$	$1/4 \sigma_A^2 + 5/16 \sigma_{AA}^2$	$3/4 \sigma_A^2 + 9/16 \sigma_{AA}^2$
F ₄	$3/4 \sigma_A^2 + 9/16 \sigma_{AA}^2$	$1/8 \sigma_A^2 + 13/64 \sigma_{AA}^2$	$1/2 \sigma_A^2 + 49/64 \sigma_{AA}^2$
F ₅	$7/8 \sigma_A^2 + 49/64 \sigma_{AA}^2$	$1/16 \sigma_A^2 + 29/256 \sigma_{AA}^2$	$15/16 \sigma_A^2 + 225/256 \sigma_{AA}^2$
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
F _∞	$\sigma_A^2 + \sigma_{AA}^2$	0	$\sigma_A^2 + \sigma_{AA}^2$

Cuadro 40. Coeficientes de varianza aditiva (σ_A^2) y de la varianza dominante (σ_D^2) entre y dentro de familias, en generaciones de autofecundación.

Generación	Varianza entre		Varianza dentro		Varianza total	
	σ_A^2	σ_D^2	σ_A^2	σ_D^2	σ_A^2	σ_D^2
F_2	1/2	1/4	-	-	1/2	1/4
F_3	1/2	1/16	1/4	1/8	3/4	3/16
F_4	3/4	3/64	1/8	1/16	7/8	7/64
F_5	7/8	7/256	1/16	1/32	15/16	15/256
F_6	15/16	15/1024	1/32	1/64	21/32	31/1024
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
F_n	$1-(1/2)^{n-2}$	$(1/2)^n-(1/2)^{2n-2}$	$(1/2)^{n-1}$	$(1/2)^n$	$1-(1/2)^{n-1}$	$(1/2)^{n-1}-(1/2)^{2n-2}$
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
F_∞	1	0	0	0	1	0

15.5.4. Manejo de segregantes

Las estrategias de manejo de las poblaciones segregantes normalmente no están estandarizadas. La adopción o la modificación de cualquiera de ellas está condicionada a los recursos y al tiempo disponible por el fitomejorador y principalmente a los objetivos de los cruzamientos.

Las poblaciones segregantes pueden ser manejadas mediante las siguientes estrategias:

- Genealógico o pedigrí
- Poblacional o masal.
- Retrocruzamiento.
- Descendencia de semilla única ó S.S.D y sus modificaciones.
- Selección recurrente.

15.6. Método genealógico o pedigrí

El método genealógico consiste en seleccionar plantas superiores, a partir de la generación F_2 y en generaciones segregantes sucesivas, conservando un registro de las relaciones padres-progenies. Estos registros sirven para decidir qué familias deben ser mantenidas y cuáles deben ser eliminadas (Figura 35).

El método genealógico comprende dos etapas fundamentales: Selección y cruzamiento de progenitores y manejo de materiales híbridos y segregantes; siendo esta segunda etapa la más demorada del método.

Generación F_1 : Se debe sembrar suficiente cantidad de semilla F_1 para obtener semilla F_2 en la cantidad deseada. Se debe guardar una reserva de semilla en el caso de un accidente o pérdida.

Generación F_2 : En esta generación comienza la segregación, posibilitando la primera oportunidad de selección:

- Se debe practicar selección rígida para caracteres de alta heredabilidad y moderada para caracteres de baja heredabilidad.
- Se deben eliminar plantas portadoras de genes mayores perjudiciales y después seleccionar aquellas que tengan las características de la nueva variedad.
- El vigor de muchas plantas F_2 puede depender de su heterocigosis, lo cual conlleva a seleccionar las más heterocigotas; sin embargo, la prueba de pro-genie puede clarificar esta situación.

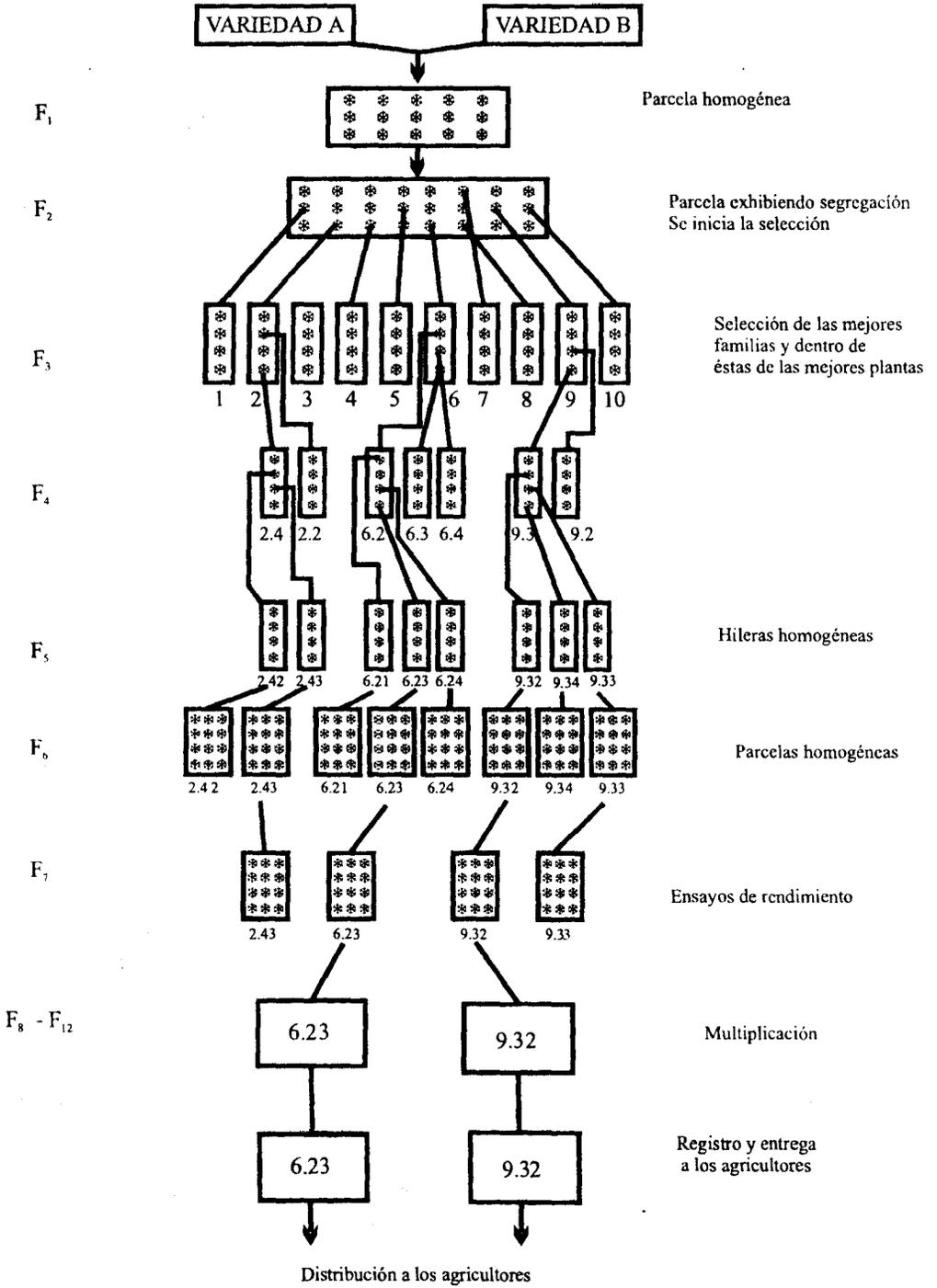


Figura 35. Esquema del método genealógico

- El tamaño de la generación F_2 depende del número de familias F_3 que es posible manejar. La relación entre el número de plantas F_2 y el número de familias F_3 varía entre 10:1 y 100:1. La mayor relación se usa en cruzamientos distantes.

Generación F_3 : Aquí aparecen las familias y sus diferencias. Cada familia debe tener suficientes plantas, generalmente se cultiva entre 10 y 30 plantas por familia. Se selecciona entre familias y dentro de familias. Como regla general, el número de individuos F_3 que se seleccionan no deben exceder el número de familias cultivadas en esta generación.

En F_3 se predice la potencialidad de los híbridos; si hay pocas familias prometedoras, se puede descartar el híbrido.

Generación F_4 : Se maneja de la misma forma que la F_3 , pero se debe hacer más énfasis en la selección entre familias. Aquí se debe reducir en forma drástica el número de familias, esto se puede hacer con base en la comparación visual entre ellas o con base en el registro que se ha venido llevando. En esta generación se puede comenzar a seleccionar para rendimiento u otros caracteres de baja heredabilidad.

Generación F_5 : Siembras con densidades comerciales. Algunos fitomejoradores cosechan en masa para obtener suficiente semilla para ensayos de rendimiento y calidad en la generación F_6 .

Generación F_6 y F_7 : El manejo es igual al de la generación F_5 . El objetivo principal de la selección en estas dos generaciones es la identificación de las mejores familias.

Cuando el número de familias se ha reducido suficientemente, se inician los ensayos de rendimiento y calidad. La evaluación final de las familias promisorias incluye:

- Eliminación de características indeseables que no hayan aparecido en generaciones anteriores.
- Ensayos de rendimiento y calidad.

- Incremento de semilla.
- Registro de la nueva variedad.
- Entrega al agricultor.

Cuando se efectúa selección en F_2 o en generaciones posteriores, generalmente surgen estas preguntas:

- ◆ ¿Con qué exactitud se puede predecir el comportamiento de las descendencias de una planta o una línea?
- ◆ ¿En qué momento del proceso de consanguinidad están los distintos caracteres agronómicos suficientemente fijados para permitir una selección eficaz?

El efecto del ambiente en el rendimiento de las plantas individuales es tan grande que sería poco eficiente seleccionar en la F_2 para rendimiento. Sin embargo, es posible efectuar una selección efectiva para resistencia a enfermedades u otros caracteres de alta heredabilidad.

Los estudios publicados hasta hoy indican que los ensayos de las líneas F_3 permiten una selección suficientemente efectiva entre las líneas, para los caracteres de heredabilidad moderada.

Se propone que la selección para rendimiento se realice en generaciones posteriores a la F_4 . Sin embargo, el mejorador debe conocer los caracteres morfológicos y fisiológicos de las buenas variedades. La mayoría de las decisiones se basan en una rápida valoración visual más que en mediciones exactas.

El método genealógico o pedigrí presenta las siguientes ventajas:

- Permite al mejorador ejercitar su habilidad en la selección y tener un conocimiento genético más amplio del material segregante.
- Permite descartar genotipos indeseables y concentrar sus esfuerzos en aquellos genotipos de importancia; por esto es un método muy usado en hortalizas y frutales.
- Permite cultivar menor número de plantas dentro de cada cruzamiento.
- Permite estudiar la herencia de los diferentes caracteres.
- Permite llevar un registro genealógico del comportamiento del material en cada generación.

El método genealógico presenta las siguientes desventajas:

- Exige tiempo, esfuerzo y recursos en la toma de datos de la genealogía (esta es la principal debilidad del método),

- Usa menos la variación genética (segregación transgresiva) resultante del cruzamiento,
- Se pueden descartar genotipos buenos, para caracteres cuantitativos, en generaciones tempranas,
- A menudo se acumula mucho material, el cual no puede ser evaluado y
- No proporciona una pista segura que se pueda volver a seguir para obtener la misma variedad, por repetición del mismo cruzamiento.

15.7. Método poblacional o masal

En el método poblacional los híbridos son cultivados mezclados en una sola población y no hay necesidad de hacer anotaciones de la genealogía de los individuos (Figura 36).

La generación F_2 se siembra en una parcela suficientemente grande como para acomodar varios centenares o aun millares de plantas. Las densidades de siembra y las prácticas de cultivo son las mismas de las siembras comerciales.

La cosecha se hace en forma masal y la semilla se usa para sembrar una parcela similar el siguiente semestre, repitiéndose este procedimiento tantas veces como el mejorador lo desee.

Durante el período de propagación masal, la selección natural puede cambiar la frecuencia génica en la población, particularmente si el método se practica durante un buen número de generaciones. El fitomejorador puede, además, hacer selección artificial cuando lo estime conveniente.

El período de propagación de la población como un todo termina en la generación F_6 o F_8 , haciéndose una selección de plantas individuales deseables. Estas selecciones se conducen como familias, y se las evalúa como en el método genealógico.

El uso más frecuente del método poblacional es para la obtención de líneas homocigotas con un mínimo de esfuerzo y de costo. Cuando el objetivo principal es lograr la homocigosis, la duración del período de mezcla depende de las características genéticas del carácter. No debe olvidarse que el porcentaje promedio de homocigosis, bajo autofecundación, es bastante alto hacia la generación F_6 y se aproxima al 100% en la generación F_{10} , aun para casos en que esté segregando un número considerable de genes.

Cuando el método se usa por tiempo corto, la selección natural obra principalmente sobre individuos heterocigotos para muchos pares de genes. Desafortuna-

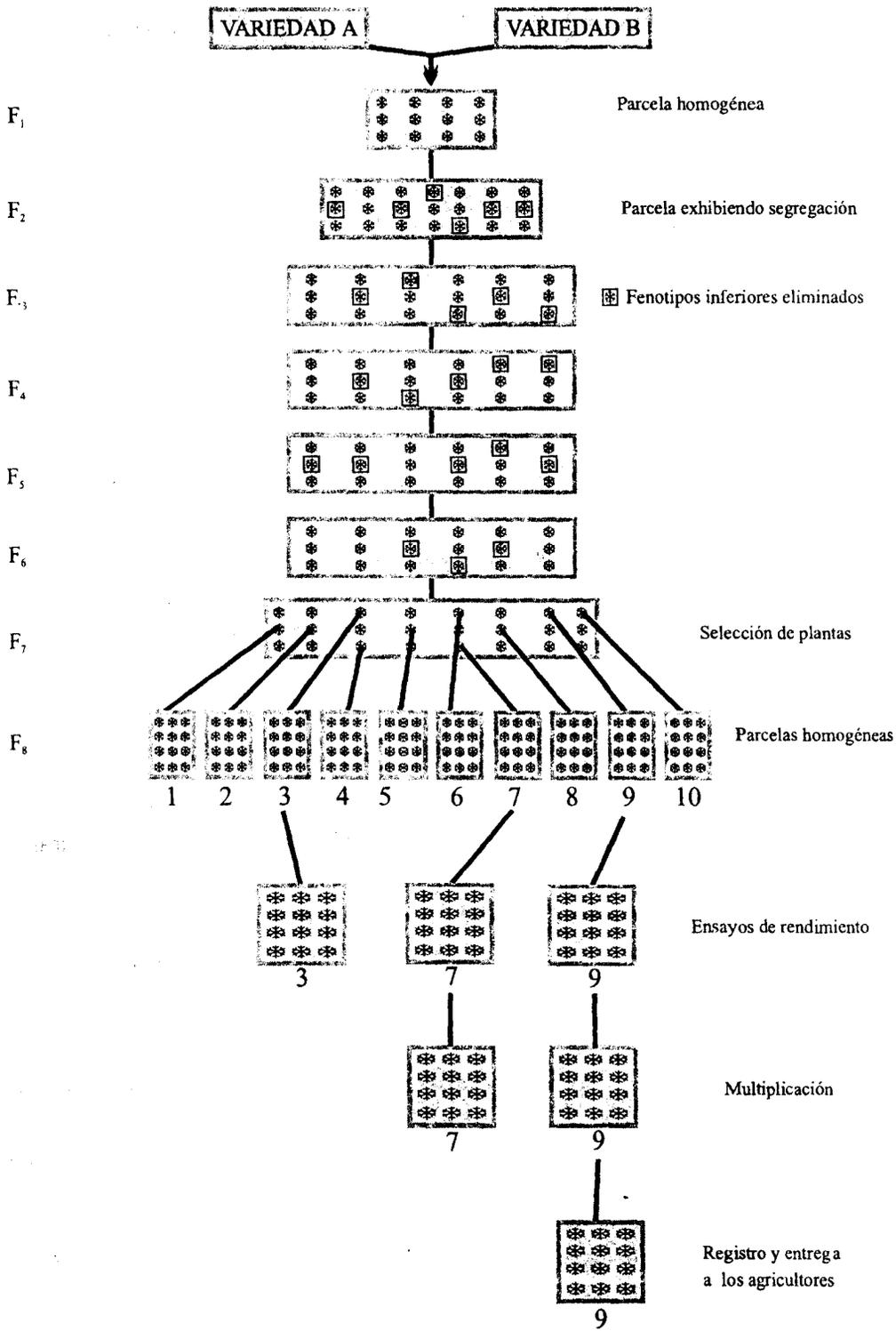


Figura 36. Esquema del método poblacional o masal

damente cuando la población llega a un estado de homocigosis casi completa, parece que la selección natural deja de ser efectiva precisamente cuando debiera serlo para obrar sobre las líneas homocigotas.

Si esto es cierto, la efectividad de la selección natural no es muy grande y por lo tanto es deseable seleccionar más plantas en la F_6 , para evaluar en surcos de progenie en forma similar al método genealógico.

El método poblacional incluye básicamente tres etapas:

- Selección de progenitores y cruzamiento entre ellos.
- Período de propagación como un todo que, generalmente, es terminado en la generación F_6 o F_8 , donde una alta proporción de las plantas se encuentra en homocigosis para la mayoría de los caracteres observables.
- Selección de plantas individuales deseables en la población. Estas selecciones son conducidas como familias, en forma similar al método genealógico.

En una parcela masal típica se espera que muchos genotipos estén en competencia. Los mejores genotipos se incrementarán rápidamente durante varias generaciones y los más pobres serán eliminados rápidamente.

Cuando dos o más genotipos compiten en una parcela suficientemente grande, la supervivencia depende de dos factores: el número (no el peso) de semillas que cada genotipo produce y la proporción de semillas que alcanza la madurez y que producen progenie.

Existen evidencias que indican que la selección natural ejerce fuertes presiones selectivas en poblaciones híbridas masales, especialmente para características relacionadas con la adaptación. En características como la resistencia a enfermedades, las presiones son frecuentemente naturales y por lo tanto hay oportunidades para practicar selección, con el fin de llevar la población hacia tipos resistentes y deseables agronómicamente. Los genotipos indeseables deben ser eliminados.

A continuación se presenta una comparación entre el método genealógico y el masal o poblacional:

Genealógico	Masal o poblacional
• La selección comienza en la F_2 .	• La selección comienza en F_5 - F_6 .
• Más caro, más trabajoso.	• Más barato, más simple.
• Cultiva menor número de plantas	• Cultiva mayor número de plantas

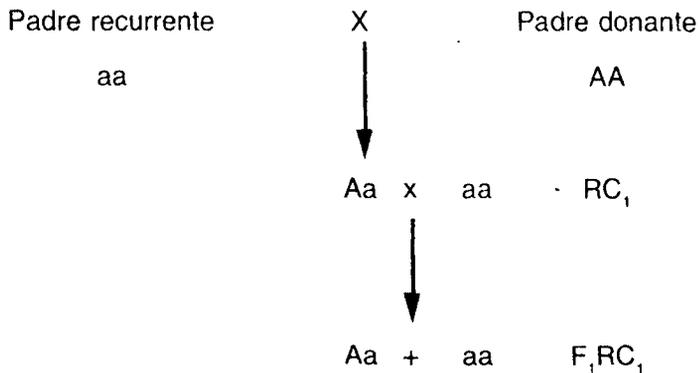
Continuación

Genealógico	Masal o poblacional
<ul style="list-style-type: none"> • Más rápido. • Explora menos la variabilidad del cruzamiento. • El mejorador se familiariza con la variabilidad genética. • Sirve para estudio de herencia. • Más adecuado para combinación entre dos variedades. • No se pueden manejar muchos cruzamientos. 	<ul style="list-style-type: none"> • Más demorado. • Explora más la variabilidad del cruzamiento. • Menos familiarizado. • No sirve. • Más adecuado para segregación transgresiva. • Se pueden manejar más cruzamientos.

15.8. Método del retrocruzamiento

El método del retrocruzamiento, propuesto por Harland y Pope (1922), constituye una forma precisa de mejorar variedades que son sobresalientes para un buen número de características pero que son deficientes para una o unas pocas. Es un método muy utilizado para incorporar resistencia a determinadas enfermedades, en variedades cuya susceptibilidad puede comprometer la estabilidad de la producción.

Como su nombre lo indica, el método hace uso de una serie de cruzamientos repetidos entre la progenie híbrida y la variedad que se va a mejorar (padre recurrente) y durante la cual la característica para la que se busca mejoramiento es mantenida mediante selección.



En el ejemplo anterior y al final del proceso, el gen que se ha transferido, a diferencia de los otros, está en estado heterocigoto. La autofecundación después del último retrocruzamiento producirá homocigosis para este gen o genes transferidos, y así, después de completar el proceso, se tendrá una variedad con la adaptación, capacidad de rendimiento y calidad del padre recurrente, pero superior a éste en la característica particular para la cual se hizo mejoramiento.

Los requisitos para efectuar retrocruzamiento son los siguientes:

- Tener una variedad bien adaptada y apropiada en cuanto a rendimiento y calidad (padre recurrente) pero que carece de algunos pocos caracteres que pueden ser fácilmente transferidos de otra u otras variedades (padre donante).
- Tener una variedad o variedades que posean los caracteres requeridos por el padre recurrente.
- El gen o genes que se transfieren del padre donante deben manifestar alta expresividad o de lo contrario el retrocruzamiento es poco eficiente.
- El genotipo del padre recurrente debe ser recobrado en un número razonable de retrocruzamientos (seis como máximo).
- El carácter se debe manifestar fenotípicamente, con alta penetración, de tal manera que pueda seleccionarse fácilmente en cada retrocruzamiento.

Además de esto se debe tener en cuenta que el padre recurrente no está constituido por una sola línea pura, probablemente está constituido por muchas líneas puras bastante relacionadas entre sí. Por esto se debe usar un número suficiente de plantas del padre recurrente para tener seguridad de que el tipo mejorado por retrocruzamiento tendrá las mismas características agronómicas básicas de su predecesor.

Procedimiento:

1. Cuando el carácter que se va a transferir es dominante, no es necesario ir hasta la F_2 para hacer el retrocruzamiento porque su genotipo Aa se manifiesta en la F_1 . Ejemplo:

Tomate variedad Chonto: Padre recurrente, adaptada al Valle del Cauca, agrónomicamente deseable, de gran aceptación pero susceptible a nematodos (mi mi).

Tomate variedad Rossol: Padre donante, variedad no adaptada a condiciones del Valle, pero resistente a nematodos (Mi Mi).

En la Figura 37 se puede observar el procedimiento para transferir un gen dominante (Mi Mi), en tomate.

· Cuando el carácter que se va a transferir es recesivo, es necesario ir hasta la F₂ para luego hacer retrocruzamiento hacia el padre recurrente. Ejemplo:

Tomate variedad Chonto: Padre recurrente, adaptada al Valle del Cauca, agrónomicamente deseable, pero de crecimiento indeterminado (Sp Sp).

Tomate variedad Many: Padre donante, no adaptada, pero de crecimiento determinado sp sp.

En la Figura 38 se puede observar el procedimiento para transferir un gen recesivo (sp sp) en tomate.

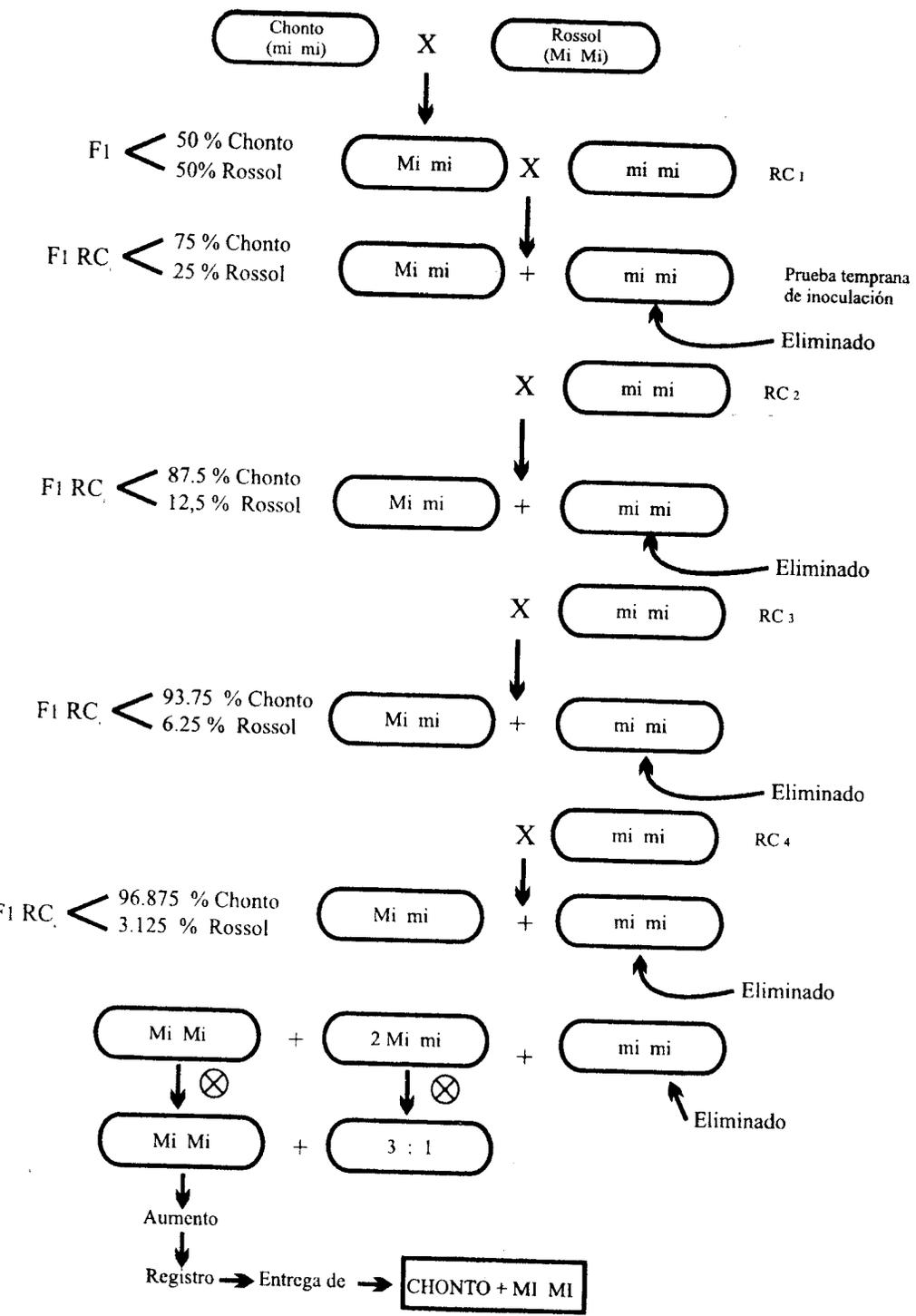


Figura 37. Esquema del retrocruzamiento para transferir un gen dominante (MiMi), en tomate

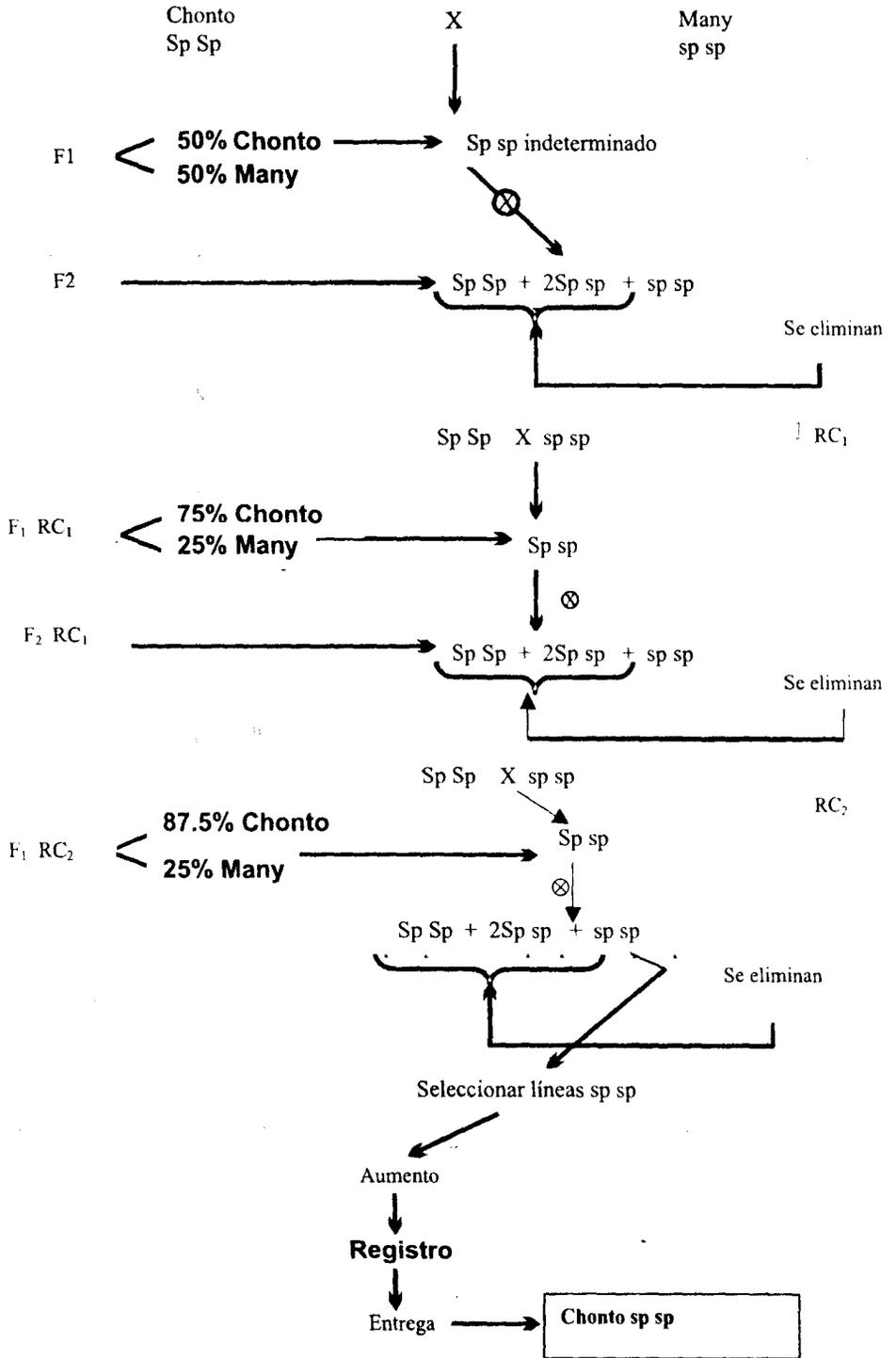


Figura 38. Esquema de retrocruzamiento para transferir el gen recesivo (*sp sp*), en tomate

El método es fácil de aplicar en especies autógamas, especialmente cuando se va a transferir un carácter que depende de un par de genes. Sin embargo, es esencial trabajar con un alto número de plantas del padre recurrente y realizar al menos 1 ó 2 retrocruzamientos, para recuperar la variabilidad de ese padre.

En alógamas hay que evitar la endogamia, por tanto hay que contar con una población representativa, de frecuencia génica característica de dicha variedad. Por ejemplo, en alfalfa se usan 200 plantas del padre recurrente.

El retrocruzamiento se ha utilizado mucho para obtener variedades resistentes a enfermedades. Sin embargo, resulta adecuado también para modificar caracteres morfológicos, características de color y caracteres cuantitativos dependientes de pocos genes, como la precocidad, altura de planta y tamaño y forma de semilla.

En realidad, el método puede utilizarse para modificar cualquier carácter que tenga una heredabilidad elevada.

El uso del retrocruzamiento para transferir caracteres controlados por numerosos genes depende casi que exclusivamente de la habilidad del mejorador para seleccionar ese carácter. Sin embargo, para incrementar las posibilidades de transferencia se puede usar la metodología conocida como retrocruzamiento recurrente (Figura 39). Que es una estrategia de retrocruzamientos independientes para manejar mejor ese problema.

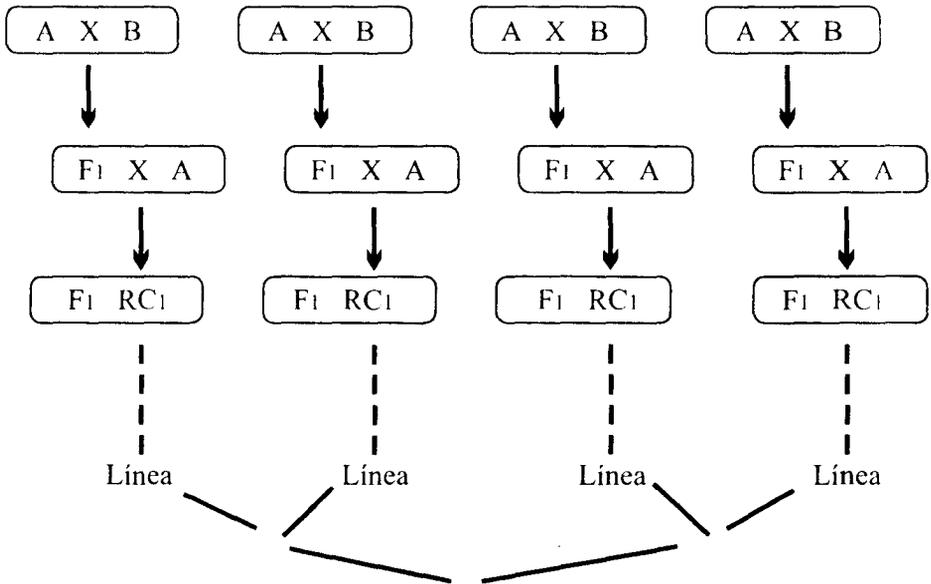


Figura 39. Esquema del retrocruzamiento recurrente.

El retrocruzamiento también puede utilizarse en el mejoramiento de plantas alógamas. Cuando se usa el retrocruzamiento más selección, se aligera la recuperación del padre recurrente. Se dice que tres retrocruzamientos más selección equivalen a seis retrocruzamientos.

En el retrocruzamiento se puede prever el resultado final y no se necesita evaluar el material en ensayos de rendimiento y estabilidad.

El retrocruzamiento se lo puede realizar fuera de la región del cultivo o en invernaderos donde se acelera mucho el proceso.

Aspectos genéticos importantes del retrocruzamiento

1. Con el retrocruzamiento se obtienen individuos homocigotos con la misma velocidad que en la autofecundación, de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$\text{Plantas homocigotas} = \left(\frac{(2^m - 1)}{2^m} \right)^n$$

Donde: m = generaciones de retrocruzamientos

n = número de genes que controlan el carácter

También se puede utilizar el binomio $[1 + (2^m - 1)]^n$ para estimar la proporción de plantas homocigotas.

Ejemplo:

Si $m = 6$ generaciones de retrocruzamiento

$n = 21$ pares de alelos

$$\text{Plantas homocigotas} = \left(\frac{2^6 - 1}{2^6} \right)^{21} = 0,7183 \text{ ó } 71,83\%$$

El 71.83% de los individuos, en el RC_6 se espera sean homocigotos para 21 loci.

2. Con selección en cada generación de retrocruzamiento se puede acelerar la recuperación del progenitor recurrente. La selección es deseable sólo en las tres primeras generaciones de retrocruzamiento, después se torna inefectiva.

3. Para romper ligamientos indeseables, el retrocruzamiento es más efectivo en comparación con la autofecundación o el cruzamiento entre hermanos:

3.1 Con el retrocruzamiento:

Padre recurrente

Padre donante

aB
aB

A b
A b

x



F₁ aB
A b

aB
aB

(RC₁)

x



F₁RC₁

Donde: A = gen deseable

b = gen indeseable

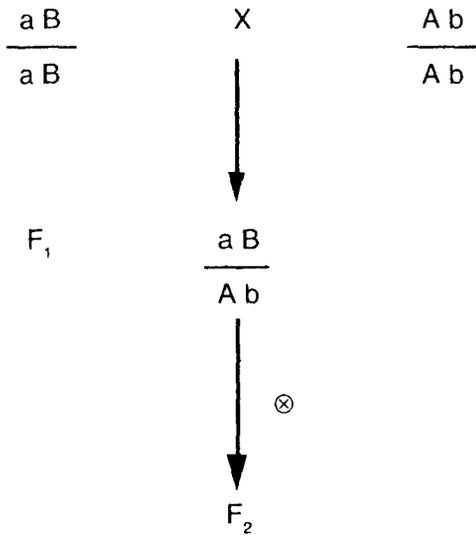
Si se asume una recombinación de $c = 0.10$, se tiene:

	♂				
♀	a B	Ab	AB	ab	
	(0.45)	(0.46)	(0.05)	(0.05)	
aB	aB/aB	Ab/aB	AB/aB	ab/aB	
	(0.45)	(0.45)	(0.05)	(0.05)	

- Gametos parentales: 0.45 aB
0.45 Ab
- Gametos recombinantes: 0.05 AB
0.05 ab
- Los genotipos aB / aB y ab /aB se eliminan porque carecen del gen A.

- Se seleccionan los genotipos Ab / aB y AB / aB , ($0.45 + 0.05 = 0.50$) porque contienen el gen deseado A.
- Frecuencia del gen indeseable b: $f(b) = \frac{1}{2}(0.45) + 0(0.05) = 0.45$
- En F_1RC_1 la frecuencia del gen indeseable b es 45% y la frecuencia del gen B es 55%.

3.2 Con autofecundación:



		0.45	0.45	0.05	0.05
♀	♂	aB	Ab	AB	ab
	0.45 a B	*	$(0.45)^2$	0.45×0.05	*
0.45 A b	$(0.45)^2$	$(0.45)^2$	0.45×0.05	0.45×0.05	
0.05 A B	0.45×0.05	0.45×0.05	$(0.05)^2$	$(0.05)^2$	
0.05 a b	*	0.45×0.05	$(0.05)^2$	*	

* Eliminados por carecer del gen A = $4/16 = 25\%$

$$\text{Población seleccionada} = 12/16 = 75\%$$

Frecuencia del gen indeseable \underline{b} en F_2 es igual a:

$$f(b) = 1/2(0.45)^2 + 1/2(0.45)^2 + (0.45)^2 + 0.45 \times 0.05 + 1/2(0.45 \times 0.05)$$

$$\frac{+ 1/2(0.45 \times 0.05) + 1/2(0.05)^2 + 0.45 + 0.05 + 1/2(0.05)^2}{0.75}$$

$$f(b) = 63\%$$

Comparando los resultados anteriores se puede observar que en RC_1 la $f(b) = 45\%$ y en F_2 la $f(b) = 63\%$, lo que demuestra que el retrocruzamiento favorece más el rompimiento de ligamientos en comparación con la autofecundación.

La probabilidad de eliminar un gen indeseable, ligado a un gen deseable, está dada por la ecuación:

$$1 - (1-p)^{m+1}$$

Donde p es la cantidad de recombinación entre los genes ligados y m es el número de retrocruzamientos. Por ejemplo, si la cantidad de recombinación es 0.10, la probabilidad de eliminar un gen indeseable, sin selección, durante cinco retrocruzamientos sería:

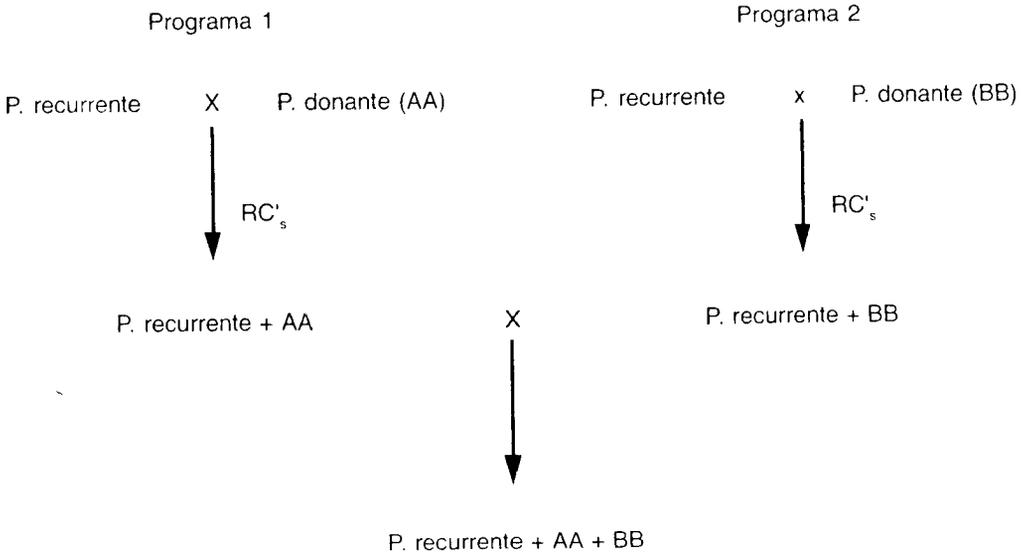
$$1 - (1-0.10)^{5+1} = 0.47$$

En el Cuadro 41 se puede observar el efecto del ligamiento sobre la probabilidad de eliminar un gen indeseable (b) ligado a un gen deseable (A).

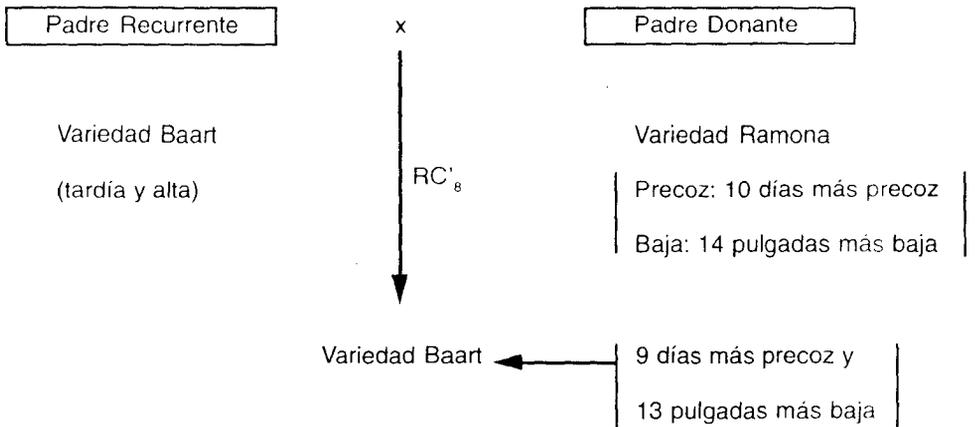
Cuadro 41. Efecto del ligamiento sobre la probabilidad de eliminar un gen indeseable (b) ligado a un gen deseable (A).

% de recombinación	Probabilidad para eliminar el gen indeseable	
	Con cinco retrocruzamientos	Con cinco autofecundaciones
0.50	0.98	0.50
0.20	0.74	0.20
0.10	0.47	0.10
0.02	0.11	0.02
0.01	0.06	0.01
0.001	0.006	0.001

4. Cuando se quieren transferir varios genes en programas de retrocruzamiento, es aconsejable transferir cada uno de estos genes en programas de retrocruzamientos separados. Ejemplo:



5. El retrocruzamiento se lo puede utilizar en la transferencia de caracteres cuantitativos de alta heredabilidad. Ejemplo:



6. Número total de plantas necesarias en los programas de retrocruzamiento.

Sedcole (1977) desarrolló un modelo para estimar el número de plantas que poseen los genes deseables en los programas de retrocruzamientos.

$$n = \frac{[2(r - 0.5) + z^2(1 - q)] + z[z^2(1 - q)^2 + 4(1 - q)(r - 0.5)]^{1/2}}{2q}$$

Donde:

n = número total de plantas necesarias.

r = número requerido de plantas que poseen los genes deseables.

p = probabilidad para recuperar el número requerido de plantas con los genes deseables.

q = frecuencia de plantas con los genes deseables.

z = valor que es función de la probabilidad (p).

Ejemplo: asumir que r = 15, q = 1/64 y p = 0.95 (z = 1.645)

$$n = \frac{[2(14.5) + (1.645)^2 \left(\frac{63}{64}\right)] + 1.645 \left[(1.645)^2 \left(\frac{63}{64}\right)^2 + 4 \left(\frac{63}{64}\right) (14.5) \right]^{1/2}}{2(1/64)}$$

n = 1420

7. Recuperación promedia de genes del padre recurrente, en un programa de retrocruzamiento. En el Cuadro 42 se puede observar la recuperación del padre recurrente a medida que se avanza en generaciones de retrocruzamiento.

Cuadro 42. Recuperación promedia de los genes del padre recurrente.

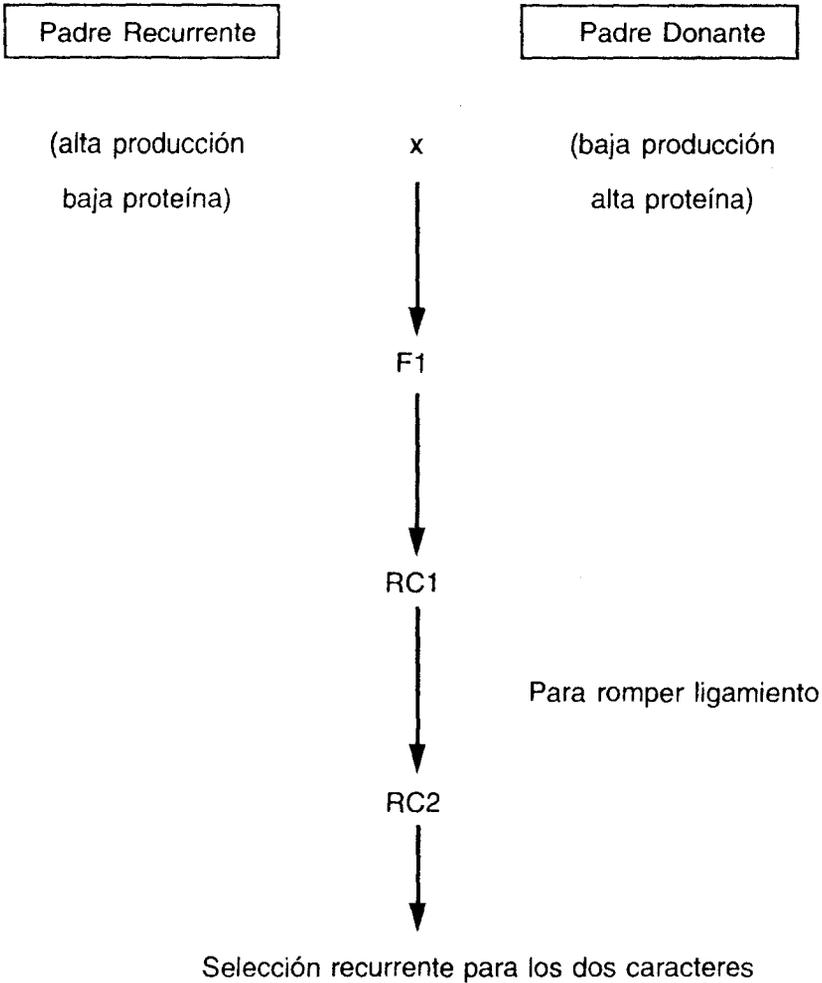
Generación	(% del padre)	
	Recurrente	Donante
F ₁	50,000	50,000
F ₁ RC ₁	75,000	25,000
F ₁ RC ₂	87,500	15,500
F ₁ RC ₃	93,750	6,250
F ₁ RC ₄	96,875	3,1250
F ₁ RC ₅	98,4375	1,5625

8. Porcentaje de plantas homocigotas del padre recurrente, en diferentes generaciones de retrocruzamiento, de acuerdo con el número de genes que se están transfiriendo. En el Cuadro 43 se puede ver la proporción de plantas homocigotas para los alelos del padre recurrente, en diferentes generaciones de retrocruzamiento.

Cuadro 43. Porcentaje de plantas homocigotas para los alelos del padre recurrente, en diferentes generaciones de retrocruzamiento.

Número de genes que se transfieren	Generación de retrocruzamiento					
	1	2	3	4	5	6
1	50	75	88	94	97	98
2	25	56	77	88	94	97
5	3	24	51	72	85	92
10	0.1	6	26	52	73	85

9. El retrocruzamiento se puede utilizar para romper ligamientos entre caracteres cuantitativos correlacionados negativamente. Ejemplo: producción y cantidad de proteína.



15.9. Variedades multilineales

Según Borlaug (1958), las variedades multilineales son resultantes de la mezcla de líneas isogénicas, producidas por retrocruzamientos independientes, a partir de variedades altamente difundidas, las cuales difieren apenas por un único gen de resistencia a enfermedades.

Las líneas componentes de la variedad multilineal deben presentar bastante diversidad genética en cuanto a resistencia, pero a la vez deben ser lo suficiente-

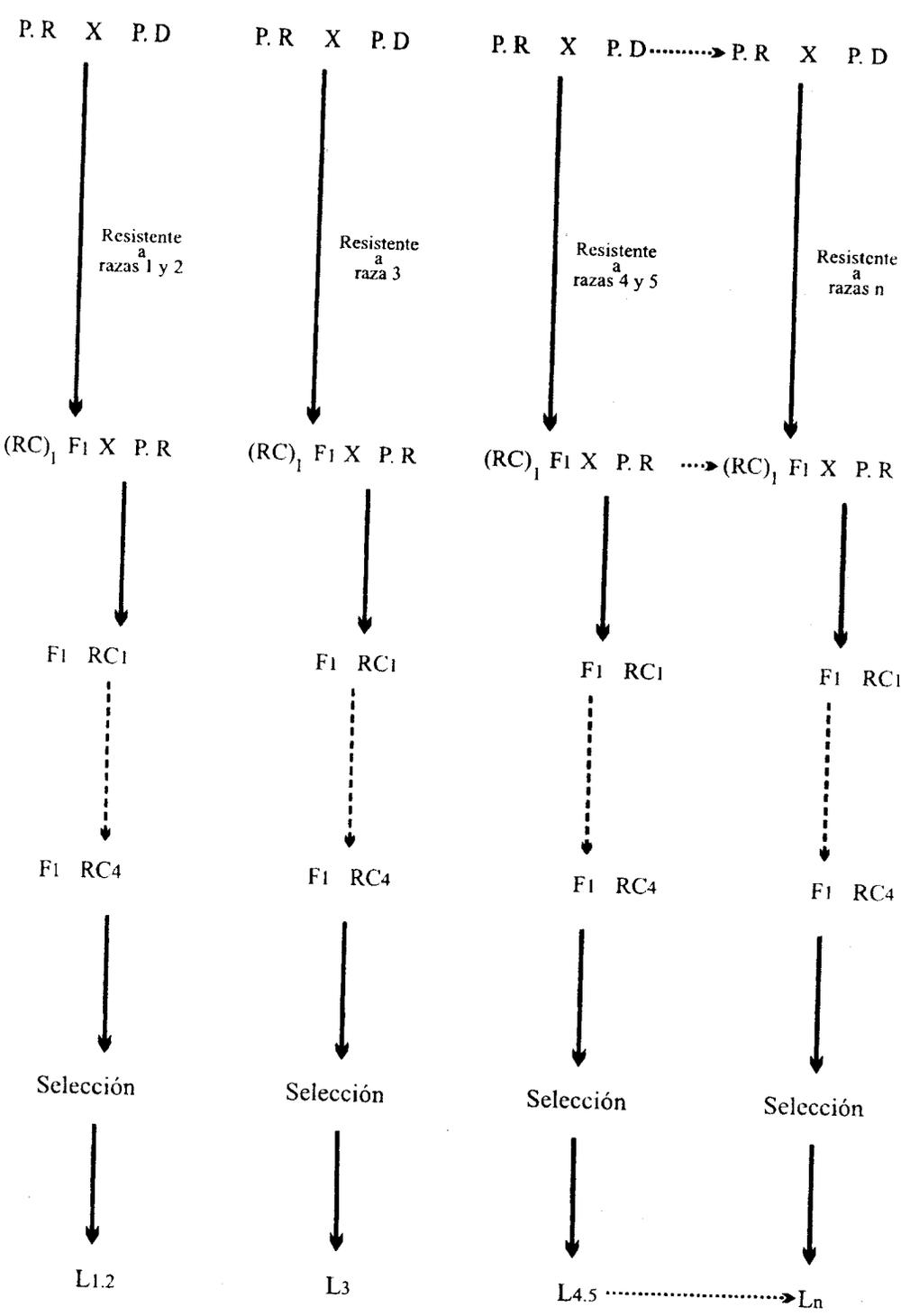
mente uniformes en sus aspectos agronómicos, que las hagan compatibles en la mezcla.

Las variedades multilineales operan de dos maneras sobre el control de epidemias:

1. Actúan sobre el desarrollo de las epidemias, como lo hace una variedad con resistencia vertical u horizontal, pues la mezcla de plantas resistentes y susceptibles reducen el inóculo inicial efectivo y crean barreras que rebajan la tasa de incremento de la enfermedad.
2. Actúan estabilizando las razas del patógeno: mientras más genes de virulencia adquiera una raza, mayor será su ventaja reproductiva, pues podrá atacar más hospedantes, pero esta ventaja parece ser reducida por la llamada presión estabilizadora que opera contra razas complejas cuando ataca hospedantes de genotipo simple.

El procedimiento para producir variedades multilineales es el siguiente:

1. *Selección del padre recurrente.* Debe corresponder a la mejor variedad o línea que comercialmente se esté utilizando. Generalmente se selecciona por alto rendimiento promedio.
2. *Selección del padre donante.* Serían las variedades o líneas que en lo posible sean resistentes a muchas razas conocidas del patógeno. Los padres donantes, generalmente, son genotipos desadaptados, muchas veces se refiere a especies silvestres. La resistencia del padre donante es determinada por la reacción a varias razas del patógeno.
3. *Evaluación de la resistencia durante el retrocruzamiento.* Las isolíneas tienen padres donantes diferentes y son desarrolladas por programas de retrocruzamientos independientes que tienen lugar en forma simultánea. Probablemente los genes para resistencia son diferentes en todas las isolíneas. La única forma para probar que los genes de resistencia han sido transferidos es probar esa resistencia mediante inoculaciones artificiales.



Varietal multilineal = L_{1,2} + L₃ + L_{4,5} + + L_n

Figura 40. Esquema del método para producir variedades multilineales.

Otra forma para probar la resistencia es mediante el uso de una raza probadora simple. La raza probadora es aquella a la cual el padre recurrente es susceptible pero el padre donante es resistente. Ejemplo: si el padre recurrente es susceptible a la raza 9 y el padre donante es resistente, entonces esta raza podría ser probadora. Esta raza se usa hasta que el programa de retrocruzamiento haya terminado.

4. El número de retrocruzamientos depende de:

- Necesidad de que las isolíneas se parezcan al padre recurrente.
- Parecido entre el padre recurrente y el padre donante.
- Cantidad de pruebas de las líneas antes de comercializarse.
- Tres retrocruzamientos generalmente son necesarios si las líneas provenientes de cada retrocruzamiento son evaluadas para rendimiento y cuatro retrocruzamientos cuando éstas no son evaluadas antes de formar la mezcla.

5. Evaluación de las líneas después del retrocruzamiento.

Las variedades multilineales presentan las siguientes ventajas:

- Constituyen un mecanismo útil para controlar epidemias.
- La resistencia otorgada por estas variedades tiene características de horizontalidad.
- Posibilita la ampliación de la vida útil de los genes para resistencia.
- Aumenta la estabilidad de los materiales al disminuir los riesgos de ocurrencia de una enfermedad.
- El incremento de la población del patógeno disminuye considerablemente.

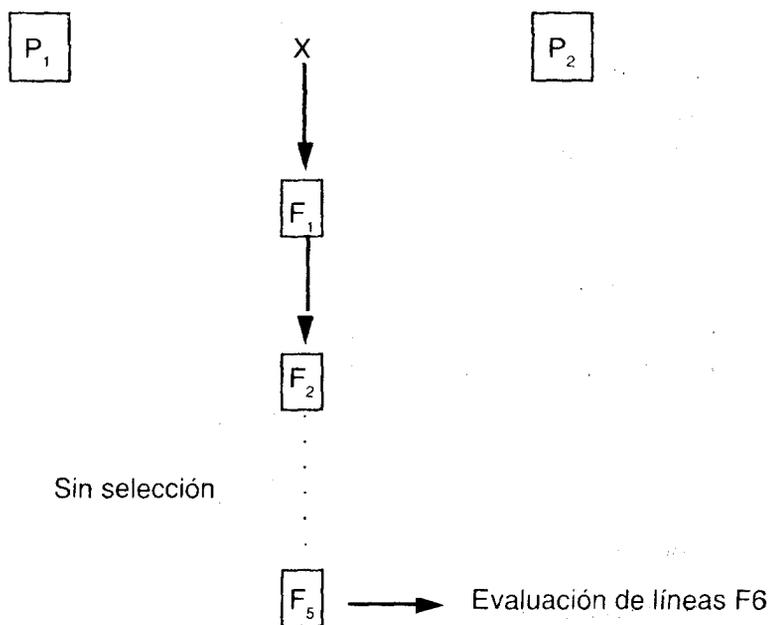
Las variedades multilineales presentan las siguientes desventajas:

- No son recomendables para cultivos perennes o arbóreos, donde el uso de la resistencia horizontal sería más adecuado.
- En términos del fitomejoramiento, es un método conservador, ya que está limitado al progenitor recurrente empleado. Si el padre recurrente se torna obsoleto para algunas características agronómicas, lógicamente la variedad multilineal se tornaría también obsoleta. Fitopatológicamente puede ser un método progresista.
- Es un método costoso.
- Requiere la utilización de genes fuertes para resistencia, los cuales no siempre están disponibles.

- Se requiere establecer un sistema permanente de vigilancia tanto sobre los genes de resistencia en la población hospedera, como sobre los genes de virulencia en la población del patógeno.

15.10. Método de la descendencia de semilla única o S.S.D.

Este método, también llamado poblacional modificado o "Single Seed Descent" (S.S.D.), propuesto por Goulden en 1939, consiste básicamente en avanzar cada planta F_2 por medio de una semilla única, hasta alcanzar cierto grado de homocigosis y luego efectuar selección entre líneas. Así, de cada planta F_2 proveniente de un determinado cruzamiento, se toma al azar una semilla única para avanzar a la siguiente generación. Se repite el proceso con la generación F_3 y F_4 . A partir de la generación F_5 o F_6 , en lugar de tomar una semilla por planta se cosechan plantas individuales, que serán sembradas en surcos individuales separadamente (planta x surco) y evaluadas para características agronómicas deseables. Los surcos seleccionados serán evaluados posteriormente en ensayos de producción. Este método, actualmente, es el más utilizado en especies autógamas.



El S.S.D. es un método de mejoramiento porque avanza las generaciones segregantes hasta lograr homocigosis y en la etapa final efectúa selección para alterar las frecuencias génicas de la población.

El procedimiento tal como fue propuesto es el siguiente:

1. Cultivo de plantas F_2 (S_0). Se cosecha una semilla por planta de todas y cada una de las plantas F_2 . La generación F_2 puede ser originada a partir de un cruzamiento simple, triple, doble o múltiple. En cada generación es necesario conservar cierta cantidad de semilla como material de reserva.
2. Cultivo de plantas F_3 (S_1). Se cosecha una semilla por planta de todas y cada una de las plantas F_3 .
3. Cultivo de plantas F_4 (S_2). Se cosecha una semilla por planta de todas y cada una de las plantas F_4 .
4. Cultivo de plantas F_5 (S_3). En esa generación se procede a abrir las progenies. Se cosechan plantas individuales que originarán la semilla F_6 .
5. Cultivo de progenies F_6 . Usando el método planta x surco. Se seleccionan las mejores líneas F_6 . De cada línea seleccionada se toma una muestra para pasar a la siguiente generación.
6. Ensayos preliminares de rendimiento, registro y entrega de la nueva variedad.

Las ventajas del método son las siguientes:

- Permite alcanzar la homocigosis en condiciones artificiales tales como casa de mallas, invernaderos o en regiones diferentes donde el material va a ser usado. Con esta metodología se pueden hacer 3-4 generaciones de autofecundación por año y así ganar mucho tiempo en la producción de material mejorado.
- En este método el tamaño efectivo poblacional (N_e) es dos veces más grande que el tamaño efectivo del método poblacional o masal. Esta es una gran ventaja del método ya que permite trabajar con tamaño efectivo superior al de otros métodos, debido a la menor área ocupada por este método.
- Para caracteres de baja heredabilidad, el método S.S.D. es muy ventajoso, porque permite trabajar con poblaciones efectivas mayores. Cuando se utilizan poblaciones pequeñas es mejor trabajar con el método genealógico.
- El método S.S.D. permite romper ligamientos debido a que trabaja con poblaciones grandes.
- La variabilidad genética entre progenies es mayor que en el método genealógico. Esta ventaja es muy perceptible a partir de la generación F_6 .

Las bases genéticas del método S.S.D. son las siguientes:

- En términos de componentes de varianza, el método S.S.D. corresponde al método poblacional; pero en términos de metodología el S.S.D. es parecido al método genealógico.
- En el método S.S.D. generalmente se abren las progenies en la generación F_4 porque en ésta predominan las varianzas aditivas (σ^2A) y aditiva x aditiva (σ^2AA). Además porque existe una alta correlación entre la generación F_4 y el material final.
- Cuando se trabaje con caracteres de baja heredabilidad (menor de 25%) es aconsejable usar el método S.S.D. Con caracteres que posean heredabilidad entre 25 -50% es aconsejable usar el método poblacional. Con caracteres entre 50-75% es aconsejable usar el método genealógico, teniendo en cuenta el número de líneas producidas.

Casali y Tigchelaar (1975) compararon los métodos genealógicos y el S.S.D., teniendo en cuenta la frecuencia de líneas superiores producidas. Encontraron que lo mejor es conducir por pedigrí hasta la generación F_3 (efectuar selección para caracteres de alta heredabilidad), luego conducir F_4 y F_5 por S.S.D y en F_6 o F_7 efectuar selección entre líneas (para caracteres de baja heredabilidad). En la Figura 42 se puede observar esquemáticamente la estrategia usada por los mencionados investigadores.

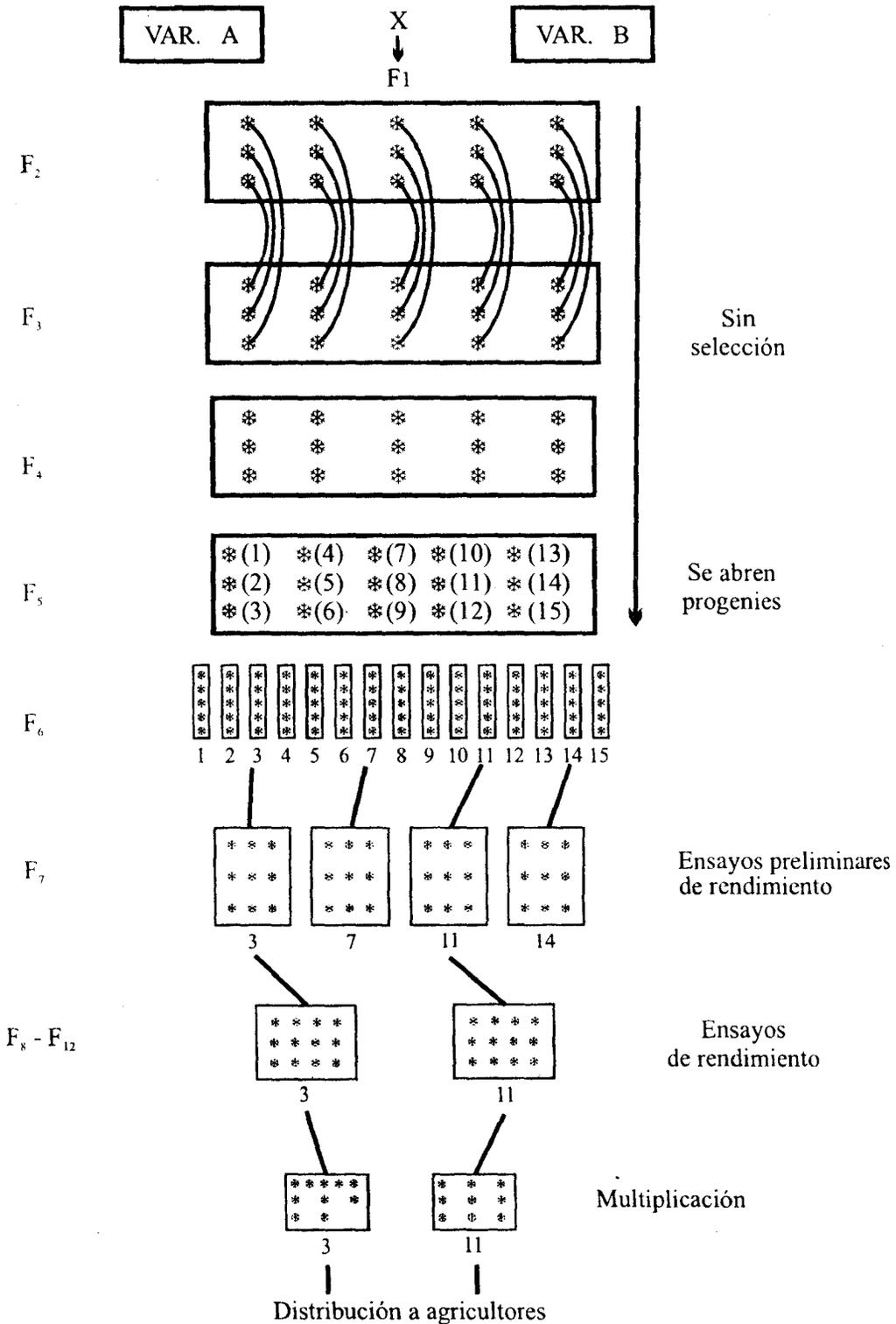
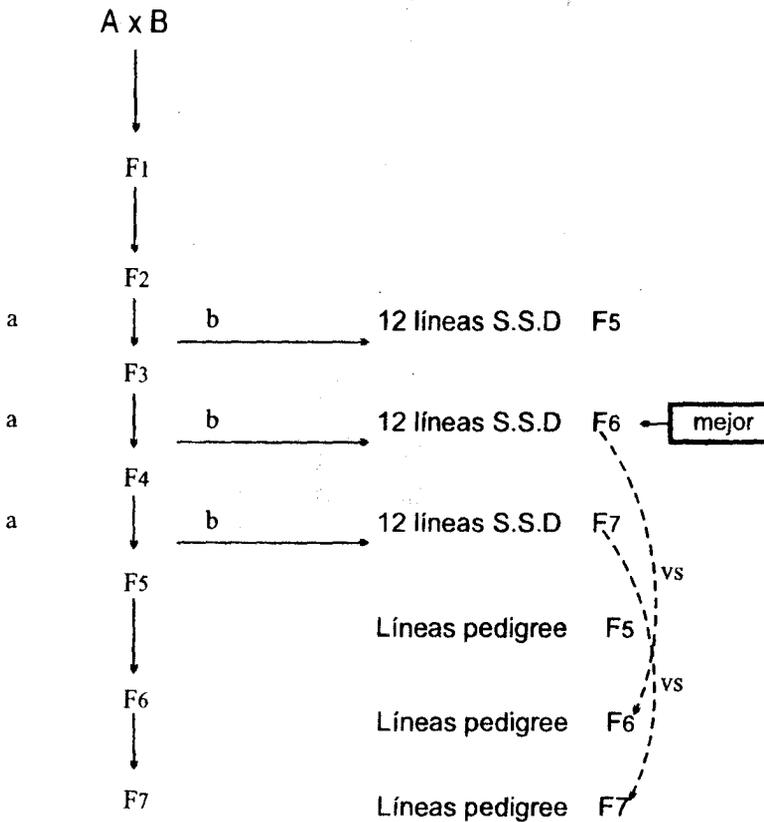


Figura 41. Esquema del método de la descendencia de semilla única o S.S.D.



a= selección por pedigree

b= avance de generación por S. S. D.

Figura 42. Uso del método genealógico y S.S.D. según propuesta de Casali y Tigchelaar (1975)

15.11 Método S.H.D. (Single Hill Descent)

El método S.H.D es una modificación del método S.S.D., conocido también con el nombre S.S.D. esquema 2 (Figura 43).

La metodología, tal como fue propuesta, es la siguiente:

1. Cultivo de progenies F_2 . Se cosechan individualmente todas las plantas F_2 que producen la semilla F_3 .
2. Cultivo de las progenies F_3 . La semilla de cada planta se siembra en un sólo sitio o en surcos cortos dependiendo de la especie. En general se usan 10 semillas por sitio o por surco. La cosecha se efectúa en forma masal en cada sitio o en cada surco; aquí se obtiene la semilla F_4 .

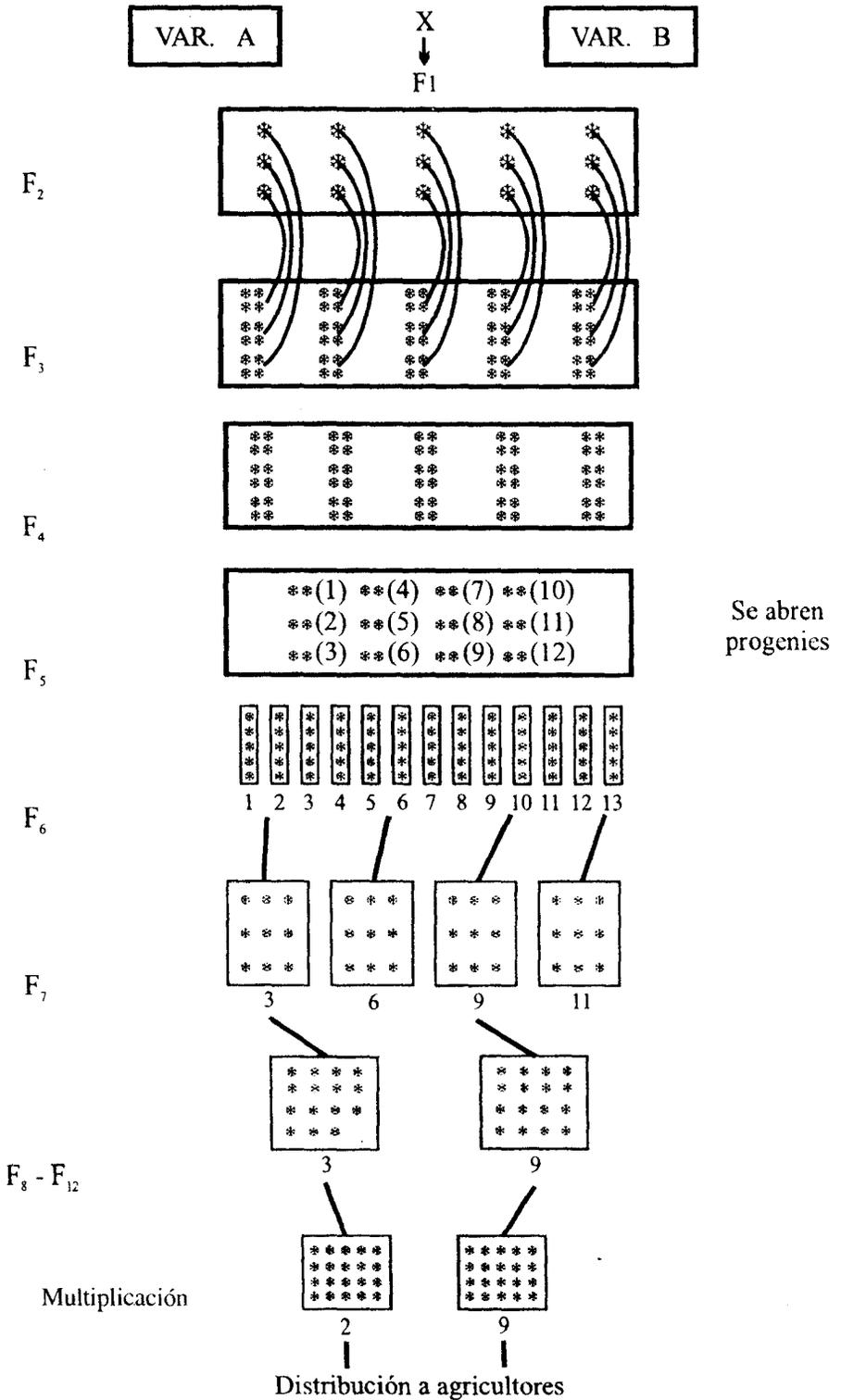


Figura 43. Esquema del método S.H.D. (Single Hill Descent)

3. Cultivo de las progenies F_4 . En un sólo sitio o en surcos cortos. Las semillas F_5 producidas son cosechadas en forma masal en cada sitio o en cada surco.
4. Cultivo de las progenies F_5 . En un sólo sitio o en surcos cortos. Se cosecha una planta individual en cada sitio o en cada surco para obtener la semilla F_6 .
5. Cultivo de las progenies F_6 . En surcos de mayor longitud. Aquí se efectúa selección entre surcos. Se cosechan en forma masal los surcos seleccionados.
6. Cultivo de las progenies F_7 . Para pruebas o ensayos de producción.

15.12. Método M.S.D. (Multiple Seed Descent)

El método M.S.D. es una modificación del método S.S.D., conocido también con el nombre S.S.D. esquema 3. (Figura 44).

La metodología, tal como fue propuesta, es la siguiente:

1. Cultivo de progenies F_2 : Se cosechan varias semillas (2-4) de cada una de las plantas F_2 . Se realiza una mezcla balanceada y de ésta se toma una muestra aleatoria para la próxima siembra.
2. Cultivo de las progenies F_3 : Manejo igual al de la etapa 1.
3. Cultivo de las progenies F_4 : Manejo igual al de la etapa 1.
4. Cultivo de las progenies F_5 : Manejo igual al de la etapa 1.
5. Cultivo de las progenies F_6 , en surcos largos. Aquí se efectúa selección entre progenies. Se cosechan en forma masal los surcos seleccionados.
6. Cultivo de las progenies F_7 para pruebas extensivas de producción.

15.13. Selección recurrente

La selección recurrente es cualquier método de selección en el cual los individuos seleccionados, con base en alguna característica, son intercruzados para obtener una nueva población que será utilizada en un nuevo ciclo de recombinación. Es un método eficiente para realizar un cambio gradual en las frecuencias génicas de la población, procurando un aumento de las frecuencias de los genes favorables para la expresión de un determinado carácter, evitando una aproximación muy rápida a la homocigosis.

La selección recurrente ha sido muy utilizada en especies alógamas porque el proceso de recombinación genética, en estas poblaciones, ocurre en forma natural.

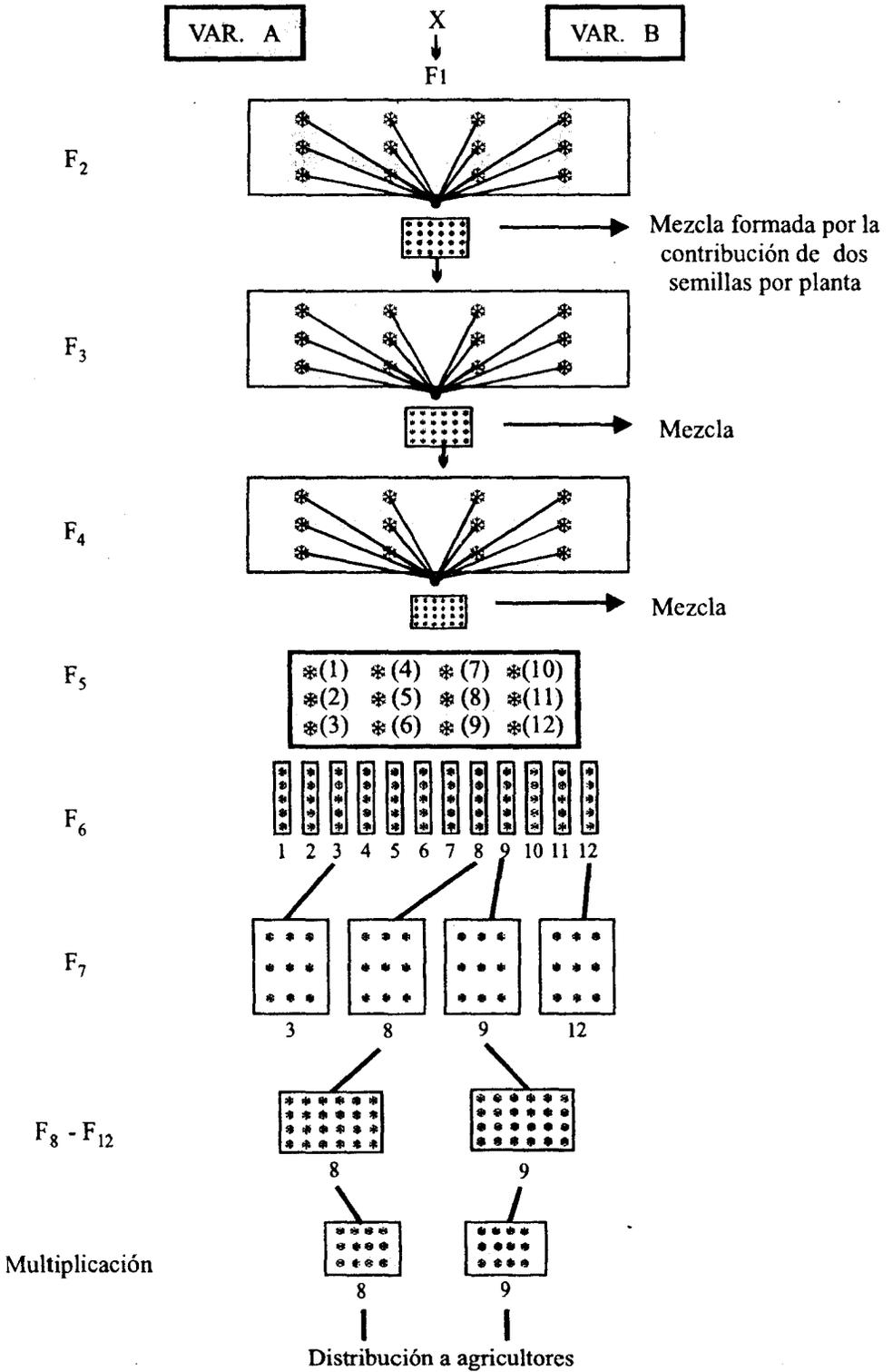
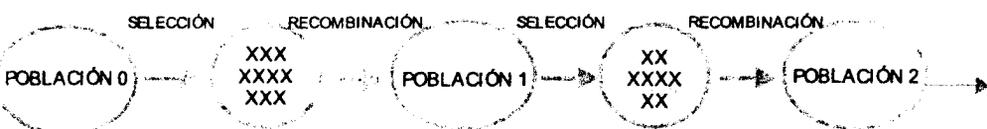


Figura 44. Esquema del método M.S.D. (Multiple Seed Descent)

De acuerdo con muchos investigadores no existe razón genética para excluir el uso de la selección recurrente en especies de autofecundación. El principal obstáculo ha sido justamente la dificultad de hacer suficientes cruzamientos para promover la recombinación en cada ciclo, especialmente en especies donde el número de semillas obtenidas por cruzamiento es muy bajo.

La selección recurrente permite obtener poblaciones de amplia base genética e introducir genes de especies exóticas.



El procedimiento, en forma detallada, abarca las siguientes etapas:

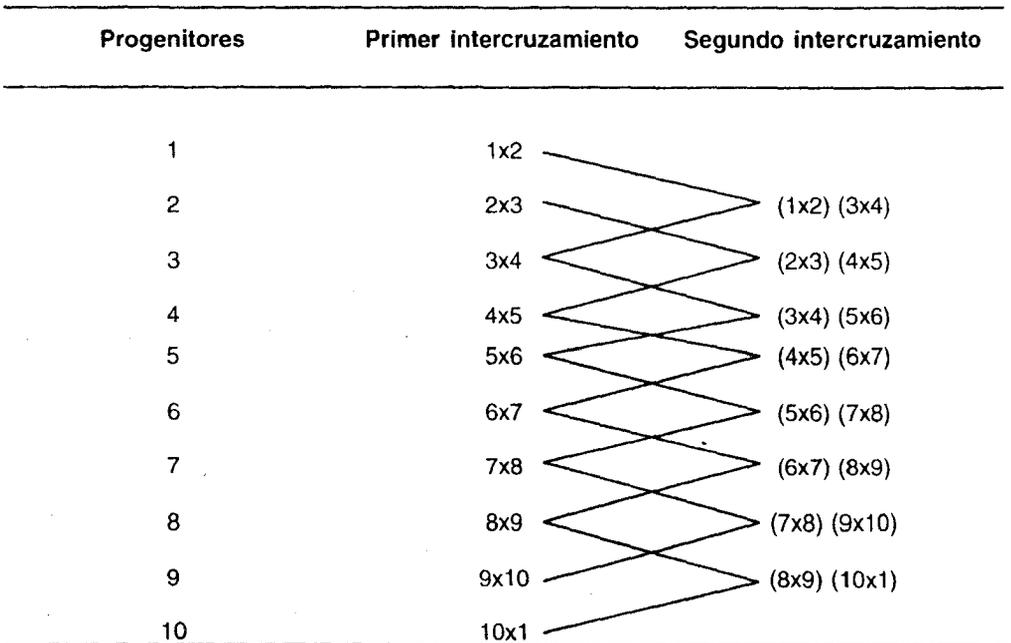
1. Selección de progenitores: Se deben seleccionar como mínimo cuatro progenitores con base en su potencial productivo, resistencia a enfermedades, eficiencia en suelos problemáticos, etc. Estos progenitores deben ser lo menos emparentados posible para que se pueda iniciar un programa de selección recurrente con tamaño efectivo (N_e) poblacional alto. La selección de progenitores incluye pruebas experimentales de campo en donde se concentre la atención en el carácter de mayor importancia económica (por ejemplo, producción) para tener mayor éxito.
2. Recombinación de los progenitores: La recombinación de los progenitores, en autógamas, es hecha a través de cruzamientos manuales. Existen varias metodologías para hacer la recombinación:

2.1 Cruzamientos dialélicos: Con $n = 10$ progenitores, por ejemplo, se producirán $\frac{n(n-1)}{2} = 45$ híbridos simples, sin incluir los recíprocos. Con $n=40$ progenitores se obtendrán 780 híbridos simples. Para reducir el número de cruzamientos se pueden realizar cruzamientos en cadena.

2.2 Cruzamientos en cadena: Con $n=10$ progenitores, por ejemplo, se producirán sólo 10 híbridos simples:

Progenitores	Híbridos simples o primer inter cruzamiento
1	1x2
2	2x3
3	3x4
4	4x5
5	5x6
6	6x7
7	7x8
8	8x9
9	9x10
10	10x1

Normalmente se hacen cinco polinizaciones por cruzamiento. Tanto en el cruzamiento dialélico como en los cruzamientos en cadena se necesitan varias generaciones de inter cruzamientos (2 ó 3) para que la mayor parte de los genes favorables puedan tener mayor posibilidad de encontrarse en un solo genotipo, así:



4. Pruebas de Evaluación.

Generalmente se evalúan 200 progenies F_5 , en surcos cortos, con 2 repeticiones y en 2 localidades. Usando una intensidad de selección del 30% se obtendrán 60 progenies superiores.

5. Ensayos preliminares de rendimiento.

Se evalúan las 60 progenies F_6 en surcos dobles con dos repeticiones y en tres localidades. Se seleccionan las 10 ó 20 progenies superiores y con éstas se inicia un nuevo ciclo de selección recurrente.

15.14. Selección recurrente usando macho esterilidad

La utilización de macho esterilidad en programas de selección recurrente de plantas autógamias tiene como ventaja principal evitar la realización de polinizaciones manuales para efectuar la recombinación de los materiales y así poder trabajar con mayor número de progenitores y recombinaciones.

En programas de selección recurrente, con uso de macho esterilidad, se deben utilizar abejas para efectuar la recombinación. Esta metodología presenta algunos problemas debido a que la macho esterilidad está asociada con baja producción, lo cual afecta la ganancia genética. Afortunadamente estas plantas en generaciones avanzadas pueden ser identificadas. Por ejemplo en soya, estas plantas son más tardías y presentan pocas semillas.

El procedimiento de la selección recurrente usando macho esterilidad es el siguiente:

1. Selección de progenitores con base en tres criterios:

1.1 Presencia de los genes de macho esterilidad.

1.2 Distancia genética satisfactoria entre los progenitores. Estudios teóricos sobre poblaciones recomiendan que el número de padres que deben intervenir en un programa de selección recurrente debe ser igual o superior a 40, con el fin de obtener los mayores progresos, durante más tiempo.

1.3 Los progenitores deben tener una producción media aceptable.

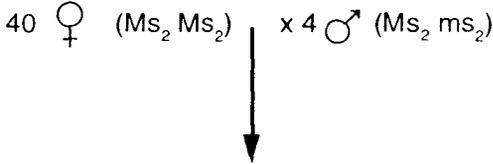
A manera de ejemplo se esquematiza un programa de selección recurrente en soya, realizado en Nebraska, usando la macho esterilidad:

a. Selección de progenitores:

4 progenitores masculinos $Ms_2 ms_2$ (fértil)

40 progenitores femeninos $Ms_2 Ms_2$ (fértil)

b. Incorporación de los genes de macho esterilidad en la población, a través de cruzamientos manuales:



160 F_1 ($1/2 Ms_2 Ms_2 + 1/2 Ms_2 ms_2$)

¿Cuál es la contribución de cada macho (♂) a la población?

Cada núcleo macho contribuye con 50%.: $\frac{50\%}{4} = 12,5\%$

Cada núcleo hembra contribuye con 50%.: $\frac{50\%}{40} = 1,25\%$

Cada citoplasma macho contribuye con 0%.: $\frac{0\%}{4} = 0,00\%$

Cada citoplasma hembra contribuye con 100%.: $\frac{100\%}{40} = 2,50\%$

Como puede observarse, la contribución proporcional de cada macho (12,5%) es mayor que la de la madre (1,25%), en términos nucleares; por esta razón, los machos deben ser muy bien seleccionados, es decir, con altas producciones promedio.

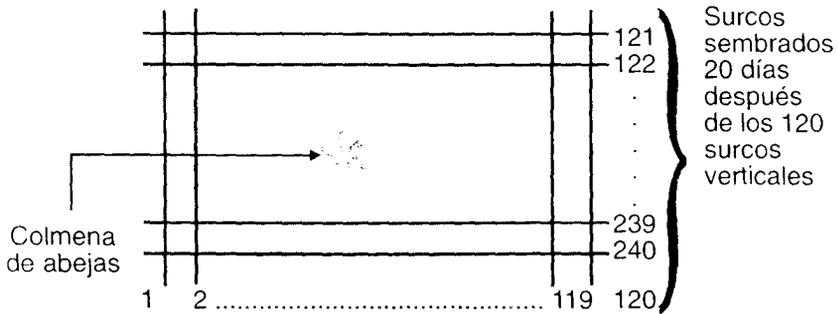
c. Avance de la generación F_1 a F_2



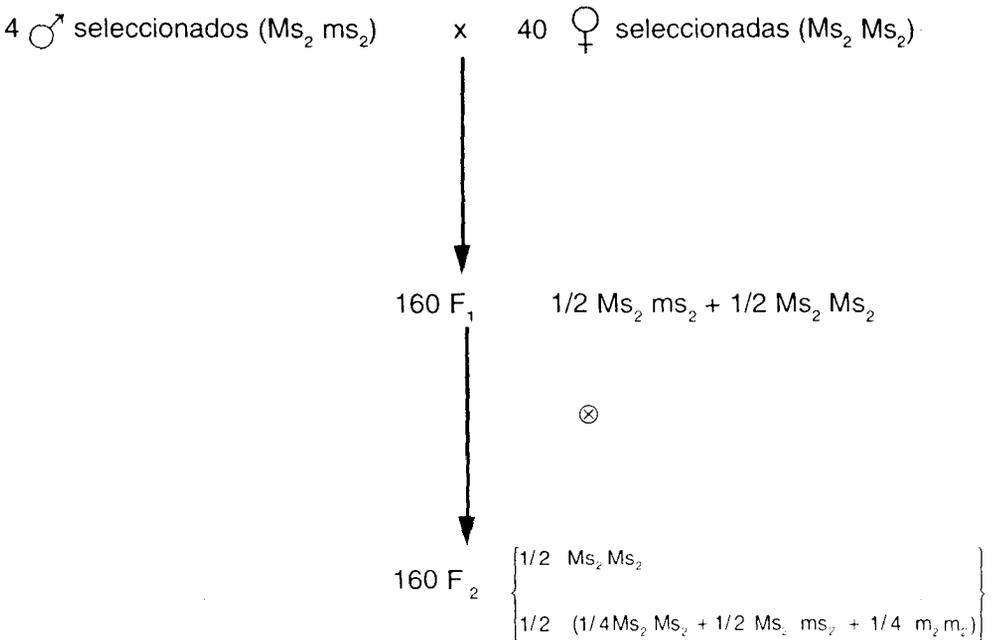
d. Recombinación natural, con la ayuda de abejas.

Se utilizaron 240 muestras; cada una constituida por la mezcla de dos semillas provenientes de cada una de las 160 F_2 (320 semillas por muestra).

La siembra se estableció utilizando una densidad de 150 cm entre surcos (lo normal es 60 cm) y 15 entre plantas (lo normal es 3 cm).



Se cosecharon apenas las plantas macho estériles (ms_2ms_2). Estas plantas se distinguían por tener maduración atrasada y menor cantidad de semillas por planta. Se cosecharon 2000 plantas macho estériles que produjeron 7,5 kilos de semilla.



La F₂ estará constituida por:

$$Ms_2Ms_2 = 1/2 + 1/8 = 5/8$$

$$Ms_2ms_2 = 1/2 \times 1/2 = 1/4$$

$$ms_2ms_2 = 1/2 \times 1/4 = 1/8$$

En el lote de recombinación, las polinizaciones fueron aleatorias entre plantas macho estériles ms₂ ms₂ como hembras y las plantas Ms₂ Ms₂ o Ms₂ ms₂ como polinizadores.

Los 7,5 kilos de semilla fueron cosechados en las plantas macho estériles (ms₂ms₂); sin embargo, es necesario enfatizar que en los 7,5 kilos de semillas se presentan genes ms₂ y Ms₂.

$$1/8 ms_2 ms_2 (\text{♀}) \times (\text{♂}) \left\{ \begin{array}{l} 5/8 Ms_2Ms_2 \rightarrow 5/8 \times 8/7 = 5/7 \\ 1/4 Ms_2ms_2 \rightarrow 1/4 \times 8/7 = 2/7 \end{array} \right.$$

$$5/7 Ms_2ms_2 + 1/7 Ms_2ms_2 + 1/7 ms_2 ms_2$$

$$6/7 Ms_2ms_2 + 1/7 ms_2ms_2$$

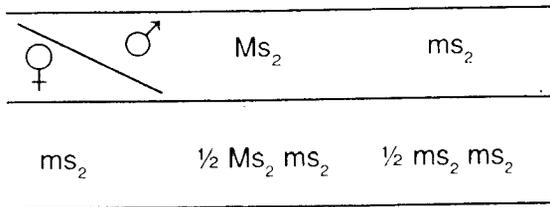
Por lo tanto, de los 7,5 kilos de semillas cosechadas, sólo 1/7 es machoestéril.

Segunda recombinación:

$$1/7 ms_2 ms_2 (\text{♀}) \times 6/7 Ms_2 ms_2 (\text{♂})$$

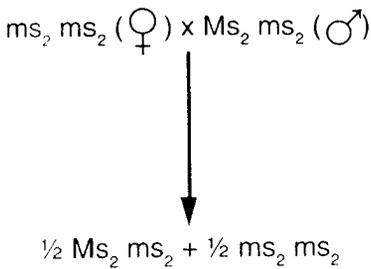
$$1/2 Ms_2 ms_2 + 1/2 ms_2 ms_2$$

Como en este lote de recombinación las semillas se cosechan en las plantas macho estériles ($ms_2 ms_2$), tenemos:



Por lo tanto, después de la segunda recombinación se tiene la mitad de las plantas macho estériles ($ms_2 ms_2$) y la mitad de plantas fértiles ($Ms_2 ms_2$).

Tercera recombinación:



Después de la tercera recombinación se asegura el equilibrio.

($\frac{1}{2} Ms_2 ms_2$; $\frac{1}{2} ms_2 ms_2$) y por lo tanto se puede continuar con el proceso de selección recurrente.

16. Mejoramiento genético de especies alógamas

Las plantas alógamas presentan un alto porcentaje de polinización cruzada natural como consecuencia de fenómenos biológicos naturales, conocidos como monoecia, dioecia, dicogamia, protandria, protoginia, heterostilia, esterilidad o autoincompatibilidad.

Estas especies presentan un constante intercambio genético (recombinación) generación tras generación. En consecuencia, las poblaciones alógamas tienden a ser altamente heterogéneas (poblaciones compuestas por plantas con genotipos diferentes) y las plantas individuales son altamente heterocigotas.

Esencialmente, el mejoramiento de plantas alógamas presenta dos alternativas: obtención de poblaciones mejoradas u obtención de una generación F_1 con vigor híbrido.

En el caso de las alógamas, la población es mejorada cuando ésta presenta una mayor frecuencia de genes favorables en comparación con las poblaciones originales o no mejoradas. El aumento de los genes favorables se consigue a través de diferentes métodos de selección. Trátase, por lo tanto, de un proceso dinámico en que el mejoramiento es conducido de una manera continua y progresiva.

A medida que las frecuencias génicas favorables aumentan, los progresos siguientes tienden a disminuir en magnitud y la fijación de los genes raramente es conseguida, a no ser por un evento aleatorio (oscilación genética).

El aumento de las frecuencias génicas, como efecto de la selección, depende de muchos factores:

- Variabilidad genética presente en la población original.
- El método de selección empleado.
- El tamaño efectivo de la población.
- La técnica y precisión de las evaluaciones de los genotipos.
- La influencia del ambiente.

- La interacción con el ambiente.
- Los efectos pleiotrópicos.
- Las correlaciones fenotípicas y genotípicas.

Obviamente, muchos de estos factores están interrelacionados.

El mejoramiento de poblaciones conduce inevitablemente a una base genética más estrecha, sin embargo persiste una cierta variabilidad debida a la no fijación de los genes o por la liberación de variabilidad genética potencial debida al rompimiento de bloques génicos a través de la recombinación. Así la población resultante estará constituida por una mezcla de un gran número de genotipos, lo cual le confiere mayor estabilidad fenotípica. Una población con cierta variabilidad genética está más protegida en comparación con una población constituida por un solo genotipo.

En contraposición a lo anterior, un híbrido F_1 proveniente del cruzamiento entre líneas endogámicas está constituido por unos pocos genotipos. La superioridad del híbrido es debida a la combinación favorable de los genes, los cuales están, en gran parte, en condición heterocigota. Así, la frecuencia de gran parte de los genes es de 50%. Por lo tanto, esa superioridad sólo se manifiesta en la generación F_1 . En la generación siguiente, F_2 , se presentará la segregación génica y aparecerán individuos con genes recesivos desfavorables en condición homocigota. La media de la generación F_2 será por lo tanto menor que la media de la F_1 .

Anteriormente se discutía sobre el empleo de los híbridos con relación a las variedades mejoradas, como si se tratase de soluciones antagónicas. Actualmente los dos métodos se consideran complementarios puesto que para obtener mejores híbridos es necesario contar con poblaciones mejoradas. La aparición de líneas élite derivadas de una variedad o población, es función directa de las frecuencias génicas en la población. Así, a medida que las frecuencias de los genes más favorables se aumentan, a través del mejoramiento poblacional, las líneas superiores tienen mayor probabilidad de ocurrencia.

El mejoramiento de poblaciones pretende alcanzar los siguientes objetivos, tanto de carácter básico como aplicado:

- Estudiar comparativamente los diferentes métodos y técnicas de selección. Los diferentes métodos de mejoramiento no son igualmente eficientes; la eficiencia varía de acuerdo con las facilidades disponibles, el material empleado, el progreso a corto o largo plazo, etc.
- Estudiar el material básico, su composición y estructura genética, con miras a incrementar el progreso a corto o largo plazo.

- Estudiar los componentes de la variación genética de las poblaciones y sus alteraciones debidas a los diferentes métodos de selección, comparando los progresos esperados y observados.
- Obtener poblaciones superiores para productividad y demás características agronómicas.

Los métodos que se utilizan para obtener poblaciones mejoradas son los siguientes:

1. Selección intrapoblacional

- Selección Masal Simple.
- Selección Masal Estratificada.
- Selección Masal antes del Florecimiento.
- Selección planta por surco.
- Selección entre y dentro de familias de medios hermanos.
- Selección entre y dentro de familias de hermanos completos.
- Selección entre y dentro de familias endogámicas S_1 o S_2 .
- Selección recurrente por h.c.g. o h.c.e. (variedades sintéticas).

2. Selección interpoblacional

- Selección Recurrente Recíproca en familias de medios hermanos.
- Selección Recurrente Recíproca en familias de hermanos completos.

16.1. Selección intrapoblacional

Busca mejorar el comportamiento *per se* de una determinada población. Existen dos tipos de selección intrapoblacional: la masal, basada principalmente en el fenotipo de plantas individuales y la selección que utiliza algún tipo de estructura familiar o prueba de progenie.

16.1.1. Selección Masal Simple

La Selección Masal Simple consiste en seleccionar de una población aislada, heterocigota y heterogénea, con alta varianza genética de tipo aditivo, un número adecuado de plantas agronómicas deseables. Se cosecha su semilla, se mezcla y esta mezcla constituye la semilla para la siguiente generación (Figura 45).

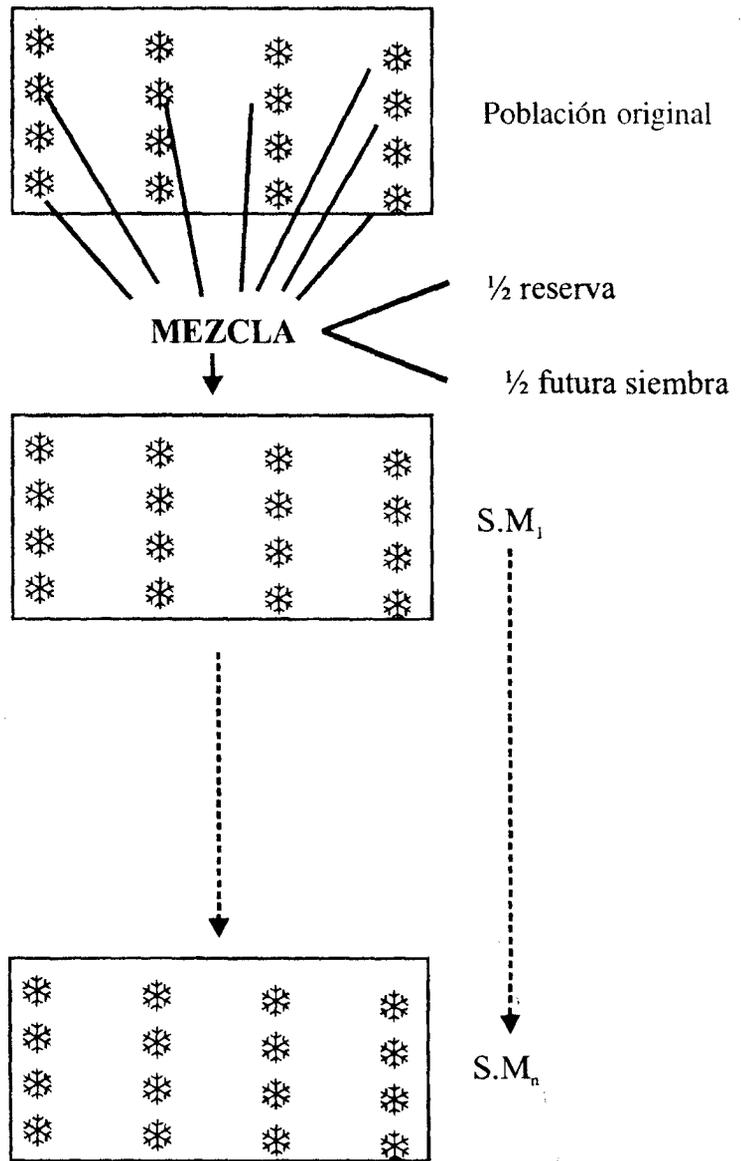


Figura 45. Esquema de Selección Masal Simple

Es el sistema de mejoramiento más antiguo. La domesticación de las plantas pudo realizarse o acelerarse gracias a la sencillez y eficiencia de este método. La selección masal practicada por millones de generaciones por nuestros antepasados contribuyó a originar la gran variedad de tipos y razas existentes. En maíz fue la responsable del elevado grado de domesticación y productividad, pues a partir de mazorcas que producían 15-20 granos, fueron obtenidas variedades con mazorcas de 500 granos o más.

Características de la Selección Masal

En la Selección Masal se representa un tipo de selección materna. El control parental se hace únicamente a través del progenitor femenino, puesto que los gametos masculinos (polen) provienen de toda la población. Eliminando los machos indeseables, antes de la polinización, se efectúa un control de ambos progenitores.

- En la Selección Masal no existe control ambiental, de tal manera que las mejores plantas generalmente son aquellas que ocurren en las partes más fértiles o más favorables del terreno. Esto dificulta la identificación de genotipos superiores por el aspecto fenotípico de las plantas individuales.
- La Selección Masal es efectiva para caracteres de alta heredabilidad.
- Presenta resultados poco consistentes para alterar la media de caracteres cuantitativos.
- Permite máxima recombinación de genes, por lo tanto contribuye al uso de máxima variabilidad genética.
- Es el método más económico y fácil. Cada cosecha representa un ciclo de selección.
- La mayor limitación de la Selección Masal es la falta de un control o evaluación de la descendencia.

Progreso esperado en selección:

Para medir el progreso esperado en cada ciclo de selección, se utiliza la regresión lineal:

$$Y = a + bX$$

$$Y - \bar{Y} = b \left(X - \bar{X} \right)$$

Donde: $Y - \bar{Y} =$ progreso en la selección (Δ_g)

$b =$ coeficiente de heredabilidad (h^2)

$X - \bar{X} =$ diferencial de selección (ds)

De modo que: $\Delta_g = h^2 (ds)$

En la regresión lineal múltiple, con dos variables independientes, se tiene:

$$Y - \bar{Y} = b_1 \left(X_1 - \bar{X}_1 \right) + b_2 \left(X_2 - \bar{X}_2 \right)$$

$$\Delta_g = h_1^2(ds_1) + h_2^2(ds_2) = \Delta_{g1} + \Delta_{g2}$$

Esta última expresión se utiliza en selección combinada, por ejemplo, con base en los promedios de progenies, dando el progreso Δ_{g1} , y en seguida seleccionamos masalmente, dentro de las familias que producen el progreso adicional Δ_{g2} . Lo mismo ocurre cuando se selecciona en ambos sexos, donde Δ_{g1} se refiere al progreso obtenido en la selección sobre uno de los sexos y Δ_{g2} sobre el otro.

Para adaptar las anteriores ecuaciones de regresión a la terminología usada en el mejoramiento genético, debemos considerar los siguientes términos:

\bar{X}_F = media del carácter en la población original, antes de la selección.

\bar{X}_S = media del carácter en el material seleccionado, después del descarte.

\bar{X}_M = media del carácter en la población mejorada, en la generación siguiente, después de la multiplicación.

En estos términos tenemos: $ds = \bar{X}_S - \bar{X}_F$

$$\Delta g = \bar{X}_M - \bar{X}_F$$

Por lo tanto, en términos generales, tenemos:

$$\bar{X}_M - \bar{X}_F = b \left(\bar{X}_S - \bar{X}_F \right)$$

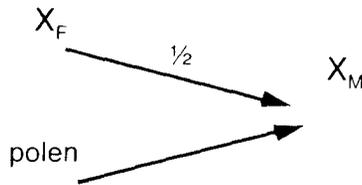
Como el coeficiente de regresión b , de Y en relación con X , es igual a la covarianza entre X y Y (cov. X, Y) dividido por la varianza de X (σ_x^2), se tiene:

$$X_M - X_F = \frac{\left[\text{COV} \left(X_F, X_M \right) \right] \left[X_M - X_F \right]}{\sigma_{X_F}^2} = ds \frac{\text{COV} \left(X_F, X_M \right)}{\sigma_{X_F}^2}$$

Por tanto, el progreso debido a la selección depende del diferencial de selección; de la covarianza que exista para un carácter dado entre el material probado en el campo y el material constituyente de la población mejorada y de la variación fenotípica ($\sigma_{X_F}^2$) del carácter en el momento de la selección.

La anterior covarianza es de naturaleza genética, ya que el material del campo de selección y el material mejorado, en la generación siguiente, no están en las mismas condiciones ambientales. De acuerdo con Kempthorne, la Cov (X_F, X_M) contiene frecuentemente una porción o la totalidad de σ_D^2 . Además, hay que recordar que la covarianza entre madres e hijos, por ejemplo, es igual $\frac{1}{2} \sigma_A^2$.

Para estimar el progreso o ganancia genética esperada en Selección Masal Simple, en un solo sexo, se utiliza el siguiente esquema:



La selección se basa solamente en el fenotipo de las plantas madres (X_F) y las plantas mejoradas (X_M) solamente reciben la mitad de los genes de éstas.

Entonces:

$$\text{Cov}(X_F, X_M) = 1/2 \sigma_A^2$$

$$\Delta_g = \frac{1/2 \sigma_A^2 \cdot (ds)}{\sigma_{X_F}^2}$$

En esta selección sólo se aprovecha el 50% de la σ_A^2

Para calcular el diferencial de selección (ds) se debe tener la media del carácter en todas las plantas del campo (X_F) y después la media de las plantas seleccionadas (X_S), lo cual es muy trabajoso. Sin embargo, la distribución del carácter es normal y se hace selección truncada, esto es, se descartan todas las plantas inferiores para un cierto valor fenotípico, y por lo tanto se tiene:

$$ds = \left(\bar{X}_S - \bar{X}_F \right) = K \sigma_{X_F}$$

Siendo K, un valor tabulado en función del porcentaje de individuos seleccionados (Cuadro 44).

$$\Delta_g = \frac{1/2 \sigma_A^2}{\sigma_{X_F}^2} K \sigma_{X_F}$$

$$\Delta_g = K \frac{1/2 \sigma_A^2}{\sigma_{X_F}}$$

De esta manera se puede estimar el progreso conociendo la varianza aditiva y fenotípica sin necesidad del diferencial de selección.

La variación ambiental es un componente importante de la varianza y de la desviación estándar fenotípica. En Selección Masal es difícil implementar un diseño

experimental, que permita su reducción. Suponiendo que se evalúa una población en un sistema de bloques al azar y en una sola localidad; en este caso existirá una variación ambiental entre surcos (σ_e^2) y otra dentro de cada surco (σ_d^2), de modo que la ganancia genética será:

$$\Delta g = K \frac{(1,2)\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2 + \sigma_d^2}$$

Cuadro 44. Coeficiente $K = ds \sigma_F$, empleado en el cálculo del progreso esperado con selección truncada, en función del porcentaje P de selección.

P	K	P	K
50	0.7979	15	1.5544
45	0.8796	10	1.7550
40	0.9659	5	1.0627
35	1.0583	4	2.1543
30	1.1590	3	2.2681
25	1.2711	2	1.4209
20	1.3998	1	2.6652
		0.5	2.8919

16.1.2. Selección Masal Estratificada

El objetivo de la Selección Masal Estratificada es hacer la Selección Masal más eficiente mediante el uso de un esquema que permita un cierto control sobre la heterogeneidad del suelo. Fue propuesta por Gardner en 1961, con el fin de reducir el efecto ambiental en los procesos de selección.

Consiste en dividir el lote de evaluación-recombinación en parcelas o estratos de igual tamaño, procediéndose a la selección en cada estrato independiente de los demás. Cada estrato representa, por tanto, una unidad ambiental diferente.

En maíz, se utiliza la Selección Masal Estratificada de la siguiente manera:

- Lote aislado con 10.000 plantas aproximadamente y con densidad de siembra normal (1 x 0.30 m).
- En la cosecha, se divide el campo en parcelas o estratos.
- El tamaño usual de cada estrato es de 10 m² (un surco de 10 m de largo, o dos surcos de cinco metros).

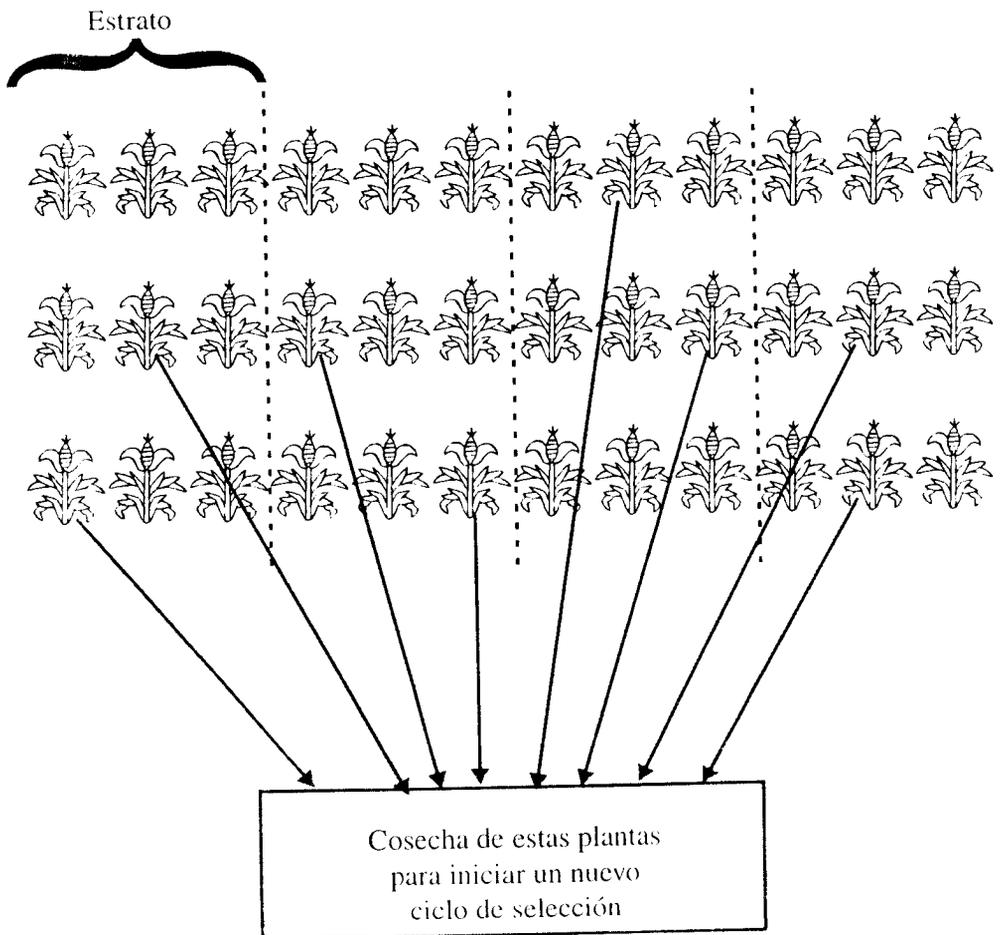


Figura 46. Esquema de la Selección Masal Estratificada.

- En la cosecha, la selección se hace separadamente en cada estrato. Se supone que al interior de cada estrato la heterogeneidad del suelo es menor.
- Se escoge una intensidad de selección comprendida entre 5-20%. En el caso de usar 10% de intensidad de selección, como cada estrato debe tener 33 plantas, se escogen las tres o cuatro mejores plantas.
- Las mazorcas de las plantas seleccionadas darán la semilla para la próxima siembra. Para garantizar una muestra adecuada se toma un número igual de semillas de cada mazorca.
- El ciclo siguiente se conduce de manera idéntica al anterior.

La ganancia genética en la Selección Masal Estratificada, sin control de polen, es:

$$\Delta_g = K \frac{(1/2) \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{DE}^2}}$$

Donde σ_{DE}^2 es la variabilidad ambiental dentro de cada estrato. La σ_{DE}^2 es igual a σ_d^2 (variabilidad dentro de cada surco) siempre y cuando el tamaño y la forma de los estratos sean similares a las de los surcos usados. Si sobre la misma parcela en la que se practicó la estratificación se realiza la selección, sin tener en cuenta dicha estratificación, la varianza fenotípica aumentaría en una magnitud equivalente a σ_{EE}^2 (varianza entre los distintos estratos), por lo que la ganancia genética sería:

$$\Delta_g = K \frac{(1/2) \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{DE}^2 + \sigma_{EE}^2}}$$

La Selección Masal Estratificada presenta las siguientes ventajas:

- Relativa facilidad de conducción.
- El tamaño efectivo de la población es grande.

- Se puede aplicar fuerte presión de selección, pudiendo llegar al 1%.
- El material es evaluado todos los años, lo que reduce problemas de interacción por años.
- Se obtiene un ciclo de selección por semestre o año.

La Selección Masal Estratificada presenta las siguientes limitaciones:

- No hay control de la descendencia. Plantas fenotípicamente buenas, debido a condiciones de ambiente o a interacciones génicas especiales, pueden dar descendientes inferiores.
- El material es evaluado en una sola localidad. Con el tiempo la tendencia es aumentar la adaptación a áreas específicas. La población resultante tendrá una estrecha adaptación.
- Debido a la fuerte competencia entre plantas, las más altas pueden ser las más productivas. Plantas bajas, potencialmente buenas, son severamente afectadas y no expresaron su potencial.

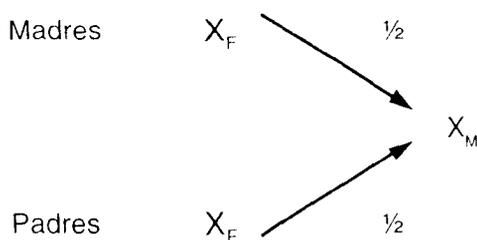
16.1.3. Selección antes del florecimiento

Con el fin de mejorar la eficiencia de la Selección Masal se ha sugerido la eliminación de plantas inferiores antes del florecimiento, lo cual representa una selección en ambos sexos o selección con control de polen.

En algunas especies como el maíz, el potencial productivo de una planta se percibe después de la floración. Debido a lo anterior, el reconocimiento de plantas inferiores antes del florecimiento sea muy problemático. Sólo las más débiles se podrán reconocer y eliminar.

En otras especies como la cebolla, repollo, zanahoria, la producción se expresa antes del florecimiento, de ahí que el reconocimiento de plantas inferiores antes del florecimiento sea fácil. Se pueden entonces controlar los machos y las hembras.

Para estimar la ganancia genética esperada en la selección antes del florecimiento (Selección Masal en ambos sexos o con control de polen) se puede utilizar el siguiente esquema:



En este caso, el progreso (Δg) se estima para cada sexo:

$$\Delta g = K_1 \frac{(1/2) \sigma_A^2}{\sigma_{X_F}} + K_2 \frac{(1/2) \sigma_A^2}{\sigma_{X_F}}$$

Si $K_1 = K_2$ y σ_{X_F} de las hembras es igual a σ_{X_F} de los machos, se tiene que:

$$\Delta g = K \frac{\sigma_A^2}{\sigma_{X_F}} = ds \frac{\sigma_A^2}{\sigma_{X_F}^2}$$

16.1.4. Selección familiar con prueba de progenie

El método consiste en usar la prueba de progenie con el fin de mejorar la eficiencia de la selección. La prueba de progenie se define como la evaluación del genotipo de los progenitores con base en el fenotipo de sus progenies.

Después de la obtención y evaluación de las progenies se identifican los progenitores superiores que dieron origen a esas progenies. Estos progenitores superiores serán utilizados en la obtención de la siguiente generación mejorada.

La selección con prueba de progenie es más eficiente con relación a la Selección Masal o fenotípica, debido a la evaluación más precisa de las plantas seleccionadas. Como las progenies son evaluadas en ensayos con repeticiones, las medias de las progenies son más precisas, en relación con las observaciones individuales. Además, la posibilidad de repetición en varios locales (ambientes) disminuye el efecto de la interacción genotipo x ambiente sobre el resultado de la selección, permitiendo así una utilización más amplia del material seleccionado.

El proceso consiste en sembrar la progenie de una planta en un surco para evaluación y luego seleccionar los mejores progenitores para avanzar a la siguiente generación.

Este método tuvo su origen en los trabajos realizados en Francia por Louis de Vilmorín, en 1840, cuando verificó que raíces de remolacha de alto contenido de azúcar podrían dar descendientes de alto o bajo contenido.

El éxito obtenido por Vilmorín indujo a los mejoradores norteamericanos de maíz a usar este método para seleccionar para alto y bajo contenido de aceite y proteína. Estos trabajos los inició Hopkins en la Universidad de Illinois, en 1896, utilizando la variedad Burr White, que tenía en promedio 4,70% de aceite y 10,93% de proteína.

El método consistió en lo siguiente:

- Siembra de la variedad Burr White.
- Selección fenotípica de las mejores 160 mazorcas.
- Análisis para alto y bajo contenido de aceite y proteína.
- Formación de cuatro subpoblaciones:
 - Alto contenido de aceite (40 mazorcas)
 - Bajo contenido de aceite (40 mazorcas)
 - Alto contenido de proteína (40 mazorcas)
 - Bajo contenido de proteína (40 mazorcas)
- Siembra de las cuatro subpoblaciones utilizando el método mazorca x surco.
- Selección, en cada subpoblación, de los mejores surcos, de acuerdo con la característica de dicha subpoblación. Posteriormente la selección fenotípica de las cuatro mejores mazorcas dentro de cada surco seleccionado. Por lo tanto, en cada subpoblación se seleccionaban 40 mazorcas.

Este proceso se repitió durante muchas generaciones. El trabajo de Hopkins fue continuado por la Universidad de Illinois y después de 70 generaciones de selección, la cantidad media de aceite en las subpoblaciones “alto aceite” y “bajo aceite” fueron de 16,6 y 0,4%, lo cual representa 21% y 23%, respectivamente, del contenido de aceite de la variedad original Burr White (Figura 47).

Del mismo modo, el contenido medio de proteína en las subpoblaciones “alta proteína” y “baja proteína” fue de 26,6 y 4,4%, representando, respectivamente, 34% y 14% del contenido de proteína de la variedad original.

El método, en su comienzo, presentaba las siguientes limitaciones:

- Inexistencia de técnicas experimentales adecuadas. El método estaba 20-30 años adelante de los conocimientos necesarios sobre técnica experimental de campo: diseño experimental, repeticiones, repeticiones, tamaño de muestra, etc.
- Endogamia debida al tamaño pequeño de las poblaciones.
- Falta de aislamiento del campo de selección.
- La selección se basaba sólo en prueba de progenie. Así la selección visual se hacía con base en los estándares de las exposiciones.

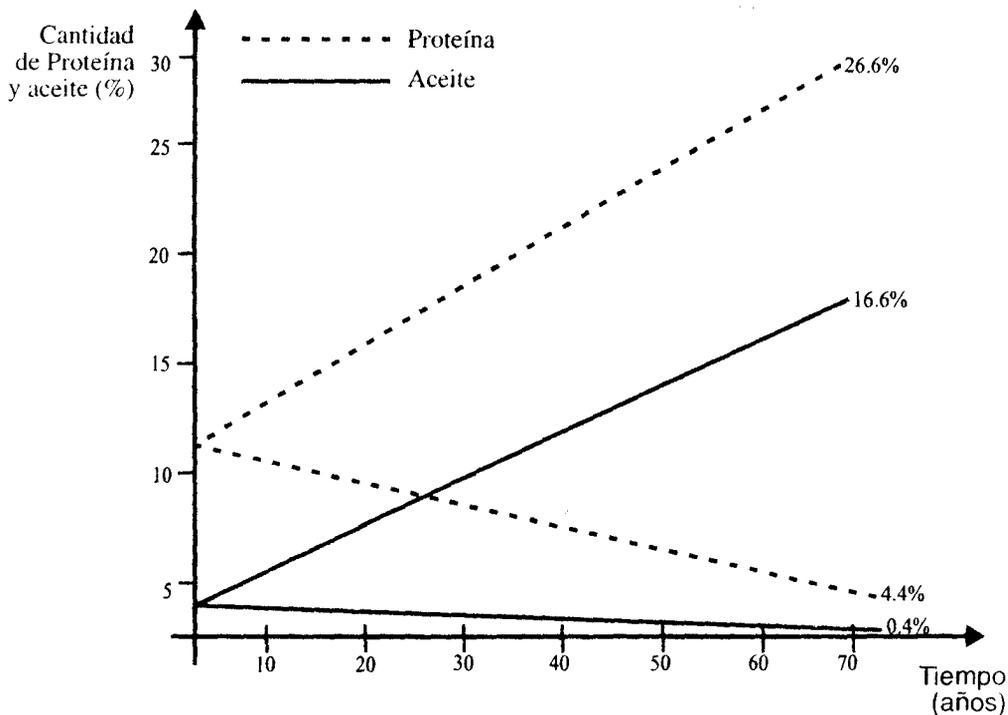


Figura 47. Efecto de la selección realizada por Hopkins para alto y bajo contenido de aceite y proteína, en la variedad de maíz Burr White.

16.1.5. Selección entre y dentro de familias de medios hermanos

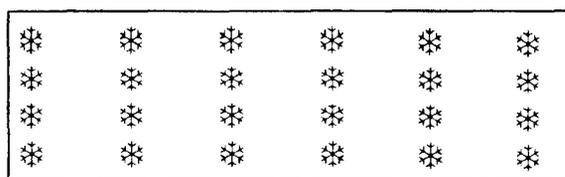
Este método lo sugirió Lonquist en 1964. En 1967, Paterniani en Brasil hizo una pequeña modificación y lo denominó "selección entre y dentro de familias de medios hermanos", teniendo en cuenta que el método consiste en la evaluación y selección de progenies de medios hermanos y después la selección de las mejores plantas dentro de las progenies seleccionadas. Existen dos metodologías:

• **Selección entre y dentro de familias de medios hermanos, en ambos sexos, y usando semilla de reserva (método de Paterniani)**

En maíz, el método consiste esencialmente en lo siguiente:

- Inicialmente se procede a seleccionar mazorcas de libre polinización a partir de la población a ser mejorada, constituida generalmente por 2.500-5.000 plantas. Cuando sea posible es conveniente seleccionar las mejores plantas directamente en el campo de la población obteniéndose de éstas las mejores mazorcas. Las mazorcas de cada planta constituyen una progenie o familia de medios hermanos. Las mazorcas son desgranadas y las semillas de cada progenie son colocadas en bolsas separadas. Generalmente se seleccionan entre 200 y 500 progenies (mazorcas) (10-20% de presión de selección).
- Evaluación de las 500 familias de medios hermanos: esta evaluación generalmente se realiza utilizando láttices (5 láttices de 10x10) en diseño bloques al azar, colocando testigos fuera del láttice. Se anotan todos los caracteres de interés. En función de los resultados, se seleccionan las mejores familias. Generalmente se utiliza una presión de selección entre 10-20%. Esta etapa constituye la selección entre familias.
- Las mejores familias de medios hermanos (generalmente 100 familias) se recombinan entre sí. Para esto se utiliza la semilla de reserva de estas familias. Un procedimiento adecuado consiste en sembrar un lote aislado de despigamiento, donde las familias seleccionadas serán utilizadas como surcos hembras y los surcos machos serán sembrados con una mezcla de todas las familias seleccionadas (control en ambos sexos). Se puede utilizar una relación de: $1\sigma: 2\varphi$ ó $1\sigma: 3\varphi$

En el momento de la cosecha, se seleccionan generalmente las cinco mejores plantas (mazorcas) dentro de cada surco para tener nuevamente un total de 500 mazorcas. Esta etapa se refiere a la selección dentro de familias de medios hermanos. Las 500 mazorcas constituyen las nuevas familias de medios hermanos, las cuales serán evaluadas en la generación siguiente, iniciándose así un nuevo ciclo de selección. En la Figura 48 se presenta el esquema de selección entre y dentro de familias de medios hermanos, en ambos sexos.



Población original con
Variabilidad genética
y sembrada
a libre polinización
(5.000 plantas)



Selección de 500 plantas (mazorcas), P.S = 10%



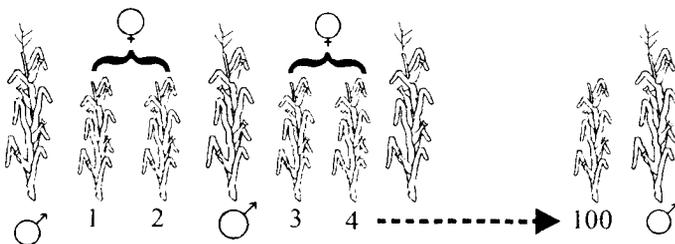
Evaluación de 500 familias de medios hermanos
(5 láctices de 10 x 10 en bloques al azar con
5 repeticiones)



Selección de las mejores 100 familias; P.S = 20%
(selección entre familias de medios hermanos)



Recombinación de las mejores 100 familias de medios
hermanos, usando semilla de reserva (Lote de despigamiento)



Selección de 5 plantas (mazorcas) en cada uno
de los surcos hembras (500 mazorcas)



INICIO DE UN NUEVO CICLO DE SELECCION

Figura 48 Esquema de la selección entre y dentro de familias de medios hermanos en ambos sexos usando semillas de reserva.

Cuadro 45. Resultados obtenidos por el método de selección entre y dentro de familias de medios hermanos, en diversas poblaciones de maíz (Paterniani, 1978).

Población	Ciclos	Ganancia por Ciclo (%)	Referencia
Dente Paulista	3	13,6	Paterniani (1967)
Piramex	4	3,8	Paterniani (1968)
Hays Golden	12	4,6	Gardner (1976)
Kitale Composite	6	2,2	Darrah (1976)
Centralmex	6	2,0	Segovia (1976)

En el lote de recombinación se tiene un control de ambos tipos de gametos (porque el polen proviene de una mezcla de las familias seleccionadas) y por lo tanto la ganancia genética, por selección entre familias, será:

$$\Delta g = K \frac{(1/4)\sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_t^2 + (\sigma_{f,a/a}^e) + (\sigma_{e/ar}^2) + (\sigma_{d/arn}^2)}}$$

donde:

a = número de ambientes

r = número de repeticiones

n = número de plantas por surco

σ_t^2 = varianza entre medias de familias

$\sigma_{f,a}^2$ = varianza de interacción genotipo por ambiente

σ_e^2 = varianza entre surcos representando a una misma familia

σ_d^2 = varianza dentro de surcos

La ganancia genética dentro de familias, será:

$$\Delta g = K \frac{(3/4) \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{F(d)}^2}}$$

donde $\sigma_{F(d)}^2$ es la varianza fenotípica entre plantas individuales dentro de familias.

En el cuadro 46 se presenta la distribución de varianzas entre y dentro de diferentes tipos de familias.

Cuadro 46. Distribución de varianzas entre y dentro de diferentes tipos de familias

Generación	F	Entre familias		Dentro de familias		Total	
		σ_A^2	σ_D^2	σ_A^2	σ_D^2	$\Delta\sigma_A^2$	$\Delta\Delta\sigma_D^2$
M-H	0	1/4	0	3/4	1	1	1
*M.H- S_1	0	3/8	0	5/8	1	1	1
*M. H- S_2	0	7/16	0	9/16	1	1	1
H-C	0	1/2	1/4	1/2	3/4	1	1
** S_1/F_3	1/2	1	1/4	1/2	1/2	3/2	3/4
S_2/F_4	3/4	3/2	3/16	1/4	1/4	7/4	7/16
S_3/F_5	7/8	7/4	7/64	1/8	1/8	15/8	15/64
S_4/F_6	15/16	15/8	15/256	1/16	1/16	31/16	31/256
S_5/F_7	31/32	31/16	31/1024	1/32	1/32	63/32	63/1024
S_6/F_8	63/64	63/62	63/4096	1/64	1/64	127/64	127/4096
S_∞/F_∞	1	2	0	0	0	2	0

Donde:

F= Coeficiente de endogamia

* = familias de medios hermanos formados a partir de líneas S₁ o S₂

** = asumiendo p = q = 0.5

H.C.: Familias de hermanos completos

Δ = coeficientes de σ_A^2 de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$\left[\frac{(2^n - 1)}{(2^{n-1})} \right] + (1/2^n) = (2^{n+1} - 1)/(2^n)$$

con n = número de generaciones de autofecundación.

ΔΔ= Coeficientes de σ_D^2 de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$\left[\frac{(2^n - 1)}{(4^n)} \right] + (1/2^n) = (2^{n+1} - 1)/(4^n)$$

- **Selección entre y dentro de familias de medios hermanos, en un solo sexo, sin usar semilla de reserva (Método Lonquist)**

Este método es muy utilizado en maíz y otras especies alógamas y se describe de la siguiente manera: Una vez obtenidas las familias de medios hermanos, éstas se evalúan en varios ambientes, utilizando solamente una repetición. Simultáneo al proceso de evaluación, las familias de medios hermanos se siembran en un lote aislado de recombinación (cada familia en un surco), las que actuarán como hembras (se desespigan antes de que ocurra la floración). Cada cierto número de surcos hembras se intercala un surco como fuente de polen. Este surco macho estará formado por una mezcla balanceada con semilla de todas las familias que definen la población original (control de un solo sexo).

En el momento de la cosecha y en el lote de evaluación se seleccionan las mejores familias (selección entre) con base en sus promedios respecto al promedio de todas las familias a través de todos los ambientes. Una vez elegidas las mejores familias, se cosechan en el lote de recombinación las mazorcas de las mejores plantas pertenecientes a esas familias seleccionadas.

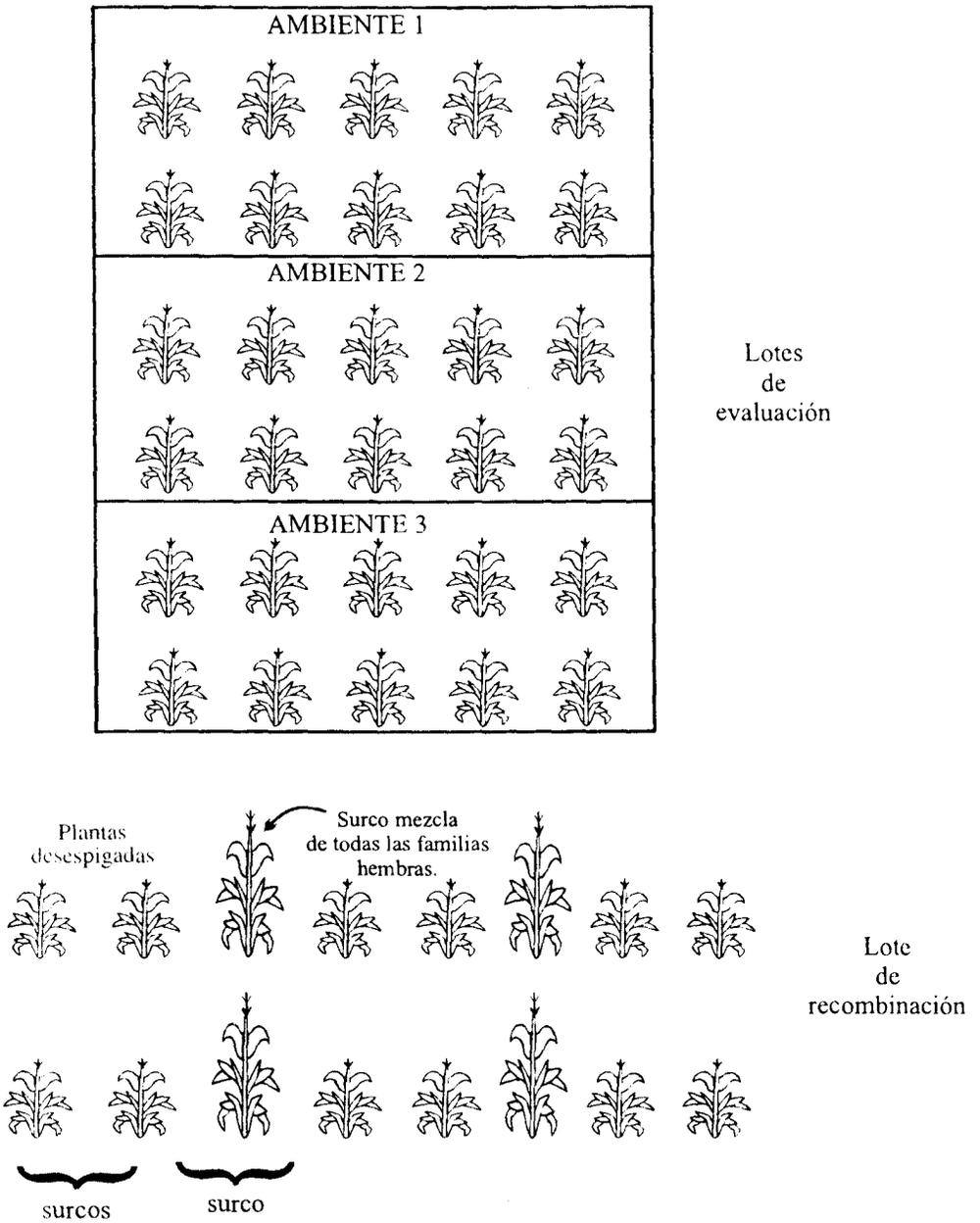


Figura 49. Esquema de selección entre y dentro de las familias de medios hermanos en un solo sexo, sin usar semillas de reserva

La ganancia genética entre familias está dada por la siguiente fórmula.

$$\Delta_g = K \frac{1/8 \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_i^2 + (\sigma_{fa}^2/a) + (\sigma_e^2/ar) + (\sigma_d^2/arn)}}$$

Aquí se asume una evaluación en **a** ambientes, con **r** repeticiones por ambiente. El denominador de la fórmula estima la desviación estándar fenotípica de promedios de familias a través de los ambientes usados en la evaluación.

Como todas las familias en el lote de recombinación son polinizadas por una mezcla balanceada de la población (surcos machos), la selección entre familias se basa esencialmente en un solo sexo (progenitor femenino). El coeficiente 1/8 resulta de multiplicar el coeficiente de varianza aditiva entre familias de medios hermanos (1/4) por (1/2) debido a que solo hay control de los gametos del progenitor femenino.

La selección dentro de surcos o familias de medios hermanos será:

$$\Delta_g = K \frac{3/8 \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{F(d)}^2}}$$

donde $\sigma_{F(d)}^2$ es la varianza fenotípica entre plantas individuales dentro de familias. El coeficiente 3/8 resulta de multiplicar el coeficiente de la variación entre plantas dentro de familias de medios hermanos (3/4) por (1/2) debido a que sólo hay control de los gametos del progenitor femenino.

16.1.6 Selección entre y dentro de familias de hermanos completos

Las familias de hermanos completos corresponden a la descendencia del cruzamiento entre dos plantas. En una población en vía de mejoramiento, se pueden obtener muchas progenies de hermanos completos a través del cruzamiento entre dos plantas, así: 1 x 2, 3 x 4, 5 x 6, 7 x 8, etc. Por consiguiente, 200 familias de hermanos completos son obtenidas de 400 plantas de la población. Estas familias pueden ser evaluadas y usadas para selección.

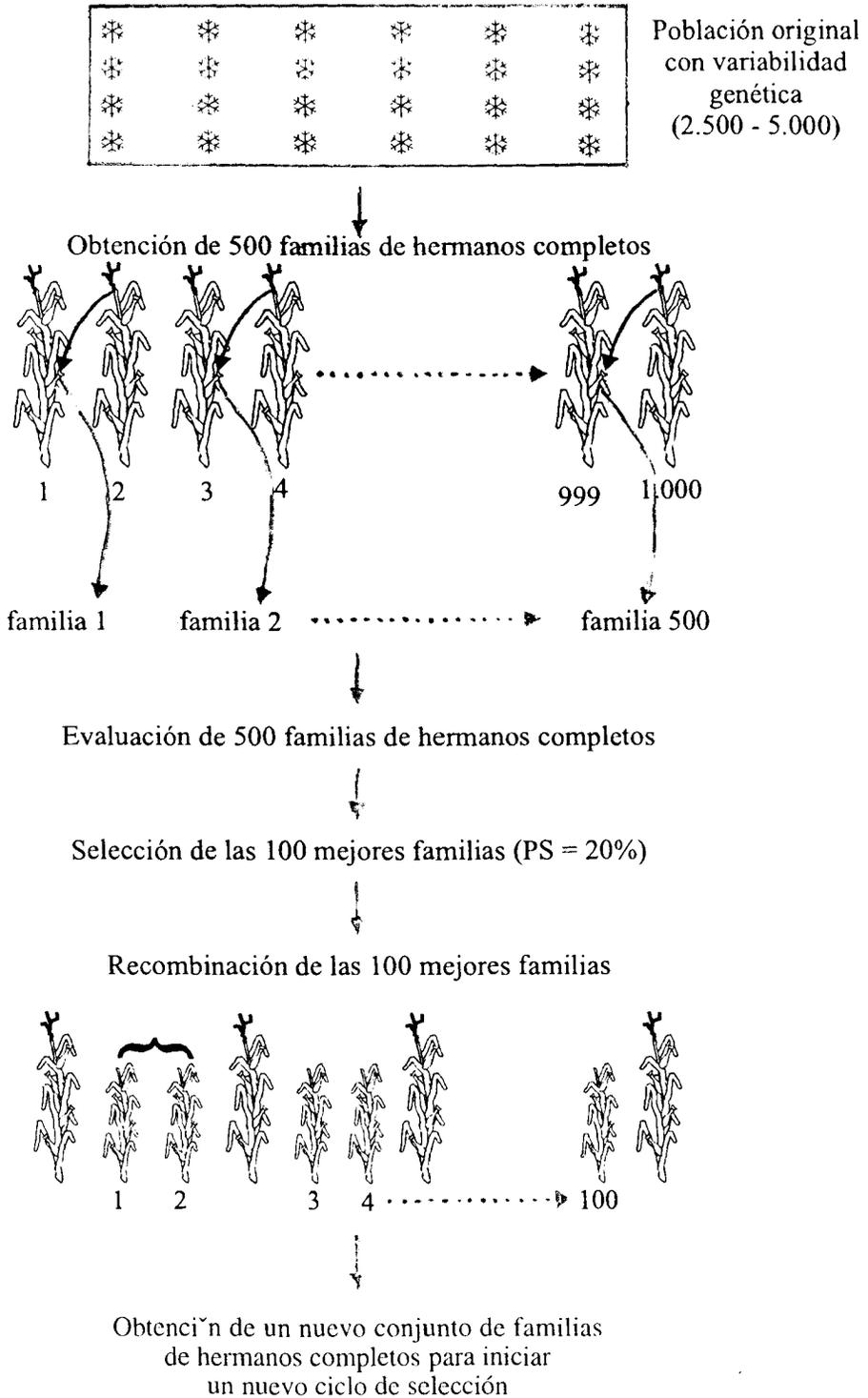


Figura 50. Esquema de métodos de selección entre y dentro de hermanos completos.

El método de selección entre y dentro de familias de hermanos completos fue propuesto por Harland (1946) en el mejoramiento de una variedad de maíz.

El método consiste en:

- Obtención de las familias de hermanos completos, cruzando plantas manualmente, dos a dos. Las semillas de cada cruzamiento se colocan en una bolsa y constituyen una familia.
- Evaluación de las familias de hermanos completos en ensayos de producción. Usando presión de selección del 10-20% se escogen las mejores familias.
- Recombinación de las mejores familias, usando semilla de reserva y en lote aislado de despigamiento. El surco macho estará formado por una mezcla balanceada de semillas provenientes de las plantas seleccionadas.

En la generación siguiente se procede a la obtención de un nuevo conjunto de familias de hermanos completos para iniciar un nuevo ciclo de selección. Ciertos investigadores, para ganar tiempo, prefieren obtener ese nuevo conjunto de familias de hermanos completos, en la primera generación de recombinación. En este caso, dentro de cada familia se escogen las mejores plantas (selección dentro), las cuales se cruzan individualmente con las mejores plantas de otras familias.

La ganancia genética esperada en este sistema de mejoramiento, con base en la selección entre familias, para ambos sexos será:

$$\Delta_g = K \frac{(1/2)\sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{F(H.C)}^2}}$$

donde $\sigma_{F(H.C)}^2$ es la varianza fenotípica entre promedios de familias de hermanos completos.

Si la evaluación se hace en varios ambientes a , la varianza fenotípica incluirá:

$$\sigma_{F(H.C)}^2 = \sigma_I^2 + (\sigma_{f \cdot a/a}^2) + (\sigma_{e/a}^2) + (\sigma_d^2/arn)$$

pero si no se realizan mediciones de plantas individuales dentro de cada surco, la varianza fenotípica sería:

$$\sigma_{F(H.C)}^2 = \sigma_i^2 + (\sigma_{f \cdot a/a}^2) + (\sigma_e^2/ar)$$

Si la selección se efectúa en un solo sexo (no es lo usual) la ganancia genética entre familias será:

$$\Delta_g = k \frac{(1/4) \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{F(H.C)}^2}}$$

La ganancia genética dentro de familias seleccionadas, con control de ambos sexos sería:

$$\Delta_g = k \frac{(1/2) \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_F^2}}$$

donde σ_F^2 es la varianza fenotípica de plantas individuales dentro de surcos o familias.

La ganancia genética dentro de familias seleccionadas para un solo sexo sería:

$$\Delta_g = k \frac{(1/4) \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_F^2}}$$

16.1.7 Selección entre y dentro de familias endogámicas S_1 o S_2

Familias o progenies endogámicas obtenidas por autofecundación han sido empleadas frecuentemente en el mejoramiento de poblaciones.

La metodología utilizada en maíz es la siguiente:

- Se autofecundan las mejores 500 plantas de la población que va a ser mejorada. En el momento de la cosecha se seleccionan las plantas y mazorcas más sanas y de características deseables. Las semillas de cada mazorca se las mantiene por separado.

- Evaluación de las semillas autofecundadas, de igual manera que en los métodos anteriores. Utilizando una presión de selección del 10 ó 20% se procede a escoger las mejores familias.
- Recombinación de las mejores familias, usando la semilla de reserva. Esta recombinación puede ser hecha de igual manera que en los métodos anteriores, esto es, usando lotes aislados de desespigamiento, donde los surcos hembras estarán sembrados con las familias seleccionadas y los surcos machos estarán sembrados con una mezcla de esas familias. Las semillas obtenidas de esta recombinación representan el primer ciclo de selección.

Cuando se desee efectuar una recombinación más completa, el material será sembrado en una generación adicional. Esta recombinación más completa es deseable, aunque se necesite una siembra adicional. Después de la recombinación se inicia el siguiente ciclo, autofecundando las mejores plantas de la población del ciclo I.

El uso de familias endogámicas en el mejoramiento de poblaciones es recomendado para caracteres de baja heredabilidad, porque la endogamia hace aumentar la varianza genética entre familias y conduce a un aumento del progreso esperado por selección. El método requiere polinización controlada y el tamaño efectivo es el menor de todos, cuando se compara con el mismo número de familias seleccionadas por los otros métodos.

Para estimar la ganancia genética a partir de selección de líneas S_1 , se debe asumir ausencia de efectos de dominancia, frecuencias génicas $p = q = 0.5$ para cada uno de los genes comprometidos en la expresión del carácter.

$$\Delta_g = k \frac{\sigma_A^2 + B_1}{\sqrt{\sigma_{F(S_1)}^2}}$$

donde B_1 es la desviación de la varianza genética debida a los efectos de dominancia y $\sigma_{F(S_1)}^2$ es la varianza fenotípica de las medias de las familias S_1 .

Si se asume que $p = q = 0.5$ para todos los genes y si se realiza selección entre familias S_1 , controlando solo uno de los sexos en la etapa de recombinación, se tiene que:

$$\Delta_g = k \frac{(1/2) \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{F(S_1)}^2}}$$

Si se controlan ambos sexos durante la recombinación, entonces el avance genético es mayor:

$$\Delta_g = k \frac{\sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{F(S_1)}^2}}$$

Si se realiza selección dentro de familias S_1 , entonces para calcular la ganancia genética total es necesario estimar la ganancia por selección dentro de familias:

$$\Delta_g = k \frac{1/4 \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_F^2}}$$

donde σ_F^2 es la varianza fenotípica entre plantas individuales dentro de familias.

16.1.8 Selección recurrente

La expresión Selección Recurrente (S.R.) fue introducida en 1945 por Hull, para indicar la reselección, generación tras generación, con intercruzamiento de los materiales seleccionados con el fin de promover la recombinación genética.

El concepto de selección recurrente es bastante amplio y significa un proceso continuo de mejoramiento, en donde se suceden ciclos de recurrencia.

El método consiste en la selección de las mejores plantas de una población seguida de intercruzamiento entre sí para obtener la población del ciclo 1. En la población resultante se repite el proceso para obtener el siguiente ciclo.

Según este concepto, muchos métodos de selección se ajustan al criterio de selección recurrente. Así la selección masal y los demás métodos de mejoramiento poblacional que usan prueba de progenie son modalidades de selección recurrente.

La selección recurrente tiene como objetivo aumentar continuamente la frecuencia de los genes favorables, a través de los sucesivos ciclos de selección.

Tipos de Selección Recurrente

La Selección Recurrente se clasifica en:

- Selección Recurrente Fenotípica (S.R.F), y
- Selección Recurrente Genotípica (S.R.G), esta a su vez puede ser:
 - ◆ Selección Recurrente para h.c.g (S.R.h.c.g) o
 - ◆ Selección Recurrente para h.c.e (S.R.h.c.e)

Existen diferencias entre los tipos de selección recurrente, así:

- **S.R.F**
 - ◆ El fenotipo de las plantas S_0 constituye la unidad de selección, (no es necesario autofecundar plantas).
 - ◆ Se aplica para caracteres de alta heredabilidad (resistencia a plagas, enfermedades, composición química de granos, altura de planta, etc).
 - ◆ Se basa en la varianza genética aditiva, σ_A^2 .
 - ◆ No necesita de probador

- **S.R.h.c.g**
 - ◆ Se necesita autofecundar plantas; las plantas S_1 constituyen la unidad de selección.
 - ◆ Se aplica para caracteres influenciados grandemente por el ambiente o de baja heredabilidad como el rendimiento.
 - ◆ Se basa en la varianza genética aditiva, σ_A^2 .
 - ◆ Se necesita un probador de amplia base genética.

- **S.R.h.c.e**

Es idéntico al método anterior, solamente con las siguientes diferencias:

 - ◆ El probador es de estrecha base genética.
 - ◆ Se basa en genes heteróticos (varianza génica no aditiva).

- **Selección recurrente fenotípica**

Es sinónimo de selección masal tradicional o selección masal estratificada.

Este tipo de selección se utiliza en todos los casos en los cuales el fenotipo de la planta S_0 constituye la unidad de selección. Por lo tanto, se usa para modificar los caracteres de alta heredabilidad, debido al efecto de genes aditivos y poco influenciados por el ambiente. En este método de selección los genotipos a ser evaluados no necesitan cruzarse con un probador, debido a que los caracteres pueden ser evaluados en los propios individuos o plantas S_0 . Tampoco se necesita efectuar autofecundaciones.

- **Selección recurrente genotípica**

Este esquema fue sugerido por Jenkins (1940) como un método para obtener variedades sintéticas superiores.

La S.R. genotípica se divide en:

1. S.R.h.c.g
2. S.R.h.c.e

Mediante el estudio de las variedades sintéticas se analizarán la S.R.h.c.g y la S.R.h.c.e.

La Selección Recurrente para h.c.g se usa para caracteres cuya heredabilidad es debida a genes con efecto aditivo, muy afectados por el ambiente y por ende con heredabilidad baja. Esta metodología requiere autofecundar y cruzar los genotipos autofecundados con un probador de amplia base genética para evaluar la habilidad combinatoria general. Este esquema de mejoramiento fue sugerido por Jenkins en 1940 como método para obtener variedades sintéticas superiores.

La Selección Recurrente para h.c.e fue sugerida originalmente por Hull en 1945. El esquema básico es semejante al de la selección recurrente para h.c.g, con la única diferencia que el probador utilizado es de estrecha base genética, como por ejemplo una línea autofecundada. Este método se basa en el hecho de que los genes sobredominantes o heteróticos son responsables, en gran parte, del vigor híbrido, y de esta manera el método ofrece la posibilidad de concentrar en una población heterogénea, genes que dan la máxima heterosis en relación con un probador particular. Este método no ha tenido mucha aceptación debido a dos razones fundamentales: la primera se refiere a que ninguna línea es lo suficientemente buena para que sea substituida por otra después de varios años de uso, y la segunda, porque actualmente existen muchas evidencias que señalan que gran parte del vigor híbrido es debido a genes complementarios dominantes y no genes sobredominantes.

• Variedades sintéticas

Las variedades sintéticas se pueden definir de varias formas:

- Las variedades sintéticas son el resultado de la recombinación de líneas S_1 con alta h.c.g. (no la recombinación de líneas S_1 con alta h.c.e.).
- Las variedades sintéticas constituyen poblaciones heterocigotas y heterogéneas resultantes de la recombinación de gametos de genotipos seleccionados por su alta h.c.g. Por lo general, tales generaciones de síntesis o recombinaciones se realizan en lotes aislados.
- Una variedad sintética es una población en expansión, la cual consiste de pocos individuos en la generación de síntesis cero (sin. 0) y de muchos en generaciones avanzadas de síntesis. Por haber pocos genotipos en sin. 0, los relacionados tienen una gran posibilidad de cruzarse en tales generaciones avanzadas, originándose la endocría.
- Una variedad sintética, en maíz, constituye la generación avanzada de un híbrido múltiple aumentado mediante libre polinización.

Las líneas que constituyen una variedad sintética tienen las siguientes características:

Deben tener alta capacidad de combinación general para que tales líneas S_1 combinen bien entre sí. La capacidad de combinación de estas líneas no solo debe expresarse en las primeras generaciones de recombinación o síntesis (sin. 1 y sin. 2); sino también en las posteriores generaciones, sobre todo si dichas sintéticas van a recomendarse en forma comercial.

Estas líneas además deben ser vigorosas, resistentes a plagas y enfermedades y de buen porte agronómico.

En cuanto al número de líneas endocriadas que se deben utilizar para producir una variedad sintética no se tiene un criterio definido al respecto, sin embargo, se recomienda producir una sintética mediante la mezcla y recombinación de igual número de semillas de un mínimo de 10 líneas endocriadas.

Al mantener semilla en reserva de las líneas que constituyen una variedad sintética, ésta se puede reconstruir cuando haya necesidad de ello. Se debe además procurar que la recombinación de tales líneas sea un proceso de azar, de tal forma que cada línea contribuya por igual en el juego gamético de dicho evento.

Las variedades sintéticas se pueden utilizar en forma comercial como variedades o como material básico para producir líneas endocriadas, híbridos varietales o nuevos ciclos de selección recurrente.

Ejemplos de variedades sintéticas de maíz producidas y comercializadas en Colombia:

1. Para clima frío:
 - 1.1 Diacol V502 (harinoso Mosquera I sin. 3)
 - 1.2 ICA V533 (blanco rubí II sin. 3)
 - 1.3 ICA V453 (kilate x Colombia (S) III)
2. Para clima caliente:
 - 2.1 Diacol V103 (Ven 1 x Ven 471) I sin. 3
 - 2.2 Diacol V153 (Diacol VI x Diacol V361) I sin. 3
3. Para clima medio y caliente:
 - 3.1 ETO

Método para formar variedades sintéticas de maíz, mediante S.R.h.c.g. o S.R.h.c.e.

Primer semestre: Autofecundar unas 250 plantas So de buenas características agronómicas (ejemplo de la población original: blanco rubí).

Segundo semestre: Formación en lotes aislados de desespigamiento de los cruzamientos líneas x variedad (C.L.V.) para probar las líneas endocriadas S_1 (en este momento se sabe si la variedad sintética se formará mediante S.R.h.c.g o S.R.h.c.e y todo depende del tipo de probador utilizado). Si el probador es de amplia base genética se usa S.R.h.c.g. y si es de estrecha base genética se emplea S.R.h.c.e.

Tercer semestre: a) Ensayo de rendimiento de los C.L.V., usando diseños experimentales especiales, varios ambientes y testigos.
 b) Selección de las mejores líneas endocriadas S_1 , con base en el resultado de sus C.L.V.
 c) Mezcla de igual número de semillas de las líneas seleccionadas. Dicha mezcla constituye la generación de recombinación o síntesis cero (sin. 0).

Cuarto semestre: Siembra, en lote aislado, de la generación sin. 0 para obtener la generación sin. 1.

Quinto semestre: Siembra, en lote aislado, de sin. 1 para obtener la sin. 2.

Después de haber obtenido la generación sin. 2, se hacen ensayos comparativos de rendimiento, en donde se estudia el comportamiento de la nueva variedad sintética en relación con la variedad original y con otras variedades como testigos.

Si la nueva variedad es superior, se reparte como un nuevo tipo mejorado de maíz. Obsérvese que, según el método anteriormente explicado, cada ciclo de selección cubre un período de cinco semestres. Es decir, cada ciclo de selección incluye: formación de líneas endocriadas, C.L.V., ensayo de rendimiento de los C.L.V., siembra de la generación sin. 0 para obtener sin. 1, y siembra de la sin. 1 para obtener sin. 2.

Si se desea continuar con el mismo método de selección, se usará como material básico (So) la variedad sintética obtenida previamente. Al final de este segundo ciclo de selección (otros cinco semestres) se tendrá una nueva variedad sintética.

Nomenclatura usada en Selección Recurrente

Ejemplo:

Variedad sintética de maíz conocida como: "Blanco rubí I sin 1", donde:

Blanco rubí es el material básico (So) a partir del cual se obtuvieron las líneas endocriadas S_1 para formar la variedad sintética.

I: indica el primer ciclo de selección recurrente, que en este caso, cada ciclo incluye cinco cosechas.

Sin: síntesis o recombinación al azar.

1: una generación de síntesis o recombinación.

16.2. Selección interpoblacional

16.2.1 Selección recurrente recíproca en familia de medios hermanos

La S.R.R. fue propuesta por Comstock, Robinson y Harvey en 1949 como un procedimiento útil para mejorar la respuesta heterótica entre dos poblaciones, aprovechando simultáneamente la varianza genética aditiva y no aditiva. Selecciona

simultáneamente por h.c.g y h.c.e y necesita dos probadores (una población es probadora de la otra).

El método parte de dos poblaciones (A y B), preferiblemente no relacionadas, que se mejoran simultáneamente y se conocen como poblaciones recíprocas. El objetivo básico es aprovechar al máximo los efectos aditivos y no aditivos de genes. El resultado es el mejoramiento *per se* de las dos poblaciones (basado en efectos aditivos) como la heterosis del cruzamiento entre ellas (basado en efectos de dominancia).

El procedimiento original prevé las siguientes etapas:

1. Autofecundación de plantas en la población A y cruzamiento simultáneo con las plantas de la población B. De igual manera, se autofecundan plantas en la población B y simultáneamente se cruzan con plantas de la población A. Para los cruzamientos, el polen de la planta autofecundada se coloca al azar en estigmas de 4 a 5 plantas de maíz de la otra población.
2. Evaluación, en ensayos de rendimiento, de las progenies obtenidas de los cruzamientos.
3. Recombinación de las mejores líneas S_1 de A de acuerdo con los resultados de los ensayos. De igual manera, recombinación de las mejores líneas S_1 de B. De esta forma se obtienen dos poblaciones de primer ciclo (A1 y B1). Se puede iniciar un nuevo ciclo, repitiendo las etapas anteriores.

En la Figura 51 se ve el esquema de mejoramiento interpoblacional por selección recurrente recíproca, con evaluación de familias de medios hermanos.

En forma resumida la S.R.R. en familia de medios hermanos se puede presentar así:
Primer semestre:

- a) Siembra de las dos poblaciones heterocigotas y no relacionadas A y B.
- b) Selección de plantas en la población A y en B.
- c) Autofecundación de las plantas seleccionadas.
- d) Simultáneamente, cruzamiento de las plantas seleccionadas $A \times B$ y $B \times A$.

Segundo semestre:

Evaluación de los cruzamientos $A \times B$ y $B \times A$ y selección de los mejores cruzamientos y consecuentemente de las mejores líneas S_1 .

Tercer semestre:

Recombinación, en lotes aislados, tanto de las mejores líneas de la población A como de las mejores líneas de la población B. Sin. 0 para obtener Sin. 1.

La ganancia genética esperada, medida como el comportamiento promedio esperado del cruzamiento interpoblacional, es la siguiente:

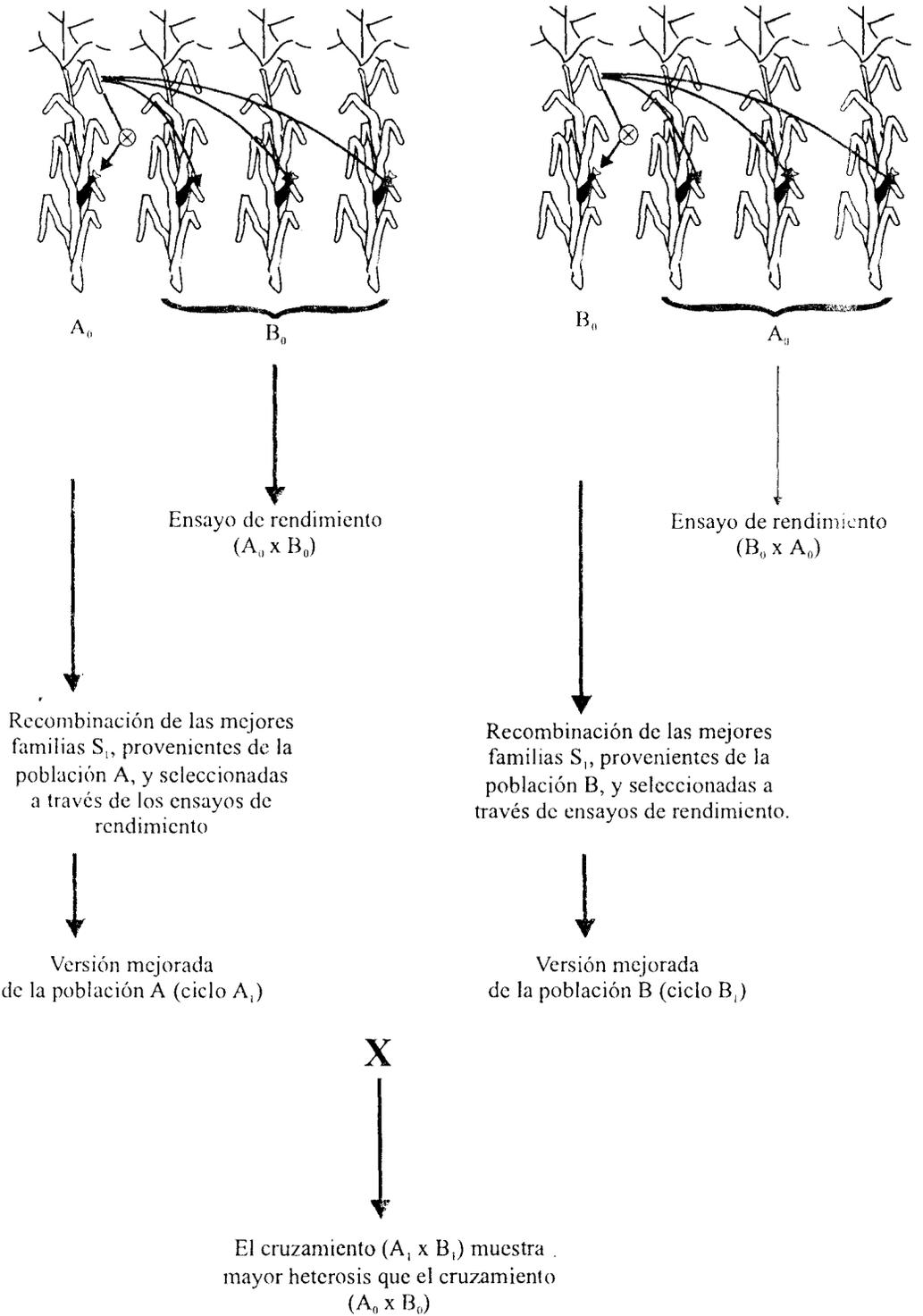


Figura 51. Esquema de la selección Recurrente Recíproca de familias de medios hermanos

$$\Delta_g = K \frac{\sigma_{f(A \times B)}^2}{\sqrt{\sigma_{F(A)}^2}} + K \frac{\sigma_{f(B \times A)}^2}{\sqrt{\sigma_{F(B)}^2}}$$

$$\Delta_g = K_1 \frac{1/4 \sigma_{A(A \times B)}^2}{\sqrt{\sigma_{F(A)}^2}} + K_2 \frac{1/4 \sigma_{A(B \times A)}^2}{\sqrt{\sigma_{F(B)}^2}}$$

donde: $\sigma_{f(A \times B)}^2$ y $\sigma_{f(B \times A)}^2$ son las varianzas entre medias de familia de medios hermanos para los cruzamientos (A x B) y (B x A), respectivamente, y estiman:

$$\sigma_{f(A \times B)}^2 = 1/4 \sigma_{A(A \times B)}^2$$

$$\sigma_{f(B \times A)}^2 = 1/4 \sigma_{A(B \times A)}^2$$

$\sigma_{F(A)}^2$ y $\sigma_{F(B)}^2$ son las varianzas fenotípicas de las medias de familias de medios hermanos en las poblaciones A y B, respectivamente. Son estimadas a través de los cuadrados medios del análisis de varianza; así:

$\sigma_{F(A)}^2 =$ C M de las familias de medios hermanos cuando la población A actúa de macho/n·r

$\sigma_{F(B)}^2 =$ CM de las familias de medios hermanos cuando la población B actúa de macho/n·r

donde n = número de plantas por familia de medios hermanos

r = número de repeticiones

16.2.2 Selección recurrente recíproca en familias de hermanos completos

Es una modificación de la S.R.R. tipo tradicional, propuesta por Comstock, Robinson y Harvey (1949).

Este método es idéntico al anterior, con la diferencia de que aquí se evalúan familias de hermanos completos en vez de medios hermanos. Una ventaja de este método es que se puede muestrear el doble de plantas en las poblaciones de referencia que en el método de medios hermanos, porque sólo se realiza un ensayo de evaluación en donde las familias de hermanos completos sirven para identificar al mismo tiempo los mejores progenitores tanto en la población A como en la B. Esta metodología se la puede utilizar cuando las poblaciones producen dos o más inflorescencias.

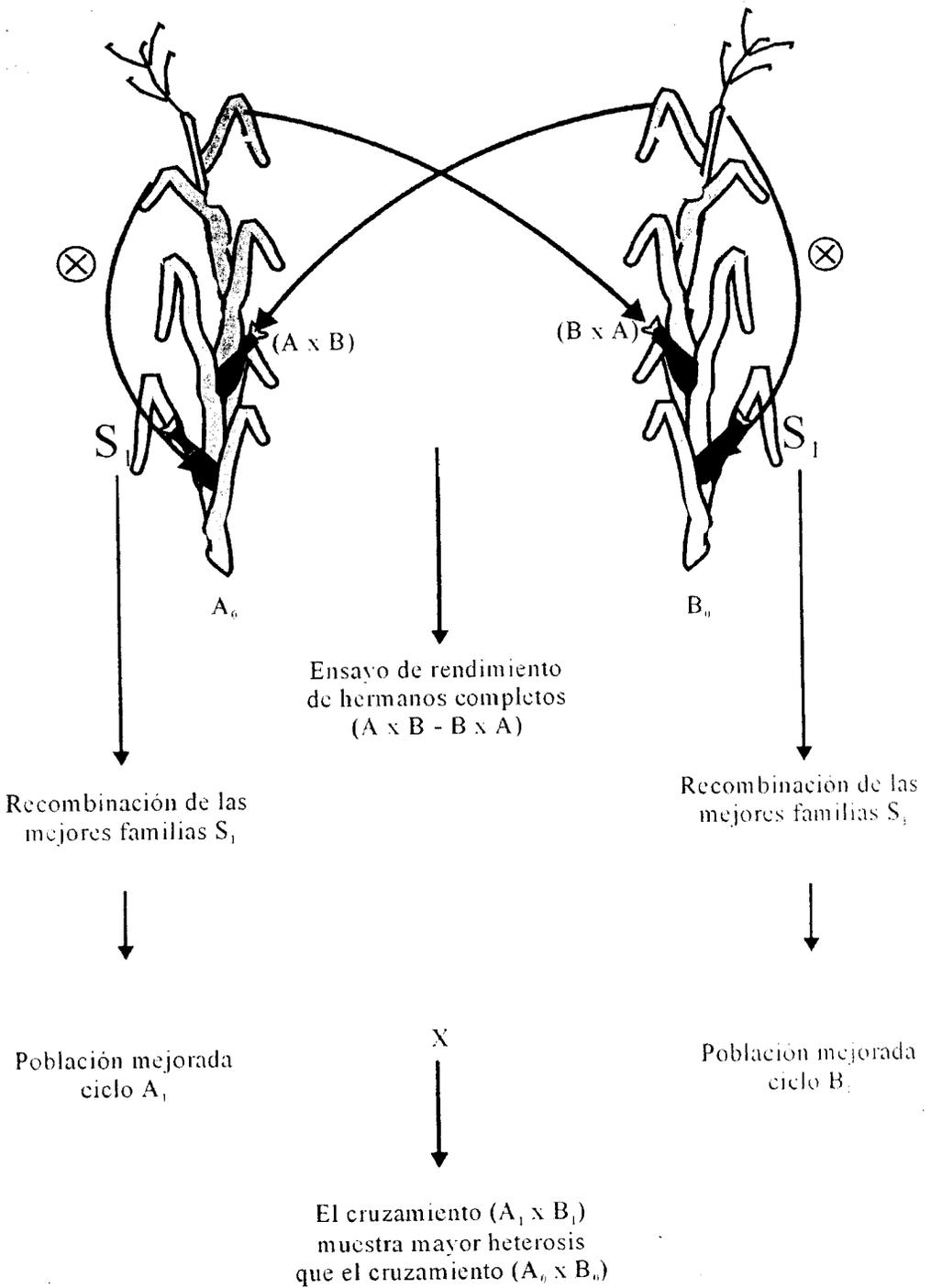


Figura 52 Esquema de la Selección Recurrente Recíproca en familias de hermanos completos

La ganancia genética esperada en este tipo de selección será:

$$\Delta_g = K \frac{1/2(\sigma_{A(A \times B)}^2 + \sigma_{A(B \times A)}^2)}{\sqrt{\sigma_F^2}}$$

donde σ_F^2 es la varianza fenotípica de las medias de familias de hermanos completos. Como solo se realiza un ensayo de rendimiento, se tendrá sólo una estimación de la varianza entre familias $\sigma^2 f(A \times B - B \times A)$

$$\sigma_{f(A \times B - B \times A)}^2 = 1/4(\sigma_{A(A \times B)}^2 + \sigma_{A(B \times A)}^2) + 1/4(\sigma_{D(A \times B - B \times A)}^e)$$

La Selección Recurrente Recíproca en familias de hermanos completos presenta las siguientes características:

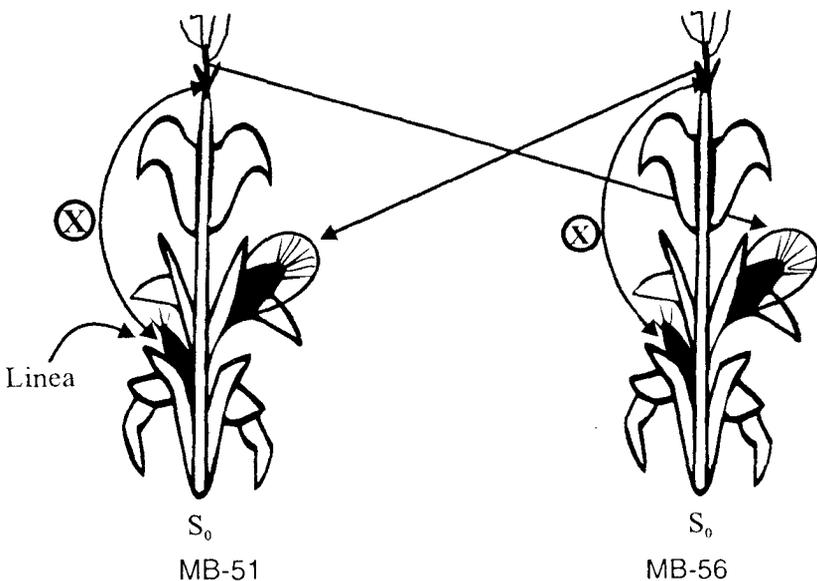
- Utiliza al máximo los efectos no aditivos.
- Requiere de dos poblaciones prolíficas, es decir, con dos o más inflorescencias por planta.
- Selecciona pares de genotipos en cada generación de autofecundación, en lugar de genotipos en forma individual.
- Puesto que la selección se basa en pares de genotipos, el interés primario es el comportamiento agronómico de combinaciones simples específicas.
- La selección se basa en el comportamiento de las familias entre hermanos completos, en lugar de una mezcla de hermanos completos y medio hermanos, como ocurre en el caso anterior.
- La metodología difiere de la prueba temprana, porque sólo se cruzan plantas So en forma individual, en lugar de cruzar éstas a un probador común.
- Los dos progenitores de las mejores familias se seleccionan y se recombinan dentro de cada población, para formar nuevas poblaciones a fin de iniciar un nuevo ciclo de selección.
- La principal ventaja de este sistema de selección es que si se identifican familias superiores, éstas se pueden reproducir pues se dispone de semilla de ambos padres.

- El cruzamiento entre dos poblaciones puede producir híbridos superiores.
- El valor promedio de un individuo depende del de su compañero y una familia de hermanos completos dará una estimación menos precisa del valor promedio de un padre que una familia de medios hermanos.
- En resumen, este sistema consiste en aislar un grupo de genotipos de una población o poblaciones y determinar cuáles genotipos se comportan mejor en combinaciones híbridas específicas.

En forma detallada, la metodología en maíz consiste en lo siguiente:

1. Se requieren dos poblaciones básicas heterocigotas y heterogéneas, las poblaciones deben ser prolíficas.
2. Las dos poblaciones se siembran intercaladas.
3. Se cubren o protegen las mazorcas de las plantas prolíficas seleccionadas en ambas poblaciones.
4. Las mazorcas superiores se utilizan para el cruzamiento interpoblacional entre cada par de plantas S_0 escogidas.
5. Las mazorcas inferiores se autofecundan para formar pares de líneas endogámicas S_1 .

Si se poliniza primero la mazorca superior, la inferior no se desarrolla. Se autofecunda la inferior, porque en la superior se obtiene mayor cantidad de grano para las pruebas de rendimiento y evaluación de líneas.

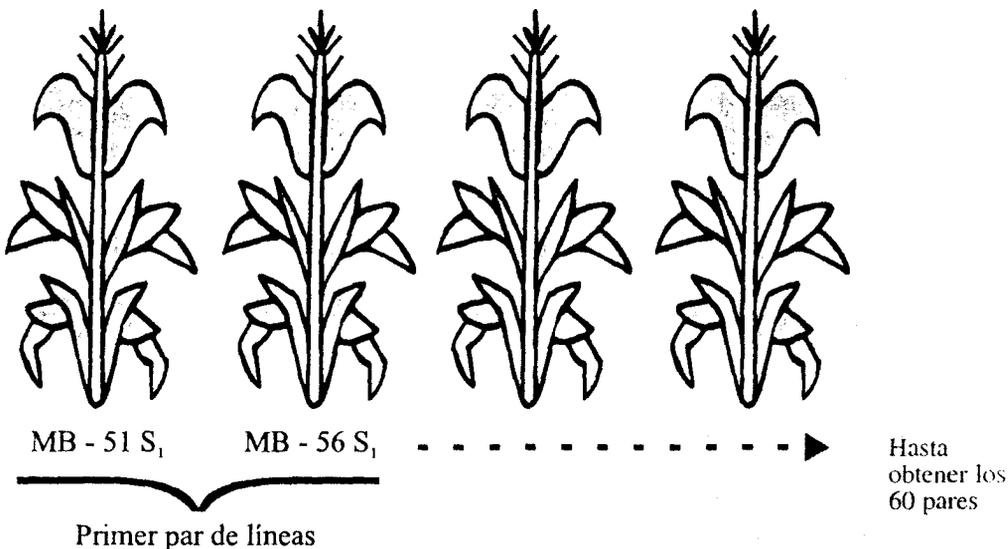


6. El par de líneas que salen de la autofecundación se evalúan a través del cruzamiento interpoblacional $S_0 \times S_0$ que proviene de la mazorca superior.

- El material $S_0 \times S_0$ se siembra en ensayos de rendimiento con diseño experimental adecuado.
- Dada la poca semilla que se obtiene de cada par de cruzamientos, la evaluación no podría ser muy extensiva.
- La presión de selección debe ser intermedia (30-50%).

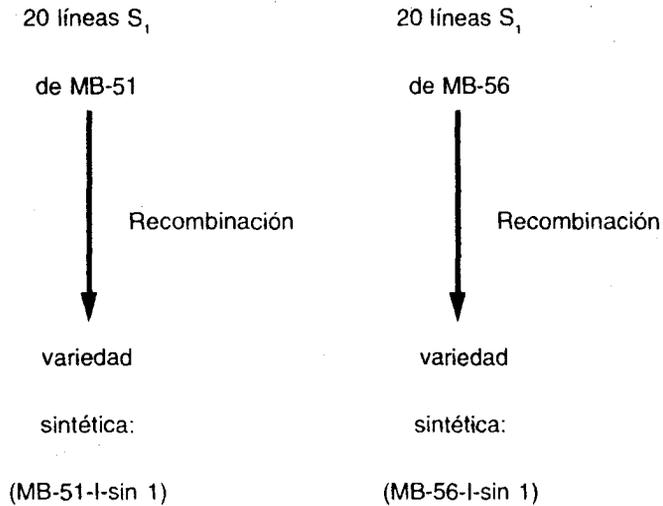
7. Si se selecciona un determinado número de líneas hay dos posibilidades:

7.1 Cada par de líneas S_1 , seleccionadas por los C.L.V., se siembra utilizando el sistema mazorca por surco: Por ejemplo: si se seleccionan 60 pares de líneas, la siembra será así:



Dentro de cada línea S_1 se seleccionan de 4-10 plantas prolíficas, y se vuelve a repetir el proceso anterior; es decir, autofecundar las mazorcas inferiores para formar S_2 y cruzar pares de plantas de líneas S_1 para formar C.L.V., y evaluar las líneas S_2 , y así sucesivamente hasta tener líneas homocigotas que se cruzan entre sí para producir el híbrido sencillo.

7.2 Si se seleccionan 20 líneas S_1 de MB51 y 20 de MB56; se pueden recombinar en forma separada, así:



Otra alternativa es cruzar cada línea seleccionada en MB-51 con todas las líneas de MB-56 seleccionadas. Este método fue propuesto para producir casi exclusivamente híbridos sencillos (híbridos crípticos). Híbrido críptico: Es el híbrido resultante de la S.R.R. entre familias de hermanos completos.

La Selección Recurrente Recíproca se emplea básicamente para producir líneas endogámicas que pueden utilizarse en la formación de híbridos simples o variedades sintéticas.

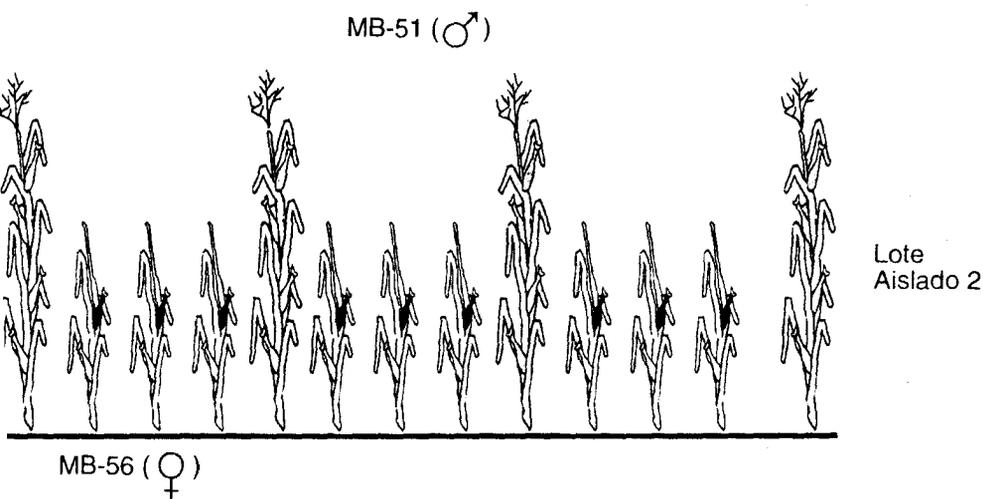
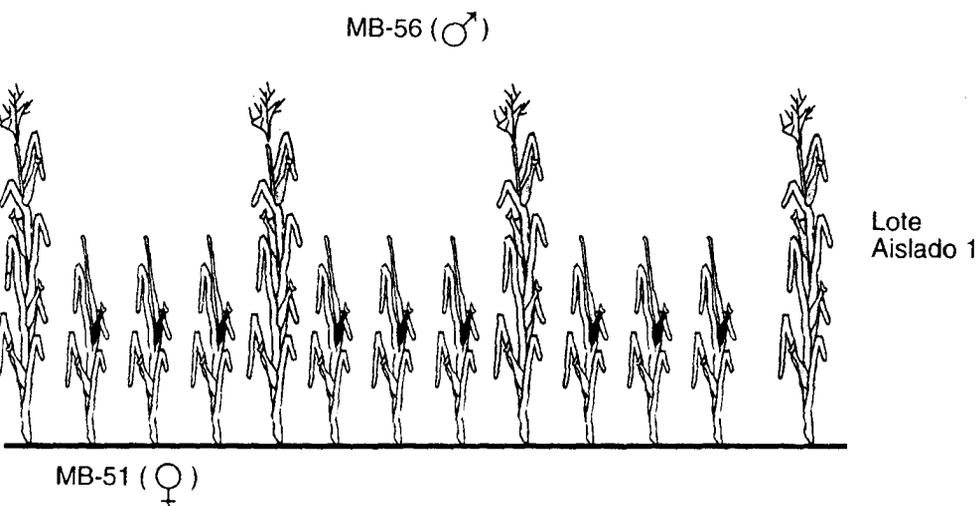
16.2.3 S.R.R. modificada por Paterniani

Se basa en familias de medios hermanos y en el caso del maíz se sigue la siguiente metodología:

1. Se requieren dos poblaciones heterogéneas y heterocigotas.

Ejemplo: MB-51 y MB-56.

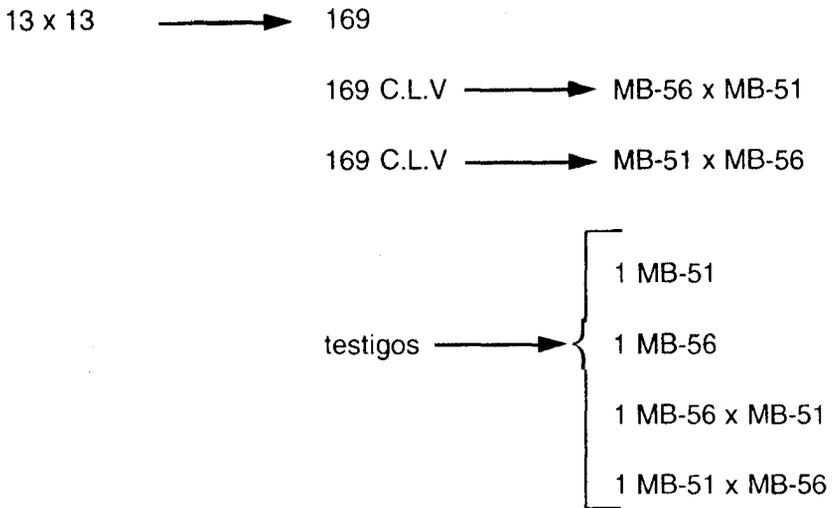
2. Cada una de estas poblaciones se siembra en lotes aislados. Se seleccionan 250 plantas (familias de medios hermanos) en la población MB-51 y 250 plantas en la población MB-56, se desgranar en forma individual (de cada población habrá 250 bolsas).
3. Luego, en dos lotes aislados de desespigamiento se siembran estas plantas seleccionadas siguiendo el método de Mazorca x Surco, y usando 25 plantas por surco; así:



Los polinizadores son mezclas balanceadas de las 250 plantas seleccionadas. En cada lote aislado, la población es probadora de la otra.

De los 250 surcos, supongamos que se cosechan 169 surcos de plantas S_0 , en cada lote aislado.

Se evalúan las 169 familias en láttice triple 13 x 13. Se tendrán dos ensayos de rendimiento, uno para cada población.



5. Con base en los análisis de estos ensayos, se selecciona el 10% de los surcos y se obtendrán 17 familias de MB-51 y 17 familias de MB-56.

6. En los lotes aislados se producirá el primer ciclo de recombinación, así:

17 familias provenientes de la población MB -51, recombinadas a libre polinización, originarán la variedad sintética (MB-51) I sin. 1. De la misma forma 17 familias provenientes de la población MB- 56, recombinadas a libre polinización originarán la variedad sintética (MB -56) I sin. 1.

7. En lotes aislados se siembran:

- (MB-51) I Sin. 1 para producir (MB-51) I Sin. 2.
- (MB-56) I Sin. 1 para producir (MB-56) I Sin. 2

16.2.4. Selección Recurrente Recíproca con familias de medios hermanos, obtenidas de plantas prolíficas de maíz.

- Se siembra, en el mismo día, dos lotes aislados de desespigamiento. En un lote, la población A es usada como hembra y la población B como macho. En el otro campo, la población B constituye las líneas femeninas y la población A las líneas masculinas. En la época de floración, las plantas de los surcos hembras son desespigadas (se elimina la inflorescencia masculina) y se protegen las mazorcas de las plantas prolíficas en esos surcos femeninos. Es recomendable hacer selección para caracteres deseables tales como altura de mazorca, resistencia al volcamiento, sanidad, etc.

- En cada lote aislado, las primeras mazorcas serán polinizadas naturalmente con el polen de los surcos masculinos que corresponden a la población contrastante o recíproca. Las segundas mazorcas (protegidas) serán polinizadas con una mezcla del polen obtenido de los surcos masculinos del otro campo. De esta forma se obtienen, de cada planta prolífica trabajada de la población A, dos mazorcas: la primera mazorca cruzada con la población B y cuyas semillas serán evaluadas en ensayos para medir la capacidad de combinación de la planta en cuestión y la segunda mazorca, polinizada con polen de la misma población A y cuyas semillas serán guardadas para una eventual utilización si la planta en cuestión tuviera buena capacidad de combinación. Ambas mazorcas constituyen familias de medios hermanos.
- Evaluación, en ensayos de rendimiento, de las progenies provenientes de las semillas de las plantas A cruzadas con B e igualmente de las progenies de las plantas B cruzadas con A.
- Con base en los ensayos de rendimiento se determinan las plantas que presentan mayor capacidad de combinación. Las semillas de las segundas mazorcas de esas plantas son usadas para sembrar dos nuevos lotes aislados de desespigamiento, repitiéndose el proceso del primer año. Las semillas de esas mazorcas son usadas tanto para la siembra de los surcos femeninos de un campo, como para la siembra de los surcos masculinos en el otro campo. Al completarse el ciclo se obtienen las poblaciones A_1 y B_1 .
Las poblaciones obtenidas después de cada ciclo pueden ser utilizadas inmediatamente como fuentes de líneas, cruzamientos en pares, cruzamientos intervarietales o para continuar la selección recurrente recíproca.

El método presenta las siguientes ventajas:

- Cada ciclo se realiza en dos años, que es un tiempo reducido para selección recurrente recíproca, posibilitando mayor ganancia por año y menos interacción genotipo por años.
- En todos los años, las plantas se someten a selección, pues se realiza una fuerte selección para prolificidad en un año y fuerte selección para capacidad de combinación en el año siguiente. Así, las poblaciones mejoradas deberán ser más productivas como tales (debido principalmente a la selección por prolificidad) y tener también mayor capacidad de combinación (debido a la selección recurrente recíproca).
- La metodología es relativamente simple, lo que posibilita que un gran número de plantas y, por tanto de genotipos, sean evaluados.

6.3. Hibridación entre líneas endocriadas

El sistema tradicional de hibridación entre líneas endocriadas de maíz incluye las siguientes etapas:

1. Formación de las líneas endocriadas.
2. Evaluación de las líneas endocriadas.
 - 2.1 Por habilidad combinatoria general.
 - 2.2 Por habilidad combinatoria específica.
3. Formación y evaluación de híbridos simples, combinando las mejores líneas endocriadas.
4. Predicción de híbridos dobles.
5. Producción de los híbridos dobles más rendidores; por lo general, no menos de 40.
6. Evaluación de tales híbridos en diversos ambientes y con adecuados testigos.
7. Selección del más indicado, para evaluaciones más refinadas o más amplias, según el caso.
8. Evaluar las combinaciones simples y dobles posibles del híbrido doble seleccionado, para definir los cruces específicos de las líneas y el simple de tal híbrido doble.
9. Registro del híbrido doble escogido.

- **Formación de líneas endocriadas**

El propósito primario de la endocría como herramienta en el mejoramiento de algamas es el aislamiento de biotipos (líneas), que pueden ser utilizados en la producción de combinaciones híbridas.

La endocría en poblaciones de polinización cruzada produce la separación de la población en líneas entre las cuales la selección será efectiva.

La selección entre líneas durante el proceso de endocría es particularmente efectiva para caracteres fenotípicos propios de una baja heredabilidad.

La identificación y evaluación de líneas superiores puede fácilmente realizarse después de unas pocas generaciones de endocría. Endocría continuada y selección puede conducir a la pérdida de algunos genes favorables presentes.

En el caso de maíz, se han producido y evaluado miles de líneas endocriadas. Al comienzo cualquier línea endocriada que pudiera combinarse, se guardaba. A medida que el mejoramiento avanzaba, los requerimientos eran más estrictos. Los caracteres, ahora, de valor son: rendimiento, habilidad combinatoria y características agronómicas generales.

Los métodos para producir líneas endocriadas son:

1. *Método tradicional:* Se utiliza la autofecundación como herramienta para conseguir la endogamia. La selección es hecha entre y dentro de las progenies a medida que se realiza el trabajo de endogamia. Las plantas son seleccionadas por sus caracteres fenotípicos: vigor, resistencia y buenas características agronómicas. En el caso del maíz, se seleccionan también las mazorcas en el momento de cosecha y en la preparación para la próxima siembra.

El esquema general, en maíz, es el siguiente:

Primera siembra: Autofecundar más o menos 200 plantas So de buenas características agronómicas de variedades o híbridos promisorios, descartando las malas.

Segunda siembra: Sembrar 25-30 plantas de cada progenie o familia.

Autofecundar 2-5 plantas seleccionadas en cada progenie y seleccionar entre y dentro de las progenies. Escoger 1-3 mazorcas por progenie.

Tercera siembra: Sembrar 1-3 surcos de cada mazorca seleccionada, autofecundar y seleccionar, repitiéndose este proceso hasta que las líneas alcancen homocigosis relativamente altas, lo cual lleva de 5-7 años.

2. *Método del sitio único:* Este método fue sugerido por Jones y Singleton en 1934 y difiere del método tradicional porque cada progenie está representada por un sitio único con tres plantas en lugar de un surco con varias plantas. Así se reduce el área, facilitando trabajar con un número mayor de progenies y aumentando la posibilidad de selección entre progenies.

Evaluación de las líneas endogámicas

La evaluación se realiza con base en el comportamiento de las líneas en combinaciones híbridas.

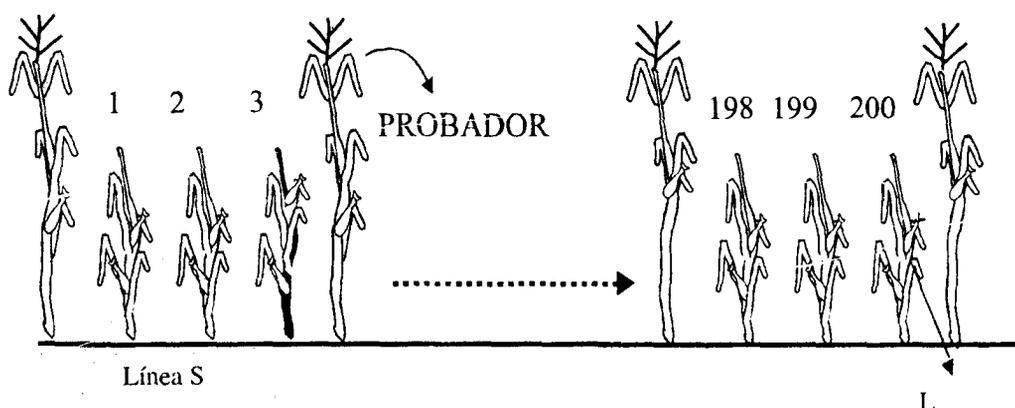
1. Top-Cross o Cruzamiento Línea x Variedad (CLV)

Para evaluar el comportamiento preliminar de las líneas, Davis en 1927 y Lindstrom en 1931, sugirieron el empleo de Top-Cross o cruzamiento línea x variedad (CVL), o sea el cruzamiento de cada una de las líneas endogámicas con un probador de amplia base genética. Esto representa una prueba por habilidad combinatoria general (h.c.g).

La h.c.g. implica comportamiento promedio en combinaciones híbridas. Este comportamiento promedio puede medirse utilizando un cruzamiento con un único probador que puede ser una variedad de libre polinización o una varie-

dad sintética, la cual proporciona combinaciones con un amplio arreglo de gametos o por el comportamiento promedio con un grupo de líneas, las que corresponden a un razonable número de gametos, los cuales proporcionan un buen estimado del comportamiento de las líneas en pruebas.

Cuando la meta es producir híbridos, a la prueba de h.c.g. le sigue la prueba de h.c.e., la que se define como la desviación de un cruzamiento particular de dos líneas, de lo esperado de sus habilidades combinatorias generales. h.c.g. es, por tanto, el comportamiento promedio de líneas en una serie de cruzamientos, mientras h.c.e. es función de un cruzamiento particular. La prueba de h.c.e. generalmente se realiza a través de cruzamientos dialélicos con pocas líneas evaluadas y seleccionadas por su alta h.c.g.



La h.c.g. se basa principalmente en los efectos aditivos de los genes y h.c.e. se basa en los efectos epistáticos y dominancia de los genes.

La selección del probador, para evaluar el potencial de una línea endogámica, es uno de los aspectos más discutibles en el mejoramiento. De un modo general y con base tanto en los estudios teóricos como en las evidencias experimentales, se puede decir que es más recomendable utilizar un probador homocigoto recesivo o una variedad con baja frecuencia de genes favorables.

En otras palabras, la constitución genética de un probador debe ser tal que permita la máxima expresión de la constitución genética de las líneas a probarse. En general se asume que un probador con alta resistencia al volcamiento no permitirá seleccionar líneas resistentes a tal carácter agronómico. Argumento similar puede aplicarse para rendimiento aunque hasta ahora parece que probadores con buena o regular capacidad de rendimiento son los que se vienen utilizando.

Como probadores para h.c.g. se pueden utilizar: variedades de libre polinización, variedades sintéticas, población compuesta por líneas de origen diferente a las líneas a probarse.

Como probadores para h.c.e. se pueden utilizar líneas endocriadas, cruzamientos simples o dobles.

2. Cruzamientos dialélicos

El cruzamiento de líneas endocriadas en todas sus combinaciones posibles, seleccionadas previamente por su alta h.c.g. se utilizan para escoger las mejores combinaciones híbridas F_1 y para predecir híbridos dobles. El cruzamiento dialélico no solo determina la h.c.g. sino también la h.c.e. Por lo general, aquellas líneas que han sido seleccionadas por su alta h.c.g. en el Top-Cross son las escogidas para probarlas nuevamente en cruzamientos dialélicos y obtener información de la h.c.e. para producir híbridos simples superiores.

• Tipos de híbridos producidos con líneas endocriadas

Las líneas endocriadas son las unidades fundamentales para el desarrollo de un programa de producción de semillas híbridas. Las líneas endocriadas son poco productivas, pero los híbridos, debido al vigor, son más productivos que las variedades o variedades mejoradas.

Diferentes tipos de híbridos se pueden producir:

1. Top-Cross o C.L.V: Cruzamiento línea x variedad.
2. Híbrido simple: línea A x línea B.
3. Híbrido simple modificado: $(AxA') \times B$; $(AxA') \times (BxB')$.
4. Híbrido triple: $(AxB) \times C$.
5. Híbrido doble: $(AxB) \times (CxD)$.
6. Híbrido múltiple: $(AxB) \times (CxD) \times (ExF) \times (GxH)$ ----- y otros.
7. Híbrido intervarietal: Variedad A x Variedad B.

Top-Cross: Resulta del cruzamiento entre una línea endocriada y una variedad de amplia base genética. Este tipo de híbrido no ha sido considerado de valor comercial, pero es ampliamente usado en los programas de evaluación de líneas para la utilización en híbridos. En algunos países estos tipos de híbridos han sido utilizados comercialmente.

Híbrido simple: Es obtenido mediante el cruzamiento de dos líneas endocriadas. En general es más productivo que los otros tipos de híbridos, presentando mayor uniformidad de plantas. La semilla tiene un costo de producción más elevado porque es producida en las líneas que, por ser endocriadas, exhiben producción más baja.

$$H.S = \frac{n(n-1)}{2}$$

Donde: n= número de líneas endocriadas

Híbrido simple modificado: Se utiliza como progenitor femenino el híbrido entre dos progenies afines de la misma línea, esto es (A x A!), y como progenitor masculino otra línea (B) o también un híbrido entre progenies afines (B x B!). En cualquiera de los casos, el costo de producción de semillas es reducido porque el progenitor femenino presenta un cierto vigor que se manifiesta en mayor producción.

Híbrido triple: Se obtiene a partir del cruzamiento entre un híbrido simple (A x B) y una línea (C). La línea polinizadora debe ser suficientemente vigorosa para poder ser sembrada intercaladamente al híbrido simple y producir polen suficiente para garantizar una buena producción de granos en las líneas femeninas. El híbrido triple también puede ser obtenido como un híbrido modificado, esto es (A x B) x (C x C'), donde C y C' son dos progenies afines de la misma línea. El híbrido triple es también uniforme y requiere dos años para ser producido a partir de las líneas.

$$H \cdot T = \frac{3 (n!)}{(n-3)! 3!}$$

Donde: n = número de líneas endogámicas

Híbrido doble: Es el híbrido más utilizado, obtenido del cruzamiento de dos híbridos simples, (A x B) (C x D), incluyendo por lo tanto cuatro líneas endocriadas.

$$H \cdot D = \frac{3 n!}{(n-4)! 4!}$$

Donde: n= número de líneas endocriadas

Híbrido múltiple: Es producido mediante la utilización de 6, 8 o más líneas. Comercialmente ha sido poco usado y su principal ventaja reside en la mayor variabilidad genética que puede resultar en una mayor adaptación.

• Producción de híbridos simples

En maíz, un híbrido entre dos líneas puras muestra algún aumento en el vigor, en comparación con sus progenitores. Sin embargo, muy pocas de las miles de líneas puras que se han ensayado han presentado un grado de heterosis con importancia económica.

Un estimativo hecho en 1952 indicaba que de 100.000 líneas puras que se habían probado hasta entonces, sólo unas 60 eran lo suficientemente buenas para su utilización como progenitores de maíz híbrido comercial. Aunque actualmente se cultivan muchos híbridos, el número de líneas puras que se han utilizado para producirlo es bastante reducido y algunas líneas entran en la genealogía de la gran mayoría de los híbridos.

• Predicción de híbridos dobles

Una vez que se han identificado las mejores líneas para producir híbridos simples, el paso siguiente es la formación de los dobles. Sin embargo, el número de combinaciones aumenta. Por ejemplo con 20 líneas puras se producen 190 cruza-mientos simples y 14.535 híbridos dobles. Como es prácticamente imposible evaluar un número alto de híbridos dobles, se recomienda efectuar la predicción del comportamiento de estos híbridos con el fin de seleccionar las mejores combinaciones, y posteriormente evaluarlas en campo. Existen cuatro metodologías para efectuar la predicción de los híbridos dobles:

Método A: Se basa en el rendimiento promedio de los seis híbridos simples posibles que resultan al combinar las cuatro líneas endocriadas.

Si las líneas son A, B, C, D; el valor del híbrido doble será el correspondiente al promedio de los seis simples (A x B); (A x C); (A x D); (B x C); (B x D) y (C x D).

Método B: El comportamiento del híbrido doble será igual al rendimiento promedio de los híbridos simples no parentales. Tomando las líneas A, B, C y D se forman los cruces simples (A x B); (A x C); (A x D); (B x C); (B x D) y (C x D). La predicción del híbrido doble (A x B) x (C x D) será:

$$(A \times B) (C \times D) = \frac{(A \times C) + (A \times D) + (B \times C) + (B \times D)}{4}$$

Método C: El híbrido doble tendrá un valor equivalente al rendimiento promedio de cada línea en todas las combinaciones simples posibles.

El rendimiento de la línea A será el promedio de los simples (A x B); (A x C) y (A x D); igual se calcula para las otras líneas que formarán el doble.

A	B	C	D
(A x B)	(B x A)	(C x A)	(D x A)
(A x C)	(B x C)	(C x B)	(D x B)
(A x D)	(B x D)	(C x D)	(D x C)
\bar{X}_A	\bar{X}_B	\bar{X}_C	\bar{X}_D

$$H. D = \frac{(\bar{X}_A + \bar{X}_B + \bar{X}_C + \bar{X}_D)}{4}$$

Método D: El híbrido doble debe rendir una cantidad igual al rendimiento promedio de los cruzamientos línea x variedad, que resulta al cruzar cada una de las cuatro líneas con una variedad probadora común.

(Línea A x Variedad)	$(A \times B) (C \times D) = \bar{X} \text{ Línea x Variedad}$
(Línea B x Variedad)	
(Línea C x Variedad)	
(Línea D x Variedad)	

El método B ha sido el más indicado para las predicciones de los híbridos dobles en maíz y actualmente se tiene un programa de computadora, basado en el comportamiento promedio de los 45 cruces simples, que resultan al combinar dialécticamente diez líneas endocriadas. Se predice el comportamiento de los 630 híbridos dobles que pueden formarse al cruzar tales líneas.

Con base en la predicción se escogen 40 ó 45 híbridos dobles, los de mejor comportamiento, y se los evalúa en campo, en ensayos de rendimiento replicados en diferentes ambientes. Con la anterior evaluación, el mejorador decide cuál será el híbrido doble que escogerá para su producción comercial.

Ejemplo: Al combinar cuatro líneas puras de maíz se obtuvieron seis híbridos simples que produjeron los siguientes rendimientos (kilogramos por hectárea):

Cruzamiento	Rendimiento
(A x B)	2804
(A x C)	4210
(A x D)	4762
(B x C)	4412
(B x D)	4849
(C x D)	4318

Predicción del valor del híbrido doble (A x B) x (C x D):

Método A:

(A x B)= 2804

(A x C)= 4210

(A x D)= 4762

(B x C)= 4412

(B x D)= 4849

(C x D)= 4318

Total: 25355

$$\text{Híbrido doble} = \frac{25.355}{6} = 4226$$

Método B:

(A x C)=	4210	
(A x D)=	4762	
(B x C)=	4412	Híbrido doble = $\frac{18.233}{4} = 4556$
(B x D)=	4849	
<hr/>		
Total:	18233	

Método C:

Promedio Línea A	Promedio Línea B	Promedio Línea C	Promedio Línea D
(A x B) = 2804	(A x B) = 2804	(A x C) = 4210	(A x D) = 4762
(A x C) = 4210	(B x C) = 4412	(B x C) = 4412	(B x D) = 4849
(A x D) = 4762	(B x D) = 4849	(C x D) = 4318	(C x D) = 4318
$\bar{X}_A = 3925$	$\bar{X}_B = 4022$	$\bar{X}_C = 4313$	$\bar{X}_D = 4643$

$$\text{Híbrido doble} = \frac{3925 + 4022 + 4313 + 4643}{4} = \frac{16903}{4} = 4225$$

Rendimiento real del doble (A x B) x (C x D) = 4627 kg/ha

Orden de apareamiento en los híbridos dobles:

La diversidad genética tiene gran importancia en el apareamiento de los híbridos y, por lo tanto, en un cruzamiento doble los híbridos de líneas relacionadas son menos rendidores que aquellos obtenidos de líneas no emparentadas.

Si las líneas A_1 y A_2 provienen del recurso genético A, y si las líneas B_1 y B_2 provienen de otro recurso B, genéticamente diferente de A, el híbrido doble más indicado sería:

$$(A_1 \times A_2) \times (B_1 \times B_2)$$

Pero si se va a formar un híbrido simple, las combinaciones más deseables serían:

$(A_1 \times B_1); (A_1 \times B_2); (A_2 \times B_1)$ ó $(A_2 \times B_2)$

17. Resistencia genética de plantas a enfermedades

17.1. Importancia

La importancia de la resistencia genética de las plantas cultivadas a las diferentes enfermedades fue reconocida a comienzos del siglo XX. El desarrollo de la Genética y la Fitopatología proporcionó al mejoramiento de plantas condiciones favorables para la producción de cultivares resistentes a enfermedades, capaces de evitar los daños causados por los patógenos.

El control genético de las enfermedades, basado en la utilización de cultivares resistentes, es el método más eficaz y económico en la medida en que suprime o disminuye la aplicación de pesticidas durante el cultivo, aminora la contaminación de las cosechas, del medio ambiente y los riesgos para la salud humana; además de reducir los costos de producción de los cultivos tornándolos competitivos y sostenibles.

Durante los últimos años se han intensificado los esfuerzos dentro de los programas de mejoramiento que han dado como resultado la producción de numerosas variedades o híbridos con resistencia a diferentes clases de patógenos, limitantes de la producción. Muchas veces, la obtención de cultivares resistentes a enfermedades se convierte en el principal objetivo de los programas de mejoramiento genético de las plantas cultivadas.

El valor económico de las variedades resistentes es inmenso; representa un ahorro de muchos billones de dólares al año por el hecho de disminuir o no usar pesticidas. En muchos cultivares, como en los cereales, hortalizas y frutales, es el único medio de control viable.

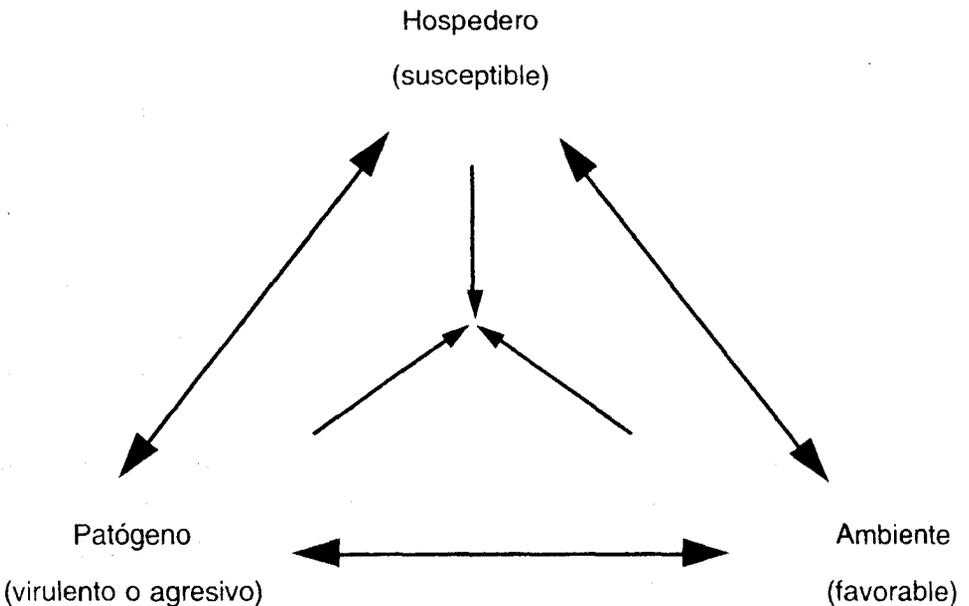
17.2. Concepto de enfermedad

Una forma de definir enfermedad en las plantas es comparar una planta enferma con una sana. La sana es aquella que expresa todo su potencial fisiológico y genético cuando las condiciones ambientales (temperatura, humedad, luz, agua, nutrientes) están en niveles óptimos. La presencia de una enfermedad implica una

desviación de los procesos fisiológicos, interfiriendo el desarrollo normal de las plantas.

Los agentes que inducen desviaciones de los procesos fisiológicos pueden ser bióticos y abióticos. Los bióticos corresponden a los agentes patogénicos (hongos, bacterias, virus, nematodos) y los abióticos a condiciones ambientales estresantes como deficiencia de nutrientes, agua, daño de herbicidas, efecto de luz, radiaciones, etc.

Enfermedad también se puede definir como un proceso dinámico en el cual hospedero y patógeno, en íntima relación con el ambiente, se influyen mutuamente, a partir de lo cual resultan modificaciones morfológicas y fisiológicas. Este concepto excluye ciertas enfermedades que no incluyen la participación de parásitos pero que se presentan como sucesión de eventos concatenados de un proceso dinámico. Ejemplo: pudrición estilar en tomate.



Para que se presente la enfermedad debe existir la interacción de los tres componentes: patógeno virulento o agresivo, hospedero susceptible y ambiente favorable.

17.3. Agentes bióticos causantes de enfermedades

Los principales agentes bióticos son los hongos, bacterias, virus y nematodos. Estos organismos necesitan obtener alimentos elaborados, bien sea a partir de la materia orgánica muerta o a partir de las plantas vivas, estableciendo la enfermedad.

De acuerdo con el grado de evolución del parasitismo del patógeno se presentan diferentes procesos fisiológicos de la enfermedad (patogenicidad) en la planta.

- **Patógenos que destruyen órganos de reserva:** Se caracterizan por ser agresivos, causando grandes destrucciones en los frutos, raíces, tubérculos, semillas y yemas en estado de dormancia. Son parásitos débiles que penetran a través de las heridas o por acción enzimática. Ejemplo: *Erwinia*, *Rhizobium* y *Penicillium*.
- **Patógenos que atacan plántulas o tejido juvenil:** Son más evolucionados que los anteriores y atacan en la fase de plántula, causando volcamiento de plantas (Damping off). Ejemplo: *Phytophthora*, *Rhizoctonia* y *Diplodia*.
- **Patógenos que causan pudrición de raíces:** Son más evolucionados que los anteriores y atacan raíces diferenciadas. Para estos patógenos se puede conseguir resistencia horizontal, pero en forma difícil. Ejemplo: *Fusarium*, *Sclerotium*, *Aphanomyces*.
- **Patógenos que interfieren la translocación del agua y nutrientes:** Son parásitos más especializados y atacan especies vegetales específicas. Causan enfermedades en el sistema vascular, produciendo la marchitez de la planta porque suspenden el transporte de agua y los nutrientes. Algunos son facultativos y viven a expensas de la materia orgánica muerta presente en el suelo. Algunos son diseminados a través del suelo infectado como: *Fusarium*, *Verticillium* y *Pseudomonas*. Otros son diseminados por insectos como *Pseudomonas stewartii* y *Ceratodonella ulmi*.
- **Parásitos de los órganos de la fotosíntesis:**

Son patógenos marcadamente especializados, facultativos, que provocan lesiones como chancros y pudriciones. Ejemplos: *Alternaria*, *Colletotrichum*, *Helminthosporium*.

Parásitos más especializados que los anteriores, casi obligados, forman haustorios (estructura que penetra en la célula del hospedero sin destruirla) y retiran delicadamente los nutrientes del hospedero, disminuyendo los daños. Ejemplo: Todos los mildes pertenecientes a los Ficomycetos: *Phytophthora*.

Oidio polvoriento: Son parásitos obligados, forman haustorios, siendo mínimo el daño directo provocado por el patógeno. El efecto dañino es debido a las alteraciones fisiológicas en el hospedero, especialmente en la fotosíntesis, porque reducen la absorción de la luz.

Royas (Uredinales): Son más especializados que los Oidios. Presentan estado haploide-diploide. Se dan en los patógenos heteroécicos que requieren un hospedero alternativo, como en el caso de la roya del trigo que se produce en el Barberis; nunca viven en la forma saprofítica. Existen también los patógenos autoécicos que poseen un solo hospedero, como en el caso de la roya del café.

• **Patógenos que causan interferencias en los productos resultantes de la fotosíntesis:**

Carbones: Son patógenos más especializados que las royas e infectan estructuras florales y ramas. Ejemplo: *Tilletia* y *Ustilago*.

Patógenos que causan agallas y tumores: Son bacterias y hongos que estimulan el metabolismo del hospedero, induciendo multiplicación exagerada de las células. Ejemplo: *Agrobacterium tumefaciens*.

Virosis: Patógenos compuestos de ARN y proteínas. El ARN altera el metabolismo del hospedero. El hospedero pierde nitrógeno para la multiplicación del virus, aumentando la respiración y causando necrosis en el floema.

Los organismos que causan pudriciones de los órganos de reserva y los que causan el Damping off son difíciles de ser controlados genéticamente, pues causan gran destrucción y tienen poca capacidad de parasitismo, atacando muchas veces tejidos completamente diferenciados. Los patógenos más evolucionados causan menos destrucción y son más fáciles de ser controlados por la resistencia genética del hospedero. El éxito de obtener resistencia a enfermedades está relacionado positivamente con la especialización del parásito.

17.4. Problemas del mejoramiento en la obtención de resistencia a enfermedades.

- **Variabilidad de los patógenos y vulnerabilidad de los cultivares resistentes.**

La resistencia de las plantas a las enfermedades no es una característica permanente, debido a la variabilidad genética de las interacciones hospedero-parásito. De la presión de selección resultante de la coevolución de los parásitos y hospederos surgen nuevos genes de virulencia en el patógeno que producen las llamadas razas fisiológicas, capaces de vencer los genes de resistencia del hospedero. Similarmente, la actuación de los genes de virulencia de los parásitos puede promover la selección de genes de resistencia en las poblaciones de hospederos.

Normalmente, en esta interacción hospedero-patógeno prevalece el equilibrio favorable al segundo, debido a la mayor facilidad de multiplicación y diseminación. En el caso de los genes de resistencia del hospedero, en la mayoría de las veces hay necesidad de intervención del hombre para identificarlos, mantenerlos y utilizarlos.

Esta interacción permanente entre hospedero-parásito explica el hecho de que, en muchos casos, la utilización de variedades resistentes está limitada a un tiempo bastante corto. Por ejemplo, la resistencia del trigo a la roya se pierde, en promedio, entre los tres y siete años. Lo mismo ocurre en los cultivos de plantas autóгамas constituídos por líneas puras. Los cultivares de plantas alógamas permanecen resistentes por un tiempo más largo debido a la variabilidad para resistir la acción selectiva de los genes de virulencia de nuevas razas. Por ejemplo, el desarrollo de nuevas razas de roya en maíz es teóricamente imposible.

Por otro lado, se debe resaltar que no todos los patógenos son altamente variables. Las razas fisiológicas son estables por un período largo y por lo tanto se han detectado pocas razas en las poblaciones de ciertos patógenos. Por ejemplo: la marchitez del tomate causada por *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*; del algodón causada por *F. oxysporum* f. sp. *vasinfectum*, de la arveja causada por *F. oxysporum* f. sp. *pisi* y del repollo causada por *F. oxysporum* f. sp. *conglutinans*.

• Efecto del medio ambiente sobre la interacción hospedero-parásito

La reacción de una variedad resistente a una raza específica de un patógeno está condicionada por determinados pares de genes encontrados en el hospedero y en el parásito, en determinadas condiciones ambientales. La modificación del ambiente puede modificar la reacción de la interacción genética de esos dos organismos. Ejemplo: para la marchitez del repollo causada por *F. oxysporum* f. sp. *conglutinans* existen dos tipos de resistencias: Tipo A y tipo B. La tipo A es controlada por un gen simple dominante y la tipo B lo es por muchos genes y se torna inestable cuando la temperatura del suelo es alta. Las variedades de repollo con resistencia tipo B se vuelven susceptibles cuando son cultivadas en suelos contaminados por patógeno y a temperaturas superiores a 24°C, mientras que las portadoras del tipo A no son afectadas.

17.5. Teoría del gen a gen en las relaciones hospedero-parásito

En un sistema hospedero-parásito, la reacción de resistencia o susceptibilidad del hospedero depende de su genotipo para ese carácter y del genotipo para virulencia de la raza fisiológica del patógeno.

H.H. Flor, en 1942, después de muchas investigaciones desarrolladas sobre la herencia de la resistencia y de la virulencia en el sistema lino-roya (*Melampsora lini*) concluyó que "para cada gen que confiere resistencia al hospedero, existe un gen en el patógeno que le otorga virulencia" (primera teoría de Flor).

La introducción o apareamiento de un gen de resistencia en el hospedero provoca el surgimiento de un gen de virulencia en el patógeno que le posibilita vencer ese gen de resistencia. Los patógenos que pueden vencer esa resistencia suelen estar presentes en bajas frecuencias, en la población del patógeno, o ser el resultado de una mutación.

De esta manera, para cada gen nuevo de resistencia incorporado surgirá uno de virulencia correspondiente en el patógeno.

Un ejemplo bastante conocido es el sistema *Solanum-Phytophthora infestans*. Las variedades de papa resistentes son designadas por la letra R seguidas por un subíndice que indica el gen de resistencia envuelto: si el gen de resistencia es el gen 1, la variedad será representada por R_1 , si el gen de resistencia es el gen 2 la variedad será R_2 y así sucesivamente. La raza de *P. infestans* capaz de vencer la resistencia conferida por R_1 será llamada raza (1) y así sucesivamente (Cuadro 47).

Cuadro 47. Interacción entre variedades de *Solanum* y razas del hongo *Phytophthora infestans*

Genotipo de la variedad	Genotipo de la raza del patógeno						
	(0)	(1)	(2)	(3)	(1,2)	(1,3)	(2,3)
R ₀	S	S	S	S	S	S	S
R ₁	R	S	R	R	S	S	R
R ₂	R	R	S	R	S	R	S
R ₃	R	R	R	S	R	S	S
R ₁ R ₂	R	R	R	R	S	R	R
R ₁ R ₃	R	R	R	R	R	S	R
R ₂ R ₃	R	R	R	R	R	R	S
R ₁ R ₂ R ₃	R	R	R	R	R	R	R

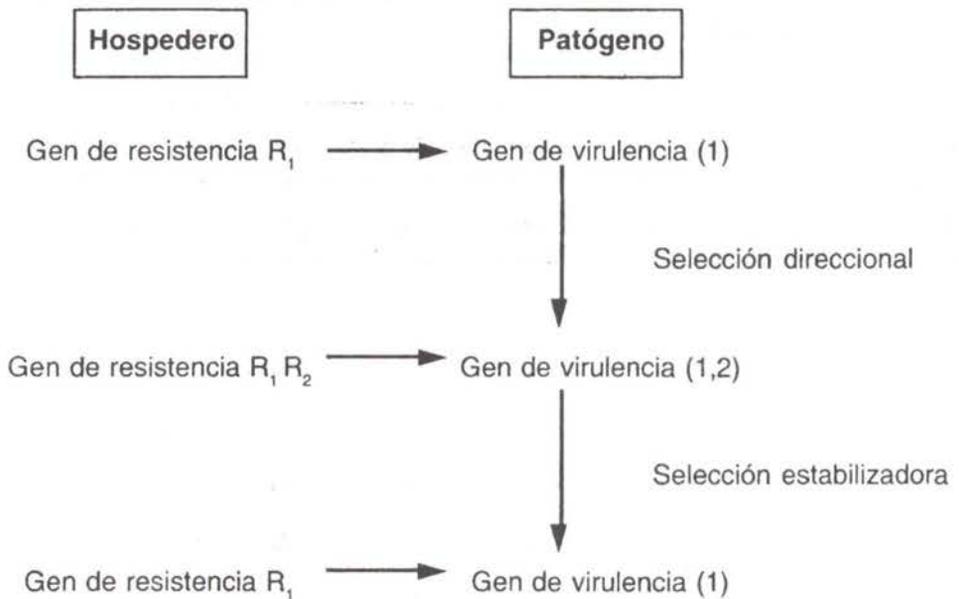
Donde:

R = Resistencia

S = Susceptible

La teoría gen a gen se aplica para el caso de parásitos obligados que poseen un único hospedero. La teoría prevé que el patógeno siempre vencerá, pero esto no ocurre en forma tan drástica debido a que se presentan fenómenos importantes conocidos como selección estabilizadora y genes fuertes.

H.H. Flor también analizó la calidad de los genes de resistencia y patogenicidad y postuló su segunda teoría que dice que la calidad del gen de resistencia determina la adaptación del gen de virulencia del patógeno; en otras palabras: "razas con genes desnecesarios para virulencia son menos aptas para sobrevivir". Ejemplo: si se cultiva una variedad R₁, la raza predominante del patógeno será (1). Si se introduce una variedad R₁R₂, la población del patógeno, por selección, pasará a estar constituida por la raza (1,2) (selección direccional). Si se vuelve a cultivar la variedad R₁, la población del patógeno también volverá a ser predominante de la raza (1) (selección estabilizadora).



Selección direccional: El cultivo de un determinado hospedero ejerce presión de selección sobre el correspondiente prototipo virulento, el cual predominará en la población del patógeno. Es la selección en dirección a la virulencia que ocurre en el paso de la raza (1) a la raza (1,2) por haber sido cambiado el cultivar R_1 por el $R_1 R_2$.

Selección estabilizadora: Se presenta cuando el cultivo de un determinado hospedero cesa, disminuyendo la población del patógeno. Es el regreso a la población original de patógeno cuando la presión de selección es removida. Cuando se deja de cultivar la variedad $R_1 R_2$, se disminuye la población del patógeno (1,2) y se vuelve a la población original del patógeno (1).

La selección estabilizadora se fundamenta en la menor capacidad de sobrevivencia de razas con genes de virulencia desnecesarios. La selección estabilizadora actúa muy bien cuando el gen de resistencia del hospedero es FUERTE, es decir la selección es drástica contra la raza del patógeno con el gen complementario de virulencia. Ejemplo: si tenemos una población de plantas R_1 y cambiamos a una población R_2 , la raza predominante del patógeno también cambiará de (1) hacia (2). Si volvemos a sembrar hospederos R_1 , dos cosas pueden suceder: a) el patógeno vuelve a ser (1), lo cual significa que el gen R_2 es fuerte, b) el patógeno continúa siendo predominantemente (2), significando que el gen R_2 es débil.

En el caso de parásitos obligados se debe usar un conjunto de plantas con las mismas características agronómicas pero con genes fuertes diferentes (variedades multilineales). Aquí la selección estabilizadora actuará entre líneas. En el caso de parásitos no obligados (facultativos) se necesita solamente una variedad con un gen fuerte. La selección estabilizadora actuará entre el hospedero y la fase saprofitica del patógeno.

17.6. Heredabilidad de la resistencia a enfermedades

Para el fitomejorador es necesario conocer la heredabilidad de la resistencia a enfermedades, con el fin de determinar la estrategia que se debe adoptar en los programas de mejoramiento. La herencia de la resistencia puede ser monogénica, oligogénica, poligénica o citoplasmática.

• Resistencia monogénica

Es aquella determinada por un solo gen. Manejar este tipo de resistencia es sencillo, especialmente si ella es dominante. Lamentablemente esta resistencia controlada monogénicamente es únicamente para razas específicas del patógeno y usualmente tiene una corta duración en el control efectivo de las enfermedades, debido al hecho de ser rota o superada por nuevas razas fisiológicas de los patógenos. Para que una variedad permanezca resistente a una gran variedad de razas, es necesario disponer de un gran número de genes de resistencia. Por otro lado, hay casos en que un solo gen confiere resistencia por muchos años, como es el caso de ciertas marchiteces causadas por *Fusarium* o *Verticillium*.

• Resistencia oligogénica

Es controlada por un pequeño número de genes mayores, cada uno con un efecto amplio en la manifestación de la resistencia como un todo. La mayoría de los casos de resistencia vertical o específica, en la cual se presenta actuación diferencial sobre las diferentes razas de los patógenos, es de naturaleza oligogénica.

• Resistencia poligénica

Es controlada por muchos genes, cuyo efecto individual es muy bajo. Es heredada de forma semejante a los caracteres cuantitativos como producción o calidad.

Es una resistencia estable y duradera, pero a la vez es de naturaleza compleja, lo cual dificulta su aprovechamiento en los programas de mejoramiento. La mayoría de los casos de resistencia horizontal o inespecífica, o sea aquella que actúa uniformemente sobre todas las razas del patógeno, son de naturaleza poligénica.

- **Resistencia citoplasmática**

Los factores citoplasmáticos son los responsables de la resistencia de las plantas a los patógenos. Ejemplo: el citoplasma normal (N) del maíz es resistente a las razas O y T del patógeno *Helminthosporium maydis*. El citoplasma del maíz androestéril tipo Texas (Tms) es susceptible a la raza T de este patógeno.

17.7. Clasificación epidemiológica de la resistencia

- **Resistencia vertical**

La resistencia es de tipo vertical cuando una variedad es más resistente a ciertas razas del patógeno que a otras. Presenta una interacción diferencial entre las variedades del hospedero y las razas del patógeno y generalmente está controlada por un solo gen (Cuadro 48).

La resistencia vertical es muy común contra hongos y nematodos, pero es rara contra insectos, bacterias y virus.

Ejemplo de presencia de interacción diferencial:

Cuadro 48. Interacción diferencial entre variedades de hospedero y las razas del patógeno.

RAZAS	Variedades		
	A	B	C
1	5	1	1
2	1	5	1
3	1	1	5

Puede existir o no diferencias estadísticamente significativas entre razas y/o entre variedades pero siempre hay una interacción diferencial significativa entre razas y variedades. El orden de las variedades, de acuerdo con la resistencia, o de las razas, de acuerdo con su patogenicidad, no puede ser determinada apenas por la reacción frente a una raza o una variedad respectivamente. Para cada variedad se tiene siempre un orden diferente de razas, en el sentido de mayor a menor grado de capacidad de causar enfermedad. La raza 1 en la variedad A, la raza 2 en la variedad B y la raza 3 en la variedad C.

La consecuencia epidemiológica de la resistencia vertical es la reducción de la cantidad efectiva del inóculo inicial, realizado en el inicio de la enfermedad. En la Figura 53 se puede observar el efecto de la resistencia vertical sobre el desarrollo de la enfermedad. En la variedad susceptible la epidemia se inicia rápidamente, mientras que en la variedad resistente la enfermedad se presenta mucho más tarde.

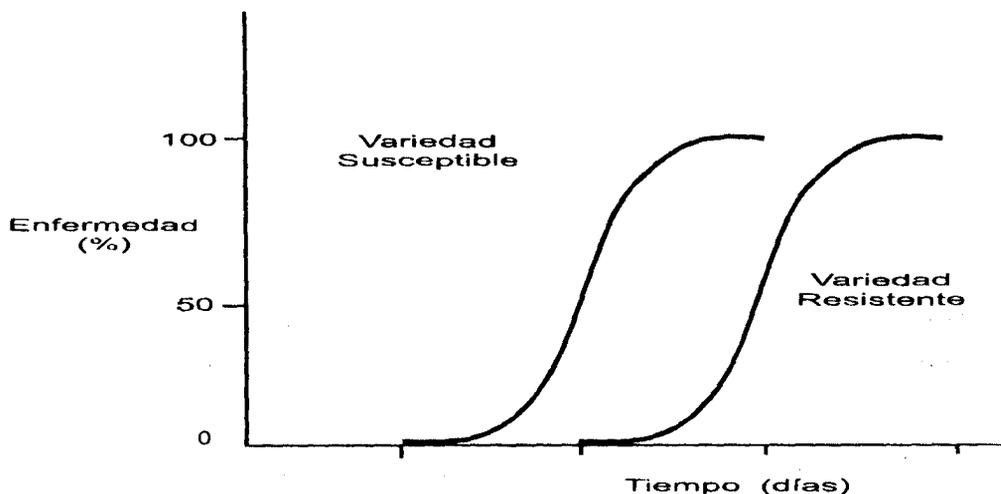


Figura 53. Efecto de la resistencia vertical sobre el desarrollo de la enfermedad.

Este tipo de resistencia se caracteriza por los siguientes aspectos:

- En resistencia vertical, una variedad es más resistente a ciertas razas del patógeno que a otras.
- Presenta interacción diferencial entre variedades del hospedero y razas del patógeno.

- Presenta un control genético simple, es decir, herencia cualitativa.
- Funciona bien contra hongos y nematodos; poco contra bacterias y virus.
- Disminuye el inóculo inicial del patógeno, sin afectar la tasa del desarrollo de la enfermedad.
- Es poco afectada por el ambiente.
- Se presenta en las fases juvenil y adulta de la planta.
- Actúa como reacción de hipersensibilidad.
- Confiere resistencia completa, pero es transitoria, porque puede ser vencida por el patógeno.
- Asociada a la teoría de H.H. Flor: gen a gen.
- Asociada con razas virulentas.

Robinson (1971), presentó algunas ideas que ayudan a decidir el uso o no de la resistencia vertical:

- No es aconsejable usar este tipo de resistencia en cultivos perennes o de difícil proceso de mejoramiento genético.
- La resistencia vertical funciona mejor en enfermedades cuyo patógeno demora muchos años para difundirse ampliamente (enfermedades de interés simple). No es aconsejable utilizarla en enfermedades cuyo patógeno se difunde ampliamente en períodos cortos como por ejemplo en uno o dos años (enfermedades de interés compuesto).
- No es aconsejable usar resistencia vertical para patógenos que presentan alta mutabilidad.
- Tiene poco valor cuando la población del hospedero es genéticamente uniforme y se siembran grandes extensiones con un solo cultivar.
- La resistencia vertical tiene gran valor cuando la presión estabilizadora puede ser aprovechada.
- Cuando se trabaja con parásitos obligados se necesitan dos genes fuertes de resistencia vertical, es decir, dos hospederos verticales. En el caso de parásitos facultativos, la presión estabilizadora se puede aprovechar usando un solo gen fuerte, es decir, un solo hospedero vertical.

La consecuencia epidemiológica de la resistencia horizontal es bien diferente al de la resistencia vertical que generalmente se manifiesta confiriendo a la variedad que la posee inmunidad o hipersensibilidad contra determinadas razas del patógeno. La resistencia horizontal, a pesar de ser efectiva contra todas las razas, apenas disminuye el tamaño de las lesiones producidas por el patógeno, aumenta el período de incubación del mismo, disminuye el número de esporas producidas por lesiones, etc. Todos sus efectos son parciales: menor número de esporas infectan el follaje de las variedades horizontalmente resistentes; las lesiones se desarrollan más lentamente; las esporas son producidas en menor cantidad y más tardíamente. Todos estos efectos sumados producen una reducción en la tasa de desarrollo de la enfermedad. La Figura 54 ilustra los aspectos descritos anteriormente.

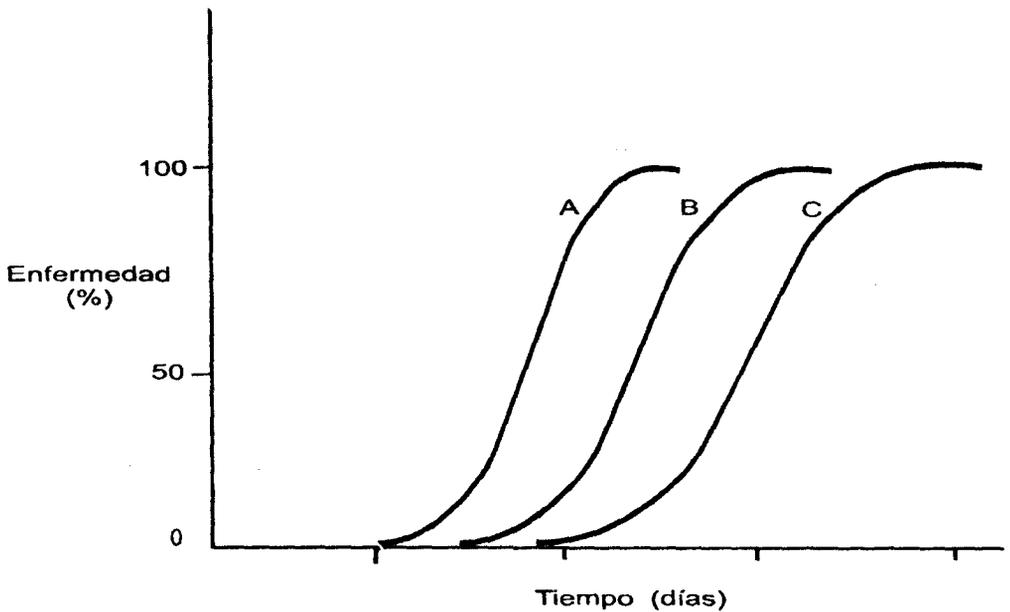


Figura 54. Efecto de la resistencia horizontal sobre el desarrollo de la enfermedad: resistencia horizontal de la variedad A, B, C.

También se puede evaluar el comportamiento de las resistencias vertical y horizontal en conjunto. En la Figura 55 se presentan cuatro variedades hipotéticas: la variedad A tiene poca resistencia horizontal y ninguna vertical. La variedad B tiene la misma poca resistencia horizontal que la variedad A, pero tiene resistencia vertical; esta resistencia vertical es suficiente para atrasar la enfermedad en la varie-

dad B por diez días. La variedad C se asemeja a la variedad A por no tener resistencia vertical, pero tiene resistencia horizontal; esta resistencia horizontal es suficiente para doblar el tiempo gastado por el patógeno, en la variedad C, para doblar el nivel de enfermedad, en relación con la variedad A. La variedad D tiene la misma resistencia vertical de la variedad B y la misma resistencia horizontal de la variedad C. El comportamiento de la variedad D tiene la misma inclinación de la variedad C porque la resistencia horizontal es igual. El comportamiento de la variedad B está retrasado solamente diez días en relación con la variedad A y la variedad D está veinte días atrás de la variedad C porque la resistencia horizontal redujo a la mitad la tasa de infección y duplicó el tiempo necesario para que la enfermedad recupere la pérdida del inóculo inicial, causada por la resistencia vertical.

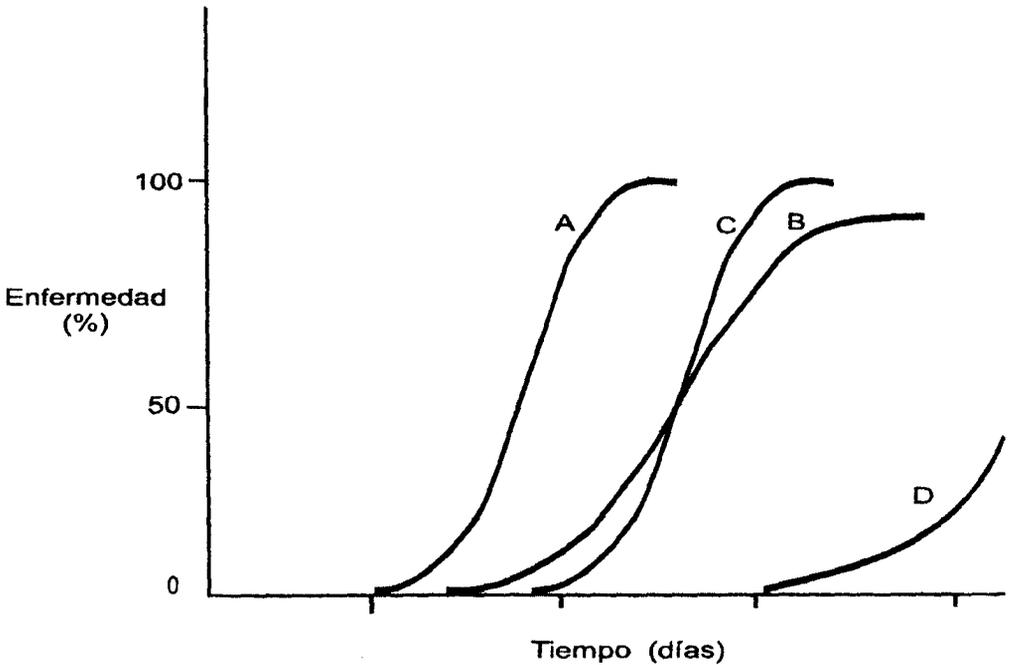


Figura 55 Efecto de la resistencia horizontal y vertical, separadas y combinadas: La variedad A posee poca resistencia horizontal y ninguna resistencia vertical; la variedad B tiene la misma resistencia horizontal que la variedad A pero tiene más resistencia vertical; la variedad C no tiene resistencia vertical pero tiene más resistencia horizontal que A y B; la variedad D combina resistencia vertical con resistencia horizontal de C.

La resistencia horizontal muestra las siguientes características:

- Una variedad con resistencia horizontal presenta resistencia a todas las razas del patógeno.
- No presenta interacción entre variedades del hospedero con las razas del patógeno.
- Presenta control genético complejo, es decir la herencia es cuantitativa.
- Retarda la tasa de desarrollo de la enfermedad.
- Es afectada por el ambiente.
- Confiere protección incompleta pero es duradera o permanente.
- Se presenta en la fase adulta de la planta.
- Asociada con razas agresivas.

La resistencia horizontal puede ser utilizada en los siguientes casos:

- Cuando el hospedero es perenne y de difícil proceso de mejoramiento,
- En patógenos con alto potencial de reproducción y diseminación (interés compuesto).
- En patógenos con alta capacidad de mutación.
- En patógenos que poseen diseminación pasiva, es decir por medio de semilla o material vegetativo.
- En hospederos genéticamente uniformes y que se cultivan en grandes extensiones.
- En regiones donde no se presentan estaciones climáticas, como en el trópico.

Desafortunadamente, la resistencia horizontal por sí sola es insuficiente para conferir a las variedades que la poseen un nivel de resistencia satisfactorio. Por lo tanto, se debe reforzar con genes fuertes de resistencia vertical. Cualquier programa de mejoramiento que trabaje con resistencia vertical, como por ejemplo en la producción de multilíneas, debe iniciar primero con la incorporación de resistencia horizontal a sus líneas. En otras palabras, la resistencia horizontal, en forma aislada, se debe usar en enfermedades que no tengan elevadas tasas de desarrollo o en conjunto con la resistencia vertical u otro método de control como la aplicación de fungicidas para aquellas enfermedades con altas tasas de desarrollo.

17.8. Mecanismo de resistencia a enfermedades

Los principales mecanismos de resistencia de las plantas a las enfermedades pueden ser constitutivos o inducidos. Los constitutivos corresponden a un mecanismo pasivo, existente en el hospedero e independiente de la presencia del patógeno. Los inducidos equivalen a mecanismos activos o inducidos por la presencia del patógeno.

La resistencia constitutiva puede ser física o química. La resistencia constitutiva física está asociada con la presencia de cera, cutícula o pared celular gruesa, presencia y disposición de pelos o tricomas, número y tamaño de estomas, menor apertura de estomas, menor formación de lenticelas. La resistencia constitutiva química está asociada con disponibilidad de nutrientes y pH en condiciones desfavorables para el patógeno, presencia de compuestos tóxicos e inhibidores enzimáticos que impiden el desarrollo de la enfermedad tales como catecol, ácido protocatecoico, fenoles, etc.

La resistencia inducida está asociada con la respuesta del hospedero a la presencia del patógeno como por ejemplo la disposición de calosa, lignificación, abscisión de hojas, formación de tilosa o formación de sustancias tóxicas. En cuanto a estas últimas, se sabe que una vez el patógeno penetra en el hospedero, éste es estimulado a liberar sustancias tóxicas (fitoalexinas) que causan la muerte de alguna de sus células y también del patógeno. Esta reacción es muy rápida y se la conoce como reacción de hipersensibilidad.

Otro tipo de resistencia inducida está relacionada con la protección cruzada que consiste en la inoculación previa de un hospedero con algunos microorganismos no patogénicos o con razas avirulentas, con el fin de proteger a dichos hospederos contra la inoculación subsiguiente con microorganismos patogénicos.

17.9 Métodos de mejoramiento para producir cultivares resistentes

En la producción de cultivares con resistencia a enfermedades se deben tener en cuenta dos organismos: el hospedero y patógeno y sus respectivas interacciones con el ambiente. La metodología de mejoramiento dependerá del sistema de reproducción de la planta hospedera, si es alógama o autógena, y también de la disponibilidad de los genes que confieren la resistencia deseada.

Un trabajo de esta naturaleza debe realizarse siempre en presencia del patógeno y combinando bien la resistencia con las características agronómicas requeridas para que el cultivar sea aceptado comercialmente.

El proceso de producción de cultivares resistentes a enfermedades, necesariamente debe abordar las siguientes etapas:

1. *Aislamiento e identificación del patógeno causante de la enfermedad.* Es necesario estudiar o conocer la variabilidad del patógeno, ciclo de la enfermedad, velocidad de diseminación, transmisión, capacidad de esporulación, cambios en la virulencia, etc.
2. *Búsqueda de fuentes de resistencia.* Se debe procurar encontrar genes de resistencia en los cultivares de la misma especie y ojalá en ambientes propicios para la presencia de la enfermedad. Si lo anterior no es posible se deben buscar genes de resistencia en las especies silvestres relacionadas con el cultivo o en otras especies relacionadas. Fuentes de resistencia se pueden encontrar en nichos ecológicos donde el hospedero y el parásito coevolucionan, en regiones donde se cultiva la especie con bajo nivel tecnológico o en los centros de diversidad del cultivo. Los bancos de germoplasma nacionales o internacionales pueden, en un momento dado, tener los genes de resistencia que el fitomejorador esté buscando.
3. *Reacción del hospedero al patógeno:* Este proceso es difícil puesto que implica tener un buen conocimiento de la epidemiología de la enfermedad. En general es necesario recurrir a infecciones artificiales; sin embargo, el método de infección es determinante en la comprobación de la resistencia: métodos drásticos son útiles para seleccionar resistencias verticales pero se corre el riesgo de eliminar plantas interesantes que poseen solamente resistencias parciales u horizontales.

Las infecciones naturales son demasiado aleatorias o heterogéneas para permitir medir la resistencia; sin embargo, cuando se utiliza este tipo de infección se debe reforzarla con la aplicación de inóculo producido artificialmente. Estos métodos naturales reforzados, que tienen la ventaja de permitir apreciar el valor de las resistencias a campo, no obstante tienen dos grandes defectos: los riesgos de diseminación de la enfermedad fuera de las parcelas experimentales y la lentitud de los programas de selección.

Las inoculaciones artificiales en condiciones controladas permiten resolver estos problemas, por eso actualmente son ampliamente utilizadas. Las inoculaciones en condiciones controladas implican utilizar razas bien determinadas de un patógeno y estar alerta para detectar variaciones de estas razas. Es necesario estudiar las metodologías más adecuadas para la conservación del inóculo sin que

ocurra pérdida de la capacidad de esporulación o cambio de la virulencia. La refrigeración, el uso de nitrógeno líquido, agua isotónica, aceite, tejido seco o vivo del hospedero o la liofilización son técnicas que se pueden utilizar para el mantenimiento del inóculo.

También es necesario estudiar los métodos de inoculación más apropiados para establecer la enfermedad. Para cada patógeno y hospedero existe un método específico que garantiza la presencia de la enfermedad. Técnicas como la pulverización, inyección, injerto, frotamiento, uso de suelo o gelatina son muy utilizadas en esta etapa del programa. Para apreciar el valor discriminante de un método es necesario emplear dos testigos en los ensayos de resistencia: una variedad susceptible y una resistente.

La concentración del inóculo es importante: concentraciones bajas pueden ser insuficientes para establecer la enfermedad, concentraciones altas (superiores a las que existen en condiciones naturales) pueden eliminar genotipos potencialmente resistentes. Cuando se trabaja con resistencia horizontal, las concentraciones intermedias son las más recomendadas.

La reacción del hospedero al patógeno se mide utilizando una diversidad de metodologías que dependen del hospedero, del patógeno y condiciones ambientales. La incidencia o intensidad de la enfermedad (número de plantas enfermas) y la severidad (porcentaje de destrucción) se miden a través de los siguientes criterios:

- a) número de plantas, órganos o tejidos enfermos. Cuando se trabaja con resistencia horizontal se deben realizar varias lecturas durante el desarrollo del cultivo,
- b) escalas descriptivas, utilizando calificaciones tales como resistencia alta, intermedia, baja, etc., o empleando escalas numéricas, comprendidas entre 0 y 4, donde 0 es asignado a una planta resistente y 4 es asignado a una planta susceptible. Se pueden utilizar escalas aritméticas en los casos que se registre el número de plantas u órganos afectados en clases porcentuales de intensidad, escalas logarítmicas cuando se utiliza la capacidad del ojo humano para discriminar los diferentes grados de intensidad o severidad y el índice de infección cuando la escala empleada no es de naturaleza porcentual, permitiendo obtener un valor medio de una parcela o cultivo.

$$\text{Índice de Infección} = \frac{\sum (\text{grados de la escala} \times \text{frecuencia})}{\text{No. de plantas} \times \text{grado máximo}} \times 100$$

c) Medidas combinadas, cuando se hacen evaluaciones integrando observaciones de número y tamaño de los síntomas.

4. *Control genético de la resistencia.* Es necesario saber si la resistencia es monogénica (controlada por un solo gen), poligénica (controlada por muchos genes cuyo efecto individual es bajo) o citoplasmática.

La resistencia vertical o absoluta generalmente está controlada por uno o pocos genes mayores, dominantes o recesivos, con poca influencia ambiental. Se expresa usualmente en condiciones severas de inoculación (plantas jóvenes, fuerte presión de inóculo y condiciones ambientales variables).

La resistencia horizontal o parcial generalmente está controlada por muchos genes menores y es muy afectada por el ambiente. Se expresa regularmente en planta adulta, en condiciones de campo y con grados intermedios de resistencia.

El control genético de la resistencia determina en gran parte el método de mejoramiento que se debe seguir para producir un cultivar con resistencia.

5. *Mecanismos de resistencia:* Es necesario conocer los mecanismos de resistencia, especialmente para facilitar la evaluación de la enfermedad. Estos mecanismos pueden ser: a) escape a la enfermedad, cuando el hospedero presenta un rápido crecimiento, desarrollo y maduración; b) tolerancia, cuando el hospedero soporta la enfermedad sin sufrir daños en la producción; c) inmunidad, cuando el hospedero presenta ausencia total de la enfermedad, o d) resistencia a la penetración o resistencia después de la penetración del patógeno.

Los mecanismos de resistencia también pueden ser clasificados como constitutivos (pre-existent) o inducidos, como se estudiaron anteriormente, dentro de este mismo capítulo.

6. *Métodos de mejoramiento.* Dependen especialmente del sistema reproductivo del hospedero (autógama o alógama), del control genético de la resistencia, de la naturaleza del patógeno y del hospedero y de las interacciones hospedero-patógeno- ambiente.

Cuando los genes que confieren la resistencia están presentes en una variedad comercial, el método más rápido y fácil para obtener una variedad resistente es la selección de las plantas portadoras de esa característica. Para identificar estas plantas resistentes se deben utilizar inoculaciones artificiales o sembrar en regiones donde esté presente el patógeno.

Cuando no es posible encontrar genes de resistencia, dentro de la variedad o cultivo que se pretende mejorar, éstas se deben transferir de otras fuentes, usando

la hibridación sexual o la ingeniería genética. Las progenies resultantes del cruzamiento entre individuos susceptibles y resistentes deben someterse a la presión del patógeno para identificar y seleccionar las plantas resistentes. En la evaluación de las progenies se deben utilizar testigos susceptibles y resistentes y tener en cuenta si se selecciona para resistencia vertical u horizontal.

El retrocruzamiento es un método recomendado cuando el progenitor resistente (progenitor donador) no posee características agronómicas deseables tales como rendimiento o calidad y el progenitor susceptible sí las posee (progenitor recurrente). En este caso es necesario hacer varios retrocruzamientos hacia el progenitor recurrente para recuperar las características agronómicas deseables y conservar los genes de resistencia. Esta metodología es muy recomendada para obtener cultivares con resistencia vertical, o también multilíneas.

Cuando los cruzamientos incluyen progenitores resistentes y con otras características agronómicas deseables, se pueden utilizar diferentes metodologías para manejar las poblaciones segregantes: genealógico, poblacional, S.S.D., selección recurrente, etc. Sin embargo, en todas las generaciones segregantes o de selección se deben utilizar testigos e inoculaciones artificiales.

7. *Prueba de las variedades resistentes.* La variedad resistente, antes de ser cultivada en gran escala, se debe probar en diferentes localidades y épocas, con el fin de tener seguridad plena de su resistencia. Además, esta variedad debe reunir características agronómicas deseables para que pueda ser cultivada comercialmente.

18. Resistencia genética de plantas a insectos plagas

18.1. Importancia

Existe en el mundo la necesidad urgente de producir plantas con resistencia genética a los insectos plagas con el fin de reducir las pérdidas en los cultivos, estimadas en 20-30% de la producción total; disminuir también el consumo de insecticidas químicos estimado en US\$ 10 billones por año; la contaminación ambiental y los riesgos en la salud y alimentación.

La principal alternativa de control siempre ha sido el uso de insecticidas químicos. Otros métodos de control tales como: biológico, cultural, por comportamiento, mecánico, físico o legislativo, han contribuido en algunos casos específicos a reducir las poblaciones de los insectos plagas. La resistencia varietal, dentro de una estrategia de manejo integrado de plagas (MIP) es considerada como la gran esperanza. Sin embargo, esta resistencia está asociada con caracteres cuantitativos, controlada por muchos genes, en donde el progreso ha sido lento y las posibilidades de éxito son limitadas dentro de los programas de mejoramiento convencional. Con la llegada de la ingeniería genética, basada en la tecnología del DNA recombinante, es posible ahora introducir al genoma de los cultivos, genes de procedencia muy diferente con el fin de conferir resistencia a los insectos plagas.

La resistencia varietal es considerada como el mejor método de control de insectos plagas. Es un método ecológico, limpio y natural. Reduce la dependencia del uso de insecticidas sintéticos, es durable, económico, fácil de utilizar por parte de los agricultores y compatible con otros métodos de control.

18.2. Concepto de planta resistente

Una planta resistente es aquella que, debido a su constitución genotípica, es menos dañada que otra, por insectos plagas, en igualdad de condiciones. En la práctica es la habilidad que tiene una variedad para producir una cosecha de más

alto rendimiento y de mejor calidad que otras variedades a un nivel dado de población de un insecto plaga.

La resistencia es relativa puesto que implica una comparación entre dos o más plantas, con determinadas condiciones específicas. Así por ejemplo, cuando se dice que la variedad A es resistente a un determinado insecto, quiere decir que la resistencia de la variedad A está siendo comparada con la resistencia de la variedad B o variedades B, C, D, etc.; por lo tanto, no es una característica absoluta.

La resistencia es hereditaria. Las progenies de la planta resistente se deben comportar como resistentes, desde que las condiciones ambientales sean las mismas. La resistencia es específica a determinada plaga. Una planta puede ser resistente a un insecto y susceptible a otro.

18.3. Grados de resistencia

- **Inmunidad:** planta inmune es aquella que no presenta ningún daño debido a la plaga, en cualquier condición ambiental.
- **Alta resistencia:** planta con alta resistencia es aquella que sufre poco daño en comparación con otras, en determinadas condiciones.
- **Resistencia moderada:** cuando la planta sufre un daño menor que el daño promedio causado en las variedades en general.
- **Susceptibilidad:** la planta sufre un daño semejante al daño promedio sufrido por las variedades en general.
- **Alta susceptibilidad:** la planta sufre un daño mayor que el daño promedio sufrido por las variedades en general.

Bajo las mismas condiciones ambientales se pueden presentar plantas con menos daño que otras, pero no son resistentes; esto se puede deber a:

- **Escape:** plantas que debido a efectos del azar no son infestadas por parte del insecto. Incluso en infestaciones elevadas, algunas plantas se pueden escapar al ataque. La prueba de progenie define si es escape o resistencia.
- **Evasión:** cuando la planta pasa su etapa de mayor susceptibilidad por una época de menor densidad poblacional de la plaga.
- **Resistencia inducida:** es una resistencia temporal conferida a la planta por alguna práctica cultural como fertilización, irrigación, rotación, insecticidas. Esta resistencia desaparece, pero algunas prácticas deberían ser mejor aprovechadas en el combate de insectos plagas.

18.4. Bases de la resistencia

Para que exista resistencia de plantas a insectos es necesaria la presencia o mediación de aleloquímicos que actúan en dos niveles tróficos: la planta y el insecto plaga.

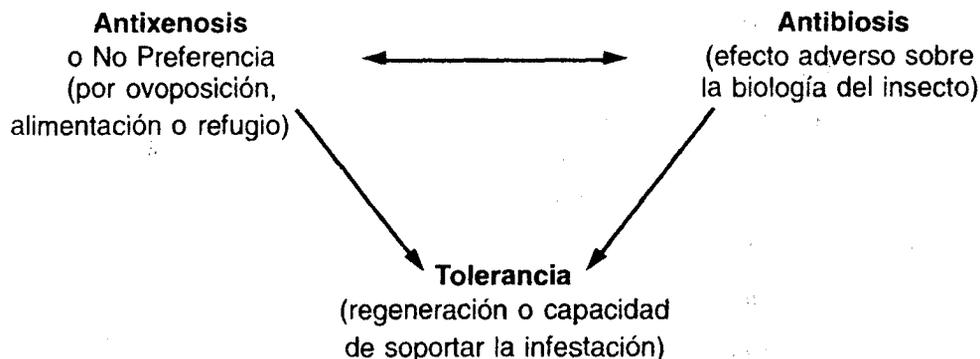
Un aleloquímico es un metabolito secundario que no es esencial para la fisiología del cultivo pero que actúa como mecanismo de defensa. Los más importantes son: a) alomona: compuesto producido por la planta (emisor) para beneficio de la misma pero perjudica al insecto (receptor); b) sinomona: compuesto que beneficia a la planta y al insecto; c) antimona: compuesto que no beneficia ni a la planta ni al insecto y d) kairomona: compuesto que beneficia al insecto pero no a la planta.

La resistencia varietal, especialmente en sus mecanismos de antibiosis y antixenosis, ocurre básicamente por la presencia de alomonas (sustancias que favorecen a las plantas) o por la ausencia de kairomonas (sustancias que favorecen al insecto).

Las alomonas tóxicas o repelentes constituyen la más elemental forma de defensa de las plantas. Afectan directamente la biología del insecto, impiden que se alimente o pueden favorecer la acción de enemigos naturales del insecto. Las kairomonas sirven como atrayentes, deterrentes, retardantes o estimulantes de ovoposición o alimentación. Muchos de estos compuestos pueden actuar como alomonas y convertirse así en base fundamental de la resistencia. En muchos casos las plantas responden a sustancias producidas por insectos y contrarrestan su acción mediante defensas facultativas (aumento de tasas de crecimiento, crecimiento diferencial de tejidos, producción de alomonas).

18.5. Mecanismos de resistencia

Painter (1951), diferenció tres tipos de resistencia de plantas a insectos y los agrupó de manera triangular.



Una planta resistente puede tener al mismo tiempo los tres tipos de resistencia, esto es, puede ser no preferida para ovoposición o alimentación, puede tener antibiosis y ser tolerante. Los factores genéticos que condicionan la no preferencia, antibiosis o tolerancia pueden ser independientes o tener acción acumulativa. Esto muestra la posibilidad de acumular factores de resistencia en una variedad, contra una plaga.

- **Antixenosis o no preferencia**

Es un conjunto de características que hacen que una variedad sea menos preferida por el insecto para los procesos de cópula, ovoposición, alimentación e ingestión de alimento. La respuesta del insecto está dada por la habilidad de percibir e integrarse con los estímulos externos dados por los sentidos del olfato, vista, tacto y gusto que hacen que la planta no sea seleccionada.

Los mecanismos de defensa de la planta pueden ser físicos, como presencia de tricomas, superficies cerosas o dureza del tejido; o químicos, como repelentes (terpenos, aceites) o deterrentes (alcaloides, flavonoides, lectinas, fenoles, taninos).

La antixenosis, generalmente, da lugar a niveles bajos de resistencia; puede dar niveles aceptables de resistencia siempre y cuando la planta antixenótica presente dos o más características para que sea no preferida por el insecto o que presente cualidades repelentes que sobrepasen a los estímulos atractivos o los enmascaren.

- **Antibiosis**

Se dice que hay antibiosis cuando la planta tiene un efecto adverso en la biología del insecto. Ocurre por la presencia de alomonas o por la ausencia de kairomonas.

La antibiosis puede deberse a la presencia de factores químicos tales como proteínas, toxinas (alcaloides, quitonas, ácidos orgánicos), inhibidores (de alfa-amilasa, tripsina, proteasas) o a la presencia de factores físicos tales como crecimiento hipersensitivo, tricomas, deposiciones de sílice, etc.

Dependiendo de la magnitud del efecto antibiótico, el insecto puede sobreponerse y recuperarse. Sin embargo, en muchos casos los efectos son irreversibles y entonces el nivel de resistencia es muy alto. La antibiosis se manifiesta de una o varias maneras, así:

- Muerte del insecto en los instares tempranos.
- Tasas de crecimiento anormales, generalmente como prolongación del ciclo de vida del insecto.

- Conversión anormal del alimento.
- Fallas en el proceso de empupamiento.
- Fallas en la emergencia de adultos a partir de la pupa.
- Emergencia de adultos muy pequeños o mal formados.
- Fallas en la acumulación de reservas alimenticias para hibernar.
- Fecundidad y fertilidad reducidas.
- Conducta anormal.

El efecto total de estos fenómenos es una reducción sustancial de la población del insecto en la variedad resistente.

• **Tolerancia**

Es la habilidad genética de una planta para soportar un ataque y sobreponerse a él mediante la recuperación de tejidos o adición de tejidos nuevos, después de la destrucción o remoción causadas por un insecto.

La tolerancia de ninguna manera afecta la colonización de la planta (antixenosis) ni el desarrollo o reproducción del insecto (antibiosis). Sin embargo, es común encontrar a la tolerancia actuando en combinación con otros mecanismos de resistencia.

La resistencia por tolerancia presenta ventajas y desventajas. La ventaja más importante es que es regida por genes diferentes de los demás componentes de resistencia y cuando está presente los refuerza. Como no afecta la población del insecto, reduce la posibilidad de apareamiento de nuevas razas fisiológicas y se ajusta bien a un programa de manejo integrado de plagas. Las desventajas más importantes se refieren a que no reduce la población de la plaga y es muy afectada por el ambiente.

Una gran cantidad de factores pueden afectar positiva o negativamente la expresión de la resistencia: edad de la planta, parte de la planta atacada, condición fisiológica de la planta, edad del insecto, especie de insecto, razas fisiológicas del insecto, condiciones ambientales (humedad, temperatura), nutrición de la planta, épocas de siembra, cultivos adyacentes cultivos anteriores.

• **Combinación de mecanismos de resistencia.**

Muchas veces una variedad puede presentar combinaciones de mecanismos de resistencia a un insecto dado. La combinación más frecuente es la de antibiosis y

antixenosis. Cardona (1997), presenta en el Cuadro 50 los efectos de una combinación antibiosis-antixenosis sobre los niveles de resistencia esperados.

Cuadro 50. Efectos de una combinación antibiosis-antixenosis sobre los niveles de resistencia esperados.

Cantidad de efecto antibiótico en la próxima generación.	CONDUCTA		
	Preferencia	No Preferencia	Repelencia
• Desarrollo normal	Susceptibilidad	Resistencia baja	Resistencia
• Desarrollo lento, menor tamaño, menor fecundidad	Resistencia baja	Resistencia	Resistencia alta
• Alta mortalidad, pero un bajo porcentaje de los individuos se desarrollan normales.	Resistencia, pero cuidado con los biotipos.	Resistencia, pero menor peligro de biotipos.	Resistencia alta, muy difícil que se desarrollen biotipos
• Poco o ningún desarrollo de inmaduros.	Resistencia	Casi inmunidad	Inmunidad

18.6. Requisitos para la evaluación de la resistencia

Dahms (1992), mencionó los requisitos para realizar la evaluación de la resistencia a insectos:

- Identificación completa y precisa del insecto y del cultivo que se va a evaluar.
- Uso de niveles de infestación uniformes y controlados. Las infestaciones bajas no son confiables porque se pueden presentar escapes; las infestaciones altas no permiten detectar resistencias.

- En lo posible, las infestaciones naturales son las preferidas. Si se hacen evaluaciones en el invernadero o laboratorio, se recomienda reconfirmar bajo infestación natural. Hay formas de simular infestaciones naturales en el campo como son sembrar bordes susceptibles, colocar la parcela en medio de cultivos susceptibles o transportar insectos.

Este mismo autor enfatiza la importancia de contar con una metodología totalmente confiable para poder declarar como resistente lo que sí es en realidad resistente. Se considera esencial tener un excelente conocimiento de la biología y hábitos del insecto, así como la fenología del cultivo, saber cuándo y con qué infestar, desarrollar buenas técnicas y tamaños de parcelas, buscar sincronía en tiempo y espacio de insecto y cultivo, asegurarse de que no se trabaja con una mezcla de especies de insectos, usar un adecuado número de repeticiones y utilizar métodos de evaluación probados y comprobados.

18.7. Criterios para medir resistencia

La resistencia puede ser medida en la planta y en el insecto. El efecto que el insecto le causa a la planta puede ser medido a través de: evaluación visual de la cantidad de daño directo o cuantificación de: achaparramiento, trozamiento, decoloración de tejido, supervivencia de plantas, área foliar consumida, tallos dañados, necrosis de tejidos, abscisión de flores y/o frutos, pérdidas en el rendimiento, tasas de crecimiento, etc.

El efecto de la resistencia de la planta en el insecto puede ser medido a través de la duración del ciclo de vida, tasa de mortalidad, de reproducción y de ovoposición, peso de individuos, progenies por hembra, cantidad de alimento consumido, cantidad de alimento utilizado, cambios en la conducta, etc.

En los últimos años han aparecido otras técnicas que pueden ayudar a la evaluación de la resistencia: electroforesis, marcadores moleculares, cultivo de tejidos, etc.

18.8. Técnicas para determinar mecanismos de resistencia

Panda y Khush (1995), describieron la metodología para diferenciar cada uno de los tres mecanismos de resistencia: antixenosis, antibiosis y tolerancia.

- *Para evaluar antixenosis:* Plantas uniformes se infestan con insectos de la misma edad, sexo y condición de crecimiento. Las plantas sembradas en invernadero se organizan en círculo y los insectos se liberan en el centro para garanti-

zarles una libre escogencia del material. Los insectos se dejan en las plantas hasta que la variedad testigo susceptible muestre daño o una acumulación de población.

- *Para evaluar antibiosis:* Puede ser evaluada a través de pruebas forzadas, donde las variedades son separadas e infestadas individualmente. Las pruebas de antibiosis están diseñadas para determinar si la biología del insecto es afectada negativamente cuando el insecto se alimenta en materiales susceptibles versus materiales resistentes. Sin embargo, un ejemplo es el retardo en el crecimiento larval que puede ser debido a factores potencialmente deletéreos responsables de antixenosis, o de la presencia de inhibidores de crecimiento o toxinas, resultando en antibiosis.
- *Para evaluar tolerancia:* No incluye la interacción de la planta con el comportamiento del insecto o la fisiología. A diferencia de los dos anteriores tipos de resistencia, la tolerancia se involucra como una comparación de la pérdida de biomasa en presencia del insecto y en ausencia de él. La diferencia de campo entre plantas infestadas y no infestadas puede ser usada como un estimativo del porcentaje de pérdidas. La evaluación de tolerancia debe ser conducida en condiciones comparables de la población del insecto y pérdidas de campo de las variedades tolerantes versus las susceptibles.

18.9. Producción de variedades resistentes a insectos plagas

La producción de variedades resistentes a insectos puede ser un componente o un fin único de un programa de mejoramiento genético de plantas. Dependiendo de la importancia del insecto plaga, se justifica desarrollar programas de mejoramiento cuyo objetivo principal sea producir cultivares resistentes. Requiere un trabajo mancomunado de fitomejoradores y entomólogos.

Las etapas fundamentales para producir variedades resistentes son:

- *Conocimiento completo de la bioecología del insecto.* A través de ese conocimiento se puede realizar con eficiencia la cría de insectos en laboratorio para posteriormente efectuar infestaciones artificiales.
- *Conocimiento de las fuentes de resistencia.* Es imposible adelantar mejoramiento cuando no existen en el cultivo, en sus ancestrales o en cultivos relacionados, los genes de resistencia que se puedan manipular. En muchos cultivos no se ha encontrado resistencia a determinados insectos; no se ha reportado por ejemplo, resistencia a tierreros en ningún cultivo, a la mosca de las frutas en frutales o a moscas blancas en frijol.

Los genes de resistencia se los debe buscar en los bancos de germoplasma nacionales o internacionales, en los campos de agricultores tradicionales y con bajo nivel tecnológico o en los centros de diversidad. Se debe procurar encontrarlos primeramente dentro del cultivo, si esto no es posible se debe recurrir a las especies silvestres relacionadas, especies relacionadas dentro del mismo género y finalmente en especies de géneros relacionados.

- *Conocimiento de la genética de la resistencia:* El conocimiento de los factores genéticos que regulan la herencia de la resistencia es más importante en la práctica, que el conocimiento de la causa de la resistencia. Este conocimiento permite definir la estrategia de mejoramiento que se debe seguir. En muchos casos, la resistencia a insectos está condicionada por un solo gen (resistencia vertical), facilitando la producción de cultivares resistentes; pero en otros casos la resistencia es debida a la presencia de muchos genes menores (resistencia horizontal), muy afectados por el ambiente, dificultando su obtención.
- *Métodos de mejoramiento convencionales:* Dependiendo del sistema reproductivo de la planta y de la base genética de la resistencia se selecciona la estrategia de mejoramiento que debe seguirse. Los métodos más usados son la selección masal, selección por línea pura e hibridación (genealógico, poblacional, descendencia de semilla única, retrocruzamiento, selección recurrente). Los detalles de cada uno de estos métodos fueron analizados en capítulos anteriores.

18.10. Ingeniería genética para producir cultivares resistentes a insectos plagas

• Los cultivos transgénicos

La ingeniería genética es una alternativa muy importante para producir variedades con resistencia a insectos porque permite aprovechar toda la variabilidad genética de especies relacionadas y no relacionadas con el cultivo de interés, así como reducir los costos de producción de los cultivos, la contaminación ambiental, los riesgos en la salud humana y por consiguiente obtener una producción limpia y sostenible.

El uso comercial de los cultivos transgénicos en el mundo, se ha incrementado en forma espectacular: en 1996, se cultivaban apenas 1,7 millones de hectáreas, pero en 1999 se cultivaban 39,9 millones. El valor de estos cultivos en 1996 era de US\$225 millones; en 1999 era de 2.300 millones y en 2001 de 25.000 millones. Los cultivos transgénicos más utilizados son aquellos que poseen resistencia a herbicidi-

das (19,8 millones de hectáreas) seguidos de los que poseen resistencia a insectos (7,7 millones de hectáreas).

- **Genes potenciales para la transformación genética de plantas con resistencia a insectos**

Existe una gama muy amplia de genes que pueden ser utilizados en transformación genética:

- Genes que codifican para cristales de proteínas de *Bacillus thuringiensis* (Bt),
- Genes que codifican para inhibidores de enzimas: inhibidores de proteinasas, α -amilasa, quitinasa, lipoxigenasa, acil-hidrolasa.
- Proteínas insecticidas vegetativas.
- Lectinas: manosa sp, Nac Glu sp.
- Proteínas parecidas a las lectinas: arcelina.
- Colesterol oxidasa.

De todos los genes anteriores, los más estudiados son los que codifican para cristales de proteína procedentes de la bacteria del suelo, gran positiva: *Bacillus thuringiensis*. Esta bacteria es muy variable y cuando esporula produce diferentes tipos de cristales proteicos conocidos como δ endotoxinas o cristales Bt: Bt var. *kurstaki* produce cristales tóxicos contra lepidópteros, Bt var. *israelensis* produce cristales tóxicos contra dípteros y Bt var. *tenebrionis* produce cristales tóxicos contra coleópteros.

Actualmente se conocen varias clases de cristales tóxicos (Cry): Cry I (130 Kda) actúa contra lepidópteros, Cry II (70 Kda) actúan contra lepidópteros y dípteros, Cry III (70 Kda), actúa contra coleópteros, Cry IV contra dípteros, Cry t (proteína no relacionada) contra dípteros, Cry V y Cry VI contra nematodos. Estas toxinas ocasionan parálisis del intestino medio del insecto o lisis celular osmótica que conducen a la muerte del insecto.

Existen muchas plantas transgénicas que están siendo utilizadas comercialmente y otras en vías de experimentación que están expresando los genes de resistencia Bt; por ejemplo: algodón, maíz, papa, arroz, tomate, tabaco, brócoli, repollo, uva, soya, alfalfa, berenjena, caña, pera, manzano, etc. En el Cuadro 51 se presenta un listado de plantas transgénicas que expresan el gen Cry.

Genes inhibidores de proteinasas, de origen vegetal y animal, también han sido introducidos en otras plantas con el fin de obtener resistencia a insectos. En los Cuadros 52 y 53 se presenta un listado parcial de estos genes.

Cuadro 51. Plantas transgénicas expresando genes Cry de *Bacillus thuringiensis*

Genes Cry	Insecto	Plantas transgénicas
Cry I Aa	Lepidópteros	Granberry, álamo, nabo
Cry I A	Lepidópteros	Manzano, algodón, maíz, álamo, papa, arroz, tabaco, tomate, trébol blanco
Cry I A	Lepidópteros	Manzano, brócoli, repollo, algodón, uva, colza, maní, arroz, soya, tabaco, tomate, nogal.
Cry I Ba	Lepidópteros	Trébol blanco
Cry I Ca	Lepidópteros	Alfalfa, arabidopsis, tabaco
Cry I H	Lepidópteros	Maíz
Cry I ZAa	Lepidópteros	Algodón
Cry 3A	Coleópteros	Berenjena, papa, tabaco
Cry 6A	Coleópteros	Alfalfa
Cry 9C	Lepidópteros	Maíz
Bt (no específico)	Lepidópteros	Caña, papa

Cuadro 52. Genes inhibidores de proteinasa, de origen vegetal, utilizados para producir cultivares resistentes a insectos

Inhibidor de proteinasa	Insecto	Plantas transformadas
• Inhibidor de serina proteinasa de soya	Coleópteros Lepidópteros	Papa, tabaco, álamo
• Inhibidor de tripsina de cebada	Lepidópteros	Tabaco
• Inhibidor de tripsina de caupi	Coleópteros Lepidópteros	Manzana, lechuga, papa, arroz, fresa, coliflor, tabaco, tomate
• Inhibidor de cisteína proteína de arroz	Lepidópteros Coleópteros	Tabaco, álamo
• Inhibidor I de proteinasa de tomate	Lepidópteros	Tomate, tabaco, alfalfa
• Inhibidor II de proteinasa de tomate	Lepidópteros	Tomate, tabaco
• Inhibidor de α - Amilasa de frijol y cereales	Coleópteros Lepidópteros	Azuki, arveja, tabaco
• Aglutimina del germen de trigo	Coleópteros Lepidópteros	Maíz
• Lectina de arroz	Lepidópteros Coleópteros	Maíz
• Lectina de <i>Galanthus nivalis</i>	Homópteros Lepidópteros	Papa, arroz, caña, tomate Coliflor
• Quitinasa de frijol	Homópteros Lepidópteros	Papa
• Peroxidasa aniónica del tabaco	Lepidópteros Coleópteros Homópteros	Tomate, tabaco
• Quitinasa del tabaco		

Cuadro 53. Genes inhibidores de proteinasa, de origen animal, usados para producir cultivares resistentes a insectos.

Productos del gen	Insecto	Plantas transformadas
1, Inhibidores de proteinasa		
• Anti-quimotripsina de <i>Manduca sexta</i>	Homópteros	Algodón, tabaco
• Anti-elastasa de <i>Manduca sexta</i>	Homópteros	Alfalfa, algodón, tabaco
• α Antitripsina	Lepidópteros	Papa
• Antitripsina de <i>Manduca sexta</i>	Homópteros	Algodón, tabaco
• Tripsina pancreática de bovinos	Lepidópteros Orthópteros	Lechuga, petunia, papa, tabaco, clavel
Quitinasa		
• Quitinasa de <i>Manduca sexta</i>	Lepidópteros	Tabaco

De otro lado, para aumentar la eficiencia de transcripción del m RNA, se están buscando promotores más específicos para los genes de resistencia así:

Promotor	Sitio de expresión	Proteína Insecticida	Planta
• Manopine-sintetasa bacterial.	Tejidos de planta	Cry I Ab	Tabaco, papa
• Fitohemaglutina de frijol.	Semillas	a -Al-Pv	Frijol, azuki, tabaco
• Virus 35 S del mosaico de coliflor.	Tejidos de planta	Mayoría de las proteínas	Muchas plantas
• Sucrosa-sintasa del arroz.	Floema	GNA	Tabaco
• Ubiquitina de maíz.	Organos de planta	Cry I Ac	Arroz
• Actina-1 del arroz.	Organos de planta	Cp Tl	Arroz

• Limitaciones de las plantas transgénicas

- ◆ Las plagas secundarias no son controladas en ausencia de aspersiones químicas para las plagas mayores.
- ◆ La necesidad de controlar las plagas secundarias con aspersiones químicas matará a los enemigos naturales.
- ◆ El costo para producir y emplear plantas transgénicas puede ser alto.
- ◆ El desarrollo de resistencia en los insectos puede limitar el uso de las transgénicas.
- ◆ La migración de insectos puede reducir su efectividad.

- **La tecnología ideal de plantas transgénicas debe ser:**

- ◆ Comercialmente factible.
- ◆ Biodegradable.
- ◆ Fácil de usar en diversos agrosistemas.
- ◆ Amplio espectro contra las plagas del cultivo.
- ◆ Poco daño a los enemigos naturales de las plagas.
- ◆ Actuar bien contra insectos que han desarrollado resistencia a pesticidas.
- ◆ Producir efectos agudos contra las plagas.

- **Consideraciones finales**

- ◆ En la transformación genética se han utilizado exitosamente los genes Bt.
- ◆ Actualmente se estudian genes promisorios que codifican para: inhibidores de proteasas, inhibidores de α amilasa, lectinas, enzimas, VIP, toxinas de predadores, metabolitos secundarios.
- ◆ La mayoría de los genes de resistencia no garantizan un 100% de control, pero tienden a retrasar el crecimiento y desarrollo de la plaga.
- ◆ Es importante piramidizar genes de resistencia o utilizar genes exóticos en combinación con la resistencia convencional de la planta.
- ◆ El éxito de esta tecnología depende de:
 - Conocimiento profundo de la biología del insecto.
 - Interacción de la plaga con la planta.
 - Respuesta a las proteínas insecticidas.
 - Expresión temporal y espacial de las proteínas insecticidas.
 - Estrategia para el manejo de la resistencia.
 - Impacto de los genes de resistencia sobre los enemigos naturales.

- ◆ Las plantas transgénicas con resistencia a plagas tendrán efectos importantes en el manejo de plagas; pero no serán la panacea.

19. Biotecnología y mejoramiento genético

Desde un punto de vista amplio, la biotecnología puede ser definida como cualquier técnica que utiliza organismos vivos (o partes de ellos) para producir o modificar productos, mejorar plantas y animales o desarrollar microorganismos para usos específicos. En este sentido, la biotecnología es tan antigua como la propia humanidad.

Desde un punto de vista específico, el término biotecnología se refiere a las técnicas derivadas de la bioquímica y biología molecular que pueden producir beneficios a los seres humanos. Los grandes desarrollos alcanzados en el área de la biología molecular, a partir de la década de los años setenta, como la capacidad de manipular y transferir información genética entre seres vivos, de especies diferentes, por vías no sexuales, abrieron nuevas posibilidades en el área de la biotecnología, culminando con el desarrollo de organismos genéticamente modificados (OGM) u organismos transgénicos.

La biotecnología vegetal, como herramienta de apoyo al mejoramiento de plantas, comprende una serie de técnicas tales como el cultivo de tejidos, ingeniería genética y uso de marcadores moleculares; estrategias que generalmente son interdependientes.

19.1. Cultivo de tejidos vegetales

Todas las células somáticas de una planta se originan por mitosis a partir del cigoto. Igualmente, cada una de las células de la planta es totipotente, es decir capaz de originar una planta adulta, idéntica a la planta madre. El principio básico del cultivo de tejidos es la aplicación de la totipotencia celular, esto es la capacidad de regenerar plantas a partir de células aisladas, no diferenciadas, o a partir de órganos y tejidos vegetales. Tales células, cuando son colocadas en un medio apropiado, pueden dividirse indefinidamente y hasta diferenciarse, lo que propiciará la regeneración de una parte de la planta y posteriormente de la planta entera.

De esta forma millares de plantas se pueden producir a partir de una o algunas células del mismo clon.

El cultivo de tejidos es una forma de multiplicación asexual. La principal dificultad del cultivo de tejidos es identificar, para cada especie, el medio de cultivo más adecuado.

El cultivo de tejidos tiene muchas aplicaciones dentro de los programas de mejoramiento.

19.1.1. Micropropagación comercial de plantas

La producción comercial de plantas *in vitro* es muy importante en la agroindustria de flores, especies forestales, frutícolas y olerícolas. El método se basa en la producción de plantas más uniformes, sanas y a una velocidad mayor en comparación con los métodos tradicionales, sin considerar el mantenimiento de cantidades considerables de plantas por metro cuadrado dentro de frascos, protegidas contra el ataque de plagas, enfermedades y condiciones abióticas estresantes.

El proceso de biofabricación de plantas incluye las siguientes etapas:

- Selección y desinfección de los materiales que servirán de fuente de explante.
- Establecimiento del explante en el medio de cultivo.
- Multiplicación de los propágulos a través de sucesivos subcultivos.
- Elongamiento y enraizamiento de las plántulas *in vitro*.
- Traslado a invernaderos y aclimatación.

19.1.2. Conservación de germoplasma

Esta técnica es muy promisoria especialmente para aquellas especies que poseen reproducción asexual como yuca, papa y banano. Las plantas se conservan en tubos de ensayo, ocupando un espacio muy pequeño. Con esta técnica se facilita el intercambio de germoplasma y se disminuye el riesgo de introducir patógenos a otras regiones o países. El germoplasma de yuca (CIAT) y de la papa (CIP), se conserva utilizando esta técnica.

19.1.3. Limpieza viral

En muchas especies, el cultivo de tejidos, especialmente el de meristemas, es una de las maneras más eficientes de eliminar ciertos tipos de virus responsa-

bles de la degeneración de los cultivares. Debido a la rapidez de la multiplicación de las células meristemáticas, las partículas virales no consiguen infectar tales tejidos. Además de lo anterior, el sistema vascular de esas regiones no se encuentra totalmente desarrollado, lo cual dificulta el transporte del virus a otras partes de la planta.

19.1.4 Cultivo de embriones

En los cruzamientos interespecíficos se presentan, con mucha frecuencia, diferentes grados de incompatibilidad genética, lo cual dificulta el flujo de genes entre las especies. Esta incompatibilidad o barrera genética impide el éxito en estos cruzamientos. Estas barreras, generalmente son poscigóticas y pueden superarse utilizando el cultivo de embriones *in vitro*, en etapas tempranas.

19.1.5. Haplodiploidización: (cultivo de anteras o polen)

El desarrollo de líneas homocigotas es un proceso importante en la producción de nuevas variedades o híbridos de los cultivos agrícolas. Tradicionalmente, los fitomejoradores han conseguido la homocigosis a través de un proceso de autofecundación o de retrocruzamiento muy prolongado (cinco a diez años). Para acortar el tiempo en la obtención de líneas homocigotas o líneas puras, desde hace algunos años se ha venido utilizando la habilidad que tienen las células gaméticas de poder regenerar plantas completas cuando son cultivadas *in vitro*. Las plantas obtenidas de polen o de óvulos cultivados en medios apropiados, son haploides, y por ello cada gen está representado por un solo alelo. Cada cromosoma de la planta haploide puede ser duplicado por medio de tratamiento con colchicina. Al duplicar el juego cromosómico se obtiene un doble haploide que es completamente homocigoto o isogénico (línea pura).

Las plantas haploides se pueden producir por medio de cultivo de anteras o de granos de polen inmaduro (microsporas). El proceso de producción de plantas haploides, seguido de la duplicación de sus cromosomas, se conoce como haplodiploidización.

Esta estrategia presenta grandes ventajas para los programas de mejoramiento:

- Permite economizar significativamente el tiempo para producir nuevos cultivares.
- Permite la manifestación de los genes recesivos que están enmascarados en la condición heterocigota.

- Aprovecha mejor la variación genética generada en la hibridación.
- Incrementa la eficiencia de selección en favor de los individuos homocigotos.
- Permite identificar rápidamente los cruzamientos promisorios.

En plantas alógamas, altamente heterocigotas, la producción de haploides *in vitro* facilita la producción de líneas puras, que pueden ser utilizadas como progenitores en el desarrollo de cultivares híbridos.

La regeneración de plantas haploides se ha conseguido en aproximadamente 200 especies. Aunque estos reportes resaltan la potencialidad de la técnica como una alternativa para el mejoramiento genético de una gran variedad de cultivos agrícolas, en la práctica se la ha utilizado, efectivamente, en un número reducido de especies cultivadas. Esto se debe primordialmente al hecho de que la frecuencia de regeneración a partir de células gaméticas es relativamente baja. Por ello es necesario desarrollar sistemas eficientes de regeneración en los principales cultivos.

A continuación se detallarán las principales ventajas del método.

• **Economía de tiempo**

En un programa de mejoramiento convencional, la homocigosis se alcanza solamente después de siete a nueve generaciones de autofecundación, permaneciendo siempre una pequeña proporción de heterocigosis residual. La producción de haploides a partir de poblaciones híbridas F_1 permite a los fitomejoradores obtener líneas homocigotas en una sola generación, después de la duplicación de los cromosomas que puede ser espontánea o inducida con colchicina. Cuando se aplica esta técnica en arroz (Figuras 56 y 57), cebada y trigo, por ejemplo, se pueden cosechar granos homocigotos de las plantas R_0 (primera generación de las plantas haploides) en apenas ocho a nueve meses, contados a partir de la siembra de una generación híbrida F_1 .

• **Economía de costos**

Como no se realizan siembras y evaluaciones de progenies segregantes se disminuye el trabajo y espacio en los campos experimentales. Esto puede representar una economía de aproximadamente 30% de los costos, en relación con el método genealógico.

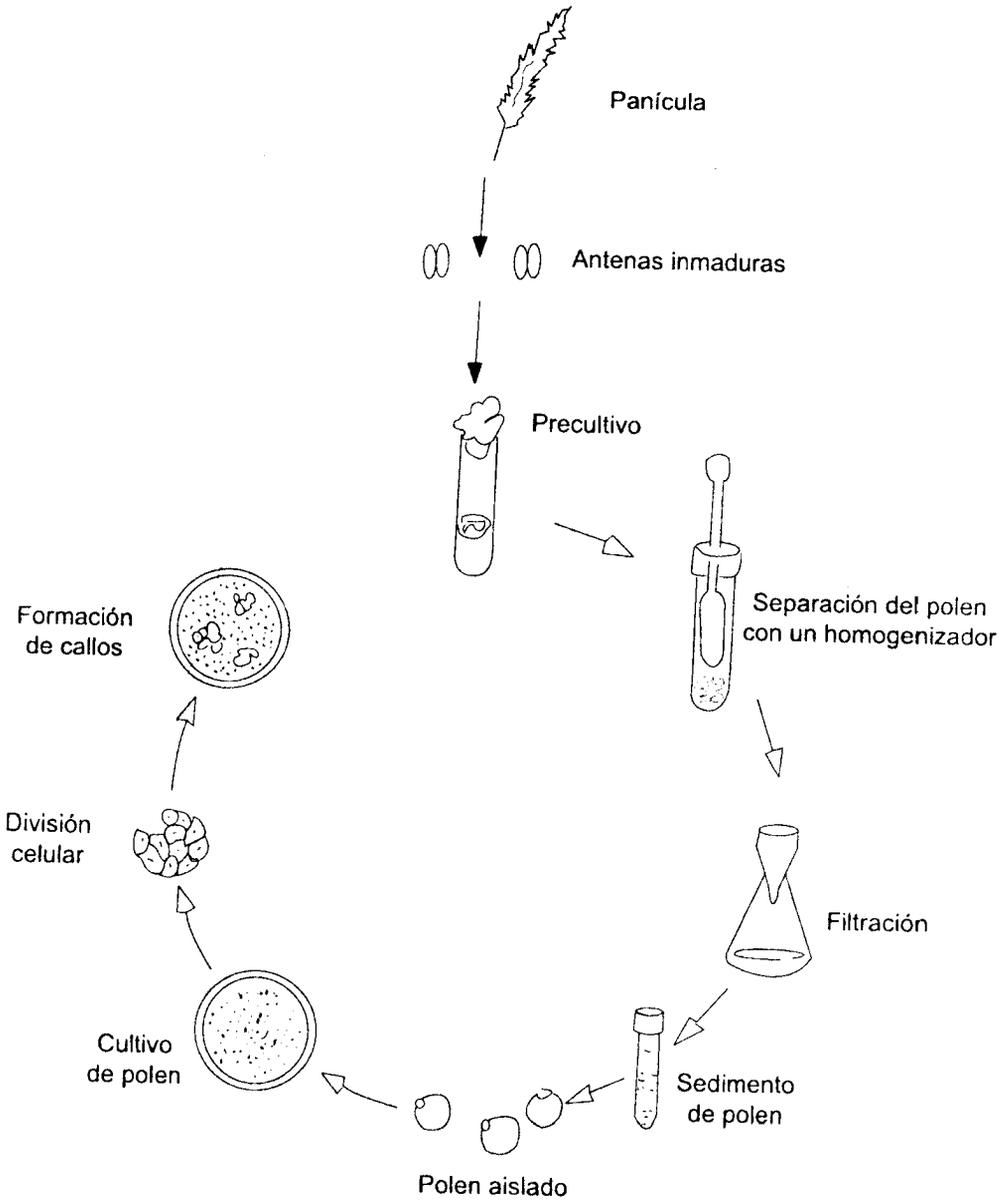


Figura 56. Cultivo de polen de arroz (Adaptado de Cornejo y Primo, 1984)

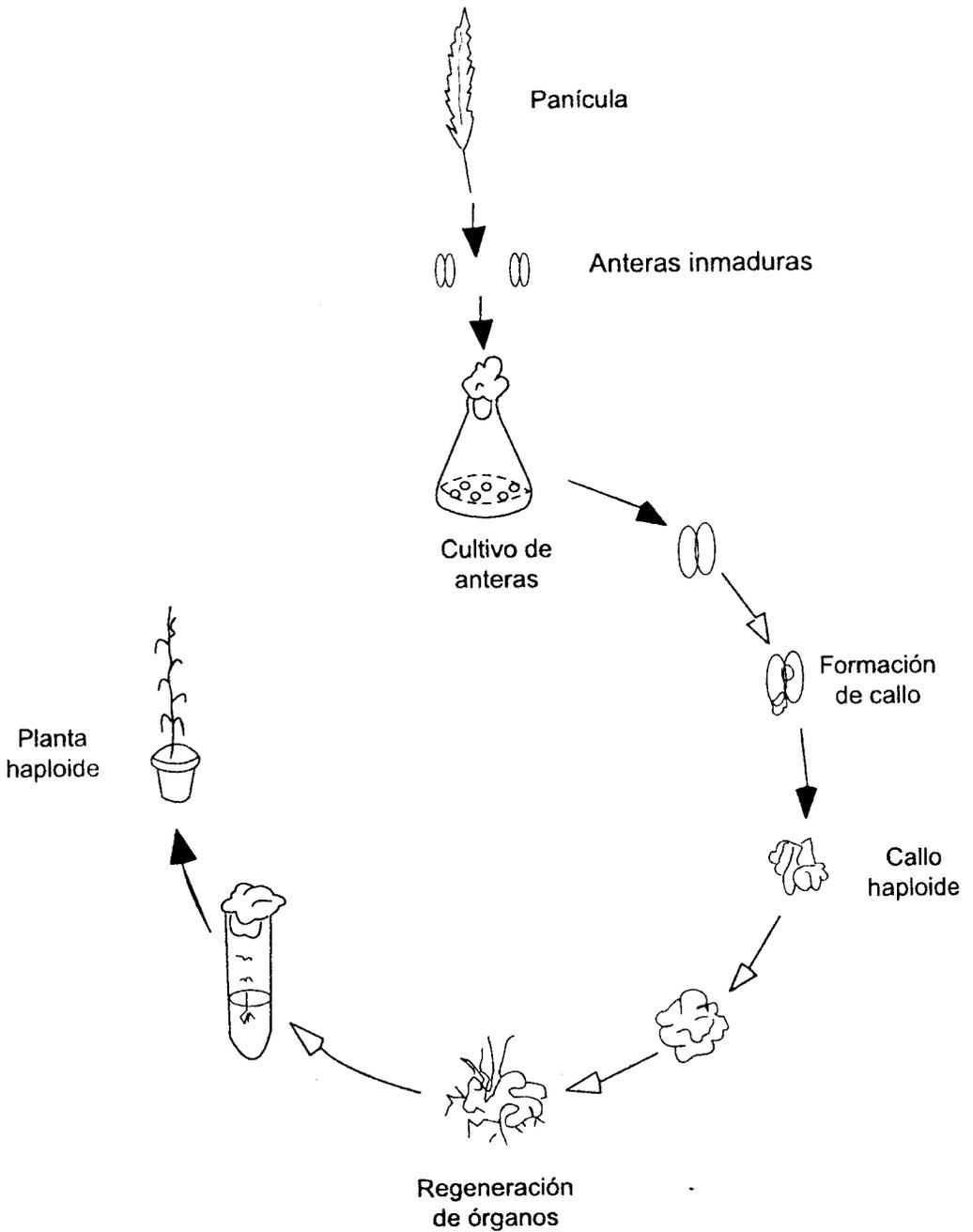


Figura 57. Cultivo de anteras de arroz (Adaptado de Cornejo y Primo, 1984)

• Eficiencia de selección

El cultivo de anteras o granos de polen aumenta la eficiencia de selección, tanto para los caracteres cualitativos como cuantitativos, facilitando la identificación de genotipos superiores, en comparación con la selección efectuada durante las primeras generaciones del sistema genealógico.

Normalmente, la selección de plantas en la generación F_2 es más efectiva para los alelos dominantes en comparación con los alelos recesivos que están presentes en la proporción $(1/4)^n$. En una población de doble-haploides, los genotipos recesivos tienen una frecuencia de $(1/2)^n$. Esto facilita la selección de genes recesivos deseables, ya que no existe el enmascaramiento causado por la dominancia. Teóricamente, si los progenitores del híbrido tienen n pares de alelos recombinándose independientemente, para seleccionar un genotipo de una población F_2 , la eficiencia de selección debe ser $(1/2)^{2n}$ en el mejoramiento con doble-haploides y $(1/2)^n$ en el mejoramiento convencional. Esto indica que la eficiencia de selección en el mejoramiento con doble-haploides es 2^n veces superior a aquella del mejoramiento convencional (Figura 58).

• Variabilidad genética en poblaciones resultantes de la haplodiploidización

Considerando que cada grano de polen proveniente de la planta híbrida F_1 representa un gameto genotípicamente diferente, la población de las plantas doble-haploides debería, teóricamente, exhibir la misma variabilidad genética encontrada en una generación F_2 , con la ventaja adicional de que cada individuo tiene un genotipo homocigoto, o sea fijado definitivamente.

Diversos estudios, en cebada y arroz muestran que la variabilidad producida por cultivo de anteras de las poblaciones F_1 , F_2 o F_3 es superior a la variabilidad obtenida por otros métodos como S.S.D, poblacional o genealógico.

• Uso de la haploidización en el mejoramiento

En la Figura 59 se puede observar la gran variabilidad de alternativas para producir nuevas líneas puras a partir de haploides. Desde el cultivo de anteras se puede obtener directamente la planta homodiploide por duplicación natural de los cromosomas del gameto, ocasionando una reducción de tiempo bastante significativa. Por otro lado, a partir de las células haploides se pueden producir protoplastos o embrioides, en los cuales se pueden inducir mutaciones y efectuar la selección *in vitro* con mucha eficiencia.

La técnica de haploides reduce considerablemente el tiempo para producir una nueva variedad mejorada y permite obtener todos los segregantes a partir de la

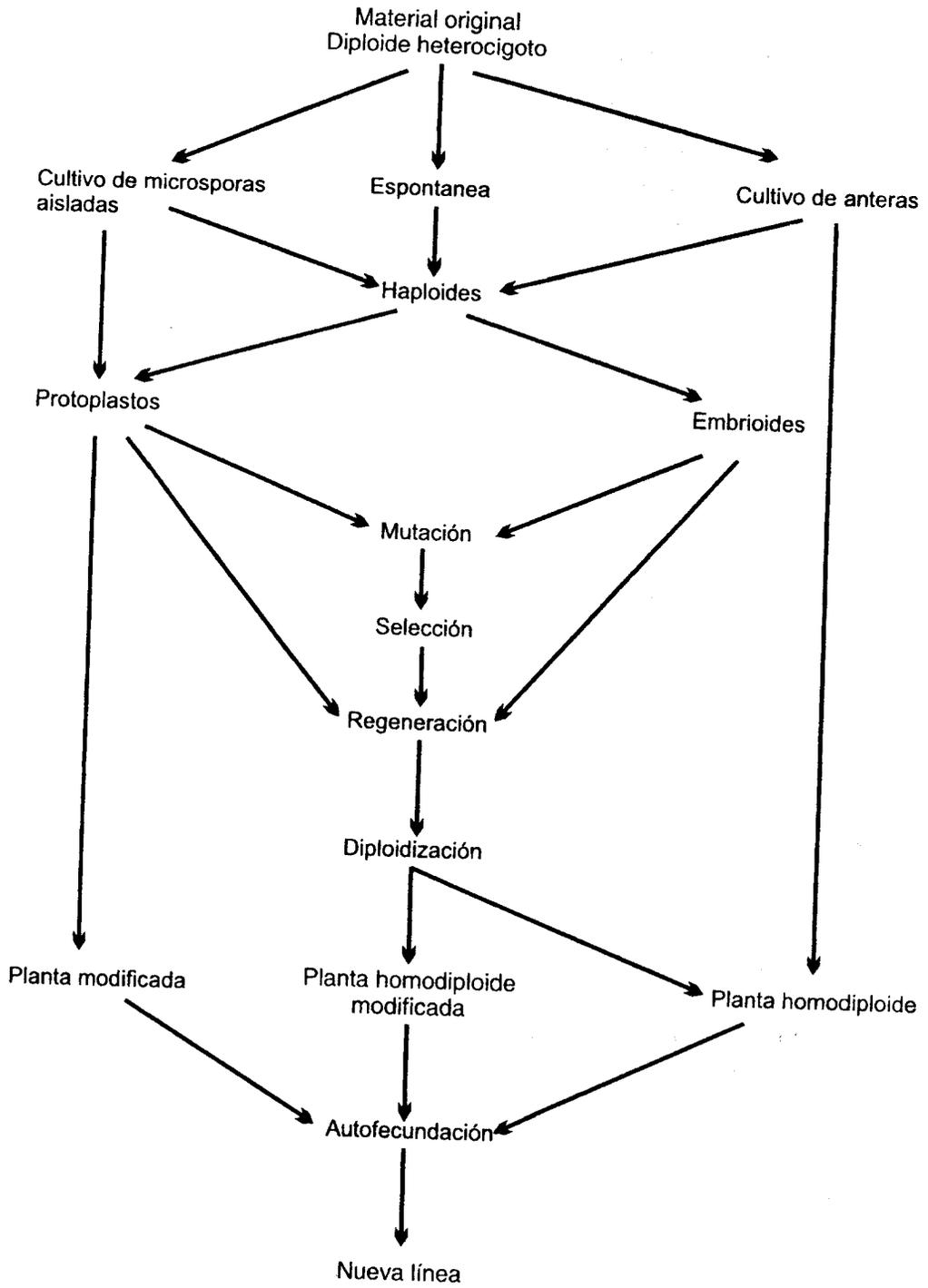


Figura 59. Producción de nuevas líneas a través de las técnicas de haploides

generación F_1 . También es una técnica útil para acelerar la introgresión de características deseables en los programas de mejoramiento.

Existen muchos casos reportados por la literatura, de producción de cultivares mejorados por esta metodología. Entre 1975 y 1991 se reportaron 42 variedades liberadas. El CIAT ha desarrollado un programa de cultivo de anteras para facilitar y acelerar la producción de líneas de arroz con características específicas para determinados ecosistemas latinoamericanos. Embrapa (Brasil) también ha producido, por este método, algunas variedades de trigo y cebada.

En un estudio llevado a cabo en CIAT se demostró que el cultivo de anteras de arroz puede reducir los costos entre US\$ 53.000 (cultivar tipo indica x japonico de secano) y US\$ 91.000 (cultivar tipo japonico irrigado) por cultivar desarrollado, dependiendo del genotipo y del ecosistema seleccionados. Estos costos representan disminuciones de hasta aproximadamente 30%, en relación con el método genealógico (Lentini et al., 1994).

19.1.6. Híbridos somáticos-fusión de protoplastos

El término protoplasto se refiere a una célula vegetal desprovista de su pared celular, por acción de enzimas pectocelulolíticas. Cuando se los conserva en soluciones con calcio, entran en contacto y eventualmente se pueden fusionar, produciendo un híbrido somático.

Los protoplastos se utilizan en el mejoramiento genético, para producir plantas transgénicas, de híbridos somáticos y de mutantes o variantes somaclonales. Además, los protoplastos sirven para realizar estudios de expresión de genes aislados y su regulación.

Para producir híbridos somáticos se utilizan técnicas como el tratamiento con polietilenoglicol (PEG) en condiciones salinas, o la aplicación de corriente eléctrica (electrofusión) con el fin de favorecer la agregación de los protoplastos, que normalmente se repelen debido a sus cargas negativas de la membrana plásmica.

La fusión somática, generalmente, conduce a la hibridación de los citoplasmas y muy poco a la hibridación de los núcleos. Los cloroplastos y mitocondrias se distribuyen aleatoriamente en las primeras divisiones. Después de varias generaciones, permanecen solamente las organelas de un solo progenitor. La fusión con intercambio apenas de las organelas de una célula, sin que ocurra modificación de su núcleo, se denomina "cihíbrido".

Cuando ocurre hibridación de núcleos, se puede presentar la reunión de los caracteres de los progenitores o la introducción en un cultivar, de un carácter com-

plejo proveniente de la otra especie. En la mayoría de los casos, la convivencia de los dos genomas nucleares, de las dos especies, es temporal debido probablemente a la falta de sincronización de los ciclos de replicación del DNA.

Existen muchos ejemplos de híbridos somáticos (Cuadro 54); sin embargo, un caso interesante es el híbrido entre papa, *Solanum tuberosum*, $2^n = 48$ y tomate, *Lycopersicon esculentum*, $2^n = 24$ (Figura 60). Estas dos especies pertenecen a la familia Solanaceae, pero son sexualmente incompatibles. En 1978, se produjeron híbridos somáticos mediante la fusión de protoplastos de células di-haploides de papa con células foliares de tomate. Algunas plantas formaron estalones parecidos a tubérculos, pero ninguna produjo frutos. Estos híbridos no poseen valor inmediato pero pueden ser punto de partida para un futuro programa de introducción de genes y formación de nuevas combinaciones genéticas.

Cuadro 54. Algunos híbridos somáticos producidos a través de la fusión de protoplastos (Torres, 1998).

1)	<i>Brassica campestris</i>	+	<i>Arabidopsis thaliana</i>
2)	<i>Citrus sinensis</i>	+	<i>Poncirus trifoliata</i>
3)	<i>Daucus carota</i>	+	<i>Petroselinum hortense</i>
4)	<i>Nicotiana tabacum</i>	+	<i>Salpiglossis sinuta</i>
5)	<i>Lycopersicon peruvianum</i>	+	<i>Petunia hybrida</i>
6)	<i>Oriza sativa</i>	+	<i>Echinochloa orizicola</i>
7)	<i>Solanum tuberosum</i>	+	<i>Lycopersicon esculentum</i>
8)	<i>Solanum tuberosum</i>	+	<i>Solanum chacoense</i>
9)	<i>Brassica oleraceae</i>	+	<i>Brassica campestris</i>
10)	<i>Brassica napus</i>	+	<i>Brassica campestris</i>
11)	<i>Oryza sativa</i>	+	<i>Oryza officinalis</i>
12)	<i>Oryza sativa</i>	+	<i>Oryza perrieri</i>

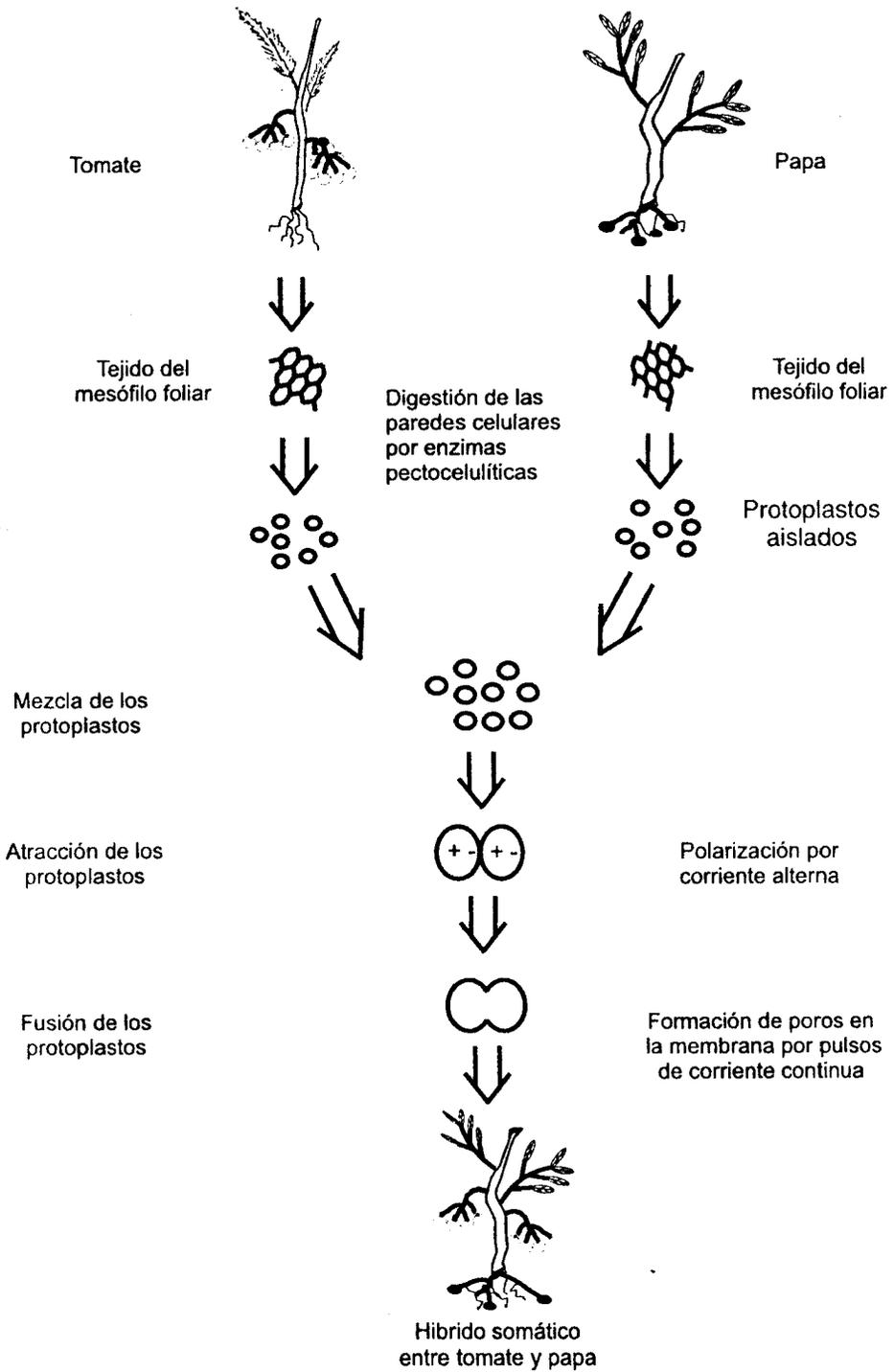


Figura 60. Fusión de protoplastos de tomate y papa, con la formación del híbrido interespecífico (Adaptado de Lisei de Sá. 2000)

19.1.7. *Variación somaclonal*

Durante el proceso del cultivo de tejidos o células se pueden presentar alteraciones genéticas, conocidas como *variación somaclonal*. Este fenómeno ha sido ampliamente demostrado en plantas regeneradas por cultivo de tejidos que muestran gran variación en relación con la planta madre. Muchas de esas variantes somaclonales poseen características agronómicas deseables que pueden ser aprovechadas mediante selección.

En la Figura 61 se puede observar esquemáticamente la producción de variantes somaclonales.

El aprovechamiento de la *variación somaclonal*, a nivel celular, representa grandes ventajas para los programas de mejoramiento, sobre todo cuando se utilizan agentes bioquímicos en la identificación de variantes resistentes desde el punto de vista agronómico, economizando espacio y tiempo en el "screening" en cuanto al procedimiento tradicional, realizado en condiciones de campo. En la selección convencional, el fitomejorador aplica los agentes selectivos (herbicidas, fungicidas, etc.) directamente en el campo; en cambio en la selección celular, los aplica a nivel celular discriminando entre millones de esas células, aquellas que son resistentes. Las plantas regeneradas a partir de esas células son evaluadas para averiguar si mantienen el carácter de resistencia. Posteriormente se evalúa su progenie para determinar si el carácter es heredado en forma estable.

Otra aplicación de la *variación somaclonal* es en la *introgresión* de genes deseables entre especies, aprovechando la formación de callos a partir del embrión híbrido. También puede ser utilizada en la obtención de genotipos adecuados a condiciones ambientales estresantes, como por ejemplo genotipos resistentes a temperaturas elevadas, suelos ácidos con altos contenidos de aluminio o suelos pobres con deficiencias de algún elemento nutritivo.

En la Figura 62 se presenta una estrategia de mejoramiento para aprovechar la *variación somaclonal*. Esta estrategia implica utilizar una suspensión celular de un cultivar de reconocida superioridad para seleccionar un carácter específico, como por ejemplo la resistencia a una determinada enfermedad. Una vez que los variantes R_1 son identificados, estos se prueban en parcelas con repeticiones con el fin de evaluar su estabilidad genética. Se incrementa la semilla, al mismo tiempo, con el fin de producir rápidamente las líneas promisorias. Se pueden realizar cruza-mientos recíprocos entre las plantas R_1 deseables y testigos, con la semilla derivada, con el fin de determinar la base genética de los variantes somaclonales. Las nuevas líneas, consideradas promisorias, pueden someterse nuevamente a cultivo celular para adicionar otro carácter, por ejemplo resistencia a temperaturas eleva-

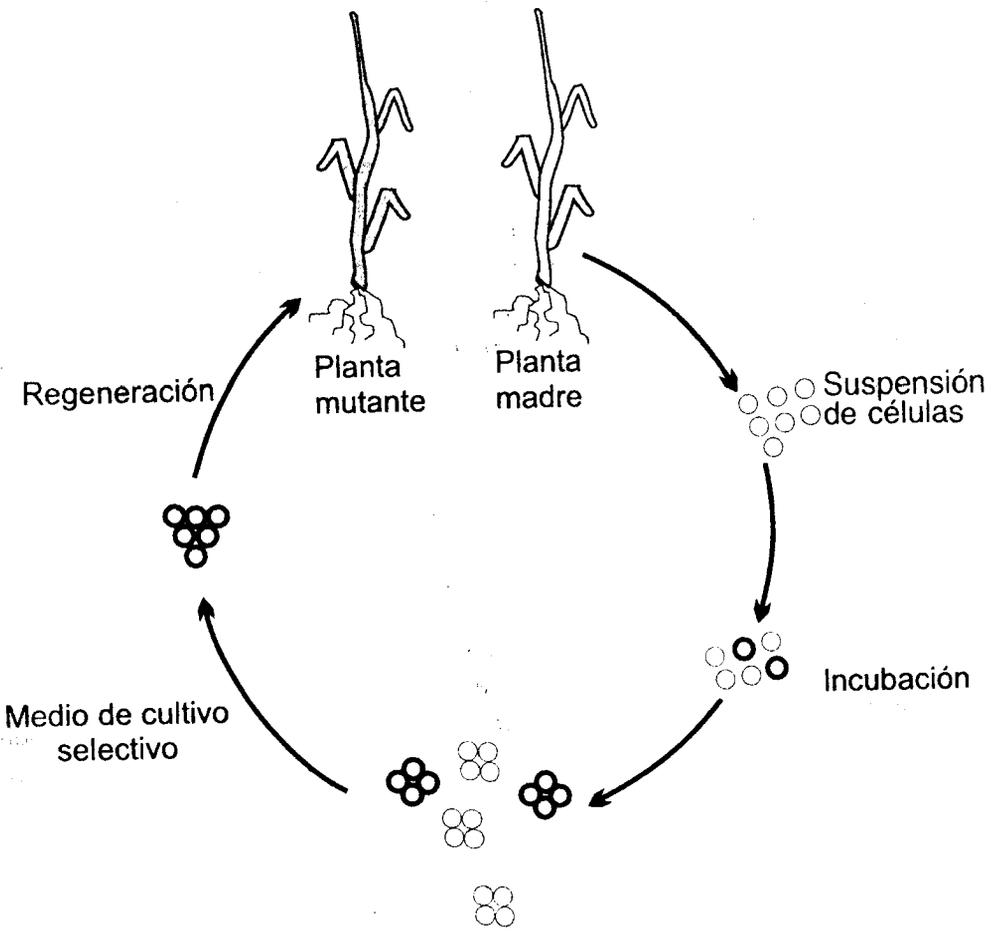


Figura 61. Representación esquemática de la producción de variantes somaclonales

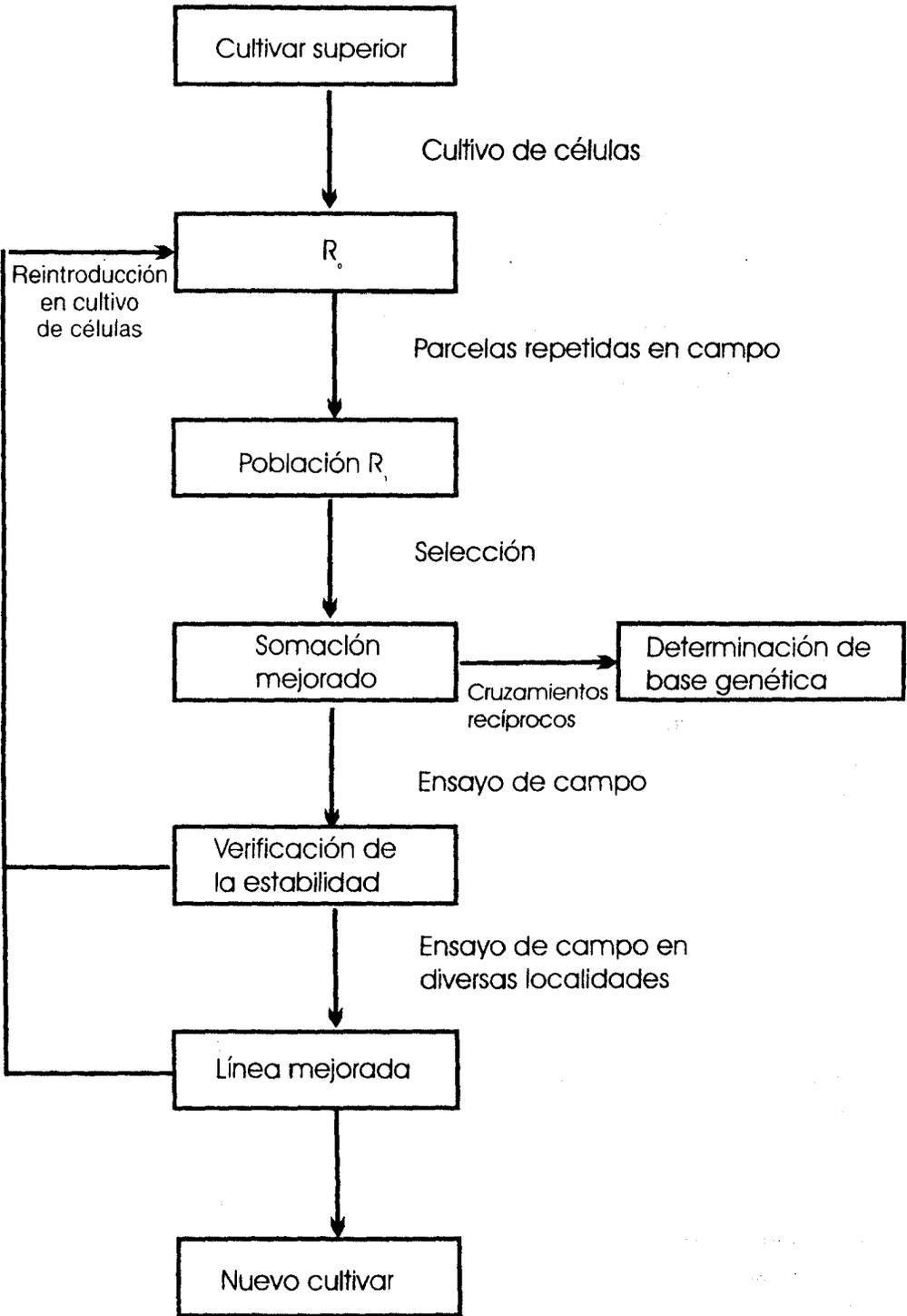


Figura 62. Estrategia de mejoramiento para producir nuevos cultivares, usando la variación somaclonal

das o para mejorar el comportamiento agronómico del variante somaclonal seleccionado.

A través de esta metodología se pueden producir nuevas líneas, con caracteres deseables, en cortos períodos. Una nueva variedad de tomate, por el método tradicional, se produce en 7-8 años; por variación somaclonal se la puede obtener en 3-4 años; en el caso de la caña de azúcar el plazo se puede reducir de 14 a 7 años y en el del café, se reduce de 15-20 años a 7 -10 años.

19.1.8. Producción de semilla sintética

Los estudios sobre embriogénesis somática *in vitro* abrieron las puertas para la producción de semilla sintética. La embriogénesis somática se refiere a la formación de embriones a partir de células somáticas o haploides. Los embriones somáticos presentan una estructura bipolar, constituida de un ápice caulinar y otro radical, además de presentar un sistema vascular cerrado, sin conexión con el tejido del explante inicial. Estas características los diferencian de los embriones somáticos, de los propágulos resultantes del proceso de micropropagación y de organogénesis. También se diferencian de los embriones cigóticos por cuanto en éstos está presente la recombinación genética.

La formación de embriones somáticos ocurre en forma natural, por ejemplo en cítricos, y por ser idénticos a la planta que les dio origen, permiten la perpetuación de poblaciones clonales por medio de semillas.

En el proceso de producción de semilla sintética, los embriones somáticos son encapsulados en hidrogel. La Figura 63 ilustra un esquema de producción de semilla sintética, utilizando el proceso de embriogénesis directa, en que los embriones surgen directamente del tejido original y la embriogénesis indirecta en la cual los embriones se originan del tejido que se diferenció en la forma de callo.

El material más utilizado para encapsular embriones es el alginato de sodio, debido a sus propiedades gelificantes, bajo costo, facilidades de uso y ausencia de fitotoxicidad.

Las semillas sintéticas son importantes debido a la posibilidad de producir grandes cantidades de embriones somáticos en cortos períodos y en espacios físicos reducidos. Además, permiten mantener la identidad genética y la producción de semillas independientemente del efecto climático y en ausencia de estructuras, como invernaderos, para la aclimatación de plántula.

Presenta problemas como la baja resistencia a la disecación, no tolera el daño mecánico y la baja difusión del oxígeno y CO₂.

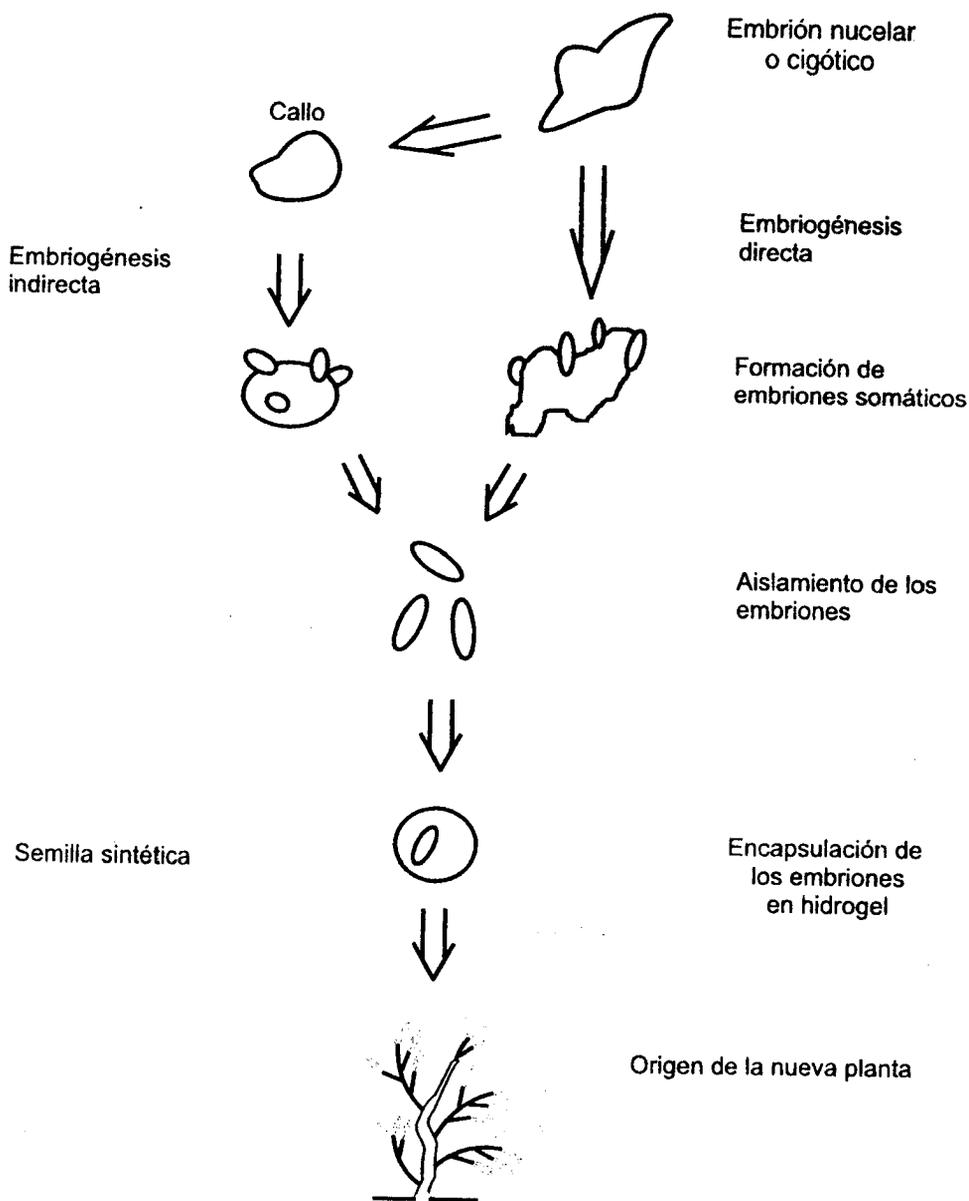


Figura 63. Producción de semilla sintética a través de embriogénesis somática directa e indirecta, a partir del embrión nucelar o cigótico (Adaptado de Lisei de Sá, 2000)

19.2. Transformación genética de plantas

Transformación genética es el proceso a través del cual se realiza la introducción controlada de ácidos nucleicos en un genoma receptor, los cuales deben integrarse y manifestarse. Se excluye de este concepto la introducción por fecundación. Se diferencia de la hibridación somática y de la cihbridación en que éste es un proceso más controlado en el cual sólo un fragmento de ácido nucleico (DNA) es introducido en el hospedero o genoma receptor.

Esta tecnología, conocida también con los nombres de tecnología del DNA recombinante o ingeniería genética, posibilitó la transferencia de genes entre especies no relacionadas (aisladas reproductivamente), pertenecientes a géneros distintos y muchas veces a reinos diferentes, dando origen a combinaciones genéticas inexistentes en la naturaleza conocidos como transgénicos u organismos genéticamente modificados (OGM). Debido a la complejidad de la ingeniería genética, ésta se debe usar solamente para transferir genes entre especies, cuando no es posible por otros medios.

La técnica de la ingeniería genética incluye tres etapas básicas: identificación y aislamiento del gen responsable de una determinada característica, preparación del gen (clonación y secuenciamiento) y transferencia a la especie receptora.

Para la aplicación de las técnicas de transformación es necesario que las células o tejidos transformados sean regenerados en plantas que expresen el gen introducido. Estas plantas pueden usarse directamente o en programas de mejoramiento convencional, para producir nuevos cultivares con características agronómicas interesantes.

Existen diferentes técnicas de transformación genética de plantas, agrupadas en dos categorías: transferencia indirecta y directa de genes. La transferencia indirecta es aquella que utiliza un vector como *Agrobacterium tumefaciens* o *Agrobacterium rhizogenes*. La transformación vía *Agrobacterium tumefaciens* ha sido el método más utilizado para la obtención de plantas transgénicas; sin embargo, muchas especies, en particular las monocotiledóneas, son poco susceptibles a la infección por *Agrobacterium*. Esto estimuló a estudiar otros métodos directos.

La transferencia directa de ADN se basa en métodos físicos o químicos tales como la biobalística (aceleración de partículas), microinyección, electroporación de protoplastos o utilización del polietilenoglicol (PEG).

Las metodologías detalladas para transformación genética de plantas pueden ser estudiadas en Torres (1998), Ramalho (2000) y Miranda Brasileiro (2000).

La transformación genética de plantas ha permitido la producción de plantas transgénicas con características agronómicas de importancia económica. A continuación se presentan algunas estrategias para la producción de plantas transgénicas con características de interés:

- *Resistencia a virus:* Para desarrollar plantas transgénicas con resistencia a virus se utilizan satélites RNA, secuencias antisentido virales que inhiben la multiplicación viral o genes de la capa proteínica (CP). De estas tres estrategias la más utilizada es la de la expresión del gen de la capa proteínica. Plantas transgénicas, con resistencia a virus, están siendo comercializadas e incluyen tabaco, tomate, pimentón, zapallo.
- *Resistencia a hongos:* Para producir plantas transgénicas con resistencia a hongos se utilizan genes que codifican para enzimas que hidrolizan componentes de la pared celular, como las quitinasas y gluconasas o que actúan en la membrana citoplasmática, modificando su permeabilidad como la osmotina. Se ha producido tabaco con resistencia a *Alternaria longipes* utilizando quitinasa de *Serratia marcescens*.
- *Resistencia a insectos:* Para obtener plantas con resistencia a insectos se utilizan muchas estrategias, pero la más empleada es el aprovechamiento de toxinas bacterianas como por ejemplo los genes que codifican para las toxinas de *Bacillus thuringiensis*. Existen muchos genes Cry de *B. thuringiensis* con actividad específica contra lepidópteros, coleópteros o dípteros. También se están utilizando los inhibidores de proteinasas de origen vegetal o animal. La utilización de la proteína arcelina es una nueva alternativa para la obtención de plantas resistentes a plagas de almacenamiento. Existen muchos ejemplos de plantas transgénicas con resistencia a insectos como por ejemplo en maíz, algodón, papa, soya, tomate, etc.
- *Resistencia a herbicidas:* Plantas genéticamente modificadas para resistencia a herbicidas pueden favorecer el uso de herbicidas de amplio espectro de acción y posibilitar el uso de productos menos tóxicos y más fácilmente degradables en el suelo, aumentando las opciones de combate de las arvenses.

Los genes que confieren resistencia a herbicidas se pueden encontrar en la naturaleza o se pueden obtener por mutación. Las estrategias utilizadas en la manipulación de la resistencia a herbicidas, en plantas transgénicas, son: i) expresión de genes mutantes que codifican para las "proteínas-blanco" modificadas en el sitio de unión del herbicida, lo cual reduce la capacidad de unión del herbicida y consecuentemente la capacidad de inhibición; como por ejemplo la

resistencia a los herbicidas triazinas (que inhiben la fotosíntesis) herbicidas sulfonilureas e imidazolinonas (que inhiben la biosíntesis de aminoácidos de cadena ramificada como valina, leucina e isoleucina) y el herbicida glifosato (que inhibe la biosíntesis de aminoácidos); ii) superexpresión del gen que codifica la “enzima-blanco”, como ya fue hecho para el herbicida glifosato; iii) inactivación del herbicida por medio de la introducción de una enzima que detoxifica el herbicida como acontece con el herbicida fosfinotricina (PPT) que es inactivado por el producto del gen bar y iiii) introducción de un gen que metabolice el herbicida, como por ejemplo, el gen glifosato oxireductasa que tiene la habilidad de convertir el glifosato en AMP y glixolato. Ejemplos de especies transformadas incluyen maíz, algodón, soya y caña de azúcar.

- *Resistencia a estrés ambiental:* La resistencia a estrés ambiental, como por ejemplo resistencia a metales pesados encontrados en el suelo (cadmio, mercurio, zinc y cobre) está siendo estudiada en diferentes especies vegetales. Plantas transgénicas de *Brassica napus*, que tienen un gen que codifica para la metalotioneína humana, son tolerantes al cadmio. Plantas con resistencias a temperaturas bajas o heladas así como tolerantes a baja humedad, también pueden ser obtenidas por transformación génica. Una proteína anticongelante ha sido introducida al tomate para suministrarle resistencia a las heladas.
- *Maduración del fruto:* Se utilizan generalmente RNA antisentido que inhiben la expresión de genes específicos, que codifican enzimas envueltas en el proceso de maduración. Plantas de tomate, transformadas con un gen antisentido de un transcrito correlacionado con la síntesis de etileno, mostraron inhibición en la producción de etileno y consecuentemente, frutos más resistentes a la maduración. Frutos transgénicos de tomate con mayor período de poscosecha, que contienen el gen Flavr Savr están comercializándose en Estados Unidos, desde 1994.
- *Color de la flor:* Para la manipulación de la coloración de la flor se está utilizando, con éxito, genes antisentido e introducción de enzimas responsables de la biosíntesis de flavonoides.
- *Calidad nutricional:* Se utilizan genes que codifican para proteínas ricas en un determinado aminoácido esencial. Ejemplo: transferencia de un gen que codifica una proteína de reserva, rica en metionina, presente en la castaña del Pará hacia el frijol. Embrapa (Brasil) realizó este trabajo con el fin de producir un frijol con alto contenido de metionina en su semilla.

La introducción de genes exógenos en plantas, vía ingeniería genética, se está convirtiendo en una estrategia muy importante en el mejoramiento genético de plantas. Sin embargo, existe todavía una cantidad de incógnitas y limitaciones relacionadas con la regeneración de plantas, el sitio de inserción de los genes, la expresión de los genes introducidos, que todavía es imprevisible, y la bioseguridad de las plantas genéticamente modificadas.

A pesar de las grandes posibilidades de la ingeniería genética, graves interrogantes o dudas sobre bioseguridad y bioética han conducido a muchos países a adoptar posiciones prudentes en relación con la adopción de esta nueva tecnología. El cuestionamiento sobre el impacto de los productos transgénicos en la naturaleza y en la salud humana y animal, ha llevado a estos países a adoptar unas legislaciones que reglamentan el trabajo y uso de los productos transgénicos. Con legislaciones claras y precisas, el desarrollo de la ingeniería genética debe continuar, con mucho énfasis, para beneficio de la humanidad.

19.3. Uso de marcadores moleculares en el mejoramiento genético de plantas.

Los marcadores moleculares son utilizados para identificar o marcar alelos de difícil expresión fenotípica. En otras palabras, son herramientas que facilitan la selección del alelo de interés a través del marcador.

Los marcadores deben ser altamente heredables (heredabilidad próxima a 1:0), de fácil evaluación y estar íntimamente ligados al alelo que se desea seleccionar. De esta manera, el marcador y el gen de interés tienden a permanecer juntos y por lo tanto, una planta que exprese el fenotipo del marcador debe ser portadora, al mismo tiempo, del alelo de interés. Estas propiedades hacen de los marcadores unos instrumentos muy eficientes para efectuar selección indirecta de alelos de interés para los programas de mejoramiento. Además, por poseer un número ilimitado de polimorfismos con base en el DNA y ser independientes del efecto ambiental y del estado fisiológico de la planta, permiten identificar en forma precoz y precisa las plantas con una mejor combinación de alelos favorables.

Los marcadores moleculares también son utilizados en estudios de variabilidad genética, identificación de cultivares, protección de los derechos del fitomejorador u obtentor, evaluación de la pureza genética de las semillas, mapeamiento genético e incremento de conocimientos sobre la organización de los genomas.

Los marcadores moleculares más utilizados son los bioquímicos o a base de proteínas y los que usan el propio DNA.

19.3.1 Marcadores bioquímicos

Los más utilizados son las isoenzimas (esterasa, fosfatasa, peroxidasa, etc.) y las proteínas de reserva de las semillas. Como estos marcadores constituyen los productos directos de los alelos, basta identificarlos para seleccionar la planta con el fenotipo deseado, que es producido por el alelo de interés. Los marcadores bioquímicos, a semejanza de los marcadores morfológicos, poseen escasa variabilidad, entonces, su número de marcadores en una especie es relativamente pequeño. En consecuencia, la utilidad de la misma es reducida, a pesar de ser una tecnología de bajo costo.

19.3.2 Marcadores que usan el propio ADN

- **RFLP** (Restriction Fragment Length Polymorphisms = Polimorfismos de longitud de los fragmentos de restricción). Fue el primer marcador de DNA que se utilizó en la construcción de mapas genéticos de la especie humana.

La técnica del RFLP se basa en la digestión o corte del DNA genómico por una o más enzimas de restricción, generando millares de fragmentos. Estos fragmentos son separados por medio de electroforesis con base en el tamaño de los mismos. Algunos son identificados por medio de una sonda que posee una secuencia de bases complementarias al fragmento.

El polimorfismo se obtiene cuando se presentan pérdidas o aparecimientos de sitios de restricción, que son secuencias específicas de cuatro a seis nucleótidos reconocidas por las enzimas de restricción utilizadas en la digestión del DNA. Las inserciones, deleciones u otros arreglos, también afectan el tamaño de los fragmentos. Estos fragmentos polimórficos son utilizados en la caracterización de individuos genéticamente diferentes.

Los RFLP presentan las siguientes ventajas: a) herencia codominante, siendo posible la identificación de genotipos homocigotos y heterocigotos, b) amplio polimorfismo, c) permiten el mapeamiento comparativo entre especies correlacionadas porque representan loci únicos en cada genoma y posibilitan la utilización de sondas heterólogas.

Una de las grandes limitaciones de la técnica de RFLP es la necesidad de construir bibliotecas genómicas para la obtención de sondas; sin embargo, en la mayoría de los cultivos de interés agronómico existe disponibilidad de sondas de DNA que pueden ser obtenidas gratuitamente de instituciones públicas internacionales. Otra limitación es su complejidad técnica, lo que requiere de laboratorios bien equipados y mano de obra especializada.

- **PCR.** (Polimerase Chain Reaction = Reacción en cadena de la polimerasa). La técnica de PCR consiste en la síntesis enzimática *in vitro* de un segmento de DNA, delimitado por un par de "primers" de secuencias específicas de nucleótidos de cinta simple. Los "primers" son secuencias cortas de DNA que se aparean como el DNA molde y sirven de iniciadores para la síntesis *in vitro* de una nueva cinta de DNA.

La tecnología del PCR ha sido impulsada gracias al descubrimiento de la enzima DNA polimerasa termoestable (resiste temperaturas de 95° C) y de los termocicladores programables con elevada capacidad de procesamiento que incrementaron la eficiencia en la síntesis *in vitro* del DNA.

Cada ciclo de PCR incluye tres etapas: a) desnaturalización de la cinta doble del DNA, b) apareamiento de los "primers" con las secuencias complementarias ubicadas en el "sitio -objeto" y c) síntesis de la nueva cinta del DNA a partir de las extremidades 3'-OH libres de los "primers". El ciclo se repite varias veces generando una amplificación del DNA, en progresión geométrica. Así estas técnicas de PCR requieren una cantidad muy pequeña de DNA-molde, lo cual es deseable.

Debido a la facilidad, rapidez y sensibilidad de la técnica, surgió una nueva generación de marcadores moleculares basados en PCR.

- **RAPD.** (Random Amplified Polymorphic DNA = DNA polimórfico amplificado al azar). Es una variación técnica del PCR que utiliza un solo "primer" de diez nucleótidos y con secuencia arbitraria. Por lo tanto, para que un fragmento de DNA sea amplificado, las dos regiones complementarias al "primer" deben estar separadas por hasta 2.000 pb y con orientaciones opuestas. Con esto, son amplificados fragmentos de DNA, distribuidos al azar en el genoma, sin necesidad de un conocimiento previo de la secuencia del DNA. La identificación de los productos de amplificación se realiza en gel de agarosa tratado con brometo de etidio y se los observa bajo luz ultravioleta. Las bases moleculares del polimorfismo de RAPD son mutaciones de punto o deleciones en el sitio de apareamiento del "primer", o inserciones entre los sitios de apareamiento, dejándolos a una distancia tal que imposibilita su amplificación.

EL RAPD es una técnica de fácil ejecución, de bajo costo y puede ser utilizada en cualquier organismo. Sin embargo, tiene problemas inherentes a la reproducibilidad de los patrones de amplificación, además del bajo contenido de información genética por locus, debido a que son marcadores dominantes. Este marcador permite identificar apenas un alelo por locus (una banda en el gel identifica individuos dominantes AA y heterocigotos Aa). No permite distinguir el genotipo AA del Aa. El homocigoto recesivo aa es identificado por la ausencia de banda.

- **Microsatélites o SSR (Simple Sequence Repeats).** Los genomas eucarióticos presentan varias clases de secuencias repetidas y una de ellas consiste en tándem de uno a cuatro nucleótidos, siendo denominadas microsatélites. En plantas, los microsatélites son muy frecuentes y se distribuyen al azar a lo largo del genoma, siendo muy utilizadas en la construcción de mapas genéticos. Los microsatélites son los marcadores más promisorios debido a que son codominantes y multialélicos, suministrando una gran información genética por locus. Las mayores limitaciones del método son la obtención de los "primers" específicos para los microsatélites, la necesidad de construcción de bibliotecas genómicas y el secuenciamiento del DNA en gran escala, requiriendo para ello laboratorios especializados.
- **AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphisms).** Es un marcador molecular recientemente descubierto que combina muy bien la especificidad de los sitios de restricción del RFLP con la facilidad de amplificación del PCR, constituyéndose, por esta razón, en una poderosa herramienta en la caracterización de genomas y en el mapeamiento genético.

La técnica se basa en la digestión simultánea del DNA genómico con dos enzimas de restricción, siendo E co R I y Mse I, las más utilizadas.

Una de las ventajas del AFLP es la gran capacidad para identificar variabilidad genética debido a que esta técnica explora polimorfismos de restricción y de amplificación. Una de las limitaciones del AFLP es el bajo contenido de información genética por locus que, a semejanza de RAPD, también son marcadores esencialmente dominantes. Es una técnica que implica mucho trabajo, necesita DNA genómicos de alta calidad y un mayor número de reactivos, convirtiéndola en una técnica muy costosa. Adicionalmente, en esta técnica la resolución de los polimorfismos se realiza en geles de secuenciamiento que utilizan radioactividad o fluorescencia, lo cual incrementa su complejidad.

19.3.3. Uso de los marcadores moleculares

- **Diversidad genética y selección de progenitores.** Todos los marcadores moleculares disponibles por presentar una gran capacidad de muestreo del genoma, pueden ser utilizados en la evaluación de la diversidad genética, bien sea para aplicaciones filogenéticas y evolutivas, como para fines prácticos en programas de mejoramiento genético y en la conservación de germoplasma.

Los genotipos son evaluados por medio de los marcadores; las bandas comunes a todos los individuos son interpretadas como semejanzas genéticas, y las no

comunes como diferencias genéticas. Los resultados son codificados de tal manera que generan una matriz de similaridad, que puede interpretarse gráficamente por medio del análisis de agrupamiento o multivariado.

La selección de progenitores más divergentes para programas de hibridación también puede ser apoyada por medio de los marcadores moleculares. Esto permite generar híbridos F_1 o líneas más productivas.

En programas de retrocruzamiento, la selección de los progenitores donadores de genes de interés agronómico y que sean genéticamente más similares a los progenitores recurrentes, permite la recuperación más rápida del genoma de estos progenitores. De este modo, el estudio de la diversidad genética, auxiliado por marcadores moleculares, puede direccionar cruzamientos, favoreciendo la obtención de cultivares superiores.

De otro lado, el estudio de la diversidad genética dentro de los bancos de germoplasma genera información que permite optimizar la conservación y el manejo de las colecciones básicas, facilitando el acceso de los fitomejoradores a las colecciones.

- **Fingerprinting y protección de cultivares.** La caracterización de variedades, líneas o híbridos, por medio de marcadores moleculares es muy importante en la protección del derecho intelectual del fitomejorador y puede ser utilizada como una prueba legal en procesos jurídicos en los países que posean leyes de protección de cultivares.

Actualmente, la protección de cultivares se realiza utilizando descriptores morfológicos; sin embargo estos no discriminan bien, sobre todo en especies que poseen una base genética estrecha y en las cuales los cultivares se obtienen utilizando un grupo élite de progenitores genéticamente parecidos. En este caso, las nuevas variedades tienden a ser muy semejantes y muchas veces indistinguibles con base en descriptores morfológicos. Entonces, un sistema con base en marcadores moleculares de DNA y que pueda identificar un patrón único de combinación de estos marcadores, como una "huella dactilar" (fingerprint), para cada variedad, es necesario para proteger las nuevas variedades. La utilización de marcadores multialélicos y altamente conservados como los SSR (Simple Sequence Repeats) permite obtener un patrón único para cada variedad.

Los marcadores moleculares también pueden utilizarse para controlar la pureza genética de las semillas híbridas o líneas, por cuanto los marcadores discriminan la contribución genética de cada progenitor en su descendencia; para determinar la taxa de polinización cruzada en especies autógamias y para evaluar el tipo de fecundación predominante.

- **Análisis de la pureza genética de las semillas.** Los marcadores moleculares son útiles en la identificación de las mezclas varietales, en el proceso de certificación de semillas. Este método se aplica únicamente cuando se presentan dudas en la caracterización morfológica o visual de la semilla.
- **Mejoramiento genético asistido por marcadores**
- ◆ **Construcción de mapas moleculares.** Los mapas moleculares difieren de los mapas genéticos convencionales (donde se usan apenas caracteres cualitativos) en que los primeros usan una gran cantidad de marcadores de ADN y en poco tiempo se puede producir un mapa genético molecular saturado. Esto significa que se pueden colocar marcadores próximos, por ejemplo, distanciados a 10 cM en promedio, en todos los cromosomas de la especie. Esto permite marcar todos los alelos de los genes de interés, incluyendo los responsables de los caracteres cuantitativos.

Para construir un mapa molecular, primeramente se deben cruzar progenitores fenotípicamente contrastantes al máximo. El análisis de los marcadores moleculares se puede realizar en F_2 , retrocruzamientos o en líneas descendientes del cruzamiento. Se puede utilizar RFLP o RAPD o cualquier otro marcador o varios marcadores en forma integrada. El RAPD es menos eficiente que el RFLP en el análisis de la F_2 porque es un marcador dominante en lugar de codominante. Esto ocurre cuando el marcador de RAPD y el alelo de interés se presentan en repulsión. Sin embargo, los marcadores dominantes y codominantes son igualmente eficientes cuando se utiliza retrocruzamiento o líneas descendientes de un cruzamiento.

Una vez se disponga del conjunto de marcadores, se construye el mapa con el auxilio del computador, y uno de los programas más utilizados es el mapmaker. Este programa calcula las distancias (frecuencias de recombinación) entre las centenas de marcadores que se obtienen. Con esos datos, los marcadores son colocados en los cromosomas de la especie, esto es, son mapeados.

El mapeamiento genético molecular se basa en la hipótesis de que la co-transmisión de dos marcadores refleja la proximidad entre ellos, toda vez que la probabilidad para que se presenten permutas genéticas entre dos marcadores es menor entre más cerca estén localizados. No existe una relación general entre distancia genética y distancia física, se presenta una gran variación entre organismos y dentro de un mismo cromosoma. La cantidad de DNA correspondiente a 1cM puede variar entre 140 Kb (1Kb=1.000 pares de bases) en *Arabidopsis* a 2.000 Kb en maíz.

Los primeros trabajos de mapeamiento utilizaron caracteres de herencia simple, debido a que las variaciones fenotípicas resultantes de la segregación de uno o

pocos genes son fáciles de caracterizarse. Actualmente se emplea la técnica de "bulks" segregantes (BSA=Bulked Segregant Analysis) para identificar regiones genómicas asociadas con caracteres de herencia simple. Esta técnica se basa en la construcción de dos "bulks" de DNA contrastantes para una característica fenotípica entre los individuos de una población segregante. Cada "bulks" contiene cantidades iguales de DNA de individuos con fenotipos extremos, que comparten una misma región genómica que contiene el gen de interés. El DNA de los dos "bulks" contrastante es probado con marcadores y los polimorfismos encontrados tienen una gran posibilidad de estar ligados a la característica que contrasta los "bulks", debido a que las demás características segregan independientemente. El ligamiento de los marcadores obtenidos con el fenotipo deseado es probado por el análisis de cosegregación de la población segregante. Una de las ventajas del BSA es que la identificación de marcadores ligados a caracteres de interés no requiere de la construcción de un mapa genético saturado.

Esta técnica es utilizada con éxito en la identificación de marcadores ligados a características de herencia simple como las resistencias a enfermedades.

Debido a que la mayoría de los caracteres de importancia agronómica son cuantitativos, actualmente se está dando mucho énfasis al mapeamiento de los mismos, con el fin de facilitar su selección o manejo en los programas de mejoramiento. A las regiones genómicas que contienen loci génicos asociados a caracteres cuantitativos se las denomina QTL (Quantitative Trait Loci). El mapeamiento de QTL posibilita estimar el número y la localización de genes que controlan el carácter, la magnitud de sus efectos y las interacciones con otros QTL. La habilidad para detectar QTL por medio de marcadores moleculares es función de la magnitud del efecto del QTL, del tamaño de la población en estudio y del nivel de saturación del mapa genético.

El mapeamiento de QTL se basa en pruebas de asociación entre marcadores moleculares y los datos fenotípicos, por medio de varias metodologías estadísticas tales como la regresión lineal y el análisis de varianza, que analizan la distribución de los valores fenotípicos para cada marcador, separadamente. Un limitante de este análisis es no poder identificar la posición del QTL y no estimar la magnitud de su efecto. Existe otro método para estudiar las asociaciones, conocido como mapeamiento por intervalo que permite aumentar el poder de identificación de estas asociaciones y estimar el efecto y la posición de las QTL.

- ◆ **Selección asistida por marcadores (SAM).** La selección de caracteres simples, con la ayuda de marcadores moleculares, tiene gran utilidad cuando la característica de interés es de difícil cuantificación o identificación, o cuando

se desea seleccionar para muchas características simultáneamente, como en el caso de piramidización de genes. Tiene gran aplicación en la selección de caracteres cuantitativos, especialmente en generaciones tempranas de segregación.

La selección asistida por marcadores aumenta significativamente la eficiencia de los programas de mejoramiento. Es más eficiente cuando se la compara con la selección fenotípica o selección recurrente tradicional; sin embargo, las dificultades de evaluación de los caracteres cuantitativos, sumadas a las necesidades de ligamiento de los marcadores con los QTL y las dificultades para obtener los propios marcadores, hacen que esta técnica sea difícil y trabajosa. Hace falta más investigación para incrementar la eficiencia de los marcadores moleculares en el estudio de caracteres cuantitativos.

- ◆ **Retrocruzamientos asistidos por marcadores moleculares.** La utilización de marcadores moleculares en programas de introgresión de genes por medio de retrocruzamientos es el mejor ejemplo de mejoramiento asistido por marcadores. En los programas de retrocruzamientos generalmente se utiliza germoplasma exótico o no adaptado pero que tiene caracteres de herencia simple que pueden ser introducidos a germoplasma adaptado, como la resistencia a enfermedades. En estos casos, el uso de marcadores moleculares ligados a genes de interés es de gran importancia en la selección de genotipos resistentes. Además, permite seleccionar genotipos semejantes al progenitor recurrente, disminuyendo el número de retrocruzamientos necesarios para su recuperación, acelerando la producción de cultivares mejorados.

20. Bibliografía

- AABERLE-BORS, E. 1995. *In vitro* haploid formation from pollen: a critical review. *Theoretical and Applied Genetics*, 71:361-374.
- ABREU LANZA, M. et al. 2000. Aplicação de marcadores moleculares no melhoramento genético. *Informe Agropecuario (Brasil)*, 21(204): 98-108.
- ALLARD, R. 1971. *Principios do melhoramento genético das plantas*. Sao Paulo, Edgar Blucher. 381p.
- ALLARD, R. 1975. *Principios de la mejora genética de las plantas*. Traducido del inglés por José Montoya. 2ed. Barcelona, Omega. 498p.
- ALMEIDA CANÇADO, G.M. 2000. Plantas transgênicas e biossegurança. *Informe Agropecuario (Brasil)*. 21(204): 89-96.
- AMONYMOUS. 1966. New record wheat yields: 216 bushells per acre. *Farm J.*, 90: 42.
- BEAVER, J.S. and J.D. KELLY. 1994. Comparison of selection methods for dry bean population derived from crosses between gen pools. *Crop Science*, 34: 34-37
- BETRAN F.J. and A.R. HALLAUER. 1996. Hybrid improvement after reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 maize populations. *Maydica*, 41: 25-33
- BOREM, A. 1998. *Melhoramento de especies cultivadas*. Vicosa, Editora UFV. 817 p.
- BORÉM, A. 2000. Variedades transgênicas: solução ou ameaça. *Informe Agropecuario (Brasil)*, 21 (204): 14-19.

- BORLAUG, N. E. 1959. The use of multiline or composite varieties to control airborne epidemic diseases of self-pollinated crop plants. Proc. 1st. Inter. Wheat Genet. Symp. Winnipeg. Pp. 12-27.
- BORLAUG, N.E. 1965. Wheat, rust and people. *Phytopathology*, 55(12): 1098.
- BORLAUG, N.E. 1983. Contributions of conventional plant breeding to food production. *Science (Washington)*, 219(4585): 689-693.
- BORLAUG, N.E. 1997. Feeding a world of 10 billion people: the miracle a head. *Plant tissue Culture and Biotechnology*, 3: 119-127.
- BOROJEVIC, S. 1990. Principles and methods of plant breeding. Amsterdam, Elsevier. 368 p.
- BRIM, C.A. 1966. A modified pedigree method of selection in soybeans. *Crop Science*, 6: 220.
- BRIM, C.A. and W. STUBER. 1973. Application of genetic male sterility to recurrent selection schemes in soybeans. *Crop Science*, 13: 528-530.
- BRUCE A.B. 1910. The mendelian theory of heredity and argumentation of vigor. *Science (Washington)*, 32: 627-628.
- BRUCKMER, C.H. et.al. 1995. Self-incompatibility in passion fruit, *Passiflora edulis*. *Acta Hortic.* 370: 45-57.
- CARDONA, C. 1997. Resistencia varietal a insectos. Palmira, Universidad Nacional de Colombia. 86 p.
- CASALI, W.D. and E.C. TIGCHELAAR. 1975. Breeding progress in tomato with pedigree selection and single seed descent. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 100 (4): 326-334.
- CEBALLOS, H. 2000. Genética cuantitativa y fitomejoramiento. Palmira, Universidad Nacional de Colombia. (Impreso Universitario).
- CIMMYT. 1997. Book of Abstracts. The genetics and exploitation of heterosis in crops; An International Symposium. Mexico D.F. 354p.
- CLERGEAU, M. 1980. Creación de variedades resistentes a enfermedades en plantas hortícolas. IDIA (Argentina), Enero-Febrero. 35 -46 p.

- COMSTOCK, R.E.; H.F. ROBINSON and P.H. HARVEY. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Journal of the American Society of Agronomy*, Madison, 41: 360-367.
- COORS, J.G. and S. PANDEY. 1999. Genetics and exploitation of heterosis in crops. *American Society of Agronomy*. Madison, Wisconsin. 524 p.
- CORNEJO, M.J. y E. PRIMO. 1984. Organogénesis en cultivos celulares diploides y haploides de arroz. *Comunicaciones Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, Serie Producción Vegetal (España)*, 58: 1-127.
- COPE, F.W. 1984. Cacao, *Theobroma cacao*. In: *Evolution of Crop Plants*. Londres, Longman. p. 285-289.
- CRUZ, C.D. e A.S. REGAZZI. 1994. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Viçosa, UFV. 390 p.
- CHATEL, M. and E.P. GUIMARAES. 1995. Selección recurrente con androesterilidad en arroz. CIRAD-CIAT, Cali, Colombia. (Publicación CIAT No. 267).
- DAHMS, R.G. 1992. Techniques in the evolution and development of host-plant resistance. *J. Environ.*, 1:254-258.
- DARWIN, CH. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. London, J. Murray.
- DARWIN, CH. 1896. *The variation of animals and plants under domestication*. 2nd ed. New York, D. Appleton & Co. 2 vol.
- DAVENTPORT, C.G. 1908. Degeneration, albinism and inbreeding. *Science* 28: 454 - 455
- DAVIS, R. L. 1927. Report of the plant breeder. *Agriculture Experiment Station*. pp. 14-15.
- DAY, P.R. 1974. *Genetics of host-parasite interaction*. San Francisco, Freeman. 238 p.
- De CANDOLLE, A. 1959. *Origen of cultivated plants*. 2nd ed. New York, Halner (Transl. From the 1886 edition).
- De CANDOLLE, A.. 1967. *Lois de la nomenclature botanique*. Paris, V. Masson + Fils.

- De CANDOLLE, A. 1983. Origine des plantes cultivées. Paris, Librairie Germer Bailliére. 377p.
- De CASTRO, E. M. et al. 1999. Melhoramento do arroz. In: Borém, A. (Ed.). 1999. Melhoramento de especies cultivadas Viçosa, Brasil, UFV. P. 95-130.
- De SOUSA BUENO, L.C. et al. 2001. Melhoramento genético de plantas: principios e procedimentos. Lavras (Brasil), Universidad Federal de Lavras. 282 p.
- De VICENTE, M.C. and S.D. TANKSLEY. 1993. Q.T.L. analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross. *Genetics*, 134: 585-596.
- De WET, J.M. J. and H. P. HUCKABAY. 1967. The origen of *Sorghum bicolor*. II Distribution and domestication. *Evolution*, 21:787-802.
- DUVICK, D. 1966. Plant breeding, an evolutionary concept. *Crop Science*, 36: 539-548.
- EAST, E.M. 1908. Inbreeding in corn. Connecticut Agric. Exp. Stn. Rep. 1907. pp. 419-28.
- EBERHART, S.S. and W.A. RUSSELL. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science*. 6(1): 26-40.
- ESQUINAS-ALCÁZAR, J.T. 1993. La diversidad genética como material básico para el desarrollo agrícola. In: Cubero, J.I. y T. M. Moreno. 1993. Agricultura del siglo XXI. Madrid, Mundi-Prensa. 287p.
- FALCONER, D.S. 1981. Introdução á genética quantitativa. Viçosa, UFV. 279p.
- FAO. 1999. Informe sobre el estado de los recursos fitogenéticos en el mundo, preparado para la Conferencia Técnica Internacional sobre Recursos Fitogenéticos, Leipzig, Alemania, 17-23 de junio, 1996.
- FEHR, W.W. 1987. Principles of cultivar development. Theory and technique. New York, MacMillan. 536p.
- FERREIRA, M.E.; D. GRATTAPAGLIA. 1998. Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética-recursos genéticos y biotecnología. Brasília, EMBRAPA. 220p.
- FINCHAM, J. 1986. Self. Incompatibility in plants. *Nature*, 321(6065): 21.

- FINLAY, K.W. and B.N. WILKINSON. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding program. *Australian Journal of Agricultural Research*. 14:742 - 754.
- FISHER, R.A. e F. YATES, 1943. *Statistical tables*. Edinburgh, Oliver and Boyd. 98p.
- FISHER, R.A; F.R. IMMER and O. TEDIM. 1932. The genetic interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance. *Genetics*. 17: 107-124
- FLOR, H.H. 1955. Host-parasite interaction in flax rust, its genetics and other implications. *Phytopathology*, 45: 680-685
- FLOR, H.H. 1956. The complementary genic systems in flax and flax rust. Ad. in *Genetics*. 8:29-54.
- FLOR, H.H. 1971. Current status of the gene-for-gene concept. *Annual Review of Phytopathology*, 9:275-296.
- FRANKEL, R. and E. GALUM. *Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding*. Berlin, Beringer-Verlag. 251p.
- GALLAIS, A. 1990. Application of the test value and the varietal value to the study of genetic advance in recurrent selection: a synthesis. *Euphytica*, 48: 197-209.
- GARDNER, C.O. and S.A. EBERHART. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 22(3): 439-452.
- GARDNER, C.O. 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Science*. 1: 124-145.
- GARDNER, C.O. 1963. Estimates of genetic parameters in cross-fertilization plants and their implications in plant breeding. *Crop Science*, 1(2): 124-145.
- GERALDI, I.O. 1990. Selección recurrente en el mejoramiento de plantas. In: Guimarães, E.P. (ed.) Selección recurrente en arroz. Cali, Colombia, Centro Internacional de Agricultura Tropical. p. 3-11 (Publicación CIAT No. 267).
- GRIFFING, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel- crossing system. *Aust. J. Biol. Sci.* 9(4): 463-493.
- GUIMARAES E,P. 1997. Selección recurrente en arroz. Cali, Colombia, Centro Internacional de Agricultura Tropical. 240p (Publicación CIAT No. 267).

- HALLAUER, A.R. and J.B. MIRANDA FILHO. 1981. Quantitative genetics in Maize Breeding. Ames, Iowa. University Press.
- HARLAN, J.B. and M.N. POPE. 1922. The use and value of backcross in small grain breeding. *J. Hered.* 13: 319-322.
- HARLAN, J.R. 1971. Agricultural origins: Centers and non centers. *Science* (Washington) 174: 468-474.
- HARLAN, J.R. and J.M. J. de WET. 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon* 20: 509-517.
- HARLAN, J.R. 1992. *Crops and Man*. (2 nd . Ed.). Madison, American Society of Agronomy. 284 p.
- HARLAND, S.C. 1946. A new method of maize improvent. *Trop. Agric.* 23:114.
- HAYES, H.K. and I.J. JOHNSON 1939. The Breeding of improved selfed lines of corn. *Agron. J.* 31: 710-724.
- HAYMAN, B.I. 1954 a. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*, 10(8):235-244.
- HAYMAN, B.I. 1954 b. The theory and analysis of diallel cross. II *Genetics*, 39(1):809.
- HAYMAN, B.I. 1958 a. The theory and analysis of diallel cross. III. *Genetics*, 43(1): 63-85.
- HERRERA-ESTRELA, L. 1999. Transgenic plants for tropical regiones: some considerations about development and their transfer to the small farmer. *Proceeding of the National of Academy of Sciences*. Washington, 96: 5978-5981.
- HERSHEY, C. H. 1991. Mejoramiento genético de la yuca en América Latina. Cali Colombia, CIAT.
- HILDER, V.A. and D. DOULTER. 1999. Genetic engineering of crop plants for insect resistance: a critical review. *Crop Protection*, 18: 177-191.
- HUEHN, 1966. Optimun number of crosses and progeny per cross in breeding self-fertilizing crops. I. General approach and first numerical results. *Euphytica*, 91:365-374.
- HULL, F.H. 1945. Recurrent selection for specific combinig ability in corn. *J. Am. Soc. Agron.* 37:134-145.

- HUNTER, F. 1990. The status of cacao, *Theobroma cacao*, in the western hemisphere. *Econ. Bot.*, 44:425-439.
- JAKUSHEVSKY, E.S. 1969. Varietal composition of sorghum and its use for breeding. *Bot. Genet. Sel.* 41:148-178.
- JANSEN, R.C. 1993. Interval mapping of multiple quantitative trait loci. *Theor. Appl. Genet.*, 79:583-592.
- JENKINS, J.B. 1982. *Genética*. Barcelona, Reverté. 784 p.
- JENKINS, M.T. 1934. Methods of estimating the performance of double crosses in corn. *Journal American Society Agronomy*, 26:199-204.
- JENKINS, M.T. 1940. The segregation of genes affecting yield of grain in maize. *Journal of Agronomy*, 32: 55-63.
- JOHANNSEN, W. 1903. Heredity in populations and pure lines. In: Peters, J.A. (ed). *Classic papers in genetics*. New Jersey, Prentice Hall. pp. 20-26.
- JONES, D.F. and W.R. SINGLETON. 1934. Crossed sweet corn. *Corn. Agric. Exp. Stn. Bul.*, 361: 489-536.
- KAPLAN, L.; T.F. LYNCH and C.E. SMITH, Jr. 1973. Early cultivated beans (*Phaseolus vulgaris*) from an intermontane Peruvian valley. *Science (Washington)* 179: 76-77.
- KEEBLE, F. and C. PELLEW. 1910. The mode of inheritance of stature and of time flowering in peas (*Pisum sativum*). *Journal of Genetics (Cambridge)*, 1: 47-56.
- KELLY, J.D. and M.W. ADAMS. 1987. Phenotypic recurrent selection in ideotype breeding of pinto beans. *Euphytica*, 36: 39-80.
- KEMPTHORNE, O. 1973. *An introduction to genetic statistics*. Ames, Iowa State University Press. 545 p.
- KNIGHT, R. and H.H. ROGERS. 1955. Incompatibility in *Theobroma cacao*. *Heredity*, 9: 69-77.
- LANDE, R. and R. THOMPSON. 1990. Efficiency of marker-assisted selection in the improvements of quantitative traits. *Genetics*, 124: 743: 756.
- LARA, F. M. 1979. *Principios de resistencia de plantas a insectos*. Piracicaba, Livrocercos. 207p.

- LEWIN, B. 2000. Genes VII. New York, Oxford University press. 990p.
- LENTINI, Z. et al. 1994. Mejoramiento de arroz con cultivo de anteras: aplicaciones en el desarrollo de germoplasma adaptado a ecosistemas latinoamericanos y del Caribe. Cali, CIAT. 79p.
- LINDSTROM, E.W. 1939. Analysis of modern maize breeding principles and methods. Proc. 7 th . Edimburgh, Scotland: Int. Genet. Congr. pp. 191-196.
- LISEI de Sá, M.E. et al. 2000. Cultivo de plantas in vitro e suas aplicações. Informe Agropecuario (Brasil), 21 (204): 116-123.
- LONNQUIST, J.H. 1964. A modification of the ear-to row procedure for the improvement of maize population. Crop Science, 4: 227.
- LYNCH, M. and B. WALSH. 1997. Genetics and analysis of quatitative genetics. Sinauer Associates. 990 p.
- MATHER, K. e J.L.JINKS. 1984. Introducao á genética biométrica. Riberao Preto (Brasil), Sociedade Brasileira de Genética. 242p.
- MATHER, K. 1949. Biometrical genetics. London, Methuen. 162 p.
- MATHER, K. and J.L. JINKS. 1982. Biometrical genetics. 3th ed. London: Chapman and Hall. 382 p.
- MAYO, O. 1980. The theory of plant breeding. New York, Oxford University Press. 293p.
- MINISTERIO DEL MEDIO AMBIENTE. 1988. Política Nacional de Biodiversidad. Bogotá. 41 p.
- MIRANDA BRASILEIRO, A.C. e G.M. ALMEIDA CANÇADO. 2000. Plantas transgênicas. Informe Agropecuario (Brasil), 21 (204): 28-35.
- NELSON, R.R. 1978. Genetics of horizontal resistance to plant disease. Annual Review of Phytopathology, 16: 359-378.
- NELSON, R.R. 1978. Breeding plants for disease resistance. Concepts and applications. London, the Pennsylvania State University. 401p.
- ODLAND, M.L. and C.J. NOLL. 1950. The utilization of cross- compatibility and self-incompatibility in the production of F 1 hybrid cabbage. Proceeding of the America Society of Horticultural Science, 55: 391-402.

- PAINTER, R.H. 1951. Insect resistance in crop plants. New York, MacMillan. 520p.
- PANDA, N. and G.S. KHUS. 1995. Host plant resistance to insect. IRRI. CAB International. Wallingford, U.K. 431 p.
- PANDEY, S. and C.O. GARDNER. 1992. Recurrent selection for population, variety and hybrid improvement in tropical maize. *Adv. Agronomy*, 48: 1-87.
- PATERNIANI, E. e G.P. VIEGAS (ed). 1987. Melhoramento e produção do Milho no Brasil. 2 ed. Campinas, Fundação de Apoio. 409p.
- PATERNIANI, E. 1967. Selection among and within half-sib families in a Brazilian population of maize (*Zea mays* L.). *Crop Science*, 7: 212.
- PATERNIANI, E. 1978. Phenotypic recurrent selection in maize (*Zea mays* L.). *Maydica*, 23: 29-34
- PATERNIANI, E. e M. SILVA CAMPOS. 1999. Melhoramento do Milho. In: Borém, A. (Ed.), 1999. Melhoramento de espécies cultivadas. Viçosa, Brasil, UFV. P. 429-485.
- PENG, S.; G.S. KHUSH and K.G. CASSMAN, 1994. Evolution of the new plant ideotype for increased yield potential. In: Cassman, K.G. (Ed.) *Breaking the yield barrier*, Manila, IRRI. P. 5-20.
- PEREIRA ALVES, A. 1985. Melhoramento visando á resistencia a doenças. *Informe Agropecuario*, Belo Horizonte, 11(112): 82-91.
- PEREIRA, M.B. e R.VENCOVSKY. 1988. Limites da seleção recorrente. I. Factores que afetam o acrésimo das frequências alélicas. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 23:769-780.
- PERCIVAL, J. 1921. *The wheat plant*, a monograph. London, Duckworth and Co.
- PLAISTED, R.L. and L.C. PETERSON. 1959. A technique for evaluating the ability of selections to yield consistently in different locations and seasons. *Amer. Potato Journal*. 36:381-385.
- PORCEDDU, E. y O. TANZARELLA. 1993. Perspectivas y papel de la mejora genética en la agricultura del siglo XXI. In: Cubero, J.I. y T. M. Moreno. 1993. *Agricultura del siglo XXI*. Madrid, Mundi-prensa. 287p.
- POEHLMAN, J.M. and D.A. SLEPER. 1995. *Breeding field crops*. 4th. Ed. Ames, Iowa. State University Press.

- RAMALHO, M.A.P.; J.B. SANTOS e M.J. ZIMMERMAN, 1997. Genética quantitativa em plantas autógamias. Goiania (Brasil), UFG. 271P.
- RAMALHO, M.A.P.; J.B. SANTOS e C.A.B.P. PINTO. 2000. Genética na Agropecuária. 2 Ed. Lavras, Universidad Federal de Lavras. 472 p.
- RAMÍREZ, H. 2001. Incorporación de resistencia al cogollero, tuta absoluta, del tomate, por transformación genética. Tesis de Doctorado. Palmira, Universidad Nacional de Colombia.
- RANALLI, P. 1966. Phenotypic recurrent selection in common bean, *Phaseolus vulgaris*, based on performance of S2 progenies. *Euphytica*, 87: 127-132.
- RASMUSSEN, D.C. and R.L. PHILLIPS. 1997. Plant breeding progress and genetic diversity from de novo variation and elevated epistasis. *Crop. Science*, 37:303-310.
- RIVERA, R.; I. TORRES; J.A. GARZÓN y L. HERRERA. 1995. Introducción a la Biología Molecular e Ingeniería Genética de plantas. Irapuato, México. Sarh-Inifap. 221p.
- ROBINSON, R.A. 1971. Vertical resistance. *Review of plant pathology*, Oxford, 50:233-239.
- ROBINSON, R.A. 1976. *Plant pathosystems*. Berlin, Springer Verlag. 184p.
- RUSSELL, G.E. 1981. *Plant breeding for pest and disease resistance*. London, Butterworths, 485 p.
- SAKIYAMA, N.S. 1993. Marcadores moleculares e as hortaliças. *Hort. Bras.* 11:204-206.
- SALAZAR, F. 1996. Análisis dialélico para la tolerancia o intolerancia a suelos ácidos en poblaciones de maíces tropicales. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Palmira.
- SCHULER, T.H. et al. 1998. Insect-resistant transgenic plants TIBTECH, 16: 168-175.
- SCOWCROFT, W.R. and P.J. LARKIN. 1982. Somaclonal-variation: A new option for plant improvement. In: Vasil, I.K. (Ed.). *Plant Improvement and somatic cell genetics*. New York, Academic Press. p. 159-178.
- SCOWCROFT, W.R. 1984. Genetic variability in tissue culture: impact on germoplasm conservation and utilization. IBPGR. Report. 41p.

- SEVILLA, R. y M.HOLLE. 1995. Recursos genéticos vegetales. Lima, Universidad Nacional Agraria. 20-10p.
- SHARMA, H.C. et al. 2000. Prospects for using transgenic resistance to insect in crop improvement. *Electronic Journal of Biotechnology*, 3(2): 1-47.
- SHULL, G.H. 1908. The composition of a field of maize. *Am. Breeders Assoc. Rep.* 4:296-301.
- SHULL, G. H. 1909. A pure line method of corn breeding *Amer. Breed. Assoc. Rep.* 5:51-59.
- SIMMONDS, N.W. 1984. Principles of crop improvement. London, Logman. 407p.
- SINK, K.C. 1984. Protoplast fusion for plant improvement. *Hort Science*, 19(1): 33-37.
- SNEEP, J. 1997. Selection for yield in early generation of self- fertilizing crops. *Euphytica*, 26:27-30.
- SNEEP, J. and A.J.T. HENDRIKSEN. 1979. Plant breeding perspectives. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation. 435 p.
- SNOWDEN, J.D. 1935. A classification of the cultivated sorghums. *Kew, Roy. Bot. Garden*, No. 5.
- SORIA, J.V. 1977. The genetics and breeding of cacao, *Theobroma cacao*. In: Proceeding of the 5 th . International Cocoa Res. Conference. Ibadan, Nige-ria. 1975. p. 18-24.
- SPRAGUE, G.F. and W.T. FEDERER. 1951. A comparison of variance components in corn yield trials. *Agron. J.* 43:535-541.
- SPRAGUE, G.F. and L.A. TATUM. 1942. General vs. Specific combining ability in single cross of corn. *J.Am. Soc. Agron.*, 34:923-932.
- SUSSUMU SAKIYAMA, N. et al. 1999. Melhoramento do café arábica. In: Borém, A. 1999. Melhoramento de especies cultivadas. Viçosa, UFV. P. 189-204.
- TIXEIRA GUIMARAES, C. e M. ALVES MOREIRA. 1999. Genética molecular aplicada ao melhoramento de plantas. In: Borém, A. (Ed.). 1999. Melhora-mento de especies cultivadas. Viçosa, Brasil, Editora UFV. P. 715-740.
- TORRES, A.C.; L.S. CALDAS e J.A. BUSO. 1998. Cultura de tecidos e transformação genética de plantas. Vol. I. Brasília, Embrapa. 509p.

- TORRES, A.C.; L.S. CALDAS e J.A. BUSO. 1998. Cultura de tecidos e transformação genética de plantas. Vol. II. Brasília, Embrapa. 864p.
- TORRES, R. y L.M. REYES, 1997. Informe nacional sobre recursos genéticos agropecuarios. Bogotá, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria-Universidad Nacional de Colombia. 36p.
- VALLEJO, F.A. 1994. Biotecnología: Mito o realidad. 35 Congreso Brasileiro de Olericultura. Aguas de Sao Pedro (Brasil), Julio de 1994.
- VALLEJO, F.A. e P.C.T. de MELO. 1985. Métodos de Melhoramento não convencionais. Piracicaba (Brasil), Universidad de São Paulo. 54p.
- VALLEJO, F.A. y E.I. ESTRADA. 1992. Fundamentos genéticos del mejoramiento vegetal. Palmira. Universidad Nacional de Colombia. 169p.
- VALLEJO, F.A. y E.I. ESTRADA. 1992. Métodos de mejoramiento vegetal. Palmira. Universidad Nacional de Colombia. 162p.
- VALLEJO, F.A. y URREGO, J. 1994. Análisis genético del carácter número de frutos y sus componentes, en un cruzamiento dialélico entre cultivares de tomate chonto, *Lycopersicon esculentum*. Acta Agronómica, 44(1/4): 134-149.
- VALLEJO, F.A. 1994. Estudios genéticos básicos para la creación de nuevos cultivares de tomate, *Lycopersicon esculentum* Mill, adaptadas a las condiciones de Colombia. Acta Agronómica 44(1/4): 9-168.
- VALLEJO, F.A. 1999. Mejoramiento genético y producción de tomate en Colombia. Palmira, Universidad Nacional de Colombia. 216p.
- VALLEJO, F.A.; R. SANINT y B.A. MARTÍNEZ. 1994. Análisis de la heterosis y de la habilidad combinatoria entre diferentes cultivares de tomate, a partir de un cruzamiento dialélico. Acta Agronómica 44 (1/4): 121-131.
- VAN der PLANK, J.E. 1975. Principles of plant infection. New York, Academic Press. 216p.
- VAN der PLANK, J.E. 1984. Disease resistance in plants. New York, Academic Press. 194p.
- VAN SCHOONHOVEN, A. and O. VOYSEST. (Eds.) 1991. Common beans: research for crop improvement. Wallingford, CAB International.
- VAVILOV, N.I. 1926. Studies on the origin of cultivated plants. Leningrado, Inst. Appl. Bot. Plant Breed.

- VELLO, N.A. e R. VENCOVSKY. 1978 Erros associados as estimativas de parâmetros genéticos. Região Brasileira da Sociedade Internacional de Biometria. Reuniao comemorativa dos 90 anos do Instituto Agronômico de Campinas. 7p.
- VENCOVSKY, R. e P. BARRIGA. 1992. Genética biométrica no fitomelhoramento. Ribeirão Preto, Brasil, Sociedade Brasileira de Genética. 496p.
- VIEIRA, C. et al. 1999. Melhoramento do feijão. In: Borém, A. (Ed.) 1999. Melhoramento de espécies cultivadas Viçosa, Brasil, UFV. p.273-349.
- VIGLION, PENNA, J.C. 1999. Melhoramento do algodão. In: Borém, A. (Ed.). 1999. Melhoramento de espécies cultivadas. Viçosa, Brasil, UFV. p. 15-50.
- VIRMANI, S.S. (Ed.) 1994. Hybrid rice technology: New development and future prospects. Manila, IRRI. 296 p.
- WARNER, J.N. 1952. A method for estimating heritability. *Agronomy Journal*, 44:427-430
- WINKELMANN, D.L. 1993. La revolución verde: sus orígenes, repercusiones, críticas y evolución. In: Cubero, J.I. y T.M. Moreno. 1993. Agricultura del siglo XXI. Madrid, Mundi- Prensa. 287p.
- WRIKE, G. 1962. Zur berechnung der okovalenz bei sommer weisen and hafer *Z.pfzucht*. 52: 127-138.
- YOUNG, N.D. and S. D. TANSLEY. 1988. Restriction fragment length polymorphism maps and concept of graphical genotypes. *Theor. Appl. Genet.*, 77: 95-101.
- ZHUKOVSKY, P.M. 1968. New Centres of the origin and new gene centres of cultivated plants including specifically endemic micro-centres of species closely allied to cultivated species. *Bot. Zhurnal* 53:430-460.

Algunas revistas relacionadas con el mejoramiento genético vegetal

Acta Agronómica (Colombia)	Horticultura Brasileira
Advances in Agronomy	Journal of Genetics and Breeding
Annual Review of Genetic	Journal of Heredity
Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology	Journal of the American Society of Horticultural Science
Biotechnology and Bioengineering	Maydica
Cenicafé (Colombia)	Nature
Ciencia e Agrotecnología (Brasil)	Pesquisa Agropecuaria Brasileira
Crop Science	Plant Cell Report
Economic Botany	Plant Breeding
Euphytica	Plant Breeding Abstracts
Genetics	Plant Breeding Review
Genetics and Molecular Biology	Science
Genome	Scientific American
Heredity	Theoretical and Applied Genetics
Hortscience	

Franco Alirio Vallejo Cabrera

Ingeniero Agrónomo

Magíster Scientiae en Genética
y Mejoramiento Vegetal

Doctor en Genética y Mejoramiento Vegetal
Profesor Titular, Profesor Emérito y Maestro
Universitario de la Universidad Nacional de
Colombia.

Profesor Investigador en las áreas de Genética,
Fitomejoramiento, Recursos Fitogenéticos
Neotropicales y Producción de Hortalizas.

Edgar Iván Estrada Salazar

Ingeniero Agrónomo

Magíster en Genética y Mejoramiento Vegetal.
Profesor Asociado, Universidad Nacional de
Colombia.

Profesor Emérito, Universidad Nacional de
Colombia.

Profesor Investigador en las áreas de Genética,
Fitomejoramiento, Semillas y Producción de
Hortalizas.

ISBN 958-8095-11-5



9 789588 095110