



PRINCIPIOS Y PRACTICAS DE MEJORAMIENTO DE PLANTAS

Juan Carlos Rosas, Ph. D.

Roberto Young, M. Sc.

ESCUELA AGRICOLA PANAMERICANA
Departamento de Agronomía
El Zamorano, Honduras, 1992

204734

PRINCIPIOS Y PRACTICAS DE MEJORAMIENTO
DE PLANTAS

Juan Carlos Rosas, Ph.D.
Roberto A. Young, M.Sc.

Escuela Agrícola Panamericana
Departamento de Agronomía
El Zamorano - Honduras
1992

El presente documento es recomendado para ser usado como guía-texto en cursos sobre Mejoramiento de Plantas a nivel universitario. Ha sido producido para familiarizarse con los temas a tratarse en clases, facilitar el dictado de las mismas y promover la participación de los estudiantes; también es una excelente guía para estudiar. De ninguna manera pretende ser la única fuente de información disponible para los estudiantes y profesores; por lo tanto, deberá ser complementada con las lecturas adicionales de artículos y libros que han sido seleccionados cuidadosamente y que se indican al final de cada capítulo.

Espero que Uds. pongan especial interés en esta ciencia que tantos frutos ha producido, y de la que se esperan grandes soluciones a los problemas alimenticios que aquejan a la humanidad.

Juan Carlos Rosas, Ph.D.
Jefe Departamento de Agronomía
Escuela Agrícola Panamericana
P.O. Box 93
Tegucigalpa, Honduras

I. ORGANIZACION Y OBJETIVOS DE LOS PROGRAMAS DE MEJORAMIENTO

A. Basados en:

1. Variación genética - Comercial, silvestre, interespecífica.
2. Cruzamientos controlados o comportamiento de cruce conocido - recombinación de genes favorables.
3. Presión de selección - discriminar contribución de genes.
4. Sistemas para reagrupar genes favorables - desarrollo de germoplasma.
5. Estabilización fenotípica en una forma útil para el hombre - autofecundación, propagación clonal, híbridos F1, sintéticos.

B. Elemento humano - fitomejorador

1. Actividades primarias

- a. Desarrollo de cultivares.
- b. Germoplasma y métodos de mejoramiento que contribuye al desarrollo efectivo de cultivares.
- c. Educación de futuros fitomejoradores.

2. Habilidades requeridas

- a. Planear y conducir un programa efectivo de mejoramiento - educación apropiada.
- b. Manejo de tiempo, personal y fondos.
- c. Establecer prioridades de investigación.
- d. Comunicación efectiva.
- e. Generar apoyo financiero.

3. Ingenio, paciencia y persistencia

Ingenio - aplicación de principios científicos de genética, agronomía, horticultura, estadística, fisiología, fitopatología, entomología y otras disciplinas esenciales en la mejora de plantas.

Paciencia - desarrollo de una variedad \geq 10 años.

Persistencia - liderar con obstáculos como fluctuaciones de clima.

* No existe programas de mejoramiento que sean idénticos. Cada fitomejorador enfrenta circunstancias únicas y debe desarrollar estrategias apropiadas para desarrollo de cultivares.

II. FUENTES DE VARIACION NATURAL

A. Clasificación de las plantas

1. Especie - Es una unidad de clasificación taxonómica la cual incluye un grupo de individuos similares que difieren de otros arreglos de individuos similares.
2. Cómo difieren las plantas cultivadas de las especies silvestres?
3. Reservorio (o acervo) de genes (Harlan y De Wet, 1971)
 - a. Reservorio primario (GP-1) - corresponde al concepto tradicional de las especies biológicas.
 1. Subespecie A- incluye las razas cultivadas
 2. Subespecie B- incluye las razas espontáneas

Raza
 Subraza
 Cultivar
 Líneas, clon, genotipo, etc.
 - b. Reservorio secundario (GP-2)- incluye todas las especies biológicas que se cruzan con el cultivo. La transferencia de genes es posible pero con dificultades.
 - c. Reservorio terciario (GP-3)- incluye materiales que pueden cruzarse con el cultivo con gran dificultad, pero los híbridos pueden ser letales, estériles.
4. Características de especiación
 - a. Dinámica- bajo cambio constante, reversible.
 - b. Variación continua aparece y llega a fijarse o eliminarse de la población.
 - c. Barrera sexual u otra barrera fisiológica debe aparecer
 - d. Presión de selección es importante.
 - e. Deben existir mecanismos de aislamiento
 1. Aislamiento espacial (p.e. montañas).
 2. Aislamiento fisiológico entre especies parentales (p.e. respuesta al fotoperíodo).
 3. Barreras fisiológicas internas en los híbridos.
5. Distribución de las especies
 - a. Darwin- demostró relaciones entre tipos silvestres y domesticados.

b. Vavilov- distribución de especies en la tierra no es uniforme. Ciertas regiones poseen grandes recursos de germoplasma. Reconoció ocho centros de origen primarios.

c. Características de los Centros de Diversidad Genética

- 1) Regiones montañosas.
- 2) Cerca del Ecuador $\pm 22^\circ$ (latitud).
- 3) Gran variación climática: lluvia
temperatura
suelo
- 4) Gran variación biológica: enfermedades e insectos.

B. Distribución geográfica de las plantas

1. Trabajo inicial de Vavilov

- a. Centros de máxima diversidad no son necesariamente centros de origen.
- b. Algunos no tienen centros de diversidad - Coffea arabica

2. Factores que contribuyen a la diversidad en centros secundarios

- a. Larga historia de cultivo.
- b. Diversidad ecológica.
- c. Diversidad humana.
- d. Introgresión con parientes silvestres o malezas o entre diferentes razas.

3. Patrones de distribución

- a. Endémico- cultivos originados en un área limitada y que no se dispersaron ampliamente.

Ej: Ensete ventricosa (Etiopía)
Digitaria iburua (Africa Occidental)
Panicum sonorum (México)

- b. Semiendémico - cultivos originados en un centro definido y con mínima dispersión.

Ej: Eragrostis tef domesticado en Etiopía
Oriza glaberrima (arroz africano)
Algunos tubérculos menores de la zona andina como
Ullucus tuberosus (olluco)

- c. Monocéntrico- cultivos con un centro de origen definido, amplia dispersión, sin centros secundarios de diversidad.

Ej: Arabica - café (Etiopía)
Hevea - caucho (Brasil)

- d. Oligocéntrico - cultivos con un centro de origen definido, amplia dispersión, uno o más centros secundarios de diversidad.

Ej: El complejo del Cercano Oriente de cebada, emmer, arveja, lenteja, avena, garbanzo, etc.; todos tienen centros secundarios en Etiopía y algunos en India y/o China.

- e. No céntrico - cultivos cuyos patrones de variación sugieren su domesticación en un área muy amplia.

Ej: sorgo
frijol
banana

Brassica campestris

Sorgo - no posee un centro de diversidad ni centro de origen que sirva de evidencia de la distribución de su variación. Así se tiene: Etiopía - centro de diversidad de la raza durra.

Este Nigeria hasta el Chad y Oeste de Sudán - centro de diversidad de las razas caudatum, guinea - caudatum y durra - caudatum.

Tanzania hacia Sur de Africa - centro de la raza kafir.

4. Patrones de variación

- a. Poblaciones silvestres - altamente variables y cubriendo un amplio rango geográfico.
- b. Poblaciones criollas - mezclas balanceadas de genotipos adaptados a una región y ciertas prácticas culturales.
- c. Poblaciones de malezas - frecuentemente derivadas de interacciones de razas cultivadas y silvestres.
- d. Microcentros - gran diversidad en áreas pequeñas debido a interacciones de razas cultivadas y/o razas espontáneas.
- e. Centro secundarios - gran variación acumulada en ciertas regiones geográficas específicas, usualmente con aislamiento considerables de otras regiones por largos períodos.

C. Centros de origen (Vavilov)

A1 - Centro de China Norte	(Harlan)
A2 - No-centro del Sur-este asiático y Sur Pacífico	

1. Centro Chino - regiones montañosas del centro y oeste de China.

soya	caña de azúcar	durazno
pera	cebolla	cereza
manzana	rábano	

2. Centro Indio - incluyendo Asam y Burma, pero no el Noroeste de la India-Punjab- o provincias fronterizas del Noroeste.

arroz	caña de azúcar	yute
mango	palma cocotera	pimienta negra
naranja	asamo	bambú

- 2a. Subcentro Indo-Malayo - incluye Indochina y el Archipiélago Malayo.

banano	clavo de olor
palma cocotera	nuez moscada
caña de azúcar	pimienta negra

B1 - Centro del Cercano Oriente	(Harlan)
B2 - No - Centro Africano	

3. Centro de Asia Central - incluye el Noroeste de la India, Afganistán, Tadjikistán, Uzbekistán y el oeste de Tian-sam

trigo común	algodón	espinaca	manzana
arveja	cebolla	zanahoria	almendra
lentejas	ajo	pera	

4. Centro de Cercano Oriente - Interior de Asia Menor, todo Transcaucasia, Irán y las alturas de Turkmenistán.

Nueve diferentes especies de Triticum incluyendo trigo común, eikorn y duro, cebada de 2 hileras, centeno, avena

alfalfa	higo	cereza
lupinos	manzana	
lenteja	pera	

5. Centro del Mediterráneo

trigo duro	remolacha
trigo rojo duro	cal
arveja (variedades de semilla grande)	lechuga
tréboles	espárrago
apio	menta
anís	

6. Centro Abisínico - Etiopía, Eritrea y parte de Somalia.

varios trigos duros	sésamo
cebada	ricino
sorgo de grano	café

C1 - Centro de Mesoamérica	(Harlan)
C2 - No Centro Suramericano	

7. Centro del Sur de México y Centro América

maíz	camote
frijol común	ají
frijol lima (pallar)	papaya
zapallo	guava
algodón (<i>G. hirsutum</i>)	marañón

8. Centro Sudamericano (Perú - Ecuador - Bolivia)

<u>Solanum andigena</u> , <u>S. phureja</u> y muchos otros <u>Solanum</u>	
maíz	zapallo
frijol lima (pallar)	ají
frijol común	algodón (<i>G. barbadense</i>)
tomate	quinina
tabaco	

8a. Subcentro de Chiloé - Isla cercana a la costa del Sur de Chile.

S. tuberosum (papa cultivada)
Fragaria chiloensis (fresa)

8b. Subcentro Brasilero - Paraguay

yuca	piña	marañón
maní	castaña	

Aunque varios autores indican que un centro de diversidad no es lo mismo que un centro de origen, los centros de diversidad realmente existen y este concepto ha sido muy valioso en exploraciones para recolectar la diversidad genética de muchas plantas.

El concepto de centro de origen ha evolucionado desde la época de Vavilov. Lo que Vavilov hizo, básicamente, fue trazar líneas alrededor de las áreas en las cuales la agricultura ha sido practicada por períodos muy largos de tiempo y en los que las civilizaciones indígenas florecieron. La geografía de la variabilidad de los cultivos depende de la geografía de la historia de la humanidad.

Cuando uno analiza cultivo por cultivo, pronto se hace aparente que muchos de ellos no se originaron en los centros descritos por Vavilov. Aún más, algunos cultivos no poseen centros de diversidad. Harlan llama a estas regiones no-centro (sin centro) y él propuso tres sistemas independientes, cada uno con un centro y un no - centro de origen (pp 5-6).

Por otro lado, Hawkes (1983) considera los siguientes centros nucleares y regiones de diversidad de las plantas domesticadas:

Centros Nucleares	Regiones de Diversidad	Centros Menores
A. Norte de China	I. China II. India III. Sur-este Asiático	1. Japón 2. Nueva Guinea 3. Islas Salomón, Fiji y Pacífico Sur 4. Nor-este Europeo
B. Cercano Oriente	IV. Asia Central V. Cercano Oriente VI. Mediterráneo VII. Etiopía VIII. Oeste de Africa	
C. Sur de México	IX. Meso América	5. Estados Unidos, Canadá 6. El Caribe
D. Centro-Sur Perú	X. Norte Andino (Venezuela a Bolivia)	7. Sur de Chile 8. Brasil

Referencias

- *Harlan, J.R. and J.N.J. De Wet. 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon* 20:509-517.
- Harlan, J.R. 1975. *Crops and Man*. Amer. Soc. Agron. Madison, WI 295p.
- Vavilov, N.I. 1951. *The Origin, Variation, Immunity and Breeding of Cultivated Plants*. Ronald Press.
- Hawkes, J.G. 1983. *The diversity of crop plants*. Harvard Univ. Press, Massachusetts.

D. Introducción y Colección de Plantas

1. La importancia de la introducción de plantas

- a. Especies introducidas frecuentemente son más importantes que las indígenas.
 1. Introducidas en América - soya, trigo, café.
 2. Introducidas de América - maíz, yuca, papa, caucho.
- b. Germoplasma para mejoramiento específico de cultivos

Ejemplos:

1. Estatura de planta - trigo Norin
2. Modo de reproducción - pepino Shogoin
3. Adaptabilidad - trigo rojo turco
4. Resistencia a enfermedades - muchas especies cultivadas
5. Calidad de proteínas - sorgo opaco de Etiopía

- c. Introducción de plantas - medio más común para obtener variedades mejoradas (rendimiento/caracteres de calidad) en América Latina, p.e. soya, hortalizas.

2. Sistemas de introducción de plantas

- a. Estaciones de cuarentena
- b. Estaciones regionales
- c. Facilidades especializadas

3. Colecciones

- a. Introducción, mantenimiento, evaluación y utilización.
- b. Nacionales, regionales y mundiales (IBPGR/FAO).

4. Objetivos del CIRF (IBPGR) para Colecciones de Campo

- a. Continuación de colecciones de cultivos de prioridad mundial iniciados en la década pasada.

La mayor parte del trabajo se completará a mediados de la década del 80

Trabajos que deberán ser completados para 1990

papa
maíz
caupí
frijol alado
capsicum
tomates
amaranthus
banana
algodón
coco
remolacha

arroz
sorgo
mijo
solanáceas (berenjena y otras)
cebada
maní

- b. Continuación en la década del 90 de programas iniciados recientemente.

Vegetales (brassicas, cebolla, cucurbitáceas y okra)
Phaseolus
café
cacao
camote
yuca
caña de azúcar
cítricos
especies asiáticas de Vigna
soya
garbanzo
millo (varias especies)

Referencias

- Peterson, C.E. 1975. Plant Introduction in the improvement of vegetable cultivars. HortScience 10:575-579.
- Skrdla, W.H. 1975. The U.S. Plant Introduction System. HortScience 10:570-574.
- *Plucknett, D.L., N.J.H. Smith, J.T. Williams, and N. Murthi Anishetty. 1983. Crop germplasm conservation and developing countries. Science 220:163-169.

III. VULNERABILIDAD GENETICA DE LAS PLANTAS CULTIVADAS

A. Historia

1. La epidemia del tizón sureño del maíz en los Estados Unidos (1970), aunque no fue de consecuencias severas, trajo a consideración cuan vulnerable están sujetos los cultivos a posibles epidemias.
Las consecuencias de epidemias en el pasado fueron en algunos casos muy trágicas, y nos hace ponernos en alerta de su posible ocurrencia si no se toman las precauciones necesarias.
2. Los daños causados por tres epidemias se ve reflejado en el nombre en latín de los organismos causales.
 - a. Hongo causante de la hambruna en Irlanda (1840's) fue nombrado Phytophthora (en griego phyton, planta, phthora, destrucción) - papa
 - b. Roya del cafeto en Ceylan (Sri Lanka) en 1870's fue tan devastadora que el hongo causante se le nombró Hemileia vastatrix.
 - c. La Phylloxera en los viñedos de Francia fue denominada también vastatrix por el entomólogo que identificó el agente (áfido) causal.
3. La historia del hombre, de alguna manera, refleja la historia de las epidemias de las royas del trigo.
 - a. La Biblia las menciona.
 - b. Los romanos en los años 700 A.C. crearon el dios Robigus por la roya roja.
 - c. Los franceses crearon leyes en 1660 contra el barberis (género Barberis), hospedante alternativo de la roya.
 - d. En 1916 la roya roja del trigo destruyó gran parte de la cosecha en Estados Unidos y Canadá causando su racionamiento en 1917. Epidemias de la roya del trigo se dispersaron a través del cinturón del trigo en 1935 y 1953.
4. Las consecuencias económicas y culturales de la roya está bien ilustrada por la roya del cafeto. En 1870 Ceylan era la nación líder en producción de café; pero en 1885 fue incapaz de exportar, ocasionando la caída de la banca oriental y la conversión de los ingleses a bebedores de té. Mientras tanto en Sur América el café era introducido, y a falta de roya, la industria floreció, y la gente del continente Americano se volvieron adictos al café. En la práctica, el hemisferio Oeste permaneció libre de roya del cafeto hasta 1969, cuando la enfermedad atacó en forma de epidemia en Brasil.
5. El banano en los trópicos, como en el caso de las uvas francesas, fue afectado por una sucesión de epidemias.

- a. El Mal de Panamá o Marchitez, ingresó a Panamá desde el Pacífico a inicios del siglo y produjo una epidemia catastrófica en El Caribe, eliminando completamente la sabrosa variedad Gros Michel.
 - b. No bien esta epidemia estaba desapareciendo, el cultivo fue atacado por otro parásito importado de las Islas del Pacífico, la mortal enfermedad foliar Sigatoka.
6. La más reciente epidemia sería de una enfermedad de un cultivo alimenticio ocurrió en 1942 en Bengala. Aquí el hongo Helminthosporium oryzae devastó la cosecha de arroz y decenas de miles de personas murieron al año siguiente.
- B. Base genética de estas epidemias
1. El Tizón bacteriano en Irlanda afectó la variedad de papa susceptible "Lumper", la variedad mayormente cultivada. Propagada vegetativamente todas las papas "Lumper" eran genéticamente similares.
 2. No hay datos sobre la roya del cafeto o la enfermedad del arroz en Bengala, pero la enfermedad Phylloxera de los viñedos franceses pudo haber tenido una base genética porque los patrones usados eran propagados vegetativamente y pudieron haber sido similares.
 3. La enfermedad del banano Mal de Panamá tuvo seguramente una base genética porque atacó principalmente al clon Gros Michel.
 4. Las epidemias de la roya del trigo de los tiempos modernos son genéticamente basadas en cuanto a qué variedades resistentes aparecen, los agricultores las dispersan sobre áreas muy grandes. Cuando el hongo produce una mutación a una forma que ataca a la nueva variedad, ocurre una epidemia.
 5. Ha habido vulnerabilidad genética inducida por el hombre en el pasado. La epidemia del tizón sureño del maíz es sólo el ejemplo más reciente.

En el pasado, las epidemias ocurrieron porque las plantas hospederas eran uniformemente susceptibles a los parásitos; las condiciones de clima favorecieron la dispersión de estos parásitos. Estos sucesos muestran claramente que monocultivo y uniformidad genética son una invitación a la ocurrencia de epidemias. Todo lo que se necesita es el arribo de el parásito que pueda aprovecharse de esta vulnerabilidad. Si el cultivo es uniformemente vulnerable, tanto mejor para el parásito.

C. Vulnerabilidad y uniformidad genética

1. Dos cosas están bien claras:
 - a. Vulnerabilidad se origina en uniformidad genética.
 - b. Algunos cultivos en América Latina, según esta base, son vulnerables a epidemias.

2. Qué tan uniformes y vulnerables son los cultivos?

Datos existentes de cultivos en EE.UU. (1969)

Cultivos	Acres (Millones)	Variedades		Area Total principales(%)
		Total	Principales	
Frijol	1.4	25	2	60
Maíz	66.3	197	6	71
Arveja	0.4	50	2	96
Soya	42.4	62	6	56
Camote	0.13	48	1	69
Trigo	44.3	269	9	50
Papa	1.4	82	4	72

3. La uniformidad entre los cultivos en EE.UU. no es accidental.

- a. El mercado demanda uniformidad en los productos. Los precios se fijan en relación al criterio de calidad (uniformidad).
- b. Esta demanda del mercado es transferida al agricultor quien a su vez demanda uniformidad.
- c. El agricultor demanda variedades de alto rendimiento, adaptadas a la siembra y cosecha mecánica que requieren uniformidad.

D. Naturaleza genética de la uniformidad

1. La uniformidad genética puede tomar varias formas:

- a. En plantas de propagación vegetativa, cada variedad es uniforme para todos los genes excepto cuando ocurren mutaciones. Si ellas provienen de una planta susceptible, entonces todas las serán.
- b. Plantas de autopolinización como trigo o frijol son más uniformes que las de polinización cruzada.
- c. El maíz es una planta de polinización cruzada y sin la intervención del hombre sería genéticamente diversa. Los mejoradores la reducen a líneas puras mediante autofecundación.

2. Uniformidad no sólo se basa en una variedad. Puede descansar en un gene o citoplasma individual como en el caso de citoplasma de esterilidad masculina de Texas. Uniformidad de tipo citoplasmática ha sido introducida a variedades comerciales de EE.UU. en sorgo, maicillo, remolacha, y cebolla, y también se encuentra en algodón y melón.

3. Ciertos avances tecnológicos en la producción de cultivos son basados en un número pequeño de genes: trigos enanos y el gene simple de enanismo en variedades de arroz que han sido la mayoría de la base de la "Revolución Verde". Otros ejemplos: remolachas monogérmicas, el gene determinado en tomate, y el gene para habichuelas sin fibras. Si estos genes son incorporados en muchas variedades, el cultivo llegaría a ser uniforme para ese gene. Si parásitos con preferencias por características controladas por ese gene arribaran entonces se establecerían posibilidades para una epidemia, tal como ocurrió con el tomate determinado introducido a principio de 1940's, donde las variedades con dicho gene fueron muy susceptibles a Alternaria solani. Asimismo, trigos con el gene de enanismo han mostrado susceptibilidad al hongo Alternaria triticina en la India; y trigos enanos en México son también en ciertos casos susceptibles a la enfermedad foliar causada por Rhynchosporium sp. Esto no quiere decir que estas variedades son uniformes en otros caracteres, en verdad no lo son. Para que una epidemia mayor ocurra en un cultivo sólo se necesita que éste sea uniforme por un solo carácter, dependiendo que dicho carácter sea favorable a la enfermedad.

Referencias

- *National Academy of Sciences. 1972. Genetic vulnerability of major crops. Nat. Acad. Sciences, Washington, D.C., 307 pp. (72008)
- Buddenhagen, I.W. 1977. Resistance and vulnerability of tropical crops in relation to their evolution and breeding. Annals New York Acad. Scienc. 287:309-326.

IV. INDUCCION DE MUTACIONES

Las mutaciones naturales son la principal fuente de nueva variabilidad genética. Sin embargo, la tasa de ocurrencia de mutaciones espontáneas en las plantas está relacionada al carácter específico y es usualmente bastante baja. Para fines de mejoramiento se desea incrementar la frecuencia de estas mutaciones con la idea de que haya una mejor oportunidad de detectar aquellas que puedan ser de utilidad. La inducción de mutaciones es posible mediante varios métodos usando radiaciones ionizantes y sustancias químicas de efectos mutagénicos.

A. Mutaciones inducidas

1. La efectividad de un agente para producir mutaciones está relacionada a la dosis empleada, es decir el intervalo de tiempo y la concentración con que se aplica.

2. Las mutaciones inducidas son en principio de la misma clase que las espontáneas. Las inducciones artificiales pueden ser referidas como una amplificación del fenómeno natural.

3. Un mutagénico no produce una mutación específica, más bien produce un incremento en la frecuencia general de mutaciones aumentando las probabilidades de que se produzca una mutación valiosa.

4. Las mutaciones pueden ser clasificadas en:

- a. Grupo I - aquellas que sólo pueden ser reconocidas mediante un estudio de caracteres de familias.

Micromutaciones - son aquellas posiblemente relacionadas con caracteres cuantitativos. Estos efectos son más difíciles de detectar y analizar.

- b. Grupo II - estas pueden ser reconocidas mediante el estudio de plantas individuales.

Mutaciones visibles - éstas pueden ser identificadas visualmente o por el uso de procedimientos de evaluación apropiados. Ejemplos: cambios clorofílicos, resistencia a enfermedades, cambios en proteína, fotosensitividad.

Macromutaciones - éstas son heredadas como una sola unidad de recombinación (efectos pleiotrópicos). Ejemplos: mutantes erectoides en cebada y tipos enanos en arroz.

Mutaciones sistemáticas - estas mutaciones pueden simular una unidad sistemática existente o necesitar la creación de una nueva ya que el carácter afectado es bastante importante.

Ejemplo: varios caracteres que separan el arroz indica del japónica.

B. Agentes que producen mutaciones

1. Radiaciones ionizantes

- a. Rayos X - cuando los rayos X pasan a través del tejido producen ionización de los átomos al separar sus electrones. Las moléculas a lo largo del pasaje de electrones pueden reagruparse originando mutaciones de genes o rompimiento y arreglo de cromosomas.
 - Los rayos X también pueden causar cambios químicos en el ambiente de los cromosomas, tales como la producción de peróxidos y radicales libres que son altamente reactivos y se sabe que causan cambios en el material genético.
- b. Rayos gamma (de isótopos radiactivos como Cobalto 60 y Cesio 137) - tienen efectos similares a los rayos X.
- c. Neutrones (reactores o generadores nucleares) - son más efectivos en inducir mutaciones a las mismas dosis que los anteriores.

2. Mutagénicos químicos

- a. Etil metano sulfonato (EMS) - (y tal vez otros derivados de ácido sulfónico) - pueden ser efectivos en producir un gran número de mutantes clorofílicos, y también en inducir micromutantes positivos como aquellos que afectan rendimiento. DES (dietil sulfato), también ha sido usado extensivamente.
- b. Agentes alcalinizantes - incluye gas mostaza, epóxidos, etileno iminas, y otros. Algunos opinan que éstos tienen propiedades específicas para romper la estabilidad de germoplasma poliploide y para crear máxima diversidad genética e interacción alélica entre loci homólogos.
- c. Otros químicos mutagénicos son uretano, alcaloides, peróxidos, formaldehído, ácido nitroso, etc.
- d. Mutagénicos que son "base específicos" como 5- bromo deoxiuridina, hidroxilamina y ácidos nitrosos, han sido usados muy poco en plantas.

C. Tipos de efectos mutagénicos en material genético

1. En el DNA:

- a. Alteración de la secuencia de pares de bases.
- b. Pérdida de un par de bases.

2. En Cromosomas:

- a. Pérdida de parte o todo un cromosoma.
- b. Rearreglo de parte o todo un cromosoma.
- c. Duplicación de una porción de cromosoma.

En general, sin embargo, el progreso obtenido con mutaciones inducidas no ha sido proporcional a los esfuerzos invertidos. Debido a la impredecibilidad del mejoramiento a través de mutaciones en un programa práctico de mejoramiento, éste puede ser considerado solamente como el último recurso después que las fuentes de variación han sido explotadas y requieren ser renovadas.

Referencias

- Gustafsson, A., A., Hagberg, G. Persson and K. Wiklund. 1971. Induced Mutations and Barley Improvement. Theor. Appl. Genet. 41:239-248.
- Hollaender, A. (Editor). 1971. Chemical Mutagens, Principles and Methods for Their Detection. Cap. 13, Vol. 2:365-386.
- Myers, W.M. 1960. Some limitations of radiation genetics and plant breeding. Indian Journ. Genet. 20:89-92.
- Sears, E.R. 1956. The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. Brookhaven Symp. Biol. 9:1-22.
- Sigurbjornsson, B. 1971. Induced mutations in plants. Scientific American 224:86-95.
- Swaminathan, M. 1969. Mutation breeding. Proc. XII Intern Congr. Genet. 3:327-347.
- *Sigurbjornsson, B. 1983. Induced mutations. In: Crop Breeding, D.R. Wood (editor). ASA/CSSA, Madison, Wisconsin, 294 p.

V. CARACTERIZACION DE VARIEDADES Y OTRAS CLASES DE POBLACIONES DE PLANTAS

La naturaleza de la variabilidad del material biológico hace que el desarrollo de definiciones "absolutas" o "puras" sea extremadamente difícil. En algunas categorías la variabilidad es casi continua. Aún así, se han desarrollado guías que se consideran esenciales para la nomenclatura ordenada y la regulación de los productos del mejoramiento de plantas.

A. Variedad (Cultivar)

El término "variedad" significa una subdivisión de una clase la cual es distinta, uniforme y estable:

"distinta" en el sentido que la variedad puede ser diferenciada por una o más características morfológicas, fisiológicas, u otras, identificables de otras variedades de conocimiento público;

"uniforme" en el sentido que las variaciones se presentan en características especiales que pueden ser descritas;

"estable" en el sentido que la variedad, se mantendrá sin cambios, hasta un grado razonable de veracidad en sus características distintas y esenciales y su uniformidad cuando es reproducida o reconstituída como se requiere para las diferentes categorías de variedades.

La definición de variedad se entiende que incluye las siguientes categorías:

1. Variedades clonales

Consiste de un clon o varios clones muy similares los cuales son propagados por medios asexuales. Las variedades clonales son propagadas por medio de estacas, tubérculos, cormos, bulbos, rizomas, divisiones, injertos o semilla producida por apoximia obligada.

2. Variedades líneas

Consiste de una o más líneas de plantas autofecundadas o de fecundación cruzada que tienen el mismo antecedente genético (un coeficiente teórico de parentaje de 0.96 o más alto), las cuales son similares en características esenciales y distintivas, y son mantenidas o reproducidas mediante autofertilización o fertilización fraternal controlada o crucea lineal de las plantas.

3. Variedades de polinización abierta en cultivos de polinización cruzada

Consiste de plantas normalmente de polinización cruzada seleccionadas hasta un punto en el cual aunque puedan mostrar

variación conservan una a más características por las cuales se distingue una variedad de otras.

4. Variedades sintéticas

a. Variedades sintéticas de primera generación

Consiste de las progenies de primera generación derivadas mediante el entrecruzamiento de un grupo específico de clones o líneas de semillas. Estos pueden incluir variedades de cultivos normalmente de fertilización cruzada o cultivos de autofertilización, en los cuales se han introducido mecanismos para maximizar la fertilización cruzada. Usualmente contiene mezclas de semilla resultante de fertilización fraternal. La variedad consiste solamente de progenies de primera generación después del entrecruzamiento y no puede ser reproducida de semilla de la primera generación.

b. Variedades sintéticas de generación avanzada

Consiste de generaciones avanzadas derivadas de un entrecruzamiento inicial de un grupo específico de clones o líneas de semilla. Es usualmente estable por solo un número limitado de generaciones.

5. Variedades híbridas F1

Consiste de progenies de primera generación (F1) de una cruce, producida a través de polinización controlada entre:

- a. dos líneas puras
- b. dos cruces simples
- c. una línea pura y una cruce simple
- d. una líneas pura o cruce simple y una variedad de polinización abierta o sintética; o
- e. dos clones selectos, líneas de semilla, variedades, o especies.

La variedad no se puede reproducir de semilla de la generación híbrida.

6. Variedad F2

Consiste de semilla de la generación siguiente derivada de un híbrido de generación F1. La variedad no puede ser perpetuada mediante el crecimiento de generaciones adicionales.

B. Poblaciones Compuestas

1. Multilíneas

Consiste de dos o más líneas específicas o variedades de plantas normalmente de autofertilización las cuales son similares en la mayoría de sus características pero difieren en un número limitado de características fisiológicas, morfológicas y otras características esenciales o distintivas. Una multilínea es derivada mediante el crecimiento de las líneas componentes, separadamente, y luego mezclar la semilla de estas líneas para formar la semilla básica o del mejorador. La producción de las líneas puede cambiar durante la producción de generaciones avanzadas.

2. Ecotipos compuestos

Consiste de poblaciones generadas mediante la hibridación de dos o más variedades y/o líneas de plantas normalmente de autofertilización y la propagación de generaciones sucesivas de poblaciones segregantes en ambientes específicos, para que la selección natural sea la fuerza principal que actúe en la producción del cambio genético. Selección artificial también puede usarse en estas poblaciones. Se espera que la población resultante tenga una composición genética cambiante. La semilla genética no se preserva en la forma como fue originalmente liberada.

C. Mezclas o Combinaciones

Consiste en la mezcla mecánica de semilla de más de una variedad o población compuesta, cada una de las cuales está presente en un porcentaje superior al 5% del total. La mezcla es derivada mediante el crecimiento de las variedades o poblaciones compuestas por separado y mezclando la semilla de ellas para formar la semilla comercial.

VI. CONTROL DE POLINIZACIONES E HIBRIDACIONES

- Dos bases de consideración:

A. Transferencia de germoplasma entre dos individuos o familias para ser usados en subsecuentes programas de mejoramiento.

1. Problemas/Soluciones a considerarse

a. Incompatibilidad

- 1) Conocer la genética del sistema
- 2) Conocer la fisiología de la reacción; p.e., atrasar polinización, polinización de botones, reguladores de crecimiento.
- 3) Cambiar el nivel de ploidia

b. Floración no sincronizada

- 1) Control del fotoperíodo, etc., para sincronizar la floración.
- 2) Efecto de almacenamiento de bulbos en floración
- 3) Injertos a patrones más apropiados
- 4) Epocas de siembra diferenciadas
- 5) Almacenamiento de polen - frío, seco

c. Diferencia de nivel de ploidia

Cambiar ploidia para aparear; p.e.

2N -----> 4N
 4N -----> 2N
 6N x 2N -----> 4N
 4N x 2N -----> 3N -----> 6N

d. Competencia entre fruto/fruto y/o fruto/ otros sistemas metabólicos

- 1) Usar las primeras flores y remover continuamente las otras; p.e. frijol - destino del fruto depende en el número de semillas por vaina.
- 2) Reguladores de crecimiento en lanolina en pasta
- 3) Técnica de corte del tallo - papa

e. Transferencia de genome masculino en citoplasma foráneo

- 1) Requiere un sistema genético establecido para detectar haploides y genes dominantes del individuo masculino (haploide androgenético)-potencial en maíz.

B. Control de la producción económica de semilla de híbridos en cantidades comerciales

1. Requerimientos generales

- a. Precisa 95 + % híbridos.
- b. Operación a nivel de campo con mínima mano de obra.
- c. Reproducible año tras año.
- d. Mantenimiento práctico de las líneas parentales.
- e. Sistema no puede ser difícil de entender y operar.
- f. Prevención contra apareamiento entre hermanos debe ser adecuada.
- g. Sistema debe permitir el desarrollo sistemático de líneas puras y las pruebas de sus híbridos.

2. Sistemas en uso y su valor

a. Incompatibilidad - principalmente en repollo

- 1) Encaja en todas las categorías excepto que:
 - mantenimiento de líneas parentales frecuentemente difícil.
 - prevención contra apareamiento entre plantas hermanas no es siempre adecuada.
- 2) Sistema es único en que toda la semilla producida debe ser híbridos entre A y B = AB y BA híbridos.
- 3) Padres (del apareamiento entre hermanos) son usualmente vendidos con el híbrido; de acuerdo a esto, el control de los padres es usualmente nulo.

b. Esterilidad masculina génica - tomate

- 1) Encaja todas las categorías exceptuando su uso limitado en gran escala en el campo y requiere transferencia manual de polen del masculino al femenino.
- 2) Este sistema está limitado a cultivos que producen varias semillas por cruce o que producen algunas semillas mediante insectos vectores (frijol lima).
- 3) Híbridos F1 deben ser fértiles si el cultivo es un fruto o semilla.

c. Esterilidad masculina citoplásmica/génica-maíz

- 1) Sistema más comúnmente usado.
- 2) Difícil de entender.
- 3) Extremadamente bien adaptado a producción de semilla a gran escala.

d. Trisómicos terciarios balanceados - cebada

- 1) Sistema interesante pero difícil el cual permite el uso de genes estériles en una operación a larga escala.
- 2) Limitaciones en la facilidad de un sistema desarrollado de líneas puras.

e. Control genético del sexo - cucurbitáceas, espinaca

- 1) Desarrollo de híbridos F1 en cucurbitáceas.
- 2) Encaja todas las categorías aunque no es aplicable a todas las especies.

VII. SISTEMA DE REPRODUCCION Y CRUZAMIENTO

A. Relevancia de los Mecanismos de Polinización

1. Polinización - el transporte del grano de polen hacia el gametofito femenino, y la germinación y crecimiento del gametofito masculino hasta que ocurre la fertilización.
2. Polinización y rendimiento económico.
3. Polinización y diversidad genética.
4. Polinización y mantenimiento de cultivares.
5. Alteración para propósito de mejoramiento.

B. Modo de Reproducción Sexual

1. Expresión del sexo

- a. De la flor individual
- b. De la planta individual
- c. De las poblaciones de plantas

2. Modificaciones que ocurren en flores hermafroditas

- a. Dicogamia - plantas bisexuales con flores incapaces de producir y recibir polen al mismo tiempo.
 - 1) Protandria - polen es producido antes que el estigma esté receptivo.
 - 2) Protoginia - estigma receptivo antes que se produzca polen.
- b. Homogamia - plantas bisexuales con flores capaces de producir y recibir polen al mismo tiempo. No necesariamente resulta en autogamia (autofertilización).
 - 1) Cleistogamia - polen es producido y estigma está receptivo cuando la flor está cerrada. Usualmente ocasiona autogamia.
 - 2) Chasmogamia - la flor está abierta cuando se produce polen y/o el estigma está receptivo.

- 3) Hercogamia - barreras morfológicas y fisiológicas contra la autofertilización existen en flores homo y heteromórficas dando origen a alogamia (polinización cruzada).
3. Mecanismos que promueven la polinización cruzada (alogamia)
- a. Separación espacial de órganos reproductivos:
 - 1) Monoicas - maíz, yuca, ricino, nogal, etc.
 - 2) Dioicas - espárrago, espinaca, varios árboles frutales y forestales.
 - b. Separación temporal de la actividad de órganos reproductivos:
 - 1) Dicoгамia
 - a) Protandria - zanahoria, cebolla, melón, pepino, girasol.
 - b) Protoginia - camote, aguacate, fresa.
 - 2) Hercogamia
 - a) Barreras morfológicas
 - b) Barreras fisiológicas - p.e. autoincompatibilidad (crucíferas, remolacha, centeno, varias gramíneas y leguminosas forrajeras, varios árboles frutales).
 - 3) Ausencia de gametos funcionales
 - a) Esterilidad masculina
 - c. Agentes dispersores de polen
 - 1) Vectores bióticos - avispa, hormigas, abejas, moscas, mariposas, polillas, pájaros, murciélagos, etc.
 - 2) Vectores abióticos - viento, agua, gravedad.
4. Arquitectura genética de las especies de polinización cruzada
- a. Genotípica y fenotípicamente variable consistente en individuos que son altamente heterocigotas.

- b. Para poblaciones de cruzamientos al azar podemos determinar las frecuencias de genes y de genotipos basados en el equilibrio de Hardy - Winberg.
- 1) Equilibrio de Hardy - Winberg: si un gene es representado en una población suficientemente grande, con cruzamiento al azar, por los alelos neutros (A) y (a) en la proporción de p y q, respectivamente, y donde $p+q=1$;
 - a) Las frecuencias de estos alelos permanecerán constantes.
 - b) Las frecuencias cigóticas serán constantes y expresadas como:
 $p^2(AA)+2pq(Aa)+q^2(aa)=1$.
 - c) Este estado de equilibrio con respecto a cualquier par de alelos (1 gene) es alcanzado en una generación de cruzamiento al azar, cualquiera que sea la composición inicial de la población.
 - 2) Cada organismo contiene muchos loci. Loci individuales alcanzan equilibrio en una generación. Sin embargo, genotipos de factores múltiples alcanzan equilibrio gradualmente; ésto es, la frecuencia gamética no es el producto de la frecuencia génica después de una generación de autofecundación.
 - 3) Alteración o desviación del equilibrio de H-W
 - a) Selección (natural o artificial)
 - b) Cruzamiento no al azar (consanguinidad)
 - c) Mutación diferencial (A ---->a, a ---->A)
 - d) Migración diferencial
5. Mecanismos que promuevan autopolinización (autogamia)
- a. Cleistogamia - producción de polen y estigma receptivo cuando la flor está cerrada.
 - b. Chasmogamia y autogamia - capaces de producir autopolinización.
 - c. Usualmente una ruptura de las barreras que causan polinización cruzada obligada:
 - 1) Polinización de botones florales.
 - 2) Debilitamiento de la autoincompatibilidad.
 - 3) Mutación hacia alelos fértiles - Sf.
 - 4) Coincidir producción de polen y receptividad de estigma.
 - 5) Cambios de morfología.
 - 6) Autogamia funcional.

6. Arquitectura genética de especies de autopolinización

a. Variabilidad genética extensa

- 1) Entre familias y/o individuos homocigotas
- 2) Heterocigocidad residual
- 3) Respuesta a diferencias ambientales-variable

Referencias

Frankel, R. y E. Galum. 1977. Pollination Mechanisms, Reproduction and Plant Breeding. Springer-Verlag, New York, 281 p.

VIII. INCOMPATIBILIDAD

A. Definición - La incapacidad de una planta hermafrodita fértil (que produce semilla) para producir cigotes después de autopolinización.

1. Incompatibilidad usualmente no incluye letalidad en cigotes.
2. No debe ser definida como "autoesterilidad".

B. Distribución de incompatibilidad en plantas cultivadas

<u>Gametofítica</u>		<u>Esporofítica</u>
Beta	Medicago	Brassica
Coffea	Nicotiana	Helianthus
Dactylis	Phalaris	Linum
Festuca	Prunus	Pyrethrum
Hordeum	Pyrus	Raphanus
Lotus	Secale	Theobroma
Lycopersicum	Solanum	

C. Sistemas de autoincompatibilidad

1. Gemetofítica

- a. Tasa de crecimiento del tubo polínico es controlado por una serie de alelos múltiples - S1, S2, S3, etc.
- b. Núcleo del polen - haploide, contiene sólo uno de los alelos compatibles.
- c. Tejidos de estilo (originado de la planta madre) - diploide, contiene dos alelos incompatibles.
- d. Alelos en el núcleo del polen idénticos a uno de los del estilo - crecimiento lento del tubo polínico en el estilo. Fertilización casi nunca ocurre.
- e. Alelos en polen diferentes a los alelos del estilo-tubo polínico crecerá a una tasa normal y la fertilización será normal.
- f. El efecto de los alelos de incompatibilidad no es tan grande como para limitar la autofertilización enteramente. Ocasionalmente se puede producir semilla proveniente de polen conteniendo el mismo alelo que el presente en el estilo (seudo-incompatibilidad). La cantidad de pseudo-incompatibilidad puede ser modificada por factores ambientales como temperatura, y por mutaciones, o tal vez genes modificadores.

- g. Alelos autofértiles (Sf) pueden presentarse haciendo que los alelos de autoincompatibilidad sean inefectivos. El alelo Sf es parte de las series de alelos S y puede aparecer por mutación de un alelo S a Sf.
- h. El número de alelos de incompatibilidad dentro de una especie puede ser bastante grande hasta el punto que la polinización cruzada ocurre libremente. En trébol rojo se identificaron 41 alelos en una muestra de 25 plantas. En trébol blanco se han identificado por lo menos 64 alelos en el locus S.
- i. La genética de incompatibilidad en gramíneas difiere del sistema de un locus ya que por lo menos dos loci, con alelos múltiples, en vez de uno están involucrados-loci S y Z. Este sistema ha sido descrito en detalle en centeno y algunas gramíneas forrajeras, pero se cree que está distribuido en general en la familia de las gramíneas. Un sistema de 4 loci, que trabaja bajo el mismo principio como el sistema S y Z de las gramíneas, ha sido descrito en remolacha azucarera.
2. Esporifítica
- a. Este es un sistema de un solo locus con un número grande de alelos múltiples S. Difere del sistema gametofítico en que los alelos S exhiben dominancia, la cual es determinada por la planta que produce el polen.
- Ejemplo: 1) genotipo planta: S1 S2
 2) dominancia: S1 > S2 - todo el polen funciona como S1.
 3) polen incompatible en estilo S1 pero compatible en estilo S2.
- b. En este sistema el impedimento a la germinación del polen o crecimiento del tubo polínico está localizado en la superficie del estigma, en contraste con el sistema gametofítico en que el impedimento está localizado en el estilo. El sistema esporofítico se encuentra en girasol, repollo, brócoli, cacao, y otras especies dicotiledóneas, pero no ha sido encontrado en monocotiledóneas.
- c. Algunos autores dividen la incompatibilidad esporofítica en homomórfica o heteromórfica, en relación a la morfología floral.
- 1) Aunque heteromorfismo puede incluir un gran número de características, aquí se refiere a la longitud del estilo. Por eso algunos autores prefieren el término heterostático.

- 2) Heterostalia se expresa usualmente en uno de los dos fenómenos siguientes:
 Distalia - especies compuestas de dos tipos de plantas; de estilo corto o largo.
 Tristalia - especies compuestas de tres tipos de plantas; de estilo corto, intermedio o largo.

D. Mecanismos para superar la incompatibilidad

1. Genéticos

- a. Mutación natural - a otro alelo S o Sf.
 b. Inducida - irradiación de polen; los mutantes "S" son seleccionados por supervivencia.
 c. Poliploidia (limitado al sistema gametofítico)
- 1) S1S2 (incompatible) ----> S1S1S2S2 autotetraploide compatible.
 - 2) S1S1S2S2 produce tres tipos de gametos masculinos:
 S1S1 - incompatible
 S2S2 - incompatible
 S1S2 - compatible
 - 3) Fragmentos de cromosomas conteniendo alelo Sf-- irradiación (Brewbaker).

2. Ambientales

- a. Temperaturas frías inhiben incompatibilidad.
 b. Tratamientos con calor inactiva la incompatibilidad.

3. Reguladores de crecimiento (ANA, AIB)

Retrasan la abscisión permitiendo que tubos polínicos de lento crecimiento puedan fertilizar - Rabanito, Lilium (Ensweller).

4. Polinización de botones; corte del estilo - repollo.
 5. Envejecimiento floral - después de 6 a 9 días de la anthesis es posible autofecundar Lilium.
 6. Polen tratado con calor - produce algunos granos de polen de células no reducidas. Entonces $2N \times 2N = 3N$.

E. Uso de la incompatibilidad en mejoramiento

Los sistemas de incompatibilidad proveen un mecanismo para controlar polinizaciones en algunas especies en donde otros mecanismos, como esterilidad masculina, no están disponibles.

Los sistemas que han recibido mayor atención son:

1. Polinización cruzada de clones de propagación vegetativa autoincompatibles - Bahiagrass híbrido

- a. Dos clones con autoincompatibilidad (pero compatibles si se cruzan) son establecidos en líneas adyacentes en el campo mediante propagación vegetativa.
- b. La semilla se produce mediante polinización cruzada entre los clones.
- c. El sistema puede ser usado en especies de polinización cruzada que poseen el sistema gametofítico de incompatibilidad.

2. Cruzas simples, dobles y triples - Brassicas

- a. Desarrollado en Brassicas que tienen el sistema esporofítico de incompatibilidad. La característica principal es que se puede producir genotipos homocigotas para los alelos S (S1S1, S2S2, etc.). La semilla para mantener estos tipos homocigotas es producida mediante polinización de botones.
- b. El sistema de cruza simple requiere dos líneas puras autoincompatibles/cruza compatibles, cada uno homocigota para un alelo S.

<u>Línea A</u>	x	<u>Línea B</u>
(S1S1)		(S2S2)
	↓	
<u>Híbrido:</u>	S1S2	

- c. Para superar el problema de producción de semilla mediante la polinización de botones en las cruzas simples se puede utilizar el sistema de cruza doble. Este sistema incrementa la relación de semilla híbrida de una cantidad dada de semilla de línea pura. Requiere dos líneas isogénicas, autoincompatibles/cruza homocigota para un alelo diferente de incompatibilidad.

	<u>Línea A</u>			<u>Línea B</u>	
S1S1	x	S2S2	S3S3	x	S4S4
	↓			↓	
	S1S2		x	S3S4	
			↓		
<u>Híbridos:</u>	S1S3, S1S4, S2S3, S2S4				

- d. Para un incremento en la producción de semilla híbrida, un sistema de cruza triple ha sido propuesto. La cruza triple requiere tres alelos homocigotas de cada línea pura y permite una generación adicional de incremento de semilla.

3. Utilización de alelos Sf y pseudo-autocompatibles

- a. En remolacha azucarera, alguna producción de semilla es usualmente obtenida de líneas autoincompatibles cuando se cultiva a altas temperaturas; o cuando el alelo de autocompatibilidad (Sf) es introducido en la línea para facilitar su mantenimiento. Las líneas puras son usadas en la producción de cruza simples o dobles.
- b. En trébol rojo se ha propuesto el uso de líneas puras pseudo-autocompatibles. Estas líneas pueden ser obtenidas usando altas temperaturas, mutación, y otros medios no descritos claramente.

Referencias

- Frankel, R. y E. Galun. 1977. Pollination Mechanisms, Reproduction and Plant Breeding. Springer - Verlag, New York, 281 p.

IX. ESTERILIDAD MASCULINA

Esterilidad masculina incluye varios tipos de aborto de polen y de falta de fructificación asociados con la alteración de los procesos normales característicos de la producción y transporte de polen, y la fertilización de las especies.

A. Esterilidad cromosómica

1. Triploides estériles - potencial único; no es útil en hibridaciones.
2. Triploides pueden dar origen a sandías sin pepas.
3. Importancia potencial en espárrago.
4. Puede ser muy útil en ornamentales donde se desea la flor y el fruto y/o semilla son indeseables.

B. Esterilidad génica

1. Muchos casos de esterilidad masculina son condicionados por un solo gene.
 - a. Más de 60 en maíz; más de 25 en tomate.
 - b. Muy pocos con esterilidad femenina.
2. Tipos de utilidad (para evitar la emasculación en hibridación o aumentar la polinización cruzada):

En los cultivos que producen semillas

- a. Estériles posicionales en tomate (ps) - polen funcional, poro cerrado.
- b. Androecio pardo en calabaza (ba) - heterocigota en la semilla parental:

$$\underline{ba\ ba} \times \underline{Ba\ ba} = \underline{ba\ ba}, \underline{Ba\ ba}$$

- c. Frijol lima (msl) - efecto pleiotrópico en hojas

$$\underline{msl\ msl} \times \underline{Msl\ msl} = \underline{msl\ msl}, \underline{Msl\ msl}$$

- d. Pepino ginoecio - puede ser superado con giberelina.
- e. Promueve polinización cruzada en especies de "autopolinización" - cereales.

En clones

- a. Ocasiona polinización cruzada e induce metaxenia (influencia de polen en tejido materno) - durazno.

3. Estabilidad fenotípica

Los genes estériles que causan fallas en la producción de polen son altamente específicos hasta en el "instante de la letalidad" - Ejemplos:

a. Tomate -

ms3	premeiosis
ms1	profase media de la meiosis
ms2	etapa de tetrada
ms9	etapa temprana de la microsporogénesis
ms13	etapa tardía de la microsporogénesis
ms16	hasta 20-30% polen se tiñe (fértil)

b. Frijol lima -

ms1 - fenotipo ligeramente con fertilidad masculina en temperaturas frías; esterilidad masculina en temperaturas cálidas.

C. Esterilidad citoplasmática - génica masculina

1. Buen ejemplo de un carácter heredado maternalmente.

2. Ocurrencia natural:

- a. Maíz - Rhoades (1928) - origen peruano; Jenkins (tipo S).
Rogers (Mangelsdorf) - 1944 - Golden June (tipo T)
Muchos otros tipos de citoplasma
- b. Cebolla - primera utilización exitosa de la esterilidad citoplasmática masculina.
H.C. Jones - 1925 - Italian Red 13.53
C.E. Peterson - 1952 - Foskett
Beckett y Gabelman - 1954 - Rochester Bronze
- c. Zanahoria
Welch - 1949 - Tendersweet (antera parda)
Gabelman - Imperator, Red Core Chanemay, PI169486 (a.p.)
Munger y Wallace - Zanahoria silvestre (petaloide)
- d. Sorgo
Stephen - 1950 - Población F2 en Doble Enano Amarillo.

3. Resultados fenotípicos de la interacción de genes y citoplasma:

- a. En un solo citoplasma, p.e. estéril (S) - genes segregan de la siguiente forma:

S MsMs = fértil
 S MsMs = fértil
 S msms = estéril

Cualquier estudio genético entre los tres genotipos detectaría un control mendeliano simple de los fenotipos de esterilidad - fertilidad masculina.

- b. Si el gene ms es introducido dentro de diferentes citoplasmas, p.e. normal (N) - es posible encontrar tipos de la F1 y F2 que genéticamente son msms pero, completamente fértiles. Algún aspecto del citoplasma bloquea la letalidad del genotipo msms.

4. Ejemplo clásico - herencia de la esterilidad masculina en cebolla (Allium cepa).

- a. Estériles x fértiles = todos fértiles (f)
 todos estériles (e)
 50% fértil, 50% estéril

- b. Progenie autofecundada de padre con polen fértil
 = toda la progenie resulta fértil

- c. ms x fértil = todos fértiles
 F1 autofecundado = 3 f : 1 e
 F1 x padre fértil = todos fértiles
 ms x F1 = 1 f : 1 e

- d. ms x fértil = todos estériles
 F1 x padre fértil = 1 f : 1 e
 ms F1 x F1 fértil = 1 f : 1 e
 Padre fértil autofecundado = todos fértiles
 F1 fértil autofecundado = 3 f : 1 e

e. Explicación genética

Esterilidad masculina = S msms

Padres fertilidad masculina = N MsMs
 N MsMs
 N msms

F1 esterilidad masculina = S msms

F1 fertilidad masculina = S MsMs

S1 de P1 fertilidad masculina = N

F2 de F1 fertilidad masculina = S MsMs, S Msms, S msms

5. Valor del sistema de cebolla como modelo para mejoramiento en general

- a. Mantenimiento de líneas puras con esterilidad masculina

$$S \text{ msms} \times N \text{ msms} = S \text{ msms}$$

- b. Autofecundación simultánea de contrapartes estériles y fértiles

$$S \text{ msms} \times N \text{ } \underline{\hspace{1cm}} \text{ } \underline{\hspace{1cm}}$$

$$\downarrow \qquad \qquad \qquad \downarrow$$

$$S \text{ msms} \times N \text{ } \underline{\hspace{1cm}} \text{ } \underline{\hspace{1cm}}$$

$$\downarrow \qquad \qquad \qquad \downarrow$$

etc. etc.

- c. Establecimiento de líneas puras con esterilidad masculina equivalentes a contrapartes con fertilidad masculina - Maíz

$$S \text{ msms} \times N \text{ msms} \text{ (línea pura)}$$

$$\downarrow \qquad \qquad \qquad \downarrow$$

$$S \text{ msms} \times N \text{ msms}$$

$$\downarrow \qquad \qquad \qquad \downarrow$$

$$S \text{ msms} \times N \text{ msms}$$

$$\downarrow \qquad \qquad \qquad \downarrow$$

etc. etc.

- d. Recuperar fertilidad en híbridos F1 comerciales - Maíz

$$S \text{ msms} \times N \text{ MsMs}$$

$$\downarrow$$

$$S \text{ Msms}$$

7. Introducción de cambios citoplasmáticos

- a. Cruzas amplias

Epilobium luteum x E. hirsutum
 Nicotiana debneyii x N. tabaccum
 Beta metacarpa x B. vulgaris
 Triticum timopheevi x T. aestivum

- b. Transmisión "tipo virus"
 - c. Mutagénicos químicos más fitotoxinas de patógenos como SCLB (bacteriosis sureña de la hoja de maíz) - caso hipotético.
8. Fuente de genes de restoración de fertilidad
- a. Descubiertos casualmente - p.e. ms, Ms en cebolla
 - b. Vía cruzamientos amplios - genoma de E. hirsutum en citoplasma de E. luteum es estéril, pero lo contrario produce descendencia fértil.

Referencias

- Gabelman, W.H. 1956. Male sterility in vegetable breeding. In: Genetics in Plant Breeding, Proc. Brookhaven Symposium in Biology, Brookhaven Nat Lab., Upton, New York.
- Duvick, D.N. 1959. The use of cytoplasmatic male - sterility in hybrid seed production. Economic Botany 13(3): 167-195.
- Jones, H.A. y A. E. Clark. 1943. Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 43: 189-194.
- Pearson, O.H. 1981. Nature and mechanisms of cytoplasmic male sterility in plants: A review. HortScience 16(4): 482-487.

X. HERENCIA Y EXPRESION DEL SEXO

- A. Especies dioicas - flores masculinas y femeninas se producen en diferentes plantas. Ocurre raramente.
1. Ginko
 2. Lúpulo
 3. Palma datilera
 4. Espárrago
 5. Espinaca
 6. Cañamo
 7. Ricino
- B. Especies monoicas - flores femeninas y masculinas se presentan en inflorescencia separadas, pero en la misma planta.
1. Maíz
 - a. Inflorescencia terminal masculina; inflorescencia femenina lateral.
 - b. Gene simple recesivo convierte la inflorescencia terminal en una mezcla de flores masculinas y femeninas (semilla de panoja). Este hábito monoico es usado en forma ventajosa en producción de semilla híbrida.
 2. Cucurbitáceas
 - a. Especies de Cucumis son principalmente monoicas o andromonoicas.
 - b. Hay cuatro tipos morfológicos conocidos:
 - 1) Tipo monoico - típico de pepino
 - 2) Tipo ginoico - variedades japonesas de pepino (Shogoin)
 - 3) Tipo andromonoico - típico de melón y sandía

b. Mantenimiento de una línea homocigota ginoica FFMM usando giberelina.

- 1) Galun encontró que 100 ppm de giberelina retrasa T1 (punto de la primera flor) en tipos monoicos de 16.7 a 28.5 nudos. El tratamiento es más efectivo si se aplica temprano.
- 2) Peterson trató tipos ginoicos con giberelina A3 y obtuvo los resultados siguientes:

Flores masculinas por 100 nudos

Giberelina (ppm)

<u>Epoca de tratam.</u>	<u>Control</u>	<u>1000</u>	<u>1500</u>	<u>2000</u>	<u>5000</u>
1ra. hoja verdadera	0	2.9	5.3	5.6	9.5
1ra. hoja + 14 días		4.7	8.4	10.9	

Concluye que:

- Autopolinización en FFMM es posible (endogamia posible).
- Homocigota FFMM puede ser mantenido (sistema posible comercialmente):

- 3) Shiffris encontró que las líneas puras se comportan en forma diferente al tratamiento con giberelina.

GY-13 (FFMM) difícil de autoreproducirse aún con tratamiento con giberelina.

GY-7 (FFMM) se autoreproduce fácilmente con tratamiento con giberelina.

c. La genética del sexo en melón se cree que sea la misma

- Peterson encontró melones FFMM que no respondieron al tratamiento con giberelina.
- Nadel encontró tipos que sí responden.
- Hay probablemente similitud en los dos sistemas.

d. Nitrato de plata (500 ppm) y tiosulfato de plata (500-1000 ppm) cuando se aplican en las hojas inhiben la producción endógena de etileno y promueven el desarrollo de flores masculinas.

- 1) En programas de mejoramiento, crecer plantas hasta ver si los primeros nudos tienen flores femeninas, seleccionar y luego asperjar.
- 2) Para incremento de semilla comercial o una línea pura, asperjar el campo al momento de tener la primera hoja verdadera (como 3 semanas después de siembra) y nuevamente una semana después.
- 3) Nijs (Holanda) encontró que $\text{Ag}(\text{S}_2\text{O}_3)_2$ era menos fitotóxico que Ag NO_3 .
 - a) Evidencia que plantas monoicas (ffMM) tratadas con Ethrel se comportan fenotípicamente como ginoicas (FFMM), ofreciendo una posibilidad adicional para que se pueda explotar este recurso tanto en mejoramiento como comercialmente. Un cambio de masculinidad a feminidad.

C. Resumen

1. El sexo, incluyendo ginoicismo, es heredado simplemente en pepino.
2. Se ha demostrado un sistema de endogamia así como el mantenimiento de líneas que son genéticamente ginoicas.
3. En la mayoría del área cultivada con pepino en EE. UU. se usa ahora híbridos F1, cambio ocurrido en los últimos años.
4. Los híbridos que son homogéneos para fenotipos F-M requerirán una fuente de polen para la producción comercial de frutos. Esto puede ser hecho mediante:
 - a. Mezclando semillas de plantas ginoicas y monoicas.
 - b. Sembrar por separado, pero cerca, lotes fértiles o parte del campo.
 - c. Producir semilla híbrida de tal manera que los lotes comerciales tendrán una producción adecuada de una población segregando por el genotipo recesivo ffmm.

Referencia

Frankel, R. y E. Galun, 1977. Pollination Mechanisms, Reproduction and Plant Breeding. Springer - Verlag, New York, P. 141-163.

XI. POLIPLOIDIA

La poliploidia es usada en diversas formas importantes en el mejoramiento. El nivel de ploidia puede ser importante en conferir características deseables. Además, la manipulación de la ploidia incrementa grandemente la cantidad de variabilidad disponible para el mejorador, porque muchos caracteres deseables se encuentran en especies relacionadas con diferente número de cromosomas.

Los poliploides pueden ocurrir espontáneamente o pueden ser inducidos mediante tratamientos especiales. Por ejemplo:

- La producción de tejido calloso mediante heridas es efectiva en la inducción de tetraploides en tomate.
- La colchicina, un alcaloide derivado de la especie Colchicine autumnale posee una propiedad especial de producir doblamiento de cromosomas en una gran variedad de plantas. Esta droga interfiere con la formación de los hilos durante la mitosis; por lo cual los cromosomas se dividen, pero la célula no lo hace. Los tetraploides son producidos rutinariamente con el uso de colchicina en muchas plantas.
- Los tetraploides pueden ser producidos en maíz mediante la aplicación de calor o mediante métodos genéticos que incluyen los efectos producidos por elongado, un gene que produce doblamiento de cromosomas.

Un autotetraploide inducido artificialmente se distingue de un diploide normal por sus hojas y órganos más grandes y gruesos, y por su crecimiento más lento. Estas características de "gigantismo" son el resultado del aumento en el tamaño de las células. Polen de mayor tamaño es pues un indicador valioso de tetraploidia, aunque el conteo de cromosomas es necesario para su identificación positiva.

- La reducción de fertilidad es otra indicación ya que los autotetraploides tiene cuatro, en vez de dos, cromosomas de cada tipo. Los cromosomas normalmente se aparean de dos en dos (apareo bivalente) durante la meiosis, pero si los 4 cromosomas entran en asociación cuadrivalente (sinapsis) hay la posibilidad de una distribución de 3 a 1, lo que conduce a la reducción de fertilidad, porque los gametofitos que poseen un número desbalanceado de cromosomas no son viables o están en una gran desventaja selectiva. Debido a que la autotetraploidia es frecuentemente acompañada por la reducción en fertilidad, es usada ventajosamente en plantas cultivadas por sus partes vegetativas o florales (forrajes, ornamentales, cultivos alimenticios en que la semilla no sea importante).

En algunas plantas los aumentos en vigor y en el tamaño del fruto están asociados con la condición triploide. Los triploides pueden ser producidos mediante el cruce de tetraploides con diploides:

4X	x	2X
(gameto 2X)	↓	(gameto X)
	3X	

Los triploides también ocurren espontáneamente como resultado de la formación de células huevo no reducidas.

La esterilidad en triploides es muy alta. En la distribución de 3 cromosomas homólogos en la meiosis, 2 se mueven hacia un polo y el cromosoma restante hacia el otro, con la formación de gametos X y 2X. Esta alta esterilidad en los triploides ha sido ventajosamente explotada en sandía. La sandía sin pepas es un triploide producido por la cruce entre un tetraploide y un diploide. Los triploides pueden ser propagados asexualmente (banano, manzana) o producidos nuevamente cada año de cruces tetraploide-diploide (sandía, remolacha).

Casi una cuarta parte de los cultivares de manzanas y peras en EE.UU. son triploides originados aparentemente de gametos no reducidos relativamente raros. Como las manzanas triploides no producen polen viable, una huerta con un cultivar triploide debe tener dos diploides adicionales como polinizadores para producir frutos en todos los cultivares debido a factores de incompatibilidad.

Aplicaciones

Ha habido un gran interés en el uso de la poliploidia como un medio para extender la variabilidad mediante la creación de nuevas especies o transfiriendo genes de otras especies:

1. Induciendo la poliploidia se hace posible superar la esterilidad asociada con híbridos interespecíficos. La esterilidad es un resultado de la imposibilidad de los cromosomas para aparearse (falta de homología) en la meiosis. La fertilidad se reestablece mediante:

- a. Doblamiento del número de cromosomas de un híbrido estéril, o
- b. Mediante el cruzamiento de autotetraploides de cada especie.

Podemos representar estas cruces de la siguiente manera (los genomas se identifican con letras mayúsculas):

a) AA					
x	→	AB	→	doblamiento	→
BB		híbrido	de cromosomas	(estéril)	AABB
					"anfidiplóide" (fértil)

b) AA ----- doblamiento de + AAAA
 cromosomas
 BB ----- doblamiento de + BBBB x + AABB
 cromosomas "anfidiplóide"
 fértil

El "anfidiplóide" resultante es un alopoliplóide hecho del total complemento somático de cada especie. La fertilidad resulta del apareo bivalente dentro de cada genoma. Estas técnicas han producido un interesante cultivo nuevo llamado triticale, un híbrido entre trigo (Triticum) y centeno (Secale). La selección dentro de este anfidiplóide se lleva a cabo para combinar la rudeza del centeno y la calidad del trigo.

2. La transferencia de genes entre especies ofrece tal vez el potencial más valioso de mejoramiento por poliploidía:

- La resistencia al mosaico del tabaco de Nicotiana glutinosa ($n = 12$) ha sido transferida a la forma cultivada de tabaco N. tabaccum ($n = 24$).
- La adición de cromosomas completos tiene ciertas desventajas porque existe la posibilidad de transferir caracteres indeseables. La transferencia de segmentos pequeños de cromosomas ha sido obtenida mediante las técnicas de radiación en trigo ($2n = 28$). Un pequeño segmento de cromosoma conteniendo la resistencia a la roya ha sido transferido de una grama silvestre del Mediterráneo, Aegilops umbellulata ($2n = 14$), a cromosomas de trigo mediante el uso de anfidiplóides con una especie relacionada del trigo, Triticum dicoccoides ($2n = 28$), usada como puente genético.

La poliploidía no ha probado ser la panacea en el mejoramiento de las plantas. Es, sin embargo, otra herramienta más que el mejorador puede usar para satisfacer mejor sus necesidades. La poliploidía y su manipulación puede incrementar la base genética de la cual el mejorador puede hacer uso. Estos métodos sin duda seguirán contribuyendo mucho más en el futuro del mejoramiento de las plantas.

XII. MEJORAMIENTO POR MUTACIONES

A. Consideraciones en mejoramiento mediante mutaciones

1. Seleccionar cuidadosamente el material parental.
2. La mayoría de mutaciones son indeseables.
3. Las mutaciones favorables (raras) vienen probablemente acompañadas por mutaciones desfavorables inducidas mediante el mismo tratamiento.
4. Cuál es la probabilidad de que mutaciones inducidas puedan ser usadas directamente como cultivares?.
5. Cuál es la contribución de mutaciones inducidas en programas de mejoramiento?.
6. Gran cantidad de individuos deberán ser posible de ser evaluados por mutaciones.

B. Material parental

1. Escoger el mejor cultivar disponible.
2. El genotipo debe ser tal que los mutantes inducidos puedan ser distinguidos sin ambigüedades.

C. Detección de mutantes favorables - Ejemplos:

1. Mutantes erectoides de cebada
 - a. ert-c1 y ert-d1, ambos de alto rendimiento, incrementaron la resistencia a la tumbada y mejor respuesta a nitrógeno.
2. Resistentes a mildiú en cebada
 - a. La mayoría de mutantes espontáneos son dominantes y localizados en el cromosoma 5.
 - b. Muchos mutantes inducidos han sido recuperados, todos recesivos, alélicos y no localizados en el cromosoma 5.
 - c. Después de 5 años de tratamiento de cebada "Mari" con rayos gamma en un lote de Cesio-137, progenies de 15 espigas originales mostraron resistencia parcial o completa a casi todas las 31 razas probadas.

D. Detección de mutantes favorables libres de desfavorables

1. ert-c1, muestra cambio en solamente un carácter, i.e. el carácter erectoide.

Uno de los puntos de quebramiento de cromosoma está cerca de la mutación ert.

E. Uso directo de mutantes como cultivares

1. ert-S16, mutante erectoide en el cultivar de cebada "Maja"

Características: espiga de estructura densa, tallo duro, madurez temprana, pero también algunos caracteres pobres.

2. mat - a8, mutante de maduración temprana del cultivar de cebada "Bonus"

Característica: erectoide pero no tan denso como el anterior, semi-enano, tallo duro, 7-10 días más precoz que Bonus.

F. Mutaciones inducidas en programas de mejoramiento

1. Desarrollo de "Gullina" de un mutante inferior de cebada ("Gull").
 - a. Mutante 44/3 de "Gull" - plantas arbustivas, extremadamente ceroso, y tallo muy fuerte. También bajo peso 1000 semillas e inferior calidad de malta.

G. Otros productos de mejoramiento por mutaciones en cultivos de reproducción sexual

1. Producción de híbridos de cebada mediante el uso de trisómicos terciarios balanceados (Ramage, 1965).
2. Transferencia de resistencia de roya de la hoja de Aegilops umbellulata en trigo (Sears, 1956).
3. Producción de frijol arbustivo determinado de tipos trepadores.
4. Selección masal para incrementar rendimiento en poblaciones irradiadas de maíz.

H. Mutaciones inducidas en material propagado vegetativamente

1. Radiaciones ionizantes como mutagénicos.
2. Tratamiento mutagénico en yemas vegetativas y tallos en dormancia.
3. Elección del material vegetal.
4. Selección en características mutantes:
 - a. hábito de crecimiento
 - b. resistencia a enfermedades
 - c. fertilidad de polen
 - d. características de fruto
 - e. tejido vegetativo

I. Mutaciones inducidas y cultivo de células somáticas

Referencias

- Sears, E.R. 1956. The transfer of leaf rust resistance from Aegilops umbellulata to wheat. Brookhaven Symp. in Biol. 9:1-22.
- Ramage, R.T. 1965. Balanced tertiary trisomics for use in hybrid seed production. Crop Sci. 5:177-178.
- Sigurbjornsson, B. 1971. Induced mutations in plants. Scientific American 224:86-95.
- Gardner, C.O. 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. Crop Sci. 1:241-245.

XII. MEJORAMIENTO POR IDEOTIPO

- A. Concepto de ideotipo
1. Es una planta ideal o modelo tal como la percibe un investigador.
 2. Se asume que no está disponible como cultivar
 - a. La combinación de genes aún en los mejores cultivares adaptados son en algunas forma una muestra al azar de la variación posible.
 - b. La presión de selección ha actuado en lo que está disponible no en las mejores combinaciones posibles.
 3. No hay ideotipo universal para todos los cultivos
 - a. Cada cultivo es único y pueden haber diferentes sistemas de producción que requieren diferentes ideotipos dentro de cada cultivo.
- B. El procedimiento para obtener ideotipos vs. hibridación y selección convencional
1. "Convencional" implica lo mejor disponible en vez de lo mejor posible.
 2. Desarrollo de ideotipos implica la mejora de un carácter (i.e. rendimiento) mediante los caracteres específicos que contribuyen a la expresión óptima de ese carácter.
 - a. Meta a largo plazo - describir un ideotipo con alto potencial de rendimiento, y entonces trabajar hacia la construcción de esa planta ideal.
- C. Estrategia usada en investigación de ideotipo de cebada (U. de Minnesota)
1. Selección inicial de los caracteres de estudio
 - a. Anticipar el impacto de cada carácter en las relaciones rendimiento - carácter.
 - b. Rango de diversidad genética disponible.
 - c. Facilidad de manipuleo del carácter.
 2. Busca de diversidad genética para cada carácter
 - a. Entender la variación para cada carácter.

3. Herencia, técnicas y estudios de procedimiento para cada carácter
 - a. Necesario para optimizar la selección.
4. Incorporación de la diversidad genética de un carácter dentro de un "buen" antecedente genético.
 - a. Fuentes de variación genética son frecuentemente halladas en padres exóticos.
 - b. Tiempo necesario para transferirlo en antecedentes apropiados.
5. Identificar la contribución que cada carácter hace en el rendimiento
 - a. Es el carácter promotor de rendimiento?
 - b. Identificar el fenotipo óptimo según el ambiente(s)
 - Posiblemente usar varios antecedentes genéticos
 - Interacción genotipo x ambiente
 - Posiblemente nuevas prácticas culturales o modificadas

D. Relaciones entre caracteres

1. Rendimiento y otros caracteres similares son el producto de un juego complejo de procesos genéticamente controlados los cuales interactúan y son modificados por factores no-genéticos.
2. La variable dependiente (rendimiento) es una función de los componentes de rendimiento.
 - a. Los componentes pueden ser tan complejos como el carácter final.
 - b. Qué tan heredable es cada componente y si es genéticamente correlacionado con el carácter final?
3. Compensación de componentes
 - a. En algunos casos, conforme un componente se incrementa otros muestran la correspondiente reducción. Entonces la cantidad del producto final (i.e. rendimiento), es esencialmente la misma.
4. Relaciones alométricas - el crecimiento relativo de una parte o aquellas del organismo completo.
 - a. Organos que se desarrollan temprano frecuentemente tienen un efecto marcado en aquellos que se producen después

- Cada uno puede ser afectado por diferentes estreses ambientales y por diferentes sistemas genéticos.
- Proliferación de macollos - proceso de desarrollo temprano a nivel de órgano.
- Desarrollo secuencial de órganos sobre la superficie de el meristema del tallo:
 - . Establecimiento del tallo principal
 - . Proliferación de los primordios de macollos
 - . Desarrollo de hojas, tallos y primordio floral

5. Balance entre caracteres

- a. Relaciones fuente/almacén.
- b. Leguminosas de grano - características estructurales relacionadas a rendimiento pertenecen a tres patrones de desarrollo.

- Tamaño o peso: tamaño de semilla, tamaño de vaina, longitud de vaina.
- Número: nudos por planta, ramas por planta, vainas por planta.
- Arquitectura: número de nudos por planta, número de internudos largos, promedio de longitud de internudos.

E. Métodos para identificar caracteres importantes

1. Análisis de coeficientes por senderos - Sewell Wright

- a. Establece relaciones de causa y efecto entre componentes individuales, cada componente con el carácter principal, y factores no-genéticos con los componentes y el carácter principal.

2. Regresión múltiple - similar al anterior en varios aspectos

- a. La regresión establece una relación de causa y efecto, i.e. rendimiento es dependiente de tamaño de semilla, número de semillas/espiga y número de macollos.
- b. La regresión múltiple permite preguntar cuánto de la variación en rendimiento es explicada por la variación en tamaño de semilla, tamaño de semilla + número de semillas, tamaño de semilla + número de semilla + número de macollos, etc.

3. Análisis de factores - (usado por W. Adams)

- a. Sistema analítico usado para identificar factores de crecimiento y morfológicos relacionados a rendimiento, y en los que patrones (grupos) de caracteres son relacionados a uno o más factores.

- Datos colectados en un gran grupo de variables.
- Estos son reducidos a un número más pequeño de factores (basados en el agrupamiento de caracteres), i.e. factores de tamaño, número y de estructura.
- Los factores principales reúnen los patrones básicos de influencia en el juego de datos.
- Una proporción de la variabilidad total puede ser identificada para cada factor.
- Basada en correlaciones entre variables con el factor se asignan significados biológicos a cada factor.

Referencias

- Donald, C. M. 1968. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17:385-403.
- Adams, M. W. 1973. Plant architecture and physiological efficiency in the field bean. In: Potential of Field Beans and other Food Legumes in Latin America. CIAT Series Services No. 2E: 266-278.

XIII. INTERACCION GENOTIPO X AMBIENTE

- A. Algunas interacciones genotipo x ambiente (Allard y Bradshaw, 1964).
1. Genotipo G1 mejor que G2:
 - a. Tipo 1 - no interacción.
 - b. Tipo 2 - cambios en magnitud.
 - c. Tipo 3 - cambios en magnitud y dirección.
 2. Genotipo G1 mejor que G2 sólo en algunos ambientes:
 - a. Tipo 4 - un genotipo incrementa y otro decrece (cambio en magnitud y dirección).
 - b. Tipo 5 - cambios como en el tipo 4.
 - c. Tipo 6 - cambios en magnitud.
- B. Detección de interacciones genotipo x ambiente
1. Comportamiento diferencial de cultivares.
 2. Descriptiva - análisis de varianza cuando un grupo de genotipos se cultivan en varias localidades por varios años.
- C. Posibles causas de interacciones genotipo x ambiente
1. Muchos caracteres de interés son el producto final de varias reacciones bioquímicas complejas.
 2. Cómo es la regulación de la acción de gene en plantas?
- Efectos de factores ambientales en la expresión de genes.
 3. Factores ambientales afectan diferentes combinaciones de genes en diferentes formas.
- D. Procedimientos para entender relaciones de causa y efecto
1. Eficiencia y estabilidad de los procesos bioquímicos.
 2. Estudiar componentes en vez de caracteres complejos.
- E. Tipos de factores ambientales
1. Predecibles - características del ambiente que fluctúan de una manera sistemática o que son atribuibles al hombre.
 - a. Longitud del día, época de siembra, densidad de siembra, etc.

2. Impredecibles - características del ambiente que asumen un patrón de ocurrencia al azar.
 - a. Fluctuaciones del clima, variaciones en prácticas agronómicas debido a tecnología inadecuada, etc.

F. Trabajar con factores ambientales predecibles

1. Posible control de fluctuaciones ambientales.
2. Desarrollo de variedades apropiadas a situaciones ambientales especiales, mediante mejoramiento y selección.
 - a. Selección bajo condiciones lo más cercanas posibles a aquellas en las cuales la variedad será cultivada.
 - b. Esta posibilidad frecuentemente depende de el tipo de cultivo con el cual se está trabajando.

G. Trabajar con factores ambientales impredecibles

1. Estos son usualmente los tipos genotipo x año o genotipo x localidad.
2. Las pruebas para medir el valor genotípico necesitan ser conducidas por varios años y en varias localidades representativas del área de cultivo.
 - a. Precisión de un año o localidad cualquiera puede ser innecesaria.
3. Pruebas durante etapas tempranas vs. tardías de selección.
4. Producir genotipos que sean estables a las fluctuaciones ambientales.
 - a. Estabilidad individual vs. estabilidad poblacional.
 - b. Estabilidad puede ser una característica de genotipos específicos y también de heterocigocidad, particularmente en especies de polinización cruzada.
 - c. En especies de autofecundación, la estabilidad puede ser una función del genotipo y no necesariamente relacionada con heterocigocidad.
5. Estabilidad poblacional
 - a. Comportamiento de líneas puras cultivadas individualmente o en mezclas.
 - b. Comparaciones de cruzas simples, cruzas dobles y sintéticos en ambientes óptimos y con estrés.

Referencias

Allard, R.W. y A.D. Bradshaw. 1964. Implications of genotype-environment interactions in applied plant breeding. Crop Sci. 4:503-508.

Brim, C.A. y W.M. Schultz. 1968. Inter-genotypic competition in soybeans. II. Predicted and observed performance of multiline mixtures. Crop Sci. 8:735-739.

XIV. CARACTERES DE HERENCIA CUANTITATIVA

A. Caracteres cuantitativos (o métricos)

1. Caracteres cuantitativos de importancia - ejemplos
 - a. Rendimiento y componentes de rendimiento.
 - b. Estatura de planta.
 - c. Composición química, p.e. proteínas en la semilla.
 - d. Días a floración.
 - e. Resistencia de campo u horizontal (no-específica).
2. Son caracteres que exhiben variación continua en vez de clases fenotípicas discretas.
 - a. El estudio de estos caracteres dependen de mediciones en vez de ubicar individuos en una clase discreta.
 - b. Promedios y varianzas de poblaciones son usados para describir la herencia cuantitativa. Estas estadísticas son posteriormente usadas, con frecuencia, en correlaciones, covarianzas y regresiones entre familias e individuos relacionados para describir el comportamiento de un carácter dado.

B. Comparaciones entre caracteres cuantitativos vs. cualitativos

1. Dos propiedades que son características de genes nucleares:
 - a. Segregación
 - b. Ligamiento
2. La distinción entre genes concernientes con caracteres Mendelianos y aquellos que controlan caracteres métricos recae en la magnitud de sus efectos individuales en relación a otras fuentes de variación.
3. Algunos caracteres son tratados como cuantitativos aunque ellos pueden mostrar variación discontinua.

Ejemplos: número de mazorcas-maíz
 número de macollos
 número de pétalos
 tamaño de camada - algunos animales

- a. Para determinar si un caracter es cuantitativo o cualitativo:
 - Al hacer clasificaciones podemos ubicar individuos de un genotipo particular en la misma clase?
 - si-cualitativo
 - no-cuantitativo

- Este criterio no implica que cuando hacemos clasificaciones fenotípicas, siempre seremos capaces de ubicar diferentes genotipos dentro de clases fenotípicas separadas, i.e. en el caso de dominancia completa.

C. Base de la herencia cuantitativa

1. Control poligénico - algunos caracteres pueden exhibir una distribución continua debido a la segregación de muchos genes, cada uno de los cuales tiene un efecto acumulativo el cual es pequeño en relación a la variación total.
 - a. Heredabilidad puede ser cualquier magnitud entre 0-1.
 - b. Los efectos de sustitución alélica en cada locus segregante es indistinguible.
 - c. Fenotipos similares pueden ser exhibidos por una variedad de genotipos.
2. Controlado por pocos genes, cada uno de los cuales puede o no tener efectos iguales, y en los que existe simultáneamente una gran porción de variación no-genética.
3. La naturaleza de los poligenes
 - a. Son los poligenes modificadores de genes mayores?
 - b. Son los poligenes diferentes a genes mayores?
 - c. Una posible definición (Thompson y Thoday, 1974):

" Un locus poligénico es un locus genético compuesto de uno o más genes estrechamente ligados en el cual las sustituciones alélicas contribuyen a la varianza de un carácter específico".

4. Evidencia para el número de genes controlando un carácter cuantitativo

- a. La distribución (varianza) de la F2 relativa a la parental, y promedios y varianzas de la F1:

$$N = \frac{(\overline{PF} - \overline{PM})^2}{8 (\sigma^2_{F2} - \sigma^2_{F1})}$$

\overline{PF} = padre femenino (\bar{X})
 \overline{PM} = padre masculino (\bar{X})
 σ^2_{F2} = varianza F2
 σ^2_{F1} = varianza F1

- b. Longitud de la respuesta continua a selección direccional
- c. Identificación y localización de genes específicos y la determinación de sus efectos en antecedentes isogénicos.

- Uso de sustitución de cromosomas.

- Método de retrocruza/autofecundación (Wherhahn y Allard, 1965).

5. Segregación característica de caracteres mostrando variación continua (de la cruce entre 2 padres homocigotas)
- a. Herencia de longitud de corola en *Nicotiana longiflora* (East, 1915)
- La variabilidad de la población F1 es comparable en magnitud a aquellas entre las dos poblaciones parentales.
 - La generación F2 es más variable que la de los progenitores o la generación F1.
 - A menos que la heredabilidad sea muy baja, los individuos de varias partes de la curva de distribución de la población F2 deben producir progenies F3 que tengan valores promedios muy diferentes.
 - Diferentes F2 producen progenies F3 con diferente variabilidad. Estas progenies F3 pueden ser tan variables como la F2 pero no pueden excederla en términos de variabilidad genética.
 - En generaciones más tardías (F3, F4, etc.) la variabilidad de una familia puede ser la misma o menor que la de la familia de la cual proviene, pero no más grande.
- D. Suposiciones bajo la mayoría de estudios genéticos
1. Organismos diploides normales.
 2. Dos alelos por locus.
 3. Carácter es controlado por muchos genes.
 4. Efecto de genes individuales es pequeño en relación a la variabilidad total.
 5. Efecto de genes son iguales y acumulativos.
 6. Epistasis es descartable.
 7. Modelos de uno o dos genes son usualmente desarrollados y los resultados se adicionan sobre n loci para producir herencia cuantitativa.

Referencias

- Thompson, J.N., y J.M. Thoday. 1974. A definition and standard nomenclature for "polygenic loci". *Heredity* 33: 430-437.
- Thoday, J.M. y J.N. Thompson, Jr. 1976. The number of segregating genes implied by continuous variation. *Genetica* 46: 335-344.
- Mather, K. and J.L. Jinks. 1971. *Biometrical Genetics*. Cornell Univ. Press, New York.

XV. ESTIMACION DE PARAMETROS GENETICOS

- A. Varianza fenotípica - es la variación total observada entre individuos de una población.
- B. Varianza genotípica (genética) - la porción de la variación total que es causada por variación en la constitución genética de los individuos de una población.
1. Puede ser dividida en componentes de la varianza genética: varianza aditiva, varianza dominante y varianza epistática.
- C. Modelo

Genotipos	A m b i e n t e s				Promedio
	1	2...	j...	m	
1	F11	F12	F1j	F1m	G1
2	F21	F22	F2j	F2m	G2
•	•	•	•	•	•
•	•	•	•	•	•
•	•	•	•	•	•
i	Fi1	Fi2	Fij	Fim	Gi
•	•	•	•	•	•
•	•	•	•	•	•
•	•	•	•	•	•
n	Fn1	Fn2	Fnj	Fnm	Gn
Promedio	A1	A2	... Aj	... Am	u

1. Valor genotípico (G_i) - promedio de la expresión fenotípica de un genotipo promediado sobre los ambientes de un genotipo.
2. Efecto genotípico ($g = G_i - u$) - la desviación de un valor genotípico de el promedio.
3. Valor ambiental (A_j) - el promedio de expresión fenotípica de un ambiente promediado sobre todos los genotipos de un ambiente.
4. Efecto ambiental ($a_j = A_j - u$)
5. Estimación de la varianza fenotípica

$$F_{ij} = u + (G_i - u) + (A_j - u) + (F_{ij} - G_i - A_j + u)$$

$$F_{ij} = u + g_i + a_j + (g a)_{ij}$$

donde $(ga)_{ij}$ - el efecto de la interacción genotipo x ambiente, es decir el efecto específico del genotipo i^{vo} en el ambiente j^{vo} .

$(ga)_{ij}$ - puede presentarse si algunos genotipos se comportan relativamente mejor en algunos ambientes y relativamente peor en otros ambientes.

6. Identificación y medida de los componentes de la varianza

Ejemplo (estimación de la varianza genotípica)

g genotipos homocigotas cultivados en
 l localidades
 a años
 r repeticiones

<u>Variación</u>	<u>G_l</u>	<u>CM</u>	<u>CM Esperado</u>
localidad	1-1		
año	a-1		
año x loc.	(a-1)(1-1)		
repetición	(a)rl(r-1)		
genotipo	(g-1)	M _g	$\sigma^2_1 + r\sigma^2_{gal} + ra\sigma^2_{gl} + rl\sigma^2 + \sigma^2_{ga} + r\sigma^2_g$
geno x loc.	(g-1)(1-1)	M _{gl}	$\sigma^2_1 + r\sigma^2_{gal} + ra\sigma^2_{gl}$
geno x año	(g-1)(a-1)	M _{ga}	$\sigma^2_1 + r\sigma^2_{gal} + rl\sigma^2_{ga}$
g x a x l	(g-1)(1-1)(a-1)	M _{gla}	$\sigma^2_1 + r\sigma^2_{gal}$
Error	gla(r-1)	M _e	σ^2_1

$$\sigma^2_e = M_e$$

$$\sigma^2_{gla} = (M_{gla} - M_e) / r$$

$$\sigma^2_{ga} = (M_{ga} - M_{gla}) / rl$$

$$\sigma^2_{gl} = (M_{gl} - M_{gla}) / ra$$

$$\sigma^2_g = (M_g - M_{ga} - M_{gl} + M_{gla}) / rla$$

D. Incremento de la varianza fenotípica

1. Aumento del rango de ambientes muestreados.
2. Aumento del número de genotipos y/o frecuencia de cada uno.

E. Incremento de la varianza genotípica

1. Mutación (natural o inducida).
2. Recombinación genética.
3. Manipulación de la frecuencia de genes en el inicio.

F. División de la varianza genética en componentes

1. El efecto aditivo en un gene (locus) es el efecto promedio de sustituir B por b. Esto es igual al promedio de la diferencia de $V(BB)-V(Bb)$ y de $V(Bb)-V(bb)$, donde $V(BB)$ = valor genotípico de BB.
2. Si: $V(BB)=6$, $V(Bb)=4$, $V(bb)=2$, no hay dominancia y el efecto aditivo no es afectado por la frecuencia de genes.
3. Si: $V(BB)=6$, $V(Bb)=5$, $V(bb)=2$, entonces el efecto aditivo es afectado por la frecuencia de genes.
 - a. En una población de apareamiento al azar en equilibrio H-W, tenemos:

$$p^2(BB)+2pq(Bb)+q^2(bb), \text{ donde} \\ p = \text{frecuencia de B y } q = \text{frecuencia de b}$$

- b. Así mismo, en una población de apareamiento al azar la frecuencia de $V(BB)-V(Bb)=p$, y la frecuencia de $V(Bb)-V(bb)=q$
 - c. Entonces el efecto aditivo en el locus B es determinado por la frecuencia de genes y el efecto de sustituir B por b.
4. La varianza genética aditiva de un locus es definida por Falconer como $2pq$ (efecto aditivo)².
5. La varianza aditiva total en una población es igual a la suma de la varianza genética en cada locus.
6. La varianza dominante es a varianza dentro de un locus (i) que queda después de sustraer la varianza aditiva de la varianza total.

$$i\sigma^2D = i\sigma^2T - i\sigma^2A$$

G. Estimación de los componentes de varianza aditiva y dominante usando generaciones segregantes

$$\sigma^2_e = \sigma^2_{F1} = \sigma^2_{P1} = \sigma^2_{P2} \text{ (varianza del error)}$$

$$\sigma^2_{F2} = \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_e = \sigma^2_T \text{ (varianza total o fenotípica)} = \sigma^2_F$$

$$\sigma^2_{R1P1} = 1/2 \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_e$$

$$\sigma^2_{R1P2} = 1/2 \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_e$$

$$2\sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{R1P1} + \sigma^2_{R1P2}) = \text{estimado de la varianza genética aditiva.}$$

donde:

σ^2_A = porción aditiva de la varianza genética total.

σ^2_D = porción dominante de la varianza genética total.

$$Y: \frac{\sigma^2_G}{\sigma^2_T} = \frac{\sigma^2_{F2} - \sqrt{\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2}}}{\sigma^2_{F2}} = \text{Heredabilidad en sentido amplio (HSA).}$$

$$\frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_T} = \frac{2\sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{R1P1} + \sigma^2_{R1P2})}{\sigma^2_{F2}} = \text{Heredabilidad en sentido estrecho (HSE).}$$

Referencias

Falconer, D.E. 1960. Introduction to quantitative genetics. The Ronald Press. N.Y.

Dudley, J.W. and R.H. Moll. 1969. Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variances in plant breeding. Crop Sci. 9:257-261.

XVI. HEREDABILIDAD

A. Heredabilidad expresa la proporción de la varianza total que es debida a la varianza genética. Heredabilidad determina el grado de semejanza entre parientes.

1. Un uso importante de la heredabilidad es su rol predictivo, i.e. expresa la veracidad del valor fenotípico del progenitor como una guía de su valor para el mejoramiento, y la probable superioridad de la descendencia.

B. Heredabilidad en el sentido amplio - es la relación de la varianza genética total y la varianza fenotípica.

1. De el ejemplo de la clase anterior:

$$H = \frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_g + \sigma^2_{ga} + \sigma^2_{gl} + \sigma^2_{gla} + \sigma^2_e} = \frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_F}$$

2. Esto toma en cuenta el hecho de que ciertas interacciones genotipo x ambiente pueden ser de una magnitud significativa. Estas pueden ser separadas de la varianza genotípica.

3. Si el experimento es conducido en un solo año y una localidad, podemos obtener el cuadrado medio esperado para genotipos como sigue:

$$\sigma^2_e + r(\sigma^2_{gal} + \sigma^2_{ga} + \sigma^2_{gl} + \sigma^2_g)$$

En otras palabras, la σ^2_g es inflada siempre y cuando los otros tres componentes sean biológicamente significativos.

En la práctica, ésto significa que la ganancia genética realizada debido a selección es menor que la ganancia esperada.

C. Heredabilidad en el sentido estrecho - es la relación de la varianza genética aditiva y la varianza fenotípica.

1. Del ejemplo anterior:

$$H = \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_F}; \quad \sigma^2_F = \sigma^2_{F2}$$

D. Regresión de los valores de los descendientes en los de los progenitores

1. Descendencia y 1 progenitor:

$$b = 1/2 \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_F} = 1/2 H$$

2. Progenitor y promedio de su progenie:

$$b_{F3.F2} = \frac{\sigma^2 A + 1/2 \sigma^2 D}{\sigma^2 F} = H$$

Hay parcialidad debido a la contribución de $1/2 \sigma^2 D$, si esta está presente.

- E. Dónde son usados los estimados de heredabilidad

1. Predicción de la ganancia genética por selección (G_S)

$$G_S = k(\sigma F)(H) = k(\sigma F) \frac{\sigma^2 G}{\sigma^2 F}; \quad H \text{ sentido amplio}$$

$$= k(\sigma F) \frac{\sigma^2 A}{\sigma^2 F}; \quad H \text{ sentido estrecho}$$

k = diferencial de selección (proporción de individuos seleccionados).

σF = raíz cuadrada de la varianza fenotípica de la población.

- F. Estimación de la heredabilidad realizada basada en la respuesta a selección

1. $G_S = k(\sigma F)(H); \quad H = \frac{G_S}{k(\sigma F)}$

donde $G_S = \bar{X}_s - \bar{X}_{ns}$; i.e. diferencia de promedios de poblaciones seleccionadas y no seleccionadas, respectivamente.

2. La estimación de la heredabilidad de la respuesta a varias generaciones de selección, puede pensarse como la regresión de la ganancia por selección (G_S) en la selección diferencial acumulada ($k \sigma F$).

G. Heredabilidad basada en semejanza genotípica entre parientes
(Falconer, 1960; otras referencias):

<u>Parientes</u>	<u>Covarianza</u>	<u>Regresión(b) o correlación(r)</u> <u>Componente varianza</u>	<u>Heredabilidad</u>
Descendencia y un padre	$Cov=1/2 \sigma^2A$	$b=1/2 \frac{\sigma^2A}{\sigma^2F}$	$= 1/2 H$
Descendencia y X de padres	$Cov=1/2 \sigma^2A$	$b=\frac{1/2 \sigma^2A}{1/2 \sigma^2F} = \frac{\sigma^2A}{\sigma^2F}$	$= H$
Medio hermanos	$Cov=1/4 \sigma^2A$	$r=1/4 \frac{\sigma^2A}{\sigma^2F}$	$= 1/4 H$
Hermanos completos	$Cov=1/2 \sigma^2A+1/4 \sigma^2D+\sigma^2e$	$r=\frac{1/2 \sigma^2A+1/4 \sigma^2D+\sigma^2e}{\sigma^2F}$	$\Rightarrow 1/2 H$

H. Otra información importante

1. Heredabilidad:

0-0.3	baja
0.3-0.5	intermedia
0.6-1.0	alta
2. Para obtener un buen estimado de los componentes de la varianza genética se necesita poblaciones grandes, p.e. 100-150 F2 y 50-75 retrocruzas.
3. Magnitud de las varianzas:
 - a. Especies de autopolinización - la varianza dominante es menos significativa que la aditiva, porque la población tiende hacia la homocigocidad.
 - b. Especies de polinización cruzada - la varianza dominante es más importante por la importancia de la heterocigocidad de estas especies.

Referencias

- Cahaner, A. y J. Hillel. 1980 Estimating heritability and genetic correlation between traits from generations F2 and F3 of self-fertilizing species: a comparison of three methods. Theor. Appl. Genet. 58: 33-38.
- Hanson, W.D. 1963. Heredabilidad. In: W.D. Hanson y H.F. Robinson (eds). Statistical Genetics and Plant Breeding. Publ. No. 982, Nat. Acad. Sci. Res. Council, Washington, D.C. p. 125-135.

XVII. RESPUESTA A SELECCION

A. Principios de selección

1. Selección puede ser en base a:
 - a. Un solo carácter.
 - b. Caracteres múltiples.
2. Selección puede basarse en:
 - a. Comportamiento o mérito individual.
 - b. Comportamiento de progenies.
3. Una prueba de progenie puede ser usada para determinar:
 - a. Un genotipo parental o su valor para mejoramiento.
 - b. Habilidad combinatoria parental.
4. La selección puede ser en:
 - a. Generaciones tempranas.
 - b. Generaciones avanzadas.
5. Se puede practicar:
 - a. Un solo ciclo de selección.
 - b. Selección recurrente.

B. La ecuación de ganancia por selección

$$G_S = k (\sigma_F) (H)$$

1. Ganancia por selección es determinada mediante
 - a. La intensidad de selección- k.
 - b. La variabilidad fenotípica total en la población- σ_F .
 - c. La heredabilidad, o la proporción de la variación total debida a diferencias genotípicas- H.
2. Ganancia por selección es una medida de el comportamiento superior al promedio de la población.
 - a. Por lo tanto es también importante identificar poblaciones superiores en las cuales empezar la selección.

C. Determinación de la ganancia

1. Cuánta ganancia ha sido obtenida?
 - a. Por ciclo de selección
 - b. Por año
 - c.Cuál es la ganancia a corto plazo deseada?

- d. Cuál es la ganancia a largo plazo deseada?
 e. Si vemos un límite (meseta) de selección, es este debido a:

- Fijación genética
- Límites fisiológicos

2. Cuáles son las poblaciones controles más apropiados contra la cual se mide la ganancia?
 3. Tasa de respuesta para:
 a. El carácter primario
 b. Caracteres correlacionados

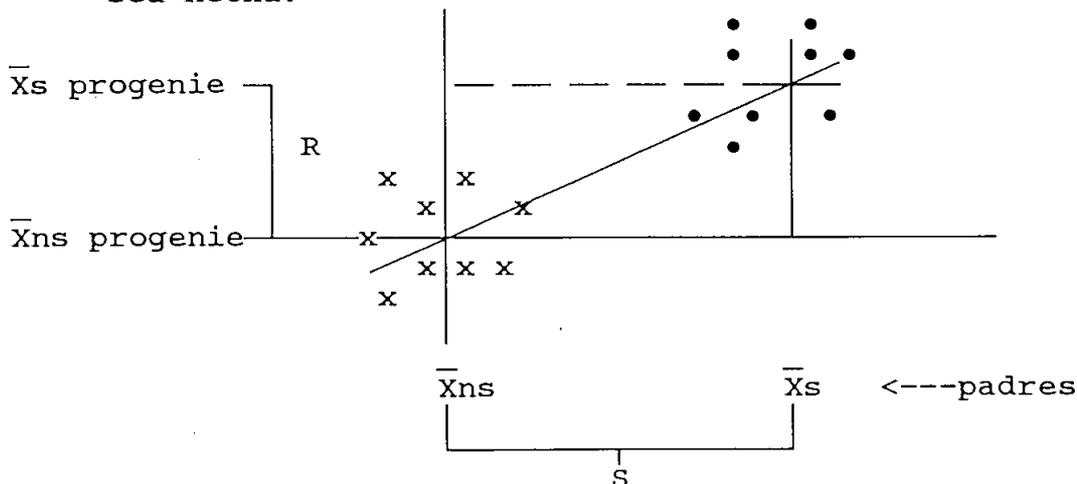
D. Respuesta a selección - es el cambio de la media de la población que se produce como resultado de la selección.

1. Respuesta (R) - la diferencia entre el valor fenotípico promedio de la descendencia de los padres seleccionados (\bar{X}_s) y la descendencia de toda la población parental antes de la selección (\bar{X}_{ns}).

$$R = \bar{X}_s \text{ progenie} - \bar{X}_{ns} \text{ progenie}$$

E. Selección diferencial - la medida de la intensidad de selección aplicada, o la superioridad promedio de los padres seleccionados.

1. Selección diferencial (S) - el valor fenotípico promedio de los individuos seleccionados como padres expresado como la desviación del valor fenotípico promedio de todos los individuos de la generación parental, antes que la selección sea hecha.



- a. La pendiente representa la regresión de la descendencia en el valor parental (media de los padres) - bdp

- b. El origen representa el promedio de la población de los dos padres y la descendencia.
 - c. La cruz es el valor promedio de los padres seleccionados y su progenie y ésta cae en la línea de regresión.
 - d. Así el coeficiente de regresión de la descendencia en los padres (bdp) = R/S , y $R = bdp.S$
3. Desde que la regresión padres/descendencia es una medida de la heredabilidad, entonces:

$$R = (H)S$$

F. Predicción de la respuesta a selección

- 1. La magnitud de la selección diferencial ($k \sigma_F$) depende de:
 - a. La proporción de la población incluida entre el grupo seleccionado, e. 20%, 50%, etc.- k .
 - b. La desviación estándar fenotípica del carácter, i.e, una medida de la variabilidad- σ_F .

σ_F es una propiedad de el carácter y la población y establece las unidades en la que la respuesta deberá ser medida, i.e. g, cm, etc.

- c. Ambos R y S pueden ser generalizados si cada uno es dividido por la desviación estándar fenotípica, i.e. R/σ_F y S/σ_F , así se tiene que:

R/σ_F , es la medida generalizada de la respuesta al comparar diferentes caracteres y diferentes poblaciones.

S/σ_F , es llamada la selección diferencial estandarizada, simbolizada por i ó k , con la cual se comparan diferentes métodos de selección.

- d. Entonces: $\frac{R}{\sigma_F} = \frac{S}{\sigma_F} (H)$ y $R = i \sigma_F(H) = k \sigma_F(H)$

i ó k depende solamente de la proporción de la población seleccionada, y si la población es normal puede ser determinada de tablas de las propiedades de la distribución normal.

- e. Con los estimados de heredabilidad, la varianza fenotípica de la población y la proporción seleccionada, podemos predecir la cantidad de ganancia esperada.

$$Gs = k \sigma_F(H)$$

G. Uso de la ecuación para estimar heredabilidad realizada

1. Para estimar heredabilidad realizada, los promedios de generaciones son comparados con la selección diferencial acumulada.
2. Una línea de regresión es trazada de los puntos y la pendiente de esta línea mide el valor promedio de R/S.

H. Dónde y cuándo seleccionar - efecto de autogamia en la población

1. Cuando una población está sujeta a autofecundación es conducida a su fraccionamiento en una serie de líneas.
2. Más adelante, dentro de cada línea, hay una tendencia hacia la fijación de uno u otro de los alelos segregantes, con la correspondiente reducción de la varianza genética aditiva. Esto pasa con todos los alelos segregantes, ya sea que haya o no selección contra el alelo.
3. Sin embargo, considerando toda la población, y asumiendo que ninguna línea es descartada (lo cual no es posible en la práctica), la frecuencia de los alelos permanecerá la misma; y asumiendo la acción de gene completamente aditiva, la varianza genética total de la población se incrementa a un límite del doble de la cantidad que estaba presente originalmente.
4. Si decimos que la variabilidad genética dentro de las líneas decrece pero la variabilidad genética total aumenta, entonces tiene que haber un aumento correspondiente en la variabilidad genética entre líneas.
5. Más adelante en adición a estas cosas, observamos depresión endogámica.

<u>Total</u>	<u>Entre</u>	<u>Dentro</u>
$(1+F) \sigma^2G$	$2F \sigma^2G$	$(1-F) \sigma^2G$

I. Consideraciones en tamaño de población durante selección

1. Poblaciones extremadamente pequeñas en especies de polinización abierta.
2. Selección de familias e individuos en especies de autopolinización.

Referencias

- Bliss, F.A. y C.E. Gates. 1988. Directional selection in simulated populations of self-pollinated plants. Aust. J. Biol. Sci. 21: 706-719.
- Byth, E.D., C.R. Weber y B.E. Caldwell. 1969. Correlated truncation selection for field in soybeans. Crop Sci. 9:699-702.
- Eagles, H.A. y K.J. Frey. 1974. Expected and actual gains in economic value of oat lines from five selection methods. Crop Sci. 14: 861-864.

XVIII. SELECCION SIMULTANEA POR VARIOS CARACTERES

A. Relaciones entre caracteres

1. Correlaciones positivas o negativas.
2. Sin correlación.

B. Procedimientos si no existen correlaciones

1. Selección puente - Seleccionar un solo carácter durante un período de tiempo hasta que se encuentre a un nivel satisfactorio, entonces mejorar un segundo carácter, etc. Probablemente el menos eficiente.
2. Selección independiente - Seleccionar sólo aquellos individuos que exceden un nivel mínimo establecido para cada carácter. Más eficiente que el anterior.
 - a. Seleccionar el 10% superior para peso de grano y el 10% superior para número de mazorcas.
 - b. Si estos caracteres son independientes, estaremos seleccionando el 1% superior de la población que posee ambos caracteres por encima del nivel deseado.
 - c. Si muchos caracteres llegan a considerarse, es obvio que poblaciones muy grandes son necesarias si se desea conducirlo completamente.
3. Índice de selección - Varios caracteres son considerados, cada uno es calificado de acuerdo a su importancia y a cada individuo (o línea) se le asigna un puntaje total. La selección es basada en el puntaje total.
 - a. Aquí se espera maximizar la correlación entre la puntuación total (índice) y el valor genotípico.
 - b. En la práctica es probable que pocos programas usen esto completamente, pero ya sea si realmente cuantificamos un índice de selección o no, probablemente lo estamos usando subconscientemente cuando practicamos selección visual.
 - c. Con computadoras, el uso del índice de selección puede ser más práctico.

Referencias

- Bythe, D.E., Caldwell y C.R. Weber. 1969. Specific and non-specific index selection in soybeans, Glycine max L. (Merrill). Crop Sci. 9:702-705.
- Miller, J.E. y W.R. Fehr. 1979. Direct and indirect recurrent selection for protein in soybeans. Crop Sci. 19:101-106.

XIX. SELECCION MASAL

- A. El término selección masal ha sido aplicado a ciertos procedimientos usados en especies de autopolinización y de polinización cruzada.
1. Aunque pueden existir similitudes, las consecuencias en especies de autopolinización en oposición a las de polinización cruzada usualmente son diferentes.
 2. Autopolinización - Selecciones de plantas individuales son usadas ampliamente para establecer variedades.
 3. Polinización cruzada - Plantas individuales son menos importantes a la variedad:
 - a. Segregación de individuos heterocigotas.
 - b. Efectos de endogamia en poblaciones pequeñas.
- B. Especies de autopolinización
1. Selección masal - Similar a selección de líneas puras, pero difiere en el número de líneas que se conservan.
 - a. Con selección masal la mayoría de líneas seleccionadas tienen la probabilidad de ser retenidas como una variedad mejorada.
 - b. Proporción de los más pobres descartados: 10-25%.
 - c. Permite al mejorador mejorar la variedad pero manteniendo sus características esenciales.
 - d. La variedad es varias (muchas) líneas puras.
 - e. Puede ser reselectionada cada 2-3 años.
 - f. Puede ser importante en mejorar variedades criollas.
 - g. Util en la producción de semilla pura.
- C. Especies de polinización cruzada - Selección masal u otro tipo similar de selección es usada ampliamente en oposición a selección de líneas puras.
1. Selección es basada en el fenotipo del padre - semilla.
 2. No hay control de la polinización.
 3. Plantas deseables son seleccionadas, y la semilla es cosechada y compuesta para producir la siguiente generación. Ninguna prueba de progenie es usada.

4. Como en las otras formas de selección, la meta es mejorar el promedio de la población mediante el incremento de la proporción de genotipos favorables en la población.
5. Selección masal ha sido efectiva en modificar caracteres que tienen una heredabilidad razonablemente alta.
6. Utilidad de la selección masal
 - a. Donde la sobre-dominancia no es de mayor importancia, la selección masal puede ser relativamente efectiva en alterar la frecuencia de genes.
 - b. Selección masal puede ser útil alterando la frecuencia de caracteres deseables en poblaciones segregantes previo a la autofecundación. Estas poblaciones pueden servir como fuentes de líneas puras para producir híbridos, sintéticos, etc., en trabajo posterior de mejoramiento.
7. Por muchos años se pensó que selección masal era inefectiva para mejorar caracteres con baja heredabilidad como rendimiento.
 - a. Inhabilidad para identificar genotipos superiores de la apariencia fenotípica de plantas individuales.
 - b. Polinización sin control - plantas seleccionadas son polinizadas con polen de padres buenos y malos.
 - c. Si la selección es muy estricta puede conducir a una población de tamaño reducido y consecuentemente a depresión endogámica.

D. Ejemplos de selección masal en cultivos de polinización cruzada

Selección a largo plazo (Illinois) por diferencias en aceite y proteína en maíz (Dudley, 1976)

1. Procedimiento

Segmento 1: Generaciones 0-9, selección basada en composición química, 20% de las mazorcas analizadas fueron seleccionadas. Cada material fue cultivado en campos separados y aislados.

Segmento 2: Generaciones 10-25. Se analizaron 120 mazorcas de cada material y se seleccionaron 24. Semilla de cada mazorca se sembró en surcos por mazorcas. Surcos alternados se despajonaron y 20 mazorcas de cada uno de los surcos con mayor rendimiento fueron analizados. Se seleccionaron 4 mazorcas por cada uno de estos surcos.

Segmento 3: Generaciones 26-52 (en IHP y ILP); generaciones 26-58 (en IHO y ILO). Doce mazorcas seleccionadas fueron divididas arbitrariamente en dos lotes (A y B) de 6 mazorcas. Semilla de cada lote fue unida en masa y sembrada en un

vivero. Panojas del lote A fueron polinizadas con una muestra de polen de 15-20 plantas del lote B, mientras que las panojas de B fueron polinizadas con polen A. Treinta mazorcas de cada lote fueron analizadas y 12 mazorcas de los extremos fueron guardadas.

Segmento 4: Generaciones 53-76 (en IHP y ILP); generaciones 59-76 (en IHO y ILO). Procedimiento fue el mismo como en el segmento 3.

2. Resultados

Respuesta a selección

Mantenimiento de la σ^2G - en la generación 65 los estimados de la σ^2G fueron significativos en todas las poblaciones para ambos, contenido de aceite y de proteína.

Ganancia promedio por generación y ganancia esperada al final de 65 generaciones

<u>Población</u>		<u>Ganancia por generación</u>	
		<u>Actual</u>	<u>Esperada</u>
IHO	(alto aceite)	.16	.13
ILO	(bajo aceite)	-.07	-.02
IHP	(alta proteína)	.22	.26
ILP	(baja proteína)	-.09	-.16

3. Heredabilidad realizada

Aceite:

<u>Segmento</u>	<u>IHO</u>	<u>RHO</u>	<u>ILO</u>	<u>RLO</u>
1	.32 + .10		.50 + .05	
2	.34 + .04		.23 + .03	
3	.11 + .01	.18 + .04	.10 + .01	.37 + .08
4	.12 + .02	.07 + .02	.15 + .04	.09 + .03

Proteína:

<u>Segmento</u>	<u>IHP</u>	<u>RHP</u>	<u>ILP</u>	<u>RLP</u>
1	.20 + .05		.18 + .04	
2	.08 + .02		.05 + .02	
3	.04 + .01		.17 + .01	
4	.15 + .01	.37 + .02	.07 + .02	.17 + .01

Referencias

- Gardner, D.O. 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. Crop Sci: 1:241-245.
- Dudley, J.W. 1977. 76 generations of selection for oil and protein percentage in maize. pp. 459-473. In: Pollack, E., O. Kempthorne and T.B. Bailey, Jr. (eds.) Proc. Int. Conf. Quant. Genet., Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
- Matzinger, D.F. y E.a. Wernsman, 1968. Four cycles of mass selection in a synthetic variety of an autogamous species Nicotiana tabacum L. Crop. Sci. 8:239-243.

XX. SELECCION DE LINEAS PURAS

- A. La base genética para la selección de líneas puras proviene de la teoría desarrollada por Johannsen.
1. En una especie de autopolinización natural, la población consistirá de un gran número de individuos homocigotas (o casi homocigotas), siempre y cuando no ocurra polinización cruzada (ya sea natural o artificial).
 2. Cada individuo probablemente será fenotípica y genotípicamente diferente (si varios caracteres son considerados o si un carácter es controlado por muchos genes).
 - a. Cada individuo puede ser caracterizado por el promedio de su progenie.
 3. La variabilidad ocurre entre individuos dentro de cada progenie, pero esta variabilidad es menor que la variabilidad entre individuos de la población original.
 - a. La variabilidad entre individuos dentro de cada progenie es casi enteramente debida a causas no-genéticas.
- B. La base de selección - en general, poca o no selección es practicada en poblaciones que son heterocigotas. La selección es atrasada hasta que los individuos son homocigotas en casi todos los loci.

Paso 1: Selección por caracteres altamente heredables puede ser practicada entre individuos. Un gran número de selecciones son usualmente hechas (resultando en una baja intensidad de selección) o simplemente se puede desear hacer selección contra aquellos individuos que muestran defectos que son obvios.

Paso 2: Progenies (familias) que resultan de cada individuo en la población inicial son cultivadas para su comparación y selección. La intensidad de selección, número de repeticiones, y número de localidades donde son cultivadas pueden ser bajos si un número grande de progenies deben ser manejadas.

Paso 3: Consiste de selección intensiva basada en ensayos replicados. Si estas líneas son consideradas para su liberación como variedades comerciales, las pruebas deben ser conducidas por 2-3 años.

Paso 2 y 3: Se consideran principalmente para caracteres cuantitativos y/o caracteres que poseen baja heredabilidad en plantas individuales.

C. Principales usos

1. Para hacer un uso rápido de diferencias genéticas valiosas que se encuentran presentes en variedades existentes que están compuestas por una mezcla de individuos homocigotas.
2. Para permitir que genes que controlan caracteres de baja heredabilidad lleguen a ser fijados antes de proceder a hacer selección en una población variable.
3. Para crear una estructura de familia en la que hay suficiente semilla que permita replicación en tiempo y espacio como una herramienta para ayudar en el proceso de selección.

D. Constitución del producto final

1. La variedad comercial que es liberada será en la forma de una sola línea pura (toda la progenie resultante de una sola planta) o de una combinación de individuos homocigotas derivados de varias plantas.
2. En este sentido se puede manipular la base genética en la población liberada.

XXI. SELECCION POR PEDIGRI (GENEALOGICA)

- A. Es usada primariamente en especies de autopolinización; sin embargo, muchos de los principios se aplican también para especies de polinización cruzada.
- B. El objetivo primario es usualmente el de combinar los genes deseables de 2 o más genotipos en una sola variedad sobresaliente.
- C. Procedimiento seguido en el método de pedigrí en mejoramiento de plantas
 - 1. Selección de padres - Es importante ya que determina el potencial del programa de mejoramiento por pedigrí. Algunos padres producen mejor descendencia que otros padres los cuales aparentemente son igualmente buenos.
 - 2. La variedad a ser producida generalmente reemplazará una variedad comercial establecida. Esto implica que debe ser mejor en algunos aspectos que la variedad más antigua.
 - 3. Generalmente, un padre (o progenitor) es uno que ha probado ser bien adaptado y aceptado. El otro padre usualmente complementa un defecto en el primero, y debe ser muy intenso en este carácter.
 - a. Ocasionalmente, la recombinación conduce a una progenie mejor que ambos padres (segregación transgresiva). Sin embargo, la mejor oportunidad de éxito recae en la selección de padres los cuales contienen las características de valor deseadas en la nueva variedad.
 - b. Se puede aumentar el número de padres si otros caracteres son deseados. Se puede tratar de incorporar todos los caracteres simultáneamente o agregar uno, perfeccionarlo y entonces agregar un segundo carácter.
 - 4. Cruza de los padres seleccionados - ésto dependerá de la planta en particular con la cual estamos trabajando.
 - a. El tamaño de la población F1 debe ser suficiente para dar una F2 razonablemente grande.
 - 5. Tipos superiores son seleccionados en generaciones sucesivas de segregación y un registro es mantenido de todas las relaciones padres-progenies.
 - a. Registro de pedigrí es simplemente una serie de notas que nos da las relaciones entre las familias que son crecidas.
 - b. En este registro se incluyen las características distintivas de cada una de las familias. Esto puede ser muy útil en decidir con cuál continuar o cuál eliminar.

- c. Esta toma de notas puede consumir tiempo y esfuerzo, por eso es probable que no haya razón para guardar registros en un número grande de caracteres. No guarde registro en aquellas familias destinadas a ser descartadas debido a defectos obvios.
 - d. En algunos casos todo lo que puede necesitarse es una designación de qué familias serán conservadas.
 - e. El pedigrí provee un registro de la relación precisa entre todas las plantas. Esto puede ser muy útil en evitar la selección de plantas estrechamente relacionadas cuyo valor es similar.
 - f. Esto no establece una ruta que pueda ser seguida en el desarrollo de una misma variedad mediante la repetición de la misma cruce.
6. La destreza con que la selección es practicada en las generaciones segregantes determina si el potencial del híbrido será obtenido. El juzgamiento preciso del valor requiere que el mejorador conozca el cultivo a fondo.
7. Se empieza la selección en la F2 donde los individuos son seleccionados como los que a juicio del mejorador producirán la mejor progenie.
- a. Se espera máxima segregación en la generación F2.
 - b. El tamaño de la F2 es influenciado por el número de líneas F3 que pueden ser manejadas. Probablemente por lo menos 50 líneas F3. La relación de individuos F3 a líneas F4 varía de 10:1 a 100:1. Conforme los padres sean más lejanamente relacionados, probablemente se deseará la relación más alta.
 - c. Esta es la primera oportunidad para selección, y se debería eliminar todas las plantas con genes mayores indeseables.
 - d. Plantas con alta intensidad de caracteres visibles deseados en la nueva variedad son seleccionadas.
8. En la generación F3, las diferencias entre familias empiezan a aparecer conforme muchos loci llegan a ser homocigotas. Existe todavía diferencias dentro de las líneas ya que aún existe cierta heterocigocidad.
- a. La selección debe ser por las mejores plantas en las mejores familias.
 - b. El tamaño de las familias F3 debe ser tal que podamos obtener una indicación general de los caracteres de la familia y aún todavía obtener una muestra de la heterocigocidad remanente. Un buen estimado sería alrededor de 30 plantas.
 - c. Raramente el número de plantas seleccionadas debe exceder el número de familias F3.

9. Empezando con la F4, la mayoría de loci llegan a ser homocigotas, así que la selección es hecha entre familias. Aquí eliminaríamos todo menos uno de los miembros de una familia provenientes de un solo ancestro, 1-2 generaciones atrás.
 - a. Se puede empezar a unir (bulk) ciertas selecciones dentro de familias. Primariamente para obtener suficiente semilla para pruebas comerciales de rendimiento.
 - b. En la F6 y F7 se hará una eliminación drástica de familias mediocres.
 - c. Después de que el número de líneas ha sido reducido, se empieza las determinaciones de calidad.
10. Liberación de variedades
 - a. Después que las líneas han sido observadas por defectos, calidad y pruebas de rendimiento.
 - b. Comúnmente, la liberación es hecha después de haber observado superioridad por 5 años (épocas), en 5 localidades de las áreas de impacto.
- D. Desventajas
 1. La principal es que la cantidad de material que el mejorador puede manejar es definitivamente limitada.

XXII. SELECCION POR PEDIGRI MODIFICADA

A. Base genética de este método

1. Sugerida primero por Goulden (1939).
2. Modificada por Brim (1966) para su uso en soya.

B. Procedimiento

1. Padres homocigotas se cruzan para producir la F1.
2. La F2 se produce por autofecundación o cruza fraternal de F1.
3. Una estructura de familia es creada empezando en la F3 y generaciones posteriores.
4. Una o dos semillas son conservadas en cada familia empezando con la F2, a ésto se debe el término de descendencia por semilla individual (DSI).
 - a. Guardar 2 semillas F3 de cada planta F2.
 - b. Crecer 2 plantas F3.
 - c. Guardar 2 semillas F4 de 1 de las 2 plantas F3.
 - d. Continuar usando DSI, hasta alcanzar un nivel deseado de homocigocidad.
5. Selección no es aplicada durante la endogamia (autofecundación).
6. Avances de la población puede ser hecha donde sea conveniente y tan rápido como sea posible, p.e., fuera de época, en invernadero, etc.
7. La población final está constituida de líneas de homocigocidad cercana que pueden ser probadas en el campo, laboratorio, invernadero, etc.
 - a. Replicación puede ser tan extensa como se necesite.
8. Selección de la mejor línea (genotipo) avanzada es basada en el comportamiento replicado de familias.
 - a. Las selecciones superiores pueden ser liberadas como cultivares nuevos mejorados o usados para futuros cruzamientos y selección.

C. Expectativas basadas en la teoría

1. Con sólo varianza genética aditiva (σ^2A) presente:
 - a. El promedio de la población F2 y la población de familias $F\alpha$ serán iguales.
 - b. En la $F\alpha$, la varianza genética será entre familias.
 - c. La magnitud de la $\sigma^2 A$ entre familias será dos veces que la σ^2A entre individuos F2.

2. Si está presente, la varianza dominante (σ^2D) inflará los promedios y varianzas de la F2 y generaciones tempranas, y reducirá la ganancia por selección si líneas puras están siendo seleccionadas.
 3. La eficiencia de este método será más grande (comparado con selección por pedigrí) para caracteres que poseen baja heredabilidad en plantas individuales.
 4. En la práctica, se puede desear seleccionar por caracteres de alta heredabilidad en la F2 y F3, y entonces imponer DSI hasta la F6, momento en el cual las pruebas replicadas son empleadas.
 5. Este procedimiento puede ser incorporado dentro de una selección recurrente si se desea.
- D. Predicciones de las mejores fuentes de poblaciones para selección de líneas de homocigocidad cercanas recombinantes producidas por DSI (ver Poomi and Jinks, 1981).
1. Buenos estimados del promedio y la varianza genética de la población de líneas puras que resultan de DSI pueden ser obtenidos del comportamiento de los padres y las familias F3 resultantes.
- E. Comparaciones entre selección por pedigrí y selección por pedigrí modificada

	H	No. años a F6	Ganancia total	Ganancia por año
Selección por pedigrí	.75	4	18.1	4.5
	.50	4	17.3	4.3
	.25	4	12.3	3.1
	.10	4	9.9	2.5
Selección pedigrí mod.	.75	2	7.2	3.6
	.50	2	7.2	3.6
	.25	2	7.2	3.6
	.10	2	7.2	3.6

Referencias

- Brim, C.A. 1966. A modified pedigree method selection in soybeans. Crop. Sci. 6:220.
- Casali, V.W.D. y E.D. Tigchelaar. 1975. Breeding progress in tomato with pedigree selection and single seed descent. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 100(4): 362-364.
- Pierce, L.C. 1977. Impact of single seed descent in selecting for fruit size, earliness and total yield in tomato. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 102(5): 520-522.
- Poomi, H.S. y J.L. Jinks. 1981. Sources of predictions and their reliability in predicting the properties of recombinant inbred lines which can be obtained from a cross by single seed descent. Proc. 4th. Int. Barley Gen. Symp., Edinburgh.

XXIII. LA RETROCRUZA EN ESTUDIOS GENETICOS Y MEJORAMIENTO

A. Método de mejoramiento por retrocruzamiento

1. Harlan y Pope fueron los primeros en señalar el uso potencial de este método en 1922.
2. Briggs (California) empezó a desarrollar trigos resistentes a enfermedades en ese año y fue el principal difusor de este sistema.
3. A pesar de haber éxitos documentados en algunos programas, no ha sido usado tan extensivamente en su forma pura como se hubiera esperado.

B. Bases genéticas y matemáticas de la retrocrusa

1. La expectativa para cada locus en el cual los padres difieren es:

Autofecundación

AA x aa
↓
F1: Aa
↓
F2: 1AA: 2 Aa : 1aa

Retrocrusa

AA x aa
↓
Aa
AA x Aa Aa x aa
↓ ↓
R1: 1AA: 1Aa 1Aa : 1aa

- a. 50% de la progenie en la F2 y en cada retrocrusa se espera que sean homocigotas, pero la población F2 contiene 2 clases de homocigotas, i.e., deseables e indeseables. En cada retrocrusa (R), 50% son homocigotas.
- b. Con retrocruzamiento: la población converge en un solo genotipo en vez de separarse en 2 genotipos homocigotas donde n=número de loci por los cuales los padres difieren.
- c. Cuando se retrocrusa a un padre recurrente homocigota la homocigocidad es alcanzada con la misma tasa que con autofecundación. Esto puede calcularse mediante la fórmula:

$$\text{Proporción de plantas homocigotas} = \frac{(2^m - 1)}{2^m}^n$$

donde, m= número de generaciones de retrocruzamiento o autofecundación, y n= número de loci segregantes.

d. Autofecundación vs. Retrocruzamiento

El número teórico de individuos necesarios para conseguir 1 homocigota dominante (según el número de loci segregantes) sería:

No. loci segreg.	1	2	3	4	5	6	7	8
F2 (F1-autofec.)	4	16	64	256	1024	4096	16384	65536
F1 Retrocruza	2	4	8	16	32	64	128	256

- e. El tamaño de la población que se requiere para estar seguro (dentro de una probabilidad especificada) de obtener por lo menos un genotipo.

Proporción esperada de plantas que poseen la combinación deseada de genes

Nivel probabilidad	1/2	1/4	1/8	1/16	1/32	1/64
.95	4.3	10.4	22.4	46.3	95.0	191.0
.99	6.6	16.0	34.5	71.2	146.0	296.0

C. Principales características del mejoramiento por retrocruza

1. Nomenclatura
 - a. Padre recurrente- el padre (genotipo) al cual se hace las retrocruzas repetidas. Es la variedad muy bien adaptada a la cual se le agrega el carácter superior.
 - b. Padre no- recurrente (donante) - el padre (genotipo) que sólo interviene en la cruce original y el cual provee el carácter deseado a ser incorporado.
2. El propósito principal es el de recobrar el genotipo del padre recurrente, excepto por la adición de el gene (s) que controlan un carácter deseado proveído por el padre no-recurrente.
3. Características importantes de este método
 - a. Provee al mejorador de un alto grado de control genético.
 - b. Los caracteres de la variedad mejorada pueden ser descritos anticipadamente.
 - c. La misma variedad puede ser construída por una segunda vez siguiendo los mismos pasos.
 - d. Pruebas extensivas de rendimiento no son requeridas.
 - e. No necesita toma extensiva de datos.
 - f. Reduce los problemas de selección con interacciones genotipo x ambiente.

4. Elección de padres

- a. El padre recurrente debe ser una variedad bien adaptada que es satisfactoria para muchos caracteres, con la excepción de que le puedan faltar unos pocos.
-Uso de múltiple padres recurrentes.
- b. El padre no-recurrente debe proveer un alto nivel de expresión del carácter que se desea transferir.
- c. La intensidad del carácter debe ser mantenida durante el retrocruzamiento.

5. Características negativas de este método

- a. La variedad mejorada es limitada por la ganancia que puede ser hecha.
- b. No provee recombinación extensa de genes.
- c. Puede no servir bien para caracteres heredados cuantitativamente de baja heredabilidad.
- d. Puede ser difícil de usar en el mejoramiento de poblaciones de polinización abierta.
- e. Ligamientos estrechos con genes deletéreos pueden causar problemas.

D. Usos especiales en estudios relacionados

1. Desarrollo de líneas isogénicas-cercanas

- a. Parejas de líneas con esterilidad y fertilidad masculina.
- b. Genotipos que difieren por un "solo" gene para estudios de efecto de genes específicos.

2. Uso en pruebas de cruzamiento para la detección de ligamiento de genes.

3. Desarrollo de esterilidad citoplásmica-génica masculina a través de cruza interespecíficas y transferencia de genes nucleares dentro de citoplasma foráneo.

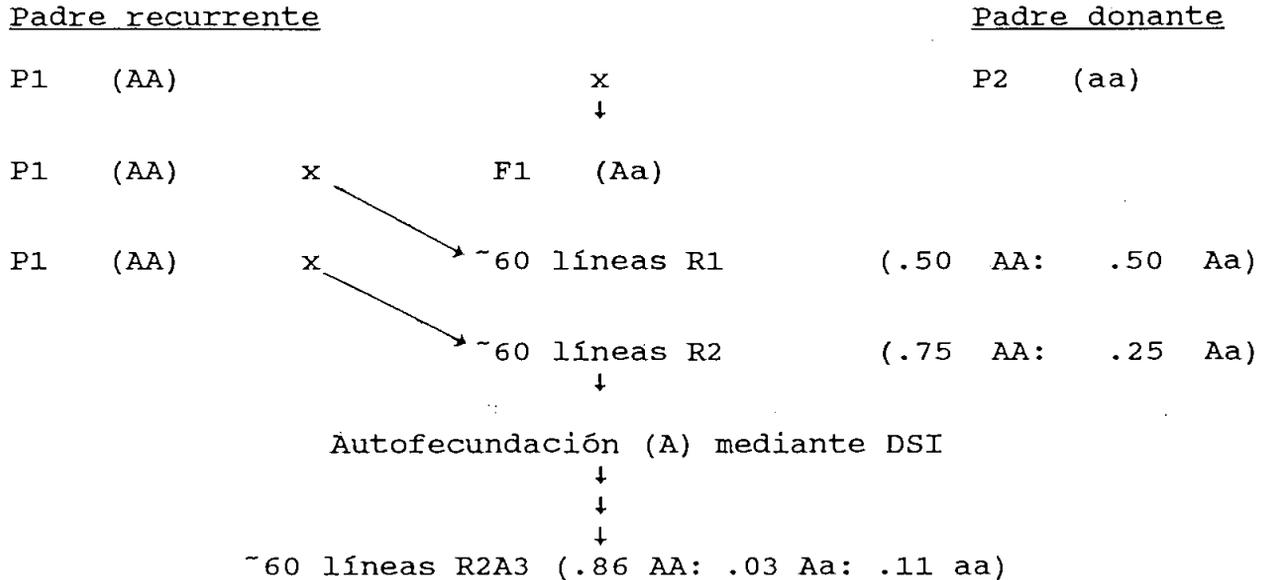
4. Desarrollo de variedades multilíneas en las que los componentes difieren por unos pocos genes.

E. Producción de líneas de retrocruza y autofecundación

1. Método para identificar "genes mayores" que contribuyen a la variabilidad genética de un carácter cuantitativo.
2. Método para transferir variabilidad genética de un carácter cuantitativo de germoplasma inadapado dentro de cultivares adaptados.

3. Método para mejorar cultivares de líneas puras, variedades criollas de autopolinización, y líneas puras de cultivos de polinización cruzada.
4. Procedimientos para producir una población de líneas de retrocruza y autofecundación.
 - a. Escoger un padre recurrente adecuado.
 - b. Escoger un padre donante que posea un nivel superior de expresión del carácter cuantitativo a ser mejorado.
 - c. Producir el híbrido F1.
 - d. Retrocruzar la F1 (macho) con el padre recurrente (hembra).
 - e. Producir un número específico de semillas R1.
 - f. Producir una segunda retrocruza, i.e. retrocruzar cada planta R1 hacia el padre recurrente, o
 - g. Empezar la autofecundación (A) de cada una de las líneas R1 mediante DSI.
 - h. Producir ya sea líneas R1A1 o R2Ax para pruebas replicadas.
 - i. Pruebas de líneas RxAx en observaciones replicadas ya sea para identificar líneas que sean "desviaciones de un solo gene" o identificar líneas que sean superiores al padre recurrente por el carácter cuantitativo.

Diagrama para la producción de líneas de retrocruza
y autofecundación (Rx Ax)



Referencias

- Briggs, F.N. y R.W. Allard. 1953. The current status of the backcross method of plant breeding. Agron.J. 45:131-138.
- Bliss, F.A. 1981. Utilization of vegetable germplasm. HortScience 16:129-132.
- Wehrhahn, C. R.W. Allard. 1965. The detection and measurement of the effect of individual genes involved in the inheritance of a quantitative character in wheat. Genetics 51:109-119.

XXIV. IDENTIFICACION DE PADRES SUPERIORES

- A. Bases para establecer superioridad
 - 1. Valor fenotípico del individuo
 - a. Caracteres heredados cualitativamente
 - 1) Uso de pruebas de chi cuadrado.
 - b. Caracteres heredados cuantitativamente
 - 1) Uso del comportamiento replicado.
 - 2. Comportamiento de la progenie para establecer el valor genotípico per se.
 - a. Familias S1.
 - b. Familias fraternas medias.
 - c. Familias fraternas completas.
 - 3. Habilidad combinatoria de el padre para uso posterior en producción de cultivares híbridos.
- B. Estimación de la habilidad combinatoria
 - 1. Habilidad combinatoria - la habilidad de un genotipo, cuando entra en cruza, de transmitir el mérito genético a la mayoría de sus descendientes.
 - a. Puede referirse a poblaciones, poblaciones selectas, clones, líneas puras.
 - 2. Habilidad combinatoria general (HCG) - originalmente definida como el comportamiento promedio de una línea o un individuo en combinación híbrida.
 - a. O la habilidad de un genotipo (s) de comportarse bien (producir descendientes superiores) cuando se cruza con una base genética amplia.
 - 1) La correlación entre habilidad combinatoria promedio y HCG es usualmente alta.
 - b. Para que la HCG sea significativa debe ser considerada en relación a por lo menos otra línea o individuo y la población en prueba y el ambiente debe ser especificado.
 - c. La varianza asociada con HCG es principalmente la varianza genética aditiva.
 - d. La HCG es usualmente grande y de gran importancia en cultivos de autopolinización.

3. Habilidad combinatoria específica (HCE) - el comportamiento de ciertas combinaciones híbridas en relación al comportamiento promedio (HCG) de las líneas parentales.
 - a. La HCE es mayormente varianza dominante.
 - b. La varianza epistática puede también contribuir en la HCE.
 - c. Puede ser importante en especies de autopolinización como de polinización cruzada.

4. Heredabilidad y selección de la habilidad combinatoria
 - a. Evidencia de selección efectiva para mejorar la habilidad combinatoria.
 - b. Problemas en la selección por habilidad combinatoria:
 - 1) Cuáles son los mejores métodos para seleccionar por habilidad combinatoria ?.
 - 2) Qué proporción de los recursos deben ir a diferentes partes del programa, i.e. extracción vs. prueba de líneas puras ?.
 - 3) Cuáles son los probadores más apropiados ?.
 - 4) Énfasis relativo en mejoramiento de poblaciones, habilidad combinatoria específica y general ?.
 - 5) Cuánta autofecundación debe ser llevada a cabo antes de las pruebas, i.e. eficiencia de las pruebas en generaciones tempranas ?.

5. Métodos para estimar habilidad combinatoria y tipos de probadores
 - a. Procedimientos de cruzamiento dialélicos
 - 1) Descendencia, padres y recíprocos.
 - 2) Diseños de Carolina del Norte para apareamientos múltiples en una base de dialelos.

 - b. Comportamiento en prueba de cruce
 - 1) Cruza tope, líneas puras e híbridos probadores, fraternos medios y completos.

 - c. Comportamiento de auto-progenie.

Referencias

- Griffing, J.B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. Biol. Sci. 9:463-493.
- Sprague, G.F. y L.A. Tatum. 1942. General versus specific combining ability in single crosses of corn J. Amer. Soc. Agrm. 34:923-932.
- Stuthman, D.D. y R.E. Stucker. 1975. Combining ability analysis of near-homozigous lines derived from a 12 parent diallel cross in oats. Crop. Sci. 15:800-803.

XXV. VARIETADES HIBRIDAS Y SINTETICAS

- A. Híbridos: $(A \times B)$, $(A \times B) \times C$, $(A \times B) \times (C \times D)$.
 $(A \times B)$, $(C \times D)$, $(E \times F)$, $(G \times H)$.
- B. Cuando significativa heterosis está presente, las cruza simples son usualmente las de más altos rendimientos; sin embargo, otras consideraciones pueden ser también de importancia.
1. Rendimiento de semilla para siembra comercial y el costo al productor.
 2. Semilla de cruza doble es producida en una F1 (cruza simple), mientras que la semilla de la cruza simple es producida en una línea pura relativamente débil.
 3. La cruza triple tendría una ventaja similar.
 4. Una cruza doble tiene una base genética más amplia, por eso puede tener una adaptación más amplia y mayor estabilidad sobre un amplio rango de ambientes.

a. A falta de la tecnología para la producción de semilla a gran escala puede ser que sea más fácil para los productores locales el mantener su propio abastecimiento de semilla mediante:

- Variedades mejoradas de polinización abierta.
- Variedades sintéticas.

- C. Comportamiento relativo de una cruza simple, cruza doble y cruza triple.
1. La amplitud de la base genética y la estabilidad de la variedad sobre ambientes son también importantes.

Tipo de cruza	Promedio q/ha	Cruza + alta	Cruza + baja	Rango	Desviación max.promed.
Simple	65.1	81.5	43.6	37.9	8.0
Triple	62.0	72.9	47.7	25.2	6.6
Doble	60.3	67.7	54.0	13.7	5.1

D. Variedades sintéticas

1. Según Allard - es una variedad producida mediante el cruzamiento de un número de genotipos seleccionados por su buena habilidad combinatoria en todas las combinaciones híbridas posibles, con mantenimiento posterior de la variedad mediante polinización abierta.
2. La variedad sintética difiere de la variedad producida por selección masal en que aquí los genotipos que componen la variedad sintética han sido seleccionados por su habilidad

combinatoria, y sólo los genotipos que combinan bien con los otros en todas las combinaciones son usados en la variedad sintética.

3. Los mismos procedimientos y líneas puras usados para producir híbridos posiblemente pueden ser usados en los sintéticos.

E. Comportamiento de las variedades sintéticas

1. Se espera que el comportamiento sobrepase el de la variedad de polinización abierta, desde que se ha seleccionado los genotipos en base a habilidad combinatoria.
2. Cuál será la relación con el rendimiento de los híbridos F1?

a. Predicción

$$F_2 = \overline{F_1} - \frac{(\overline{F_1} - \overline{P})}{n}$$

F₂ = comportamiento estimado de la generación F₂ (población Sintético 1).

$\overline{F_1}$ = comportamiento promedio de todas las cruzas simples posibles entre las líneas parentales.

\overline{P} = comportamiento promedio de las líneas parentales.

n = número de líneas puras.

- b. Si usted recuerda la ley de Hardy-Weinberg, recordará que teóricamente en una población de apareamiento al azar, el equilibrio es alcanzado tan pronto como los híbridos se entrecruzan.

- Entonces en la F₃, y generaciones siguientes, se espera que se produzcan rendimientos similares a la F₂. De hecho, en la mayoría de experimentos conducidos, esto ha sido demostrado que ocurre.

3. Mejoramiento de sintéticos

a. Mediante el cambio de los componentes de un posible sintético

- Aumentando el rendimiento promedio de la F₁, i.e., seleccionando líneas puras con mejor habilidad combinatoria.
- Aumentando el comportamiento promedio de los padres.
- Aumentando el número de líneas, siempre y cuando la ganancia neta en rendimiento del sintético se deba al incremento en n , más que de compensar por la proporción decreciente de las líneas puras que tuvieron que ser incluídas.

F. Valor de los sintéticos y usos posibles

1. En cultivos de polinización cruzada donde la estructura floral ocasiona dificultades en el control de la polinización.
2. En áreas marginales donde el costo de semilla híbrida es alto en relación al retorno esperado.
3. Donde el área comercial es muy pequeña para sostener industrias de semilla híbrida.
4. Donde la mayor variabilidad de las variedades sintéticas permite una mayor flexibilidad en las condiciones cambiantes de crecimiento en áreas marginales.
5. Como fuente de nuevo germoplasma.

Referencias

- Busbice, E.C. 1970. Predicting yield of synthetic varieties. Crop. Sci. 10:265-269.
- Weatherspoon, J. 1970. Comparative yields of single, three-way and double crosses of maize. Crop. Sci. 10:157-159.

XXVI. VIGOR HIBRIDO O HETEROSIS

Vigor híbrido o heterosis, es el aumento en vigor (usualmente comparado al de los padres) que ocurre en ciertos cruzamientos.

El vigor híbrido está frecuentemente asociado con un aumento en el número de partes en plantas indeterminadas como pepino, y con aumento en el tamaño de las partes en plantas determinadas como maíz.

Cualquier organismo es un híbrido si resulta de la combinación de gametos genéticamente diferentes. En el caso de "maíz híbrido", el término se refiere a una combinación particular de líneas de autopolinización (endocria).

Heterosis es un fenómeno que está íntimamente asociado con la reducción en el vigor ocasionado en algunas especies de plantas por el continuo cruzamiento de individuos estrechamente relacionados (endocria o endogamia). Esta reducción en vigor se llama depresión endogámica.

Autofecundación (= el cruzamiento de una planta bisexual con ella misma), es un ejemplo extremo de endogamia. La autofecundación no tiene efectos en loci homocigotas:

$$\begin{array}{l} AA \times AA \rightarrow AA \\ aa \times aa \rightarrow aa \end{array}$$

La autofecundación de una planta que es heterocigota para un gene simple (Aa) produce una progenie la cual es la mitad homocigota (AA y aa):

$$Aa \times Aa \rightarrow 1 AA: 2 Aa: 1 aa$$

Este incremento en homocigocidad puede ser generalizado para cualquier número de genes. Con cada generación de autofecundación, el 50% de los genes heterocigotas llegan a ser homocigotas. Por la quinta generación, más del 95 por ciento de estos genes se esperan que sean homocigotas.

La autofecundación continua en plantas heterocigotas para n genes producirá dos líneas diferentes, cada una de las cuales es homocigota para todos los genes. Dichas plantas se conocen como líneas puras o líneas de endocria (o de autopolinización). La endocria o autopolinización puede definirse como cualquier sistema de cruzamiento que incrementa la homocigocidad.

El efecto de la autofecundación depende de el grado de heterocigocidad y el mecanismo de cruzamiento natural en la planta. Las progenies de plantas heterocigotas aumentan en homocigocidad mediante la autofecundación. En algunas plantas la autopolinización frecuentemente conduce a la pérdida de vigor. Esta pérdida de vigor asociada con el aumento de homocigocidad se

llama depresión endogámica, y es usualmente alta en aquellas plantas que son normalmente de polinización cruzada (maíz, alfalfa), y que por lo tanto están en un estado altamente heterocigota.

El cruzamiento de líneas de autopolinización no relacionadas de un cultivo de polinización cruzada recupera el vigor perdido durante la autopolinización. Este incremento en vigor se debe al control genotípico hecho posible mediante una cuidadosa selección de líneas de autopolinización (base de la producción de híbridos).

Una planta individual de un híbrido F1 no es necesariamente mejor que cualquiera de las mejores plantas de una variedad de polinización abierta. El hecho es que una línea híbrida vigorosa está compuesta de plantas genéticamente homogéneas y frecuentemente posee un aumento en comportamiento sobre las variedades de polinización abierta que están en constante segregación.

Este aumento en vigor asociado con el cruzamiento de diversas líneas seleccionadas (usualmente líneas puras) ha sido explotado para la producción comercial de híbridos en cultivos como petunia, repollo, pepino, remolacha, y sorgo, además del tan bien conocido ejemplo en maíz.

Interpretación genética de la heterosis o vigor híbrido

Aunque la incorporación de la heterosis es una característica importante en el mejoramiento de plantas, su base genética no está completamente establecida. Las numerosas explicaciones propuestas pueden agruparse en dos teorías generales: dominancia y sobre-dominancia.

Teoría de la dominancia

Propuesta inicialmente por D.F. Jones en 1917, explica la heterosis en términos de dominancia o factores de crecimiento parcialmente dominantes. Está basada en la suposición de que el vigor híbrido es el resultado de reunir genes dominantes favorables. De acuerdo a esta teoría, los genes que son favorables para el vigor y desarrollo son dominantes y los genes que son desfavorables para los individuos son recesivos.

Los genes dominantes que aporta un progenitor pueden complementar a los genes dominantes aportados por el otro progenitor, de tal manera que la F1 tendrá una combinación más favorable de genes dominantes que cualquiera de los progenitores.

AABBccddEE.... x aabbCCDDEE....
 ↓
 F1: AaBbCcDdEe....

La alta heterocigocidad de los híbridos es sólo una parte incidental del vigor híbrido. De acuerdo a esta teoría, si fuera posible de obtener cada gene en la condición de homocigota dominante, el vigor en el genotipo resultante sería tan grande o más grande que el híbrido heterocigota. La falla en obtener líneas homocigotas tan vigorosas como un híbrido F1 es debido al número tan grande de genes controlando caracteres como rendimiento. La posibilidad de obtener cada gene en forma homocigota dominante en un solo individuo es extremadamente baja.

Teoría de la Sobredominancia

Esta explica el vigor híbrido en base a que la heterocigocidad es superior a la homocigocidad, y por lo tanto, el individuo más vigoroso es el que tiene el mayor número de alelos heterocigóticos. Esta teoría se basa en la suposición de que existen alelos con contraste para un mismo locus, por ejemplo A y a. Cada alelo produce efectos favorables, pero diferentes en la planta. En una planta heterocigota (Aa) se produce una combinación de efectos más favorables para la planta que el efecto producido por cualquiera de los alelos por sí solos. Es decir: Aa es superior a AA o aa.

XXVII. SELECCION RECURRENTE

A. Procedimientos generales

1. Plantas de una población heterocigota se evalúan por un carácter, varios caracteres, o habilidad combinatoria.
2. Alguna forma de control de polen en los padres es aplicada.
3. Las plantas inferiores para estos caracteres se eliminan.
4. Plantas (o progenies) superiores se propagan. Autofecundación es la vía más eficiente (si es posible hacerlo).
5. Se efectúan entrecruzas entre las progenies de las plantas superiores (líneas autofecundadas) manualmente, o si no es posible mediante polinización abierta entre estas progenies.
6. La población resultante de las entrecruzas es la nueva población fuente de líneas puras o para continuar con ciclos más avanzados de selección.
7. Se debe tener cruzamiento, selección, y nuevamente cruzamiento para tener selección recurrente.

B. Ventajas propuestas de la Selección Recurrente

1. El comportamiento teórico máximo es determinado por la máxima combinación favorable de genes (alelos) en un grupo de plantas seleccionadas, en vez de el genotipo de una planta heterocigota (cuando se practica autofecundación para obtener líneas puras).
2. Debido a la mayor oportunidad para recombinación, el chance de obtener individuos superiores debe ser mayor que con autofecundación directa.
3. La endogamia debe mantenerse baja (con una población de tamaño razonable), de manera tal a mantener mayor variabilidad y posiblemente mayor efectividad de selección.

C. Tipos de Selección Recurrente

1. Selección recurrente simple - la selección es basada en los valores fenotípicos de los individuos o de sus progenies de autofecundación.
 - a. No se hacen pruebas de cruzamiento.
 - b. Generalmente restringida para caracteres con alta heredabilidad (aunque éste no necesita ser el caso si pruebas extensivas se han hecho usando la progenie de autofecundación y si existe alta acción de genes aditivos).
 - c. La efectividad fue demostrada en un experimento de contenido de aceite en maíz (Sprague et al., 1952) con los siguientes resultados:

- Selección recurrente fue 1.3 a 3 veces tan efectiva como en las series de autofecundación.
- La endogamia en las series de selección recurrente fue generalmente baja y la variabilidad genética se mantuvo alta.
- Selección recurrente pareció ser efectiva en aumentar los genes favorables en la población.
- Este tipo de selección recurrente puede ser muy útil en especies de autopolinización donde se requiere estudios adicionales.

2. Selección recurrente para habilidad combinatoria general

- a. Muchas plantas (heterocigotas) son seleccionadas y simultáneamente se autopolinizan y se hacen cruces de pruebas con un probador de base amplia para determinar HCG.
- b. La semilla autofecundada de las mejores líneas se guardan y luego se efectúan entrecruzas en todas las combinaciones.
- c. La semilla resultante es compuesta y usada como la siguiente población base.
- d. Estrecha y directamente relacionada con pruebas tempranas.
 - La varianza para habilidad combinatoria entre familias S1 parece ser tan o más grande que la varianza dentro de familias. Por lo tanto, las pruebas en generaciones tempranas deben ser efectivas.
- e. Si la selección y pruebas continúan después de la S1, la varianza dentro de familias debe de ser la que exhiba los más altos valores de cruces topes iniciales.
- f. Los resultados sugieren que la selección recurrente por HCG es efectiva.

3. Selección recurrente para habilidad combinatoria específica (Hull, 1945).

- a. Las pruebas son similares que para selección recurrente para HCG excepto que se usa una línea probadora homocigota (base estrecha).
- b. El objetivo práctico de esto es identificar líneas que combinen bien con el probador simple.
- c. Pocos datos existen para indicar su valor.
 - La mayor objeción es la necesidad de escoger el probador de el resto. Esto permite poca flexibilidad.

4. Selección recurrente recíproca (Comstock, Robinson y Harvey, 1949) - propuesta como un procedimiento que permite la selección simultánea de ambos la HCG y HCE.

- a. Se usan dos poblaciones heterocigotas A y B (preferiblemente no relacionadas).
- b. Varias plantas de A son autofecundadas y simultáneamente cruzadas a una muestra de plantas de B.
- c. Plantas de B son autofecundadas y simultáneamente cruzadas a una muestra de plantas de A.

- d. La selección es basada en el rendimiento de progenies de cruzas de prueba en ensayos replicados.
- e. Las progenies S1 de las mejores plantas combinadas S0 se entrecruzan (progenies de A y progenies de B se entrecruzan separadamente) para dar poblaciones A y B para uso futuro.
- f. Las poblaciones pueden ser fuentes de líneas puras o pueden ser utilizadas para producir semilla comercial de cruzas entre los grupos A y B.
- g. Eficiencia teórica

Con dominancia incompleta - SR para HCG y SRR son casi iguales y ambas son superiores a SR para HCE.

Con dominancia completa - todos los tres métodos son esencialmente iguales.

Si sobre-dominancia es importante, SR para HCE y SRR son casi iguales y ambas son superiores a SR para HCG.

Referencias

- Hull, F.H. 1952. Recurrent selection and overdominance. In: J.W. Gowen (ed.), Heterosis. Iowa State Press.
- Sprague, G.F. 1952. Early testing and recurrent selection. In: J.W. Gowen, Heterosis. Iowa State Press.
- Comstock, R.E., H.F. Robinson y P.H. Harvey. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. Agron. J. 44:360-367.

XXVIII. CONTROL GENETICO DE SISTEMAS BIOQUIMICOS (PROTEINAS)

A. Clasificación de las proteínas de las plantas

1. Proteínas metabólicas
 - a. Estructurales
 - b. Enzimáticas
2. Proteínas de almacenamiento
 - a. Raíces y tubérculos
 - b. Semillas
3. Clasificación de las proteínas de las semillas de acuerdo a solubilidad
 - a. Albuminas- solubles en agua
 - b. Globulinas- solubles en soluciones salinas
 - c. Prolaminas- solubles en alcohol
 - d. Glutelinas- solubles en solución alcalina diluída, (pero insolubles en agua, salina o alcohol).
4. Contribuciones nutricionales
 - a. Digestibilidad
 - b. Composición de amino-ácidos
 - c. Propiedades anti-nutricionales
 - 1) Inhibidores de proteasa
 - 2) Lectinas o fitohemaglutininas
 - 3) Proteínas complejas insolubles

B. Proteínas predominantes en los cultivos más importantes

1. Leguminosas de grano - soya, frijol, caupí, arveja, mungo, gandul.
 - a. Porcentaje total de proteína es usualmente alto (40-45% en soya, maní; 18-20% otros).
 - b. Las proteínas globulinas predominan en leguminosas
 - 1) Usualmente constituye 30-60% de la proteína total.
 - c. Las globulinas son frecuentemente glicoproteínas, i.e. contiene una porción equivalente de azúcares.
 - d. Se caracterizan por un bajo contenido de aminoácidos que contienen azufre.
 - e. Usualmente metionina es el aminoácido esencial limitante principal.
 - f. El tejido cotiledonario predomina en leguminosas.

2. Cereales

- a. Porcentaje de proteína total usualmente bajo a intermedio: 8-15%.
- b. Proteínas prolaminas predominan en cereales.
- c. Prolaminas contienen altos niveles de prolina y glutamina.
- d. Baja en aminoácidos básicos.
- e. Usualmente lisina es el aminoácido primario limitante; triptofano es bajo o marginal.
- f. El tejido del endosperma predomina en las semillas de cereales.

3. Complementación en las dietas

- a. Cereales - leguminosas
- b. Cereales - raíces/tubérculos
- c. Leguminosas - raíces/tubérculos

C. Objetivos de mejoramiento

1. Incremento del porcentaje total de proteínas (cantidad).
2. Incremento del rendimiento total de proteínas por hectárea (cantidad).
 - a. Rendimiento de semilla x porcentaje total de proteínas.
3. Mejoramiento de la calidad nutricional
 - a. Alterando la secuencia de aminoácidos.
 - b. Mejorando la digestibilidad.
4. Mejoramiento simultáneo de caracteres múltiples
 - a. Rendimiento de semilla y porcentaje de proteína total.
 - b. Porcentaje de proteína total y calidad nutricional.
 - c. Rendimiento de semilla, porcentaje de proteína total y calidad nutricional.

D. Bases genéticas de mejoramiento para alterar la cantidad y/o calidad de proteína

1. Acumulación de genes favorables que resultan en alto porcentaje de proteína total
 - a. Genes con efecto pequeños:
 - Selección por alto y bajo porcentaje de proteína y alto y bajo porcentaje de aceite en maíz - Illinois.
 - b. Genes con efecto variable:
 - Identificación de genes que afectan la acumulación de las fracciones de proteínas y/o almidón en frijol común.

2. Diferencias en la regulación y acumulación de fracciones de proteínas específicas que varían en su composición de aminoácidos.
- a. En maíz, la fracción glutelina contiene 3.2 g lisina/100 g proteína, y zeína sólo contiene 1.0 g lisina/100 g proteína.
- 1) Mutantes de endosperma defectuoso en cereales (maíz, sorgo y cebada) alteran la acumulación de prolaminas.
 - 2) Composición de aminoácidos del endosperma en maíz - mutantes opaco y harinoso alteran la proteína zeína producida por los genes estructurales de zeína.
- b. Genes que aumentan o reducen la acumulación de proteína faseolina en frijol común.
- 1) Presencia o ausencia de otras proteínas de almacenamiento asociadas con reducción o aumento de faseolina.
 - 2) Aumento de faseolina (y porcentaje total de proteínas) asociada con genes estructurales específicos de faseolina.

3. Resumen

La oportunidad para el mejoramiento genético de la cantidad y/o calidad de proteínas en plantas cultivadas está bien documentada. Aunque comúnmente están presentes relaciones negativas entre rendimiento de semilla y concentración de aminoácidos, las correlaciones son suficientemente pequeñas como para aún permitir el mejoramiento. Si métodos apropiados de mejoramiento son usados parece no haber barreras inmediatas al mejoramiento simultáneo del rendimiento y caracteres de proteínas, particularmente en leguminosas de grano.

Referencias

- Dudley, J.W. 1974. Seventy generations of selection for oil and protein in maize. Crop. Sci. Soc. Am., Madison, Wisconsin.
- Nelson, O.E. 1969. Genetic modification of protein quality in plants. Adv. Agron. 21:171-194.
- Bliss, F.A. y J.W.S. Brown. 1983. Breeding common bean (Phaseolus vulgaris L.) for improved quantity and quality of seed protein. pp. 59-102. In: J. Janick (ed.), Plant Breeding Reviews. AVI Publ., Westport, Conn.

XXIX. MEJORAMIENTO POR RESISTENCIA A PLAGAS

A. Introducción

La resistencia genética en plantas puede ser considerada la principal forma o estrategia del control biológico de plagas.

El desarrollo de cultivares resistentes abarca consideraciones sobre la variabilidad genética de la plaga así como del hospedero (planta).

La resistencia de muchos cultivares ha sido efectiva únicamente por cortos períodos de tiempo, debido a la emergencia de nuevos genotipos de las plagas a las cuales los cultivos son susceptibles.

La longevidad de los diferentes tipos de resistencia genética es una de las principales consideraciones en el mejoramiento para el control de plagas.

B. Tipos de resistencia genética

La resistencia puede ser de carácter cualitativo o cuantitativo.

La resistencia controlada efectivamente por uno o pocos genes, resultando en clases distintas de plantas susceptibles y resistentes, es también considerada cualitativa. Por otro lado, la resistencia que proporciona una variación continua entre genotipos es considerada cuantitativa.

La resistencia cuantitativa es conocida también como no específica, resistencia de campo, general, horizontal y/o poligénica.

1. Resistencia específica - está asociada con la habilidad de genes mayores que controlan razas específicas (genotipos) de una plaga. Los alelos individuales de un gene mayor pueden ser rápidamente identificados y transferidos de un genotipo a otro.

La segregación de un gene mayor puede ser predecida con cierta confianza sobre la base de los genotipos de los padres. Aún más, la presencia del alelo puede ser determinada por la exposición de una planta en particular o su progenie a una raza específica de la plaga. La desventaja principal de este tipo de resistencia es su vulnerabilidad a razas nuevas de la plaga.

Cuando un cultivar con un gene mayor de resistencia es expuesto a una población de plagas genéticamente variable, es de esperar que exista susceptibilidad a una o más razas. Estas razas pueden ocurrir a baja frecuencia dentro de las poblaciones y no causar daño significativo al cultivar. Sin embargo, el uso continuo del cultivar puede resultar en un

aumento de la frecuencia de estas razas a las cuales es susceptible, de allí la plaga puede causar daños económicos.

2. Resistencia general - es determinada por la expresión de alelos de resistencia en varios loci, cada uno con cierto efecto. La ventaja de la resistencia general en su habilidad para controlar una amplia gama de razas dentro de una población de plagas. Nuevas razas de las plagas tendrían dificultad en vencer la presencia de alelos de resistencia de varios loci.

La desventaja de la resistencia general es su dificultad para ser transferida de un genotipo a otro. Los alelos individuales en los padres no pueden ser identificados, de esta forma la frecuencia de individuos deseables en la progenie de un cruzamiento no puede ser predecida.

Además, la probabilidad de transferir todos los alelos deseables de un genotipo resistente a uno susceptible es baja sobretodo cuando un gran número de alelos están envueltos.

C. Interacción genética plaga - hospedero

La susceptibilidad de una planta está determinada por la relación genética entre ella y la plaga.

Esta relación fue descrita por Flor (1956) a través de estudios de la roya del lino:

"Para cada gene de resistencia en la planta hospedera, existe correspondientemente un gene específico de virulencia en el patógeno". La relación entre los genes del hospedero y el patógeno determinará la expresión de la enfermedad en la planta.

La propuesta de Flor para definir el control genético en la interacción entre el hospedero y el patógeno, es conocida como la hipótesis de gene por gene. Este concepto expresa la interacción activa entre los sistemas genéticos de ambos organismos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Combinación de alelos dominantes por resistencia en la planta y alelos recesivos por virulencia en el patógeno; resultando en una respuesta de susceptibilidad o resistencia en la planta.

Cultivar	Genes resistencia (planta)	Genes virulencia (patógeno)	Respuesta (planta)
1	ninguno	cualquier gene/virul.	susceptible=S
2	A__	ninguno	resistente= R
3	A__	aa	S
4	A__B__	aa	R
5	A__B__	bb	R
6	A__B__	aabb	S
7	A__B__C__	aabb	R
8	A__B__C__	aabbcc	S

- Toda la especificidad que abarca esta hipótesis radica en la susceptibilidad. La resistencia es no-específica.
- Los genes de resistencia son identificados individualmente y específicamente, sin embargo la resistencia que ellas proporcionan a la planta es no-específica.
- Un gene de resistencia en el hospedero es identificado por el alelo de virulencia y no por el alelo de avirulencia en el locus correspondiente en el patógeno. Esto es, es identificado en un estado de susceptibilidad y no de resistencia.

Cuadro 2. Chequeo diagonal por especificidad en la relación gene/gene.

Patógeno	Planta				
	R1R1	R2R2	R3R3	R4R4	R5R5
v1v1	S*	R**	R	R	R
v2v2	R	S	R	R	R
v3v3	R	R	S	R	R
v4v4	R	R	R	S	R
v5v5	R	R	R	R	S

*S = susceptible

**R = resistente

D. Mecanismos de resistencia a enfermedades

Existen tres mecanismos principales mediante los cuales las plantas reducen el impacto de las enfermedades sobre su desarrollo y reproducción:

- La planta resiste el establecimiento del patógeno en sus tejidos.
- La planta puede resistir el crecimiento y reproducción del patógeno una vez establecido.
- La planta puede desarrollarse y reproducirse bien a pesar de la actividad del patógeno.

Comúnmente los primeros dos mecanismos son considerados formas de resistencia y el último descrito como tolerancia.

1. Resistencia al establecimiento del patógeno

La incapacidad del patógeno a establecerse en la planta se ha descrito en una serie de términos. Cada uno con características particulares de este tipo de resistencia.

- a. Hipersensibilidad: infección del patógeno es prevenida por la planta.
- b. Resistencia específica: razas específicas de la enfermedad incapaces de causar infección.
- c. Resistencia no uniforme: el hospedero evita el establecimiento de algunas razas pero no otras.
- d. Resistencia por genes mayores: las razas del patógeno son controladas por genes mayores en el hospedero.
- e. Resistencia vertical: el hospedero controla un número limitado de razas. La variación en la resistencia del hospedero depende en gran medida en la interacción cultivar x razas.

2. Resistencia al patógeno ya establecido

El grado de infección causado por el patógeno depende en su habilidad de dispersión y reproducción, una vez que éste ya está establecido en el hospedero. La resistencia del hospedero está descrita en la forma siguiente:

- a. Resistencia de campo: una planta inoculada en el laboratorio puede presentar daños severos pero en el campo la misma planta puede presentar un desarrollo normal.

- b. Resistencia general: el hospedero es capaz de resistir el desarrollo de todas las razas del patógeno.
- c. Resistencia no específica: la resistencia del hospedero no está limitada a un número específico de razas del patógeno.
- d. Resistencia uniforme: la resistencia en el hospedero es comparable para todas las razas (efectos uniformes).
- e. Resistencia genes menores: la resistencia es controlada por un número de genes, cada uno con efectos aditivos.
- f. Resistencia horizontal: la variación en la resistencia del hospedero es debida principalmente a la diferencia entre cultivares y entre aislamientos, y no debida a la relación entre un cultivar específico vs las interacciones entre aislamientos.

3. Tolerancia

Es la capacidad de la planta de desarrollarse bien aún cuando muestre los síntomas de un hospedero susceptible.

Una planta tolerante adolece de la capacidad de prevenir el establecimiento del patógeno o la capacidad de retardar el desarrollo después del establecimiento.

Basándose en la sintomatología visual que presentan estas plantas podrían catalogarse como susceptibles. Sin embargo, su comportamiento es como el de una planta sin infección.

E. Mejoramiento por resistencia específica

Es común encontrar genes mayores que controlan las razas predominantes de una población-plaga y otros genes que controlan razas de menor importancia.

Existen tres estrategias generales para el uso de los genes disponibles por resistencia específica a las principales razas y a las de menor importancia.

La estrategia a usar determina el tipo de cultivar a ser desarrollado y el método de mejoramiento a emplearse.

1. Cultivares con genes mayores individuales

Es la estrategia más ampliamente usada en mejoramiento por resistencia a enfermedades, consiste en el desarrollo de cultivares con un gene individual y mayor que controla las razas predominantes.

Los cultivares pueden ser desarrollados por selección entre la progenie de una población segregante que contiene el alelo por resistencia o por medio de la transferencia del alelo a través de retrocruzas.

Ventaja: facilidad con que un solo gene puede ser manejado en un programa de mejoramiento.

Desventaja: vulnerabilidad a razas menores que pueden convertirse en predominantes en la población.

2. Multilíneas

La semilla de genotipos con genes mayores individuales por resistencia a enfermedades pueden ser mezclados para formar una multilínea.

Los genotipos individuales pueden ser isolíneas que se diferencian principalmente por el gene mayor que poseen.

La multilínea puede proveer protección contra un amplio espectro de razas de una enfermedad. Cuando existe un cambio en la frecuencia de razas dentro de una población patógena, algunos genotipos dentro de las multilíneas deberán ser resistentes a cualquier raza que aparezca.

Estas plantas resistentes reducen la dispersión de la nueva raza a plantas susceptibles.

Desventajas:

- a. Esfuerzo considerable requerido para la transferencia de un número de genes mayores a genotipos agronómicamente superiores.
- b. Si la retrocruza se utiliza para el desarrollo de isolíneas, el padre recurrente limita las características agronómicas de la multilínea. Durante el período mientras se conduce el programa de retrocruza, un nuevo cultivar puede emerger de otros programas de selección, pudiendo ser agronómicamente superior al padre recurrente. El nuevo cultivar puede limitar la aceptación de la multilínea para cuando ésta está lista a ser liberada.

3. Estrategia piramidal

En esta estrategia los genes mayores que serían colocados en líneas individuales para una multilínea son incorporados en un solo cultivar.

La diversidad de genes mayores deberá proveer protección contra el surgimiento de nuevas razas que puedan desarrollarse en la población del patógeno.

Desventajas:

- a. El esfuerzo considerable que se necesita para incorporar varios genes mayores en un solo genotipo.
- b. Pruebas extensivas con diferentes razas son requeridas para asegurar que todos los alelos están presentes.
- c. El uso de la retrocruza para incorporar genes mayores en un genotipo limita las características agronómicas del nuevo cultivar, condicionándolo a las características del padre recurrente.
- d. Esta resistencia podría inducir la evolución de nuevas razas virulentas, especialmente si los mismos genes están siendo usados en otros cultivares.

F. Estabilización de razas

Un cultivo es vulnerable a un daño económico significativo cuando:

- Lo enfrenta una enfermedad cuyo patógeno sufre cambios en razas agudamente.
- Cada cambio en la raza implica búsqueda de nuevos genes de resistencia.
- La disposición de nuevos genes puede ser limitada para algunas especies.
- Se requiere una estabilización de razas, lo cual es factible en las situaciones siguientes:
 - a. Si las razas predominantes se mantienen.
 - b. Si nuevas razas no se desarrollan.

1. Mantenimiento de razas predominantes

El método de mantener cultivares con genes mayores de resistencia puede influir en la estabilización de razas.

- Se ha propuesto que la estabilización se puede conseguir proveyendo a las razas predominantes de suficiente material susceptible para que sobrevivan.
 - a. Uso alternado de variedades resistentes y susceptibles, y sistema de cultivo, ej: soya-nemátodo; rotación con cultivos no hospederos, cultivos resistentes y susceptibles.
 - b. Uso de mezclas de variedades resistentes y susceptibles.

2. Prevención de nuevas razas

A través de la estabilización de razas no habría surgimiento de nuevas.

- La estrategia piramidal de genes mayores en un solo cultivar se ha propuesto como un mecanismo efectivo para prevenir la expresión de nuevas razas virulentas.

La propuesta se basa en:

- a. Las razas de una enfermedad sólo pueden ser efectivas si poseen todos los genes necesarios para virulencia.
 - b. La capacidad de un organismo patógeno de sobrevivir en el medio se reduce cuando el número de genes de virulencia aumenta.
- La probabilidad que una nueva raza se desarrolle con genes de virulencia que anulen cada gene de resistencia y todavía mantenga su capacidad de sobrevivencia es bastante bajo. Sin embargo, ésto no ha sido aún probado.

G. Mejoramiento por resistencia general

- Es considerada más efectiva o deseable que la resistencia vertical debido a que proporciona cierto nivel de resistencia a muchas razas y es menos vulnerable a los cambios genéticos en el patógeno.
- El mejoramiento es más difícil ya que varios genes con efectos menores están envueltos. Cuantitativamente, la selección por resistencia general es similar a mejorar por rendimiento u otras características agronómicas (avances efectivos en resistencia general han sido conseguidos con selección recurrente).

Referencias

FAO, United Nations. 1984. Breeding for durable disease and pest resistance. Plant production and protection paper 55. FAO, Rome, 167 pp.

Van-der Plank, J.E. 1968. Disease Resistance in Plants. Academic Press. New York, 206 pp.

XXX. RESISTENCIA GENETICA A INSECTOS

A. Introducción

1. La resistencia genética ha sido el principal método de control de insectos en ciertos cultivos. Esta resistencia ofrece ventajas significativas en las siguientes situaciones:
 - a. Cuando existe un ritmo crítico en el ciclo de vida del insecto, en el cual éste es vulnerable sólo durante un breve período.
 - b. La cosecha es de bajo valor económico.
 - c. La plaga se presenta en forma continua y es el factor más limitante para el cultivo exitoso de una especie en una superficie extensa.
 - d. No se dispone de otros medios de control.

Definiciones:

Spelling (1941) - resistencia vegetal son aquellas características que permiten a la planta evitar, tolerar o recuperarse de los ataques de insectos, en condiciones que dañarían más gravemente a otras plantas de la misma especie.

Painter (1951) - resistencia es la cantidad relativa de sus cualidades hereditarias que influyen en el grado de daño provocado por el insecto.

Agricultura práctica - resistencia es la capacidad de una variedad para producir una mayor cosecha de buena calidad que otras variedades, bajo la misma población de insectos.

B. Tipos y clasificación de la resistencia

La observación de las interacciones insecto-planta revela que existe una amplia gama de adecuaciones de la planta como huésped del insecto.

Resistencia se habla en términos de la capacidad de ciertas plantas de:

evitar, restringir, repeler, localizar la infestación y daños inducidos por insectos.
retardar, tolerancia-rápida recuperación después del daño.

1. La intensidad de la resistencia que presenta una planta puede ser variable. La siguiente es una clasificación según los grados (decrecientes) de resistencia:

Clasificación según grados de resistencia decreciente

- a. Inmunidad - Insecto específico jamás consumirá o causará daño bajo ninguna circunstancia.
- b. Resistencia elevada - El cultivo posee cualidades que ocasionan un bajo nivel de daños causados por un insecto específico en un conjunto de condiciones dadas.
- c. Resistencia baja - Cualidades en la planta que determinan que un cultivo sufra menos daño o infestación por un insecto, que el promedio de la especie en cuestión.
- d. Susceptibilidad - El cultivo presenta una elevada susceptibilidad cuando un insecto le ocasiona daños, superiores a los del promedio.

Planta huésped: resistente en mayor o menor grado pero no inmune.

Planta inmune: no es un huésped, regularmente no se clasifica como resistente.

2. Clasificación general que utilizan los investigadores para describir resistencia tal como se presenta en el campo sin hacer análisis de los mecanismos implícitos.
 - a. Resistencia funcional - Interacción insecto-planta tomando en consideración la influencia del ambiente. Este puede favorecer a la planta o al insecto, en forma desigual e impredecible, o bien aliviar o agravar el daño, por tanto, afecta la expresión de la resistencia.
 - b. Evasión del huésped
En ciertas circunstancias, el huésped pasa con rapidez por el estadio de mayor susceptibilidad o lo hace cuando el número de insectos es reducido.
Evasión: rápida maduración - precocidad.
 - c. Resistencia inducida
Resistencia temporalmente incrementada que resulta de ciertas condiciones de la planta o en el ambiente:
- cambio en cantidad de agua
- fertilidad del suelo
 - d. Escape - Se refiere a la ausencia de infestación del, o daños al, huésped vegetal debido a circunstancias transitorias como una infestación incompleta. Encontrar una planta no infestada dentro de una población susceptible.

C. Mecanismos de Resistencia

Influyen en la habilidad de la planta de crecer y reproducirse efectivamente en la presencia de insectos.

1. No preferencia
Incluye la respuesta de los insectos a caracteres de la planta que hacen que el cultivar sea indeseable para su uso, ya sea

como lugar de reproducción (oviposición), alimento o refugio, o cualquier combinación de los tres anteriores.

Los caracteres de la planta que influyen en la no preferencia pueden ser: color, reflejo de luz, tipo de pubescencia, ángulo de la hoja, olor, palatabilidad.

2. Antibiosis

Es el efecto adverso en el desarrollo y reproducción que causa el tejido vegetal cuando es usado como alimento. Ej:

- inhibición del crecimiento
- prolongación del período de maduración
- muerte

Antibiosis - es considerada por algunos como la única verdadera forma de resistencia a insectos.

3. Tolerancia

Un cultivar tolerante es capaz de crecer y reproducirse a pesar de soportar una población de insectos similar a una población que dañaría a un hospedero no tolerante. Tolerante y no-tolerante podrían ser indistinguibles si son analizados por el número de insectos presentes.

Tolerancia no incluye prevención de infestación o daño al hospedero, por ésta razón algunos prefieren no incluirla como un tipo de resistencia. Ejemplos:

- vigor general en una planta
- habilidad de la planta para producir nuevo follaje o raíces
- contextura del tejido de las ramas

Confusiones: no-preferencia con antibiosis o viceversa, tolerancia con resistencia baja.

Este tipo de resistencias pueden interactuar.

D. Resistencia Genética (basada en el mecanismo hereditario)

Resistencia monogénica - determinada por genes individuales.

Resistencia oligogénica - depende de unos cuantos genes.

Resistencia poligénica - gobernada por muchos genes.

El término resistencia genética mayor es igual a resistencia monogénica y/o resistencia oligogénica.

El término resistencia genética menor es igual a resistencia poligénica.

Los efectos de genes individuales no son lo bastante evidentes, en forma invariable, como para identificar y localizar cada gene.

Por lo general los efectos de los genes se estudian mediante la cuantificación del daño ocasionado a poblaciones vegetales segregantes por biotipos conocidos de insectos, o bien evaluando el

efecto de la planta sobre la supervivencia, desarrollo y reproducción del insecto.

E. Metodología de Mejoramiento

Consideraciones:

1. Interacción insecto-planta

Existen ciertas diferencias entre interacciones insecto-planta y patógeno-planta, como por ejemplo:

- a. Los insectos pueden escoger su hospedero- esta selección varía según la situación en la que el insecto se encuentre, tal como monocultivo o asocio.
 - b. Otro aspecto a considerar es el ciclo de vida del insecto.
 - c. Algunos insectos se alimentan tanto del cultivo como de las malezas.
 - d. Otro aspecto a considerar es el tiempo de generación y la dinámica poblacional.
 - e. Algunos insectos tienen varias generaciones/día, mientras que otros solamente una.
 - f. Algunos insectos poseen un bajo potencial de incrementar el tamaño de población - mientras que en otros el potencial es mayor.
 - g. En algunos cultivos, varias especies de insectos están envueltos simultáneamente y la resistencia a un insecto en particular podría afectar otros insectos de ese mismo cultivo.
2. Consideración con respecto al equipo de trabajo - equipo multidisciplinario por lo menos con un mejorador y un entomólogo.
3. Suministro de insectos para infestación de hospederos - infestación natural o artificial.

F. Procedimiento para evaluación de resistencia en los genotipos

Criterios:

1. Un buen suministro de huevos, larvas o adultos, disponibles para la infestación de viveros.
2. Se debe desarrollar una rápida y repetible escala de muestreo relacionada con el desarrollo del insecto y el daño económico causado por el insecto.

La rapidez y el costo del muestreo puede afectar en lo que se refiere a la metodología de mejoramiento usada en un programa, ej:

- a. En evaluación por resistencia el grado de daño causado por el insecto a la planta, la uniformidad de la infestación, y el patrón de daño de la heredabilidad de la resistencia, determinarán si se utilizarán evaluaciones de plantas individuales o surcos de plantas.
 - b. Algunas etapas de crecimiento de la planta son más convenientes para evaluaciones que otras. Ej: en algunos casos en la etapa de plántulas o plantas maduras, y en otros el tipo de resistencia se refiere a la alimentación que puede ser en sitios específicos de la planta.
 - c. Los insectos difieren en los tipos de daños que causan a la planta y este detalle debe ser considerado en la escala evaluativa. Cuando el insecto mata la planta, o mastica parte del follaje una escala de daño se puede obtener fácilmente; sin embargo, cuando insectos dañan frutos, reducen rendimiento, o retrasan la madurez del cultivo, una escala que mida resistencia es difícil de elaborar. Por ej: si el insecto daña una fruta o vegetal es necesario probar el insecto sobre esta fruta o vegetal y esto requiere una técnica especial de evaluación.
- G. Relación entre el tipo de resistencia y los programas de mejoramiento

1. Genotipos resistentes como único método de control.

Cultivares resistentes pueden ser utilizados como el único medio de control de insectos o podrían ser utilizados como un componente en un programa de manejo integrado de plagas (MIP).

- a. Cuando la resistencia del hospedero es el único método usado para control, el mejorador deberá determinar qué grado de resistencia dará un aceptable control económico de plaga. Ej: en hortalizas el follaje y en cereales los granos.
- b. Presión de selección sobre el desarrollo de biotipos - Puede ser influenciada por factores ambientales que afectan al insecto o que favorecen la sobrevivencia del mismo.

La selección por biotipos es probable en algunos insectos pero en otros no, como por ej: los insectos depredadores obligatorios en relación con antibiosis.

Otro factor de selección por biotipos es el número de generaciones/año, que podrían afectar la velocidad de selección y también la gama de hospederos del insecto.

Entre mayor sea el rango de hospederos del insecto menor será la presión de selección sobre el mismo.

También el tamaño del área cultivada debe considerarse.

Migraciones geográficas anuales también son importantes, generalmente hay una gran mezcla de poblaciones de insectos debido a las migraciones.

- insectos sedentarios > presión de selección
- insectos migratorios < presión de selección

2. Manejo de cultivares resistentes

Es importante para la longevidad de la resistencia.

En el uso de MIP la resistencia es un factor. Cada factor, pone un poco de presión diferente sobre la población, esto implica una disminución en la presión general, ej: cultivo intercalado - predadores que crecen en un cultivo y atacan plagas del otro cultivo.

Referencias

- Maxwell, F.G. and P.R. Jennings. 1984. Mejoramiento de plantas resistentes a insectos. Editorial Limusa, México, 696 pp.
- FAO, United Nations. 1984. Breeding for durable disease and pest resistance. Plant production and protection. Paper 55, FAO, Roma, 167 pp.

XXXI. LA NUEVA BIOTECNOLOGIA DE PLANTAS Y SU RELACION
AL FITOMEJORAMIENTO

A. Definiciones

1. Nueva biotecnología de plantas - los procedimientos novedosos que están siendo aplicados en mejoramiento de plantas. Usualmente excluye métodos de mejoramiento convencional, pero incluye aspectos como fusión de células y protoplastos, producción de esporofitos haploides de gametofitos inmaduros, técnicas in vitro para selección y transformación de células, o ingeniería genética.
2. Ingeniería genética - algunas veces llamada manipulación de genes. "La formación de nuevas combinaciones de material hereditario mediante la inserción de moléculas de ácido nucleico, producidas por cualquier medio fuera de la célula, dentro de algún virus, plasmidio bacterial, u otro sistema vector que permita su incorporación en un organismo hospedero en el cual ellos no ocurren naturalmente, pero en los cuales son capaces de continuar su propagación" (Old y Primrose, 1980).
3. Molécula compuesta - la molécula vector en la que ADN foráneo ha sido insertado.
4. Clonado de genes - la construcción y propagación de moléculas compuestas, en la que una línea de organismos genéticamente idénticos todos ellos conteniendo una molécula compuesta pueden ser propagados y crecidos en lote, y por consiguiente amplificar las moléculas compuestas y cualquier producto de gene cuya síntesis el dirige.

B. Pasos críticos para obtener éxito en ingeniería genética

1. Caracterización precisa de caracteres importantes.
2. Aislamiento de ARN y ADN o producción de ADN carácter específico.
3. Clonado de ADN
4. Transferencia de ADN a hospederos recipientes
5. Identificación de hospederos recipientes transformados
6. Replicación estable de ADN en el hospedero
7. Regeneración de plantas de hospederos recipientes
8. Expresión de gene in vivo
9. Transmisión predecible del carácter durante reproducción sexual.

- C. Transferencia de ADN entre organismos - con o sin modificaciones in vitro de ADN
1. Un experimento de ADN tiene 4 partes esenciales
 - a. Un método para generar fragmentos de ADN
 - b. Un método para unir fragmentos a moléculas vectores de ADN
 - c. Un medio para introducir la molécula compuesta de ADN (el recombinante artificial) en una célula hospedera en la cual puede replicarse.
 - d. Un método para seleccionar un clon de las células recipientes que han adquirido el recombinante.
 2. Problemas actuales
 - a. Encontrar métodos adecuados para transferir fragmentos de ADN.
 - b. Integración de ADN en genomas recipientes, con posterior replicación.
 - c. Identificación de las células transformadas.
 - d. Expresión de los genes transferidos en las células recipientes.
 - e. Producción de plantas completas expresando la transformación.
- D. Desarrollo de sistema de protoplastos
1. Disponibilidad de poblaciones homogéneas grandes de células totipotentes.
 - a. Protoplastos ofrecen ventajas distintas sobre las células o tejidos para estudios in vitro.
 2. Un "sistema de protoplasto" acompaña las técnicas reproducibles para la regeneración de plantas funcionales de protoplastos aislados.
 - a. Tal sistema es requerido para la implementación de la mayor parte de la nueva biotecnología de plantas.
- E. Otros procedimientos usados en la nueva biotecnología
1. Genética de células somáticas
 - a. Identificación y selección de variantes de células individuales in vitro.
 - 1) La fuente puede ser variación somaclonal, otros variantes "naturales", mutantes inducidos de células individuales.
 - Rol de elementos transposables?
 - Rol de ADN de mitocondria y cloroplasto?

- 2) Producción de células individuales y/o protoplastos provee una población grande para selección.
- 3) Crecimiento en medio selectivo usando técnicas microbiológicas.
- 4) Producción de plantas completamente regeneradas ya sea directamente o de callos.
- 5) Ejemplos de su uso:
 - resistencia a herbicidas
 - resistencia a toxinas de patógenos
 - resistencia a estrés, p.e. tolerancia a sales
 - resistencia a aminoácidos análogos
 - mutantes morfológicos
- 6) Problemas actuales:
 - estabilidad cromosómica
 - regeneración de plántulas de células individuales o callos.
 - son las diferencias de células individuales indeseables?
 - son las diferencias expresadas en plantas completas?

2. Hibridación de células somáticas: fusión de protoplasma

- a. Fusión de células permite la producción de citoplasma híbrido (cíbridos).
- b. Fusión nuclear-teóricamente permite la combinación de dos genomas entre cualquier especies de plantas a cualquier nivel de ploidia.
- c. La fusión puede ser difícil en algunas plantas.
- d. Identificación de productos verdaderos.
- e. Regeneración de plántulas ya sea directamente de células/protoplastos o de callos.
- f. Expresión estable en plantas completas
- g. Ejemplos de su uso:
 - Transferencia de caracteres citoplasmáticos, p.e. esterilidad masculina citoplasmática, alguna resistencia.
 - Cruza entre especies amplias en plantas propagadas sexualmente, p.e. Nicotiana, petunia, Daucus, Datura.
- h. Problemas actuales:
 - Documentación de situaciones donde mayor variación se necesita actualmente.
 - Regeneración de plántulas.
 - Estabilidad de cromosomas en los híbridos.
 - Expresión de genes, procesos metabólicos en plantas completas.

3. Producción de plántulas haploides de esporas inmaduras

- a. Muestreo de muchas microesporas de plantas heterocigotas provee un gran arreglo de recombinantes.
- b. Regeneración de plantas haploides
 - permite expresión directa de alelos

- c. Doblamiento de haploides para producir diploides homocigotas
 - ya sea espontáneos o con colchicina
 - d. Ejemplos de su uso:
 - Más extensamente y más fácil en tabaco.
 - Producción de haploides reportada en 60 especies, pero 90% de estos casos en solanáceas y gramíneas.
 - e. Problemas actuales:
 - No pueden producirse rutinariamente en todos los cultivos
 - Diploides homocigotas pueden ser inferiores, p.e. tabaco
 - Teóricamente deben de ser similares a diploides homocigotas producidos por endogamia.
4. Fragmentos polimórficos de longitud restringida (FPLR)
- a. Uso de marcadores genéticos polimórficos
 - Su uso actual es limitado por la falta de marcadores disponibles, i.e. caracteres morfológicos, isoenzimas, etc.
 - Los mejores marcadores no son regulados por el desarrollo, muestran falta de dominancia, carecen de alelos múltiples, no muestran efectos pleiotrópicos.
 - b. Endonucleasas restrictivas cortan moléculas de ADN en sitios específicos.
 - Fragmentos ADN separados por gel-electroforesis.
 - Patrón de ADN es transferido de la gelatina a filtros de nitrocelulosa (p.e.) y expuestos a una sonda radioactivamente marcada para promover hibridación ADN/ADN.
 - Uso de autoradiografía para determinar dónde se hibridiza la sonda.
 - c. Clones de ADN sondas de fragmentos específicos pueden ser usados para detectar fragmentos ADN homólogos específicos.
 - ADN sonda puede ser análogo con genes conocidos, i.e. genes de faseolina, genes de zeina, etc.
 - No es necesariamente para aislar genes específicos; cualquier secuencia de ADN puede ser usada como sonda con tal que se hibridice con fragmentos de ADN.
 - d. Bases de FPLR
 - Moléculas de ADN de dos individuos pueden diferir, y fragmentos de diferentes longitudes son formados cuando son digeridos por endonucleasa.
 - Fragmentos de tamaños desiguales viajan a diferente velocidad en la gelatina; las bandas hibridizadas por la sonda marcada aparece en diferentes regiones de la gelatina.
 - Esto produce un FPLR.