

MEJORA DE PLANTAS AUTOGAMAS

1. Selección en poblaciones autóгамas heterogéneas(pg .3)

+Estructura genética de las poblaciones autóгамas(pg.4)

+Teoría de las líneas puras(pg.4)

+ Variedad autóctona(pg.5)

+Nivel de heterocigosis(pg.5)

+Selección Masal(pg.5)

+Selección de líneas puras(pg.6)

+Fuentes de variabilidad en líneas puras(pg.6)

2.Hibridación y combinaciones genéticas(pg.7)

+Factores que afectan a las frecuencias génicas en F2(pg.8)

+Generaciones posteriores a F2(pg.12)

+Reducción del tiempo necesario para obtener un homocigótico completo(pg.14)

+Combinaciones génicas óptimas(pg.14)

3.Mejora de plantas autóгамas por hibridación y selección de pedigree(pg.14)

+Objetivos(pg.15)

+Elección de parentales(pg.16)

+Realizar cruzamientos(pg.16)

+Manejo de poblaciones híbridas utilizando el método de pedigree(pg17)

+Evaluación de plantas únicas(generaciones segregantes F1,F2,F3,F4,F5)
(pg.18)

+Evaluación de generaciones no segregantes(F6,F7,F8-F12)(pg.19)

+Ventajas e inconvenientes del método de pedigree.(pg.21)

4.Método Masal

- +Procedimiento(pg.21)
- +Papel de la selección natural en poblaciones masales(pg.22)
- +Cruzamientos compuestos(pg.24)
- +Utilización de la androesterilidad(pg.25)
- +Evaluación temprana de las primeras generaciones(pg.26)

5.Método de retrocruzamiento(pg.27)

- +Parental recurrente y su recuperación(pg.28)
- +Carácter que se transfiere y su recuperación(pg.29)
- +Evaluación del método de retrocruzamiento(pg.30)

MEJORA DE PLANTAS AUTÓGAMAS

INTRODUCCIÓN

Las plantas autógamas son aquellas que se reproducen sexualmente por autofecundación. La autogamia absoluta no es común, si bien se consideran prácticamente autógamas, desde el punto de vista de mejora genética, aquellas plantas con menos de un 4% de alogamia.

La autogamia puede deberse a un mecanismo floral de cleistogamia, por el cual las anteras liberan el polen sobre el propio estigma, que está receptivo, con la flor cerrada. De esta manera se evita la entrada de polen extraño. Esto ocurre por ejemplo en el trigo, la cebada, la avena y la mayoría de las variantes del arroz.

En otras plantas no exist este mecanismo floral, las flores se abren, pero la proporción de fecundación cruzada puede ser tan pequeña como en las cleistógamas. Es el caso de la judía, el guisante, el algodón, el tomate, el tabaco, el lino y el sorgo.

La tendencia a la alogamia en estas plantas varía con el **genotipo**. Por ejemplo, hay variedades de arroz con notable proporción de alogamia. También varía con el **clima**, como ocurre con muchos cereales que muestran mayor tendencia a la alogamia en climas tropicales y subtropicales.

Este tema de Mejora de Autógamas lo vamos a tratar en cinco capítulos:

- 1- Selección en poblaciones o variedades autógamas heterogéneas.
- 2- Hibridación y combinaciones génicas
- 3- Hibridación y selección de pedigree
- 4- Métodos masales
- 5- Método de retrocruzamiento.

1.. Selección en poblaciones autógamas heterogéneas

La selección es una herramienta fundamental en la mejora de plantas. De hecho la clave del éxito del mejorador vegetal no es tanto el método que use, como la habilidad de reconocer tipos superiores en un limitado o amplio rango de variabilidad. El propósito de este capítulo es presentar el papel de la selección en la mejora de algunos cultivos autógamos y señalar las restricciones impuestas a la selección por las leyes genéticas. Nos ocuparemos de la función de la selección que explota la variabilidad natural que existe en un cultivo. Sin embargo, es necesario puntualizar que el papel de la selección y sus limitaciones en plantas autógamas, serán similares en plantas en las que la variabilidad se ha originado por hibridación (alogamia) o agentes mutágenos.

Estructura genética de las poblaciones autógamas

Una población de plantas autógamas, en la que no se ha realizado selección, estará formada casi exclusivamente por individuos homocigóticos. Esto es debido a que la autofecundación generación tras generación, produce un aumento del número de homocigóticos, frente a una disminución del número de heterocigóticos.

Los **individuos homocigóticos** que forman la población pueden ser todos de **idéntico genotipo**, como sería el caso si todos derivaran de un solo antecesor homocigótico, la autogamia fuera del 100% y además no hubiese habido mutaciones o en caso de que las hubiera habido éstas han sido eliminadas. Puede darse también el caso de que la población estuviera compuesta de **varios genotipos homocigóticos** diferentes y, esto puede ser debido a: mutación o bien a que la población se haya originado a partir de varias plantas heterocigóticas que, por autofecundación, dieron origen a una descendencia en la que se fueron separando un cierto número de homocigóticos diferentes o bien, a un cruzamiento espontáneo de individuos de una población original homocigótica con otro genotipo de otra población de la misma especie, lo que puede ocurrir cuando la autogamia no es absoluta.

Teoría de las líneas puras

Como ya se vio en el tema de la base mendeliana de la variación continua, Johanssen estudió el efecto de la selección para el carácter “peso de la semilla” en una variedad comercial de judía llamada “Princesa”. Cultivando por separado las descendencias de 19 semillas diferentes en peso, del lote original obtuvo 19 líneas puras.

Observó que:

- Cada línea mostraba un peso medio característico que variaba entre 0,35 g y 0,65 g.
- Cada línea presentaba una distribución continua normal, pero con una variabilidad menor que la que presentaba la población original de la variedad.
- Las descendencias de semillas de diferentes tamaños, de una misma línea tenían igual peso medio y éste era diferente al de otras líneas. Las variaciones de fenotipo dentro de una línea se debían al ambiente y no al genotipo.

Si partimos de una variedad autógama heterogénea (formada por distintos genotipos) éstos serán homocigóticos. Un método para mejorar esta variedad será seleccionar de entre estos genotipos homocigóticos los que sean superiores. Por ejemplo seleccionar dentro de la variedad Princesa la línea 1, que tiene un peso promedio de 0,64 g. Sin embargo, una vez que tengamos aislada una línea pura superior, seleccionar dentro de esta línea no tiene sentido. Todas las plantas de esta línea tienen el mismo genotipo, la superioridad o inferioridad depende del ambiente. La selección de las plantas superiores dará lugar a una descendencia con un peso promedio igual al de la población original (0,64 g). Por tanto se puede concluir que no habrá respuesta a la selección ($h^2 = 0$, $R = 0$).

En conclusión: una **línea pura** puede definirse como la progenie de una planta única obtenida por autofecundación. En poblaciones autógamas pueden existir “n”

líneas puras y una vez obtenidas, se puede seleccionar entre unas u otras, pero no tiene sentido seleccionar entre individuos de una misma línea con el mismo genotipo porque las variaciones observadas dentro de cada línea son debido a efectos ambientales.

Variedad autóctona

El término variedad autóctona tiene varios sinónimos, variedad local, variedad indígena o variedad de la tierra. Las variedades autóctonas tienen tres características principales:

- a) son endémicas de un área, sus orígenes se remontan a varios cientos de años
- b) son una mezcla de tipos (genotipos),
- c) están bien adaptadas al ambiente en el que se cultivan.

En una población autóctona, los componentes de la población serán mayormente homocigóticos. La mezcla puede ser conspicua, como puede ser el caso de una variedad autóctona de trigo que tenga espigas con puntas o sin ellas, glumas rojas, blancas y negras, granos blancos y en diferentes tonalidades de rojo, etc, o bien las diferencias pueden ser pequeñas y afectar a caracteres cuantitativos tales como: altura, tiempo de maduración, tamaño de la semilla, etc.

Las variedades autóctonas al ser mezclas de genotipos están bien adaptadas, amortiguan bien los "golpes" a los que pueden estar sometidas en diferentes estaciones. Si un genotipo falla un año (no es productivo), es compensado por otro genotipo que produce más ese año. La mayoría de las variedades de la tierra no tienen buenas cualidades desde el punto de vista agronómico. Generalmente son menos productivas que las variedades mejoradas. Frecuentemente, su variabilidad las hace difícil de cultivar y cosechar mecánicamente. La uniformidad también es necesaria para su comercialización. Sin embargo, es interesante mantener estas variedades indígenas heterogéneas porque es muy probable que en ellas se encuentren genes de interés para la adaptación a suelo y a condiciones climáticas específicas y para resistencias a plagas y enfermedades locales.

Nivel de heterocigosis

Idealmente, una población de plantas autóгамas se considera una mezcla de plantas homocigóticas. No obstante, en la mayoría de las poblaciones autóгамas se verifica algo de alogamia, que varía en función del cultivo que se trate y del ambiente. Aún cuando la alogamia en cada generación incrementa el nivel de heterocigosis, esta tendencia es contrarrestada por la desaparición en poblaciones homocigóticas de la mitad de los heterocigotos en cada generación segregante. Esto significa que el nivel de heterocigosis no se incrementa más que por el porcentaje de alogamia en una generación.

Selección masal

El primer paso en la mejora de una variedad autógamma heterogénea es la selección de los tipos de interés y la eliminación de los tipos no deseables. Esto se puede hacer por corte o arranque de las plantas no seleccionadas en las primeras fases de desarrollo, o bien se pueden mantener todas las plantas, e ir identificando los tipos prometedores

durante todo el ciclo vegetativo (etiquetado) y cuando llega la madurez, cosechar sólo las plantas que interesen. Cualquiera de los métodos puede dar resultados similares, aunque en algunos casos la eliminación de los individuos no deseables puede colocar a las plantas en condiciones desiguales de competencia.

La selección masal implica la selección de las mejores plantas de la variedad (selección individual) y la reunión o mezcla de toda la semilla que producen en conjunto.

Una forma más refinada de la selección masal es cosechar las mejores plantas separadamente y cultivarlas como líneas puras para compararlas entre sí. Una vez evaluadas, las líneas puras superiores y similares se mezclan para mejorar una variedad ya establecida.

En muchos casos la selección masal es el primer paso en **la mejora de las variedades autóctonas**. Aplicando este método, las características que han hecho que la variedad autóctona tenga éxito, se mantendrán y obviamente todos los defectos se eliminarán. Cuando se quiere introducir un nuevo cultivo en un área, la mejora inicial del mismo comienza por la realización de una selección masal.

Actualmente, se hace selección masal para **mantener las características de las variedades establecidas**. Por regla general, esto implica la cosecha de alrededor de 200 plantas típicas de la variedad. El número de plantas debe ser grande para preservar la identidad y la variabilidad original de la variedad. Estas plantas se cultivan en hileras y las que no son típicas de la variedad se destruyen antes de que florezcan. Las restantes se cosechan en masa. Este proceso se repite tantas veces como sea necesario a fin de mantener las características de la variedad.

Selección de líneas puras

La mejora de una variedad por selección masal puede continuarse con una selección de líneas puras, como lo hizo Johanssen para las judías. Este es un método efectivo para la mejora de una variedad autóctona tanto en su área de desarrollo, como en otra nueva área, en la que se desee introducir la variedad.

Fuentes de variabilidad en líneas puras

Las principales fuentes de variabilidad en líneas puras son: mutación, hibridación y recombinación.

Mutación

Las líneas puras permanecen homocigóticas (homocigóticas para todos los loci) indefinidamente, siempre que se mantengan por autofecundación.

Stadler estudió la frecuencia de mutación en los genes que controlan el desarrollo del endospermo en maíz. (Tabla I). Demostró que la frecuencia natural de mutación variaba ampliamente en función de los genes que se tratara, pero por lo general se mantenía en el orden de 1/100.000 ó 1/1.000.000 gametos mutados/gametos normales, aunque a veces se encontraron frecuencias menores y mayores. .

Aun cuando las tasas de mutación sean bajas, se debe decir que son lo suficientemente significativas como para justificar la variabilidad de poblaciones autóгамas, más aún si se considera el tiempo que han sido mantenidas bajo domesticación.

Table.1 Frequency of spontaneous gene mutations in maize

GENE	NUMBER OF GAMETES TESTED	MUTATIONS OBSERVED	MUTATION RATE PER MILL.GAMET.
R (<i>color factor</i>)	554,786	273	492
I (<i>color inhibitor</i>)	265,391	28	106
Pr (<i>purple</i>)	647,102	7	11
Su (<i>sugary</i>)	1,678,736	4	2
Y (<i>Yellow</i>)	1,745,280	4	2
Sh (<i>shrunk</i>)	2,469,285	3	1
Wx(<i>waxy</i>)	1,503,744	0	0

Hibridación espontánea y recombinación

Como ya se mencionó anteriormente, en poblaciones autóгамas ocurre también algo de alogamia. Esta alogamia proporciona un mecanismo para que se puedan recombinar caracteres existentes en los diferentes individuos de la misma población. Pero también la hibridación puede ocurrir, ocasionalmente, con miembros de otras poblaciones y ello conlleva la aparición de caracteres no presentes previamente en la población original. Por tanto, las recombinaciones que se producen entre poblaciones distintas son superiores a cualquier tipo de recombinación que pudiera ocurrir dentro de la misma población.

Hibridación y combinaciones génicas.

Los mejoradores de plantas, en el pasado han utilizado el término hibridación, como para referirse a los cruzamientos entre distintas variedades o en algunos casos a especies diferentes. En el siglo XX, el uso que se le da al término hibridación no es otro que el cruzamiento planificado entre parentales cuidadosamente seleccionados.

Cuando un mejorador cruza (híbrida) 2 variedades de una planta autógamma, su preocupación es:

- 1) saber los límites y naturaleza de la variabilidad en F_2 , o primera generación segregante.
- 2) el progreso de la población hacia la homocigosis completa y,
- 3) la naturaleza de la combinación génica más adecuada.

El cruzamiento (la hibridación) puede ser intraespecífica, cuando se refiere al cruzamiento entre individuos de la misma especie o interespecífica, cuando los

individuos cruzados son de distintas especies. Ahora nos referiremos sólo a los cruzamientos intraespecíficos.

Factores que afectan a la recombinación génica en F_2

Cuando se realiza un cruzamiento entre líneas puras la F_1 es genotípicamente heterocigótica y genotípicamente homogénea. En la F_2 (primera generación segregante) de dicho cruzamiento aparecerán genotipos recombinantes, que reúnan caracteres que antes estaban separados en los dos parentales. El número de recombinantes de la F_2 dependerá de los siguientes factores:

- 1- Número de genes diferentes en ambos parentales**
- 2- Número de alelos en cada locus**
- 3- Ligamiento génico frente a segregación independiente**
- 4- Diferencias estructurales en los cromosomas**

El término "recombinación" se utiliza aquí en sentido amplio, incluye recombinación de genes no sólo en el mismo cromosoma, sino también en distintos cromosomas.

A continuación veremos cómo afecta el número de genes diferentes presentes en cada uno de los parentales y el número de alelos por locus existentes, en el caso de segregación génica independiente.

1. Número de genes diferentes en ambos parentales

Es muy difícil concebir un cruzamiento entre 2 variedades de un cultivo, que produzca un híbrido que no sea heterocigótico para un número considerable de genes en loci diferentes. El número de loci diferentes entre ambos parentales determinará el número de genotipos y fenotipos obtenidos en un cruzamiento donde suponemos que no existe ligamiento entre los genes en cuestión. El mayor problema que se le presenta la mejorador es manejar dichas poblaciones en las que el número de genotipos es grande, aún cuando los padres difieran en pocos pares génicos.

Un ejemplo podría ser el cruzamiento de 2 variedades de trigo que difieran en 21 genes.

- N° loci heterocigóticos en $F_1 = 21$
- Gametos distintos en $F_1 = 2^n = 2.097.152$
- Genotipos distintos en $F_2 = 3^n = 10.460.353.203$.
- Genotipos distintos en $F_2 = 4^n = 4,398.046.511.104$

Para cultivar un número significativo de plantas de la F_2 a fin de tener todos los posibles genotipos serían necesario aproximadamente 50.000.000 acres, que se correspondería con una superficie de 447 km de lado.

1 Ha = 2,5 acres
 1 acre = 0,4 Ha
 50.000.000 acres = 20.000.000 Ha.
 1 Ha = 10.000 m²
 1 km² → 1 x 10⁶ m²
 x → 2 x 10 mi- 20.000.000 Ha x = 200.000 km²
 20.000.000 Ha = √200.000 Km² = 447 Km de lado

Este número da una idea real del tamaño de las poblaciones F₂, e ilustra la importancia de disponer de técnicas eficientes para la selección dentro de estas poblaciones. (Tabla 2)

Table 2. Relationships between the number of heterozygous loci in F₁ plants and the number of genotypes and phenotypes in F₂.

Number of Heterozygous Loci	Different gametes in F ₁	Different genotypes in F ₂	Total genotypes in F ₂
1	2	3	4
2	4	9	16
3	8	27	64
4	16	81	256
10	1,024	59,049	1,084,576
21	2,097,152	10,460,353,203	4,398,046,511,104
n	2 ⁿ	3 ⁿ	4 ⁿ

2. Número de alelos en cada locus

En un cruzamiento entre 2 líneas puras o líneas consanguíneas, cada locus tendrá un máximo de 2 alelos diferentes, uno por cada variedad. El número de genotipos se incrementa de forma considerable cuando se incrementa el número de loci que presentan más de 2 alelos por locus. Ej: si los parentales difieren en 3 loci, con 2 alelos cada uno de ellos, tendremos un total de 27 genotipos (3ⁿ), pero si hay 4 alelos por locus, los genotipos posibles son 1000.

3. Ligamiento

El ligamiento afecta a la frecuencia de las combinaciones génicas, favoreciendo las combinaciones parentales a expensas de las recombinantes. La magnitud del efecto será dependiente del grado de ligamiento (Tabla 3.).

Table 3. Effect of linkage upon the proportion of AB/AB genotypes expected in F₂ from the double heterozygote, AB/ab or Ab/aB.

Recombination **Per cent of AB /AB (or ab/ab)**
or crossover value **individuals in F₂ if the F₁ is:**

	AB/ab (coupling)	Ab/aB (repulsion)
0.50 (indep)	6.25	6.25
0.25	14.06	1.56
0.10	20.25	0.25
0.02	24.01	0.01
0.01	24.50	0.0025
p	$\frac{1}{4} (1 - p)^2$	$\frac{1}{4} p^2$

El efecto de ligamiento puede ilustrarse considerando el efecto del gen T (Turkey) y R (Río) que ofrecen a las variedades de trigo portadoras la resistencia a roya. Se ha encontrado que ambos genes se encuentran ligados a una distancia de 15 unidades de mapa (m.u). La variedad Turkey 3005 resistente es de genotipo TTrr y la variedad Río, también resistente, es ttRR. Ambos genes están presentes en la variedad Turkey 10.016. Si esta variedad se usara como fuente de resistencia en un cruzamiento con una variedad susceptible (ttrr) el 81,9% de las plantas serían resistentes debido a la presencia de uno de los dos genes o de ambos. De las plantas resistentes el 83,1% tendrían ambos genes de resistencia y de éstas resistentes el 22% tendría ambos genes en homocigosis. Si estos genes hubieran sido independientes, el 93,75% de las plantas habrían sido resistentes en F₂, pero sólo el 60% podría tener ambos genes de resistencia, y sólo el 6,25% sería homocigótico para ambos genes.

Si los genes de resistencia vinieran de los parentales Turkey 3005 (TTrr) y Río (ttRR), la recombinación seguiría otro patrón. Aproximadamente el 0,5% de las plantas de la F₂, podrían ser resistentes y sólo el 6% podrían ser homocigóticas para ambos genes de resistencia. (Ver Tabla 4)

Tabla 4. Proportion of the various genotypes in F₂ where two genes for resistance are considered : (1) assuming linkage with 15 per cent of crossing-over when these enter the cross in both the coupling and repulsion phase, and (2) assuming no linkage

GENOTYPE	PHENOTYPE	COUPLING RT/rt (%)	REPULSION Rt/rT (%)	NO LINKAGE RrTt (%)
TTRR	Resistant	18.06	0.56	6.25
TtRR	Resistant	6.37	6.37	12.50
TTRr	Resistant	6.37	6.37	12.50
TtRr	Resistant	37.25	37.25	25
TTrr	Resistant	0.56	18.06	6.25
Ttrr	Resistant	6.37	6.37	12.50
ttRR	Resistant	0.56	18.06	6.25
ttRr	Resistant	6.37	6.37	12.50
ttrr	Susceptible	18.06	0.56	6.25

Algunas veces el ligamiento entre dos genes lleva implícito un bloque en el que uno de los dos genes tiene un efecto deseable y el otro no. Ej: en *Triticum timopheevi* existe ligamiento casi absoluto entre el gen que confiere resistencia a la roya del tallo y el carácter madurez tardía. Después de trabajar con poblaciones muy grandes, se obtuvieron variedades resistentes con madurez temprana.

Es importante darse cuenta que cuando 2 líneas puras se cruzan, el número máximo de combinaciones génicas diferentes se obtiene en la F_2 . Por tanto, las F_2 deben ser poblaciones segregantes tan grandes como sea posible la superficie de tierra disponible y el programa lo permita. Poblaciones de gran tamaño no tienen sentido en generaciones sucesivas ($F_4 \dots F_n$) porque el número de homocigotos (genotipos no segregantes) se irá incrementando.

Existe la evidencia de que el ligamiento de ciertos genes puede estar favorecido por la evolución. La efectividad de un gen o grupo de genes, está magnificada en presencia de otros genes y la selección natural favorecerá aquellos cambios cromosómicos estructurales que agrupen a los genes que cooperan con éxito, como veremos en el siguiente apartado.

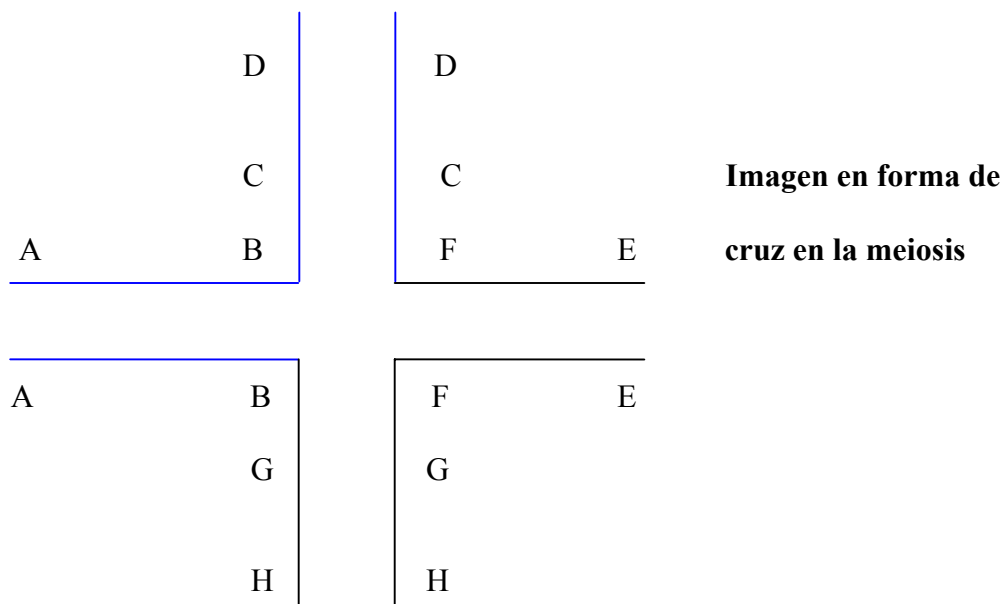
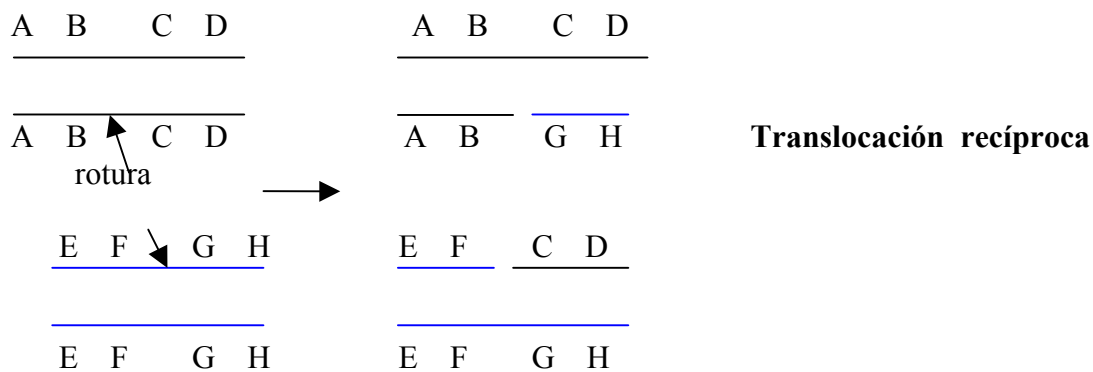
4. Diferencias estructurales en los cromosomas

Las diferencias estructurales en los cromosomas que se producen espontáneamente, pueden también afectar al porcentaje de recombinación entre caracteres. Así por ejemplo, suponiendo que los genes que cooperan con éxito estén en el mismo cromosoma, las **inversiones** afectarán las relaciones espaciales y el grado de cooperación entre ellos. Las inversiones que traigan como consecuencia acercar más

genes que cooperen con éxito, serán favorecidas por la selección natural, ya que permitirán que los genes se hereden como unidad dado que los serán poco frecuentes.

En el caso de translocaciones recíprocas, éstas producen una nueva relación de enlace entre los genes, pero no constituyen un impedimento para el sobrecruzamiento excepto en el área inmediata al punto de rotura y translocación.

Ejemplo:



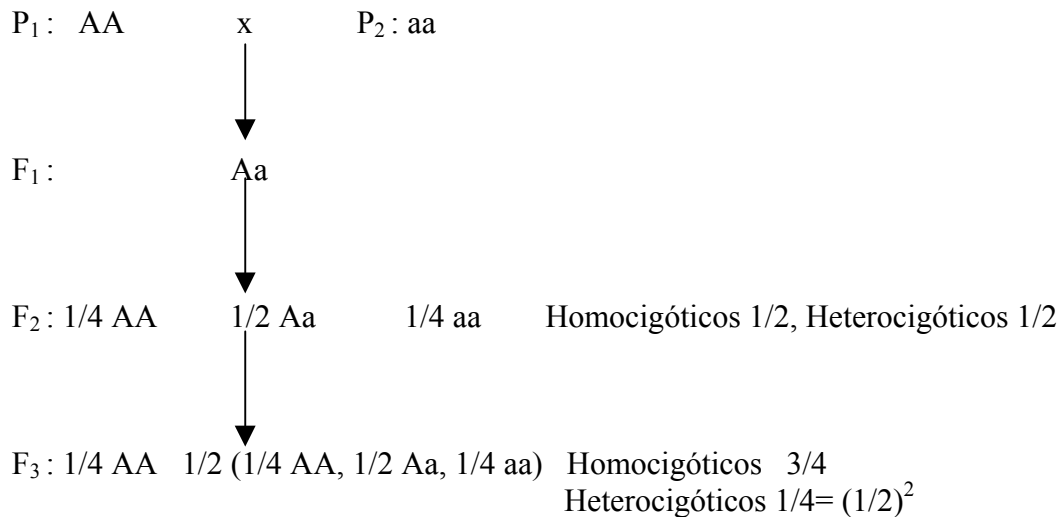
Generaciones siguientes a la F₂

El rasgo distintivo de las poblaciones híbridas de plantas autógamas es su comportamiento después de la F₂. En la F₃ y generaciones siguientes, se produce un aumento de la homocigosis y disminución de la heterocigosis. Por lo tanto, las poblaciones híbridas se convierten en una mezcla de genotipos homocigóticos.

Frecuencias génicas: es importante recordar que las frecuencias génicas se mantendrán constantes aún cuando las frecuencias de los genotipos cambien. Las

frecuencias génicas cambiarán si hay selección en contra de un determinado genotipo, si un genotipo es menos productivo que otro.

Homocigosis: Mendel estaba seguro del efecto de la autofecundación y su importancia en la consanguinidad. Pudo demostrar que conforme se sucedían generaciones de autofecundación el número de individuos heterocigóticos disminuía el 50 %. Así por ejemplo, si la F_1 es Aa la heterocigosis en la F_2 será la mitad, en la $F_3 = 1/4$ etc. Al mismo tiempo que la homocigosis aumentaba en 0,5 en la F_2 , 0,75 en la F_3 etc.



La proporción de **heterocigóticos** en una generación F_t vendrá dada por:

$$\frac{1}{2^{t-1}} = \frac{1}{2^m}$$

siendo t = el número de generación y m = el número de generaciones segregantes, desde la F_2 en adelante.

Genotipos homocigóticos: La proporción de plantas homocigóticas es de fundamental interés para el mejorador, ya que dichos tipos sirven de base para las nuevas variedades. La proporción de **homocigóticos** será:

$$1 - \frac{1}{2^m} = \frac{2^m - 1}{2^m}$$

Si los parentales difieren en más de un locus el número de genotipos homocigóticos se calcula utilizando la fórmula:

$$\left(\frac{2^m - 1}{2^m} \right)^n$$

donde m es el número de generaciones segregantes (a partir de la F₂) y “n” es el número de loci heterocigóticos en F₁.

Supongamos que 2 loci son heterocigóticos en una planta de la F₁ . Por tanto, en la F₂
 $((2^1 - 1) / 2^1)^2 = 1/4$ de las plantas serán homocigóticas y habrá dos genotipos homocigóticos cuando sólo un locus está segregando; y 4 cuando sean los 2 loci.

Por expansión de la binomial $(1 + (2^m - 1))^n$ se puede obtener la composición génica de cualquier generación de una línea pura. En la expansión de la binomial el primer exponente de cada término corresponde a los genotipos heterocigóticos y el segundo corresponde al número de loci homocigóticos.

Si se tiene una población F₁ , originalmente heterocigótica para 4 loci y se autofecunda durante 5 generaciones, es decir F₆ , la situación será: m=5 n=4

$$\left(\frac{2^5 - 1}{2^5}\right)^4 = 0,8807 = 88,07 \%$$

$$(1 + (2^5 - 1))^4 = (1 + (32 - 1))^4 = \\ = (1 + 31)^4 = 1^4 + 4(1)^3 \times 31 + 6(1)^2 \times (31)^2 + 4(1) \times (31)^3 + 31^4$$

Reducción del tiempo necesario para obtener un homocigótico completo

Dado que se necesitan varias generaciones para lograr homocigosis completa en una población híbrida los mejoradores han ideado otros procedimientos. Actualmente, se puede *cultivar in vitro* , anteras, ovarios, y embriones haploides, obteniéndose plantas haploides. La duplicación de los cromosomas de un haploide, dará lugar a lo que se denominan dihaploides, que son individuos homocigóticos para todos los loci. Sin embargo, para algunas especies y para algunos genotipos todavía no se ha podido poner a punto estos métodos.

Combinaciones génicas óptimas

Una variedad mejorada de un cultivo autógamo es un genotipo homocigótico o un grupo de pocos genotipos homocigóticos. Dichos genotipos homocigóticos están formados por un conjunto de loci diferentes (con pares de alelos idénticos en cada locus) que cooperan e interactúan bien entre ellos y con el ambiente. Por autofecundación natural, estas combinaciones génicas se transmiten a la generación siguiente, sin segregación manteniéndose por tanto estas características en las generaciones siguientes.

En un cultivo alógamo, la combinación génica óptima es aquella en la que la interacción existe no sólo entre genes de loci diferentes sino entre alelos del mismo locus. En otras palabras, la interacción génica en cultivos alógamos no es sólo a nivel intergénico sino también intragénico (entre alelos del mismo locus). Desafortunadamente, como los genes no son idénticos por pares no es posible reproducir estas características sexualmente. La naturaleza puede mantener estos genotipos por reproducción asexual (alógamas con apomixis facultativas por ejemplo)

pero, en autóгамas el mejorador puede también producir variedades híbridas a partir de líneas consanguíneas (Ejemplo, los híbridos de maíz).

3. Mejora de plantas autóгамas por hibridación y selección de pedigree

Durante los primeros 50 años del siglo pasado, la hibridación fue la primera fuente de obtención de nuevas variedades de plantas autóгамas. Esto queda bien reflejado al analizar los métodos de mejora usados para obtener las principales variedades de trigo, en el período de 1919-1959 en E.E.U.U. En 1919 se obtuvieron 12 nuevas variedades de las que sólo 4 resultaron de cruzamientos entre variedades ya existentes.

El término **variedad híbrida** se utilizó durante varios años para identificar variedades desarrolladas por hibridación. En la actualidad, el término se utiliza para designar variedades que muestren vigor híbrido, es decir aquéllas que son altamente heterocigóticas y deriven de stocks parentales.

El hecho fundamental es el siguiente : dos genitores se cruzan y originan una población genéticamente uniforme , que es la F_1 . La autogamia sucesiva supone que toda la potencialidad de la variación genética contenida en la F_1 se va a manifestar en las generaciones segregantes. En estas generaciones es donde deberán aparecer las líneas con el fenotipo óptimo buscado. Se plantea ahora el problema de cuándo y cómo conviene hacer la selección de genotipos segregantes. Los métodos básicos para hacer la selección de los genotipos segregantes son: el método de pedigree o genealógico y el método masal. En **el método de pedigree** se aplica la selección desde la primera generación segregante (F_2) y se realiza la selección de planta a parcela, con lo cual se puede conocer en cualquier momento la ascendencia de una planta. En el método llamado **masal** (*bulk method*) desde la F_2 toda la semilla se recolecta en forma conjunta o en masa y no se realiza ninguna selección hasta el final del proceso, como veremos más tarde.

El éxito en la mejora de plantas a través de hibridación se logra, si se tienen en cuenta las siguientes consideraciones:

- 1) los objetivos están claramente definidos.
- 2) los padres seleccionados reúnen los requisitos que se buscan.
- 3) se utilizan los métodos de hibridación apropiados
- 4) las poblaciones híbridas se manejan adecuadamente.

Objetivos

Antes de iniciar un proceso de mejora, lo primero que hay que hacer es conocer perfectamente bien el cultivo, a fin de detectar cualquier causa que pueda limitar la productividad o la aceptabilidad del cultivo. Es decir, lo primero de todo es fijar unos objetivos claros de mejora del cultivo.

Lo deseable es mantener las características de las mejores variedades del área. Por tanto, los objetivos estarán relacionados con la mejora de uno o varios de los

caracteres presentes en las variedades que ya existían. Ej: los mejoradores de trigo de E.E.U.U. , sin excepción, tenían como objetivo obtener variedades resistentes a la roya. Otro objetivo también muy perseguido fue obtener variedades que maduraran más tempranamente. A mediados del siglo pasado, los mejoradores de trigo estaban trabajando para obtener tallos más fuertes y más cortos y variedades que utilizaran mejor altos niveles de fertilizantes (Segunda revolución verde). Estos objetivos podrían servir también para otros cultivos.

Elección de parentales

Una vez fijados los objetivos de la mejora de una planta, es decir, proyectado por el mejorador el genotipo ideal que desea obtener, es de fundamental importancia una buena elección de los parentales o genitores para el cruzamiento. Generalmente se partirá de 2 parentales que entre ambos reúnan los genes que en conjunto forman el genotipo ideal.

Habitualmente, se plantea obtener una nueva variedad para reemplazar a una ya existente, que se comporta adecuadamente en un área concreta, pero que “falla” en algún carácter determinado. Lógicamente, uno de los parentales debe ser la variedad adaptada al área para la que se realiza la mejora y el otro parental debe complementar las características del primero para el carácter en cuestión.

Si entre el material que tiene a su disposición el mejorador encuentra varios genotipos posibles, para cada uno de los parentales, será conveniente elegir aquella pareja de parentales que, aparte de las características complementarias en las que forzosamente difieran, se parezcan lo más posible, para restringir así la amplitud de las segregaciones.

Así por ejemplo, si tenemos una variedad adaptada a un área, y queremos mejorar el rendimiento, uno de los genitores (parentales) será esta variedad y el segundo podría ser alguno que muestre alto rendimiento. Si éste se cultiva también en el mismo área que el primer parental, o en un área de características análogas, mejor, en tal caso ambos parentales tendrán numerosos genes en común. Si se elige un parental de una región totalmente diferente los genes relacionados con la adaptación al medio serán diferentes en ambos parentales.

A veces, suele necesitarse un tercer o cuarto parental para completar las características deseadas. Partir de 4 parentales aumentaría la variabilidad genética, pero hace difícil el manejo de las generaciones segregantes. Para evitar esto, la alternativa sería hacer la mejora en dos o más pasos, en vez de en uno.

Actualmente la FAO (Food and Agriculture Organization) dispone y publica información de gran cantidad de variedades, que pueden servir de base a programas de mejora.

Realizar los cruzamientos

Hacer los cruzamientos es lo que menos tiempo ocupa en un programa de mejora. Es necesario emascular, es decir, quitar las anteras de las plantas que actuarán como parental femenino o como madre y aislarlas, para que no reciban el polen no deseado. Más tarde cuando el estigma esté receptivo, se transfiere el polen de la planta que se desea que actúe como parental masculino. En algunos casos se puede sembrar a diferentes tiempos con el fin de que solapen la maduración de la parte femenina y masculina. Los híbridos pueden hacerse en campo o en el invernadero o en cámara de cultivo.

Emasculación

La emasculación consiste en quitar las anteras con pinzas. Si son muy pequeñas se hace por succión. La extracción de las anteras se hace cuando se aproximan a la madurez. Se descarta toda flor que haya comenzado a echar polen así como cualquier flor que esté muy inmadura. Las flores emasculadas se cubren con bolsas de papel para prevenir polinización accidental.

Polinización

La polinización es un proceso menos preciso que la emasculación. El polen puede ser transferido rompiendo una antera madura sobre el estigma. En muchos casos, puede hacerse una recolección masal del polen y transferirse con una espátula o con un pincel sobre el estigma. En otros casos, se espolvorea todo el polen sobre el estigma. Las polinizaciones se llevan a cabo por lo general el día después de la emasculación, pero este tiempo varía entre las especies. El ambiente influye considerablemente en el tiempo de realización de la emasculación y la polinización, razón por la cual se debe experimentar cuidadosamente cuál es el tiempo apropiado para cada especie. Por último, cada planta se marca para registrar el cruzamiento realizado y la fecha en que se realizó.

Manejo de las poblaciones híbridas utilizando el método pedigree o genealógico

En el método de pedigree o genealógico, como su nombre indica, se realiza un registro de las características de las líneas descendientes de todos los individuos o líneas en cada generación. Es decir, en la F_2 se anotan las características de todas las plantas y se seleccionan las adecuadas. Las plantas F_2 seleccionadas producen semillas por autofecundación, las semillas de una planta de la F_2 forman una familia de la generación F_3 , que será una línea. Primeramente las notas que se recogen son aquellas referidas a vigor, fecha de maduración, resistencia a enfermedades o a algunos insectos etc. Las notas que se incluyen en generaciones más avanzadas están relacionadas especialmente con datos preliminares de rendimiento. La acumulación de información es de vital importancia a la hora de tomar decisiones sobre que líneas se deben eliminar y cuáles deben de seguir en el programa de mejora. En el proceso final de evaluación de líneas, se deben manejar sólo un número limitado de ellas.

La información que el mejorador dispone de cada línea, permite a éste muestrear el máximo número de líneas de descendencia diversa. Ej: si el mejorador elige dos líneas potencialmente buenas las dos, él debe guardar una de cada origen, más que dos que pertenezcan a familias muy relacionadas. El método del pedigree permite el lucimiento personal del mejorador como seleccionador.

Al manejar poblaciones híbridas de plantas autógamas el mejorador debe tener siempre *in mente* que se está cambiando la estructura genética de la población. Un punto fundamental a considerar es que el potencial máximo de un cruzamiento (ésto es el mayor número de fenotipos y genotipos segregantes) lo obtiene en la F_2 . Las generaciones sucesivas a la F_2 repetirán básicamente las características de ésta. Otro punto importante es que la heterocigosis disminuirá rápidamente de modo que las progenies derivadas de la selección de una planta serán tanto más homocigóticas (F_2 ... F_5) cuanto mayor sea el número de generaciones del programa de mejora. Esto significa que el mejorador está evaluando el comportamiento de plantas individuales desde generaciones tempranas y luego evaluará las familias y líneas derivadas de ellas.

Evaluación de plantas únicas en generaciones segregantes

F_1

La F_1 , no es una generación segregante y en F_1 nunca se selecciona. De esta generación se debe cultivar un número adecuado de plantas para producir la población F_2 deseada. Además se debe guardar una cantidad de semilla igual a la que se necesitaría para plantar otra F_2 por si el experimento original no funciona. Las plantas de la F_1 se comparan con las variedades parentales para estar seguro que son híbridos.

F_2

En el método de pedigree se realiza una selección de plantas en la F_2 . Las semillas de las plantas F_1 se separan entre sí por una distancia que oscilará entre 10 y 15 cm y se siembran en hileras que estarán separadas por una distancia de 0,3-0,6 m. Estas distancias son válidas para cereales. La distancia en otras especies variará en función del tipo de desarrollo que presente la planta. El número de plantas F_2 deberá ser 10 a 20 veces más el número deseado de familias F_3 . Un número manejable de plantas serían 5000 las cuales ocuparían una extensión de aproximadamente 200 m².

En la población F_2 se ofrece la primera oportunidad de practicar selección. Se seleccionan sólo aquellas plantas más vigorosas, que muestran las características para las que se ha iniciado el proceso de mejora.

Es aquí donde se pone de manifiesto la habilidad del mejorador para descartar el material inútil. Si no lo hace correctamente perderá fenotipos prometedores o deberá trabajar con un número muy grande de plantas.

Supongamos que se han seleccionado 300 plantas y que 50 de ellas se descartan, después de examinar en el laboratorio: tamaño, forma, color de semilla, etc.

F_3

Las semillas de las 250 plantas de la F_2 se siembran espaciadas pero a una distancia mayor de lo que se hizo en la F_2 . Cada familia F_3 se siembra en una línea y el tamaño de la familia debería ser lo suficientemente grande para mostrar la variabilidad existente en ella. Si se cultivan 30 plantas a 10 cm entre planta y a 0,3 m entre líneas,

será una extensión más que suficiente para cada familia F_3 . Una variedad control deberá incluirse al menos cada 10 hileras y medirse para los caracteres en cuestión. Por tanto, en este ejemplo se sembrarán un total de 275 hileras que ocuparán aproximadamente 200 m^2 .

La eficiencia del cruzamiento se hace notable. Si los dos parentales (genotipos) colaboran o interactúan bien habrá una gran disponibilidad de buen material para seleccionar. **La selección se hace a nivel de planta.** Se hace énfasis en familias que sean uniformes. No se descartan individuos que sobresalen en otras familias que habitualmente se hubieran descartado. El número de selecciones raramente excede el número total de familias F_3 . Puede asumirse que se hacen 150 selecciones y que 25 de ellas se descartan después de llevar el material al laboratorio.

F_4

Esta generación es similar a la anterior. Tiene 125 familias y 12 variedades control. Ocupará 133 m^2 . Aún cuando las familias se muestren homogéneas se hará selección de planta. La F_4 ofrece una buena oportunidad para reducir el tamaño de la población. Esta reducción se hace visualmente y analizando el pedigree. Aquí suponemos que se cosechan 100 plantas procedentes de 40 familias y que el número se reduce a 90, después de analizarlas en el laboratorio.

F_5

Esta generación es semejante a la F_4 . La diferencia radica en que usan parcelas más grandes, cuyas dimensiones se asemejan bastante a las condiciones de campo. Las selecciones que se hacen se basan en : *pedigree*, apariencia visual, y rendimiento por parcelas, si éstas son lo suficientemente grandes. Como en F_4 , se eligen alrededor de 100 plantas, que se reducen luego a 80, después de pasar por el laboratorio. Al hacer las selecciones, asumimos que las plantas son homocigóticas. Por tanto, las selecciones deben hacerse de familias que se muestren uniformes.

Evaluación de líneas en generaciones no segregantes

F_6

En esta generación la unidad de selección no es la planta individual, sino la familia derivada de una única planta. En este momento las parcelas se cosechan en conjunto y no separadamente la semilla de cada planta. Por tanto, la tasa de siembra se aproxima mucho a la siembra que se hace con fines comerciales. El tamaño de siembra será lo suficientemente grande como para permitir una identificación visual rápida de cada familia y si es posible también obtener valores de rendimiento. Si se dispone de abundante semilla, se deben hacer repeticiones de parcelas. Si se tiene 80 selecciones la parcela de siembra será similar a la F_5 . La selección, al igual que la F_5 , tiene en cuenta, no sólo el pedigree, sino también el comportamiento en parcela. Probablemente 15 de las familias más uniformes y prometedoras se conservan después de hacer evaluación visual, análisis de rendimiento y análisis de laboratorio.

F₇

En este estado, o quizás un año antes, se debe dejar de usar la categoría familia (que implica variabilidad) y se debe reemplazar por “selección”. Las 15 selecciones y variedades control se siembran en pruebas replicadas utilizando un diseño de bloques al azar. Aproximadamente 4 ó 5 selecciones sobrevivirán esta prueba que incluye pruebas de calidad.

F₈-F₁₀

Durante 3 años como mínimo y en algunos casos hasta 5, se repetirán pruebas como la efectuada en F₇. Generalmente, los ensayos se extenderán a diferentes localidades del mismo área donde se iniciará la producción. Este procedimiento disminuirá el número de selecciones a uno o como máximo a dos.

F₁₁-F₁₂

Estos años se dedican a ensayos y pruebas en campo. Estos ensayos consisten en analizar parcelas de aproximadamente 0,4 Ha o más, que se siembran y cosechan como lo haría el productor. Durante este periodo se busca un nombre para la selección y se comienzan los trámites para el registro de las semillas en agencias para tal fin.

El ejemplo que hemos seguido demuestra que se requieren aproximadamente 12 años para producir una variedad, 5 de los cuales se centran en seleccionar plantas aisladas y 7 para seleccionar poblaciones. Este esquema es flexible, ya que la selección de planta puede llevar de 4 a 8 años, y los test poblacionales de 6 a 8 años, razón por la cual una variedad de plantas autógamas necesita un período de 16 años, antes de iniciar su comercialización.

Ventajas e inconvenientes del método pedigree

El método de pedigree permite más oportunidades que cualquier otro método para evaluar los resultados del cruzamiento si el mejorador conoce bien el cultivo y es lo suficientemente habilidoso para estimar el comportamiento en campo de cada planta en particular. Si no se tiene este conocimiento es mejor no iniciar un programa de mejora, utilizando esta metodología, ya que el método de selección masal permite lograr homocigosis con mucho menos trabajo. La pregunta por tanto es: ¿qué puede lograrse seleccionando en generaciones muy tempranas cuando en ese momento sólo se trabaja con plantas aisladas?.

Para **caracteres cualitativos**, tales como resistencia a enfermedades (en presencia de la enfermedad) altura, color de la flor, forma del fruto etc, este método (pedigree) permite la eliminación temprana de los tipos que no tienen futuro alguno. De esta forma, se ahorra tiempo y espacio para el material prometedor.

Los mejoradores generalmente recurren a técnicas especiales que identifican las plantas deseables en generaciones tempranas. Estas técnicas incluyen:

- Epidemias artificiales (en campo o en invernadero).
- Pruebas de temperatura (tests de resistencia al frío en cámaras especiales).
- Microtests de calidad.

Las pruebas para seleccionar plantas prometedoras en generaciones tempranas las hace no sólo el mejorador, sino también los patólogos, fisiólogos, químicos, etc.

Los **caracteres cuantitativos** (especialmente los relacionados con el rendimiento) son difíciles de evaluar en generaciones tempranas. Un problema importante es que el comportamiento de una sola planta en un área muy grande es totalmente diferente al que tiene una población creciendo en el mismo área. El problema se complica aún más cuando los niveles de heterocigosis son altos, cosa que ocurre en generaciones tempranas.

Las ventajas del método de pedigree son:

- a) Permite la eliminación de gran cantidad de material muy tempranamente.
- b) Permite la evaluación de seleccionas en función de su comportamiento de año en año.
- c) Permite llegar rápidamente a la homocigosis cuando la selección de planta única se traduce en progenie de planta única uniforme.

Las objeciones de este método son:

Se trabaja con una cantidad limitada de material debido al tiempo que se consume para elegir planta por planta. Incluso más engorroso es el tiempo que se tarda para hacer el criadero (parcela de multiplicación) y la cosecha planta a planta.

Cuando se deben evaluar numerosos cruzamientos, este método debe descartarse. Sin embargo, cuando el mejorador trata de obtener el mejor resultado a partir de un cruzamiento o de unos pocos cruzamientos puede ser una buena elección la aplicación de este método.

4. Método masal (Bulk Method)

Procedimiento

Este método descrito por Newman fue desarrollado por Nilsson-Ehle en 1908, cuando cruzó la variedad de trigo de invierno resistente “Squavehead” con la de alto rendimiento “Stand-up”. Newman permitió que se autofecundaran la F_2 y las siguientes generaciones y recogió toda la semilla conjuntamente, sin hacer selección de planta alguna. Newman observó que:

- 1) se podían cultivar en cada generación poblaciones de gran tamaño.
- 2) se requería poco trabajo para llevar a cabo cada cruzamiento, lo cual permitía que varios cruzamientos se llevaran a cabo al mismo tiempo.
- 3) las selecciones se llevaban a cabo en las últimas generaciones y sus resultados eran positivos.

El término selección masal (*mass selection*) se usa como sinónimo de *bulk method*. La diferencia entre este método y el de pedigree, radica en el momento en que

se hace la selección. En otras palabras, la diferencia existe sólo en el manejo. Ambos métodos tienen en cuenta los mismos requisitos a la hora de planear los objetivos del programa de mejora y la elección de los parentales.

El método masal a diferencia del de pedigree cultiva las generaciones tempranas en masa. El número de generaciones cultivadas de esta forma, está en función del mejorador y de la naturaleza del cruzamiento. Algunos piensan que la homocigosis absoluta no es necesaria al principio y hacen selección de plantas para formar familias y selecciones en la F_5 ó F_6 . Otros mejoradores hacen la selección en la F_7 ó F_8 , o incluso más tarde.

La última generación masal a partir de la cual se seleccionarán las plantas que formarán líneas se plantarán espaciadas (como en la F_2 del método pedigree). De aquí en adelante, ambos métodos son esencialmente iguales.

El método masal y el de pedigree no son mutuamente excluyentes. Harrington propuso y utilizó un método que combinaba al de pedigree y al masal de la siguiente forma. Cultivó las poblaciones híbridas en masa hasta que las circunstancias fueron favorables para la expresión de caracteres importantes, momento en el cual hizo selección de planta única y siguió con las poblaciones aplicando el método del pedigree. Se hicieron selecciones para resistencia a sequía y calor en años secos y calurosos y selección para resistencia a enfermedades cuando la epidemia severa ocurría de forma natural.

Otros autores han preferido usar el método de pedigree en generaciones tempranas para eliminar fenotipos indeseables rápidamente y luego las mejores plantas en una población y continuar con el método masal.

Papel de la selección natural en poblaciones masales

Por regla general, las poblaciones híbridas se manejan en masa sólo hasta que se logra un nivel alto de homocigosis que no es más allá de la F_8 . Por tanto, la selección natural tiene un período muy corto para actuar sobre los genotipos homocigóticos. Algunos mejoradores suelen permitir que la selección natural actúe durante un período más largo de tiempo. Piensan que este modo de selección natural favorecerá a los genotipos mejor adaptados al ambiente que son los que presentan la mayor capacidad de rendimiento. Evidentemente que no piensan en aquellos otros genotipos que sobreviven a situaciones ambientales límite (enfermedades, heladas, temperaturas altas, etc.) mejor que lo hacen los genotipos que funcionan bien en condiciones normales. En estas circunstancias, sí que se ha visto que es mejor dejar actuar a la selección natural durante un período largo de tiempo.

Selección natural entre variedades cultivadas

El interés de trabajar con el método masal de mejora aumentó cuando se analizaron los resultados obtenidos por Harlan y Martini al estudiar el comportamiento de una mezcla de variedades de cebada. La mezcla consistió de un número igual de semillas de 11 variedades, alguna de las cuales se sabía que estaban bien adaptadas a algunas áreas y otras no. La mezcla se cultivó en varios años, en 10 estaciones experimentales de E.E.U.U. y se hizo un censo cada año.

De cada siembra se hizo un censo (o se evaluó) al siguiente año, analizando 500 plantas bien espaciadas. Los resultados finales para cada localidad aparecen en esta tabla. Las variedades Coast and Trebi aparecen juntas porque tienen una apariencia muy semejante. (Tabla 5)

Tabla 5. Final census in a mixture of 11 barley varieties grown 4 to 12 years at different locations; based on a total of plants.

<i>Variety</i> <i>Arlington</i> <i>Ithaca</i> <i>St. Fargo</i> <i>North</i> <i>Moccasin</i> <i>Aberdeen</i> <i>Pullman</i> <i>Moro</i> <i>Davis</i>										
	<i>Paul</i>					<i>Plate</i>				
Years	4	12	10	6	8	12	12	6	10	4
Coast and Trebi	446	57	83	156	224	87	210	150	6	362
Gatami	13	9	15	20	7	58	10	1	0	1
Smooth Awn	6	52	14	23	12	25	0	5	1	0
Lion	11	3	27	14	13	37	2	3	0	8
Meloy	4	0	0	0	7	4	8	6	0	27
White Smyrna	4	0	4	17	194	241	157	276	489	65
Hannchen	4	34	305	152	13	19	90	30	4	34
Svanhals	11	2	50	80	26	8	18	23	0	2
Deficiens	0	0	0	1	3	0	2	5	0	1
Manchuria	1	343	2	37	1	21	3	1	0	0

Es interesante destacar que una o muy pocas variedades que constituían la muestra dominaron en la mayoría de las localidades. Por lo general, había una buena concordancia entre éxito de una variedad en la mezcla y su *estatus* como variedad comercial.

La popularidad de la variedad Coast en la zona pacífica y de Trebi en las áreas entre montañas de N-E queda reflejada por el éxito mostrado por la combinación de Coast-Trebi en la mezcla. Excepto en alguna localidad, esta combinación fue la única o llegó a ser la variedad dominante de la mezcla. En la localidad de Moro (Oregón) la variedad White Smyrna destruyó a todas las otras combinaciones incluso a la Coast-Trebi.

Sólo en 2 localidades hubo poca concordancia entre el éxito de una variedad en la mezcla y el éxito de la misma a nivel de producción comercial.

En Ithaca (N.Y) la variedad dominante de la mezcla fue Manchuria., mientras que la variedad que se cultivaba allí normalmente era Alpha. En St Paul (Minesotta), lugar donde se cultiva normalmente Manchuria, se vió que Hamchen era la variedad dominante en la mezcla. Estudios realizados pudieron demostrar que tanto Manchuria

como Hamchen tenían buen rendimiento potencial en Ithaca y en Minesotta. Revisando en totalidad, los resultados de su investigación, Harlan y Martini concluyeron que el éxito de una variedad en una mezcla podía usarse como medida de adaptación y capacidad de rendimiento en condiciones comerciales.

Suneson y Wich estudiaron los cambios que ocurrían en mezclas de variedades de cebada que se sabía que estaban adaptadas a Davis (California) donde se llevó a cabo el estudio. El rendimiento medio de las variedades demuestra que todas ellas son igualmente buenas desde el punto de vista comercial.

Sin embargo, se hace una mezcla de las 4 variedades en iguales proporciones, el rendimiento es equiparable a cuando cada una de las variedades se analiza aisladamente. Se sembraron parcelas de prueba con la mezcla de variedades y con la variedad Atlas solamente. Estas parcelas estaban en áreas adyacentes. La variedad Atlas aumentó hasta un nivel tal que al cabo de 8 años constituyó el 65,5 % de la mezcla y el 88 % de la misma a los 15 años. Estos resultados sugieren que la supervivencia en una mezcla no constituye un criterio de la capacidad de rendimiento de una variedad. Sin embargo, había una buena correlación entre la supervivencia de Atlas en la mezcla y su aceptación por los productores. Supervivencia : medida de la capacidad competitiva de la variedad.

Cruzamientos compuestos

Este método requiere que la F_2 , producto de varios cruzamientos se mezcle en una población que sea compuesta y que recibe el nombre de Cruzamiento Compuesto. Este método fue desarrollado por Harlan y Martini. Cruzaron 28 variedades como padre, lo que significó un total de 378 cruzamientos. Esta compuesta se multiplicó sin selección hasta la F_8 , momento en el que se llevaron a cabo 29.212 selecciones, que se compararon con un número igual de selecciones obtenidas de cruzamientos individuales, utilizando el método de pedigree. Los rendimientos promedio de las dos series fueron: para las selecciones compuestas 480,4 g por parcela y para las selecciones obtenidas por pedigree 463,4 g por parcela. Las mejores selecciones de cada serie se incluyeron en análisis del siguiente año y los resultados fueron los siguientes:

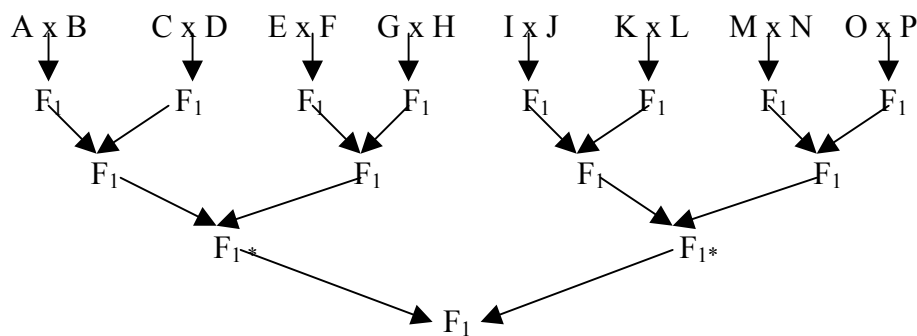
	Número	Rendimiento promedio(g)
Selecciones pedigree	965	534,1
Selecciones compuestas	1269	540,7

A primera vista estos datos parecen indicar que la compuesta era una técnica más eficiente pero Harlan y Martini señalaron algunos defectos importantes como es el hecho de que algunos cruzamientos dieron muy bajos rendimientos. Al no ser eliminados y conforme pasaban los años, estos fueron apareciendo muy poco en las selecciones de la compuesta, lo que determinó que sólo aquellas selecciones con rendimiento promedio similar constituyeron la compuesta. Esta en ningún caso fue inferior a la suma de los cruzamientos separados e implicaba mucho menos trabajo. Así, si varios cruzamientos se mezclan, estos pueden plantearse en una superficie no mayor a 0,4 Ha.

¿Cómo hacer una compuesta?

Una compuesta puede hacerse de varias formas. Harlan cruzó 28 variedades en todas las combinaciones. Este procedimiento permite que el germoplasma de cada variedad se combine con el de todos los otros, pero también significa (siempre y cuando se excluya la alogamia) que todas las plantas híbridas pueden tener germoplasma de no más de 2 variedades.

Otro método consiste en trabajar con 16 variedades y manejarlas del siguiente modo:



En este tipo de compuesta cada parental * tendrá germoplasma de 8 variedades diferentes.

Utilización de Androesterilidad

Sin lugar a dudas, la polinización cruzada aún a un nivel muy bajo, incrementará el número de combinaciones génicas en una población de una compuesta, esto es aún más notorio cuando la compuesta se hace durante varias generaciones. El medio más potente de lograr un nivel alto de alogamia es a través de un sistema de androesterilidad. El gen recesivo “ms” se ha utilizado en las compuestas hechas por Suneson en cebada con tal fin.

Ej: Ms Ms	Fétil
Ms ms	Fétil
ms ms	Androestéril

El proceso a seguir en un programa de obtención de semilla híbrida utilizando este tipo de androesterilidad sería:

1) ms ms x Ms Ms

↓

Ms ms

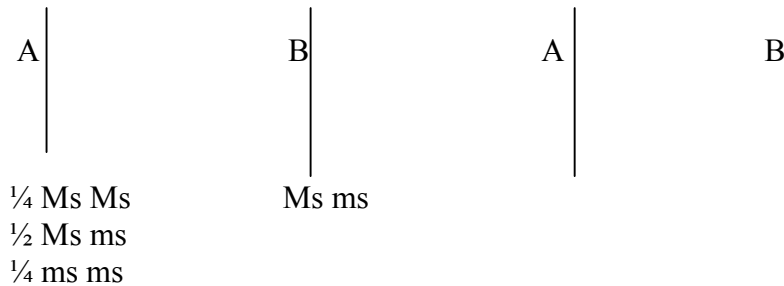
2) Parte de la semilla obtenida se reserva y otra parte se siembra

Ms ms x Ms ms

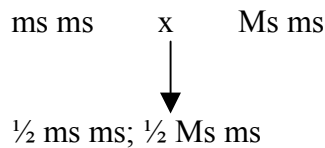
↓

$\frac{1}{4}$ Ms Ms, $\frac{1}{2}$ Ms ms, $\frac{1}{4}$ ms ms

3) Toda la semilla obtenida se siembra en líneas alternadas con la semilla Ms ms, que se habría reservado.



Antes de la antesis se eliminan los fenotipos fértiles (Ms Ms, Ms ms), de los surcos A con los diferentes genotipos, con lo que sólo quedarán los ms ms que al ser polinizados por las plantas Ms ms de la línea B producirán una descendencia:



La distribución de plantas fértiles frente a plantas estériles puede hacerse mediante observación floral. Ahora bien, si las diferencias entre ambas no son notorias y no se aprecian antes de la antesis, se corre el riesgo de que las anteras fértiles estén echando polen antes de haber sido enmascaradas. De ahí la conveniencia de marcar genéticamente las plantas androestériles, ya que mediante un carácter morfológico o por selección mecánica (selección electrónica de semillas por su color) o química (utilizando fitocidas).

Se ha encontrado en cebada que la resistencia de las plantas al DDT está controlada por un gen recesivo ddt. Por tanto, se plantearon experimentos en los que se pudieran obtener individuos que llevaran los genes ms-ddt en ligamiento absoluto, por lo que bastaría con rociar los campos de producción de semilla con el fitocida y sólo sobrevivirían las plantas ms que eran resistentes al insecticida.

En 1996 se obtuvieron plantas en las que los genes ms-ddt tenían 7% de recombinación. A pesar de que el ligamiento es grande (93%) no es lo suficiente como para aplicarse en un programa de obtención de semilla híbrida.

Evaluación temprana de las primeras generaciones

Tenían 2 propósitos fundamentales: 1) se creía que podían ser indicadores de aquellos padres mejores que presentaban características superiores a fin de poder utilizarse en cruzamientos posteriores. 2) se esperaba que indicaran cruzamientos en los que podía esperarse que surgieran individuos que podían ser base de procesos posteriores de selección. Dado que estas observaciones se hicieron en F_1 no dieron resultados prometedores debido a: a) el número de semillas obtenidas en cada cruzamiento a veces no era lo suficiente para hacer análisis de rendimiento; b) los resultados de rendimiento no podían extrapolarse pues se hacía siembra espaciada, situación que para nada era similar a la que lleva a cabo el productor; c) la heterosis complicaba los resultados.

En poblaciones masales híbridas los análisis de rendimiento se han hecho en la F_2 - F_6 y son muy contradictorios (judía, cebada, trigo, avena) debido a que son indicadores sólo de rendimiento, pero no identifican los cruzamientos que originan los segregantes superiores, que al final del proceso se compensan con los de muy bajo rendimiento.

Dado que el carácter rendimiento tiene una heredabilidad muy baja, los resultados de las poblaciones híbridas obtenidas por selección masal durante un año no podía generalizarse, menos aún si se cambiaba de localidad.

Debemos recalcar, sin embargo, que las predicciones (elecciones concretas) realizadas durante las primeras generaciones para caracteres con alta heredabilidad, tales como altura de la planta, madurez, etc. fueron muy difíciles.

Se ha propuesto el **cruzamiento dialelo**, como método para evaluar las distintas variedades como padres en los cruzamientos. En este método, todas las variedades se cruzan entre sí, luego los datos de la F_1 y la F_2 de todos los cruzamientos de una variedad se promedian y se comparan con datos similares, producto de los cruzamientos de otras variedades. El problema aquí reside en que se pierde muchísimo tiempo en hacer los cruzamientos, para obtener la semilla F_1 y se necesita muchísimo espacio para multiplicarla. Con más de 10 padres el número de cruzamientos se hace inmanejable.

Los mejoradores se decantan por la selección masal y no por el método de pedigree, sólo bajo 2 circunstancias:

a) cuando es necesario manejar gran número de segregantes, ya sea producto de varios cruzamientos o de una compuesta.

b) cuando la presión de selección (natural o artificial) elimina un número considerable de individuos en las poblaciones segregantes. El hecho es que en la actualidad los mejoradores utilizan ambos métodos, hecho que demuestra la efectividad de ambos. Es más, actualmente los programas de mejora son combinaciones de ambos.

5. Método de retrocruzamiento

Es el único método que aporta resultados predecibles y repetibles (Briggs, 1967) razón por la cual se ha adoptado por numerosos mejoradores, aunque tienen limitaciones que restringen su uso.

Hemos visto la introgresión, es un mecanismo por el cual una especie evoluciona. En este método ciertas características se transfieren de la especie B a la A sin que se produzca cambio alguno significativo en la integridad de la especie A. Esto ocurre en la naturaleza, cuando los productos de cruzamientos de 2 especies se cruzan repetidamente durante varias generaciones con el parental A (por ejemplo). Los cruzamientos repetidos con la especie A significa que la población toma las características de A, sin embargo, por azar o por selección natural sobreviven algunas características de B, que se incorporan a la especie A. Cuando este proceso está controlado se dice que se aplica el método de mejora por retrocruzamiento o selección recurrente.

La especie A se la denomina **parental recurrente** y a B **genitor donante**. Los genes de B incorporados en A se denominan **genes bajo transferencia**.

Los mejoradores de ganado utilizaron el retrocruzamiento como método de mejora de animales.

Mejora de línea. Resulta sorprendente lo tarde que incorporaron los mejoradores de plantas esta herramienta a sus métodos ya establecidos. En plantas, el método fue propuesto por Harlan y Pope para mejorar variedades con granos pequeños y Briggs lo utilizó para incorporar genes de resistencia en variedades de trigo y cebada de California. Actualmente, se utiliza por numerosos mejoradores para la mejora de autógamas y alógamas y como complemento de otros métodos de mejora o combinación de ellos.

En este método, la variedad de interés o línea consanguínea actúa como genitor recurrente que se cruza con otra variedad que presenta un carácter de interés, no presente en el parental recurrente. Los productos del cruzamiento que llevan el gen o los genes (F_1) se retrocruzan con el parental recurrente (se abrevia así BC').

Este proceso se repite con los productos de los retrocruzamientos, por lo general, se llevan a cabo 5 ó 6 retrocruzamientos, pero no es difícil encontrar mejoradores que hacen hasta 10.

El número de veces que se usa el parental recurrente en un retrocruzamiento se indica por un subíndice o por superíndice. En la figura 13.1 la población que se origina después del tercer retrocruzamiento se simbolizaría $A_4 \times B$, lo que significa el cruzamiento original de $A \times B$ y 3 retrocruzamientos más A_4 . La última población de la figura 13.1 se simbolizaría $A_6 \times B$ ó $A^6 \times F^2$.

Los retrocruzamientos pueden considerarse desde 2 puntos de vista. 1) Parental recurrente y su recuperación; 2) Carácter que se transfiere y su recuperación.

Parental recurrente y su recuperación

Lo básico en el método de retrocruzamiento es la existencia de una variedad superior ya probada, que en la mayoría de los casos está disponible. Frecuentemente, esta variedad es deficiente en algunos aspectos ej: puede ser susceptible a una raza patógena que produzca enfermedad, tener un tallo endeble, etc. Los agricultores están acostumbrados a esta variedad y los que la utilizan para forrajera, por ejemplo también.

Cada vez que se hace el retrocruzamiento con el parental recurrente se reduce a la mitad el aporte del germoplasma del donante, hecho que está representado en la figura 13.1 por puntos. Suponiendo que la F_1 del cruzamiento original tuviera la mitad del germoplasma del donante, la proporción del mismo que tendría en el primer retrocruzamiento $BC' F_1$ sería $\frac{1}{4}$. Por tanto, si el número de retrocruzamientos con el parental recurrente es n , la proporción de germoplasma del genitor donante será de $(1/2)^{n+1}$ y después de 5 retrocruzamientos sería $(1/2)^6 = 1/64$, que está representado por 1 de los 64 puntos de la variedad B.

La proporción de homocigóticos se calcula por la misma fórmula que vimos anteriormente $((2^m - 1) / 2^m)^n$ donde m = número de retrocruzamientos y n = el número de loci heterocigóticos en la F_1 del cruzamiento original.

Suponiendo que el número de retrocruzamientos productores es 5 y el número de loci heterocigóticos es 10, tenemos:

$$((2^m - 1) / 2^m)^n = ((2^5 - 1) / 2^5)^{10} = (31 / 32)^{10} = 72,8\%$$

de los $BC^5 F_1$ serán homocigóticos para 10 loci del genitor recurrente.

El **número de retrocruzamientos** utilizados en los programas de mejora varía entre 3 a 10. Cuando se hacen 10 se logra prácticamente total identidad del genitor recurrente. Algunos autores (Briggs) han utilizado 5 ó 6 retrocruzamientos. Sin embargo, él hizo una selección muy fuerte a favor del tipo parental durante las primeras generaciones del programa de retrocruzamiento pues creía que haciéndolo de este modo lograba lo equivalente a 2 retrocruzamientos más. Después del tercer retrocruzamiento, la selección no fue efectiva porque todas las plantas se parecían mucho. Otros autores decían que no se ganaba mucho haciendo más de 4 retrocruzamientos como lo demostró la experiencia de alguno de ellos, cuando hizo cruzamientos para mejorar con genes de resistencia en 10 variedades de trigo en Australia.

Cuando se desee recuperar el genitor recurrente es recomendable durante el último retrocruzamiento cruzar a los descendientes con distintas plantas con el fenotipo del genitor recurrente. Esto se hace bajo el supuesto de que el genitor recurrente es la resultante de la síntesis de genotipos levemente diferentes.

Carácter que se transfiere y su recuperación

Cuando la variedad donante tiene 2 caracteres para transferir es más eficiente transferir cada carácter en programas separados. Cuando se ha completado las transferencias los caracteres pueden combinarse cruzando los tipos recuperados.

Cuando un determinado carácter está controlado por un gen dominante es relativamente fácil transferirlo con un retrocruzamiento en cada generación. Esto se ha visto que es así cuando se incorporan genes de resistencia por retrocruzamientos y se cultivan las poblaciones bajo condiciones naturales o artificiales de infección

Si el carácter que se desea transferir está controlado por un gen recesivo es aconsejable cultivar las generaciones de retrocruzamiento hasta la F_2 para permitir la identificación del genotipo homocigótico recesivo. Un procedimiento alternativo es retrocruzar dos o

incluso tres veces en generaciones sucesivas y cultivar los productos del segundo y tercer retrocruzamiento a fin de encontrar plantas homocigóticas recesivas para el carácter en cuestión.

Cuando se desea transferir un carácter cuantitativo, cada generación de retrocruzamiento se debe cultivar hasta la obtención de líneas F_3 y luego se sigue con el siguiente retrocruzamiento. Si aparte la heredabilidad del carácter es baja y varios genes están envueltos en la expresión del carácter, las poblaciones F_2 y F_3 procedentes de los retrocruzamientos deben ser suficientemente grandes.

El ligamiento puede también complicar el método de selección por retrocruzamiento. La complicación surge cuando el gen que se desea transferir está ligado a otro indeseable o a un bloque de genes no beneficiosos, ya que la selección para el de interés aumenta también la selección del no deseable. Cuando el efecto del gen indeseable es conspicuo, una serie de autofecundaciones después de un cruzamiento es más efectivo para romper el ligamiento, pues la oportunidad de romper el ligamiento existe tanto en el parental masculino como en el femenino (por meiosis), mientras que en el retrocruzamiento no puede ocurrir ruptura de ligamiento en el parental recurrente.

Cultivos alógamos: el método del retrocruzamiento se ha usado menos con especies alógamas que con autóгамas. Los principios en los que se basa son los mismos. Sin embargo, las características de cultivos alógamos deben tenerse en cuenta: 1) su heterogeneidad y heterocigosis hará necesario que un gran número de plantas del genitor recurrente se utilicen en cada retrocruzamiento; 2) puede ser difícil cuando no imposible cultivar generaciones de retrocruzamiento como líneas autofecundadas F_3 , para identificar con mayor seguridad las plantas que llevan el carácter transferido.

Otra aplicación del método de selección recurrente en plantas alógamas consiste en la mejora de líneas consanguíneas usadas luego para formar variedades híbridas.

Evaluación del Método de Retrocruzamiento

Este método ha sido muy útil para la transferencia de caracteres con alta heredabilidad. Ej: la resistencia a enfermedades tienen una heredabilidad alta, pues pocos genes la controlan. La resistencia a enfermedades constituyó un hito importante en la mejora de cereales, ya que el éxito de la misma evitó grandes desastres económicos. El retrocruzamiento no es un método limitado sólo para mejora de la resistencia. Se ha utilizado también para obtener tomates que maduren más pronto.

Características del Método de Retrocruzamiento

- Acumulación de caracteres deseados
- Independencia del ambiente: Los retrocruzamientos pueden hacerse en cualquier ambiente donde la planta se espere que crezca y donde el carácter que se ha transferido deba expresarse. La evaluación agronómica no es necesaria. Por tanto, se puede utilizar el invernadero para adelantar generaciones y para evaluar en carácter que se transfiere.

Evaluación de ensayos:

Una característica importante del método en cuestión es que las variedades obtenidas por retrocruzamiento pueden darse a los agricultores, sin evaluación de rendimiento, adaptación a calidad, pues es la misma variedad de la tierra con algún carácter deseable incorporado.

El método de retrocruzamiento presenta 3 requisitos:

- 1) Se debe disponer de una variedad recurrente buena, la que deba mejorarse en uno o más caracteres.
- 2) Se debe disponer de variedades donantes que complementen a la variedad recurrente, para el carácter de interés.
- 3) El número de retrocruzamientos que se hagan deben ser lo suficiente para reconstituir el parental recurrente.

Ventajas:

- 1) Debido a que las mejoras se hacen paso a paso, nada de lo ganado se pierde.
- 2) El programa de mejora es independiente del ambiente.
- 3) No son necesarias evaluaciones de las variedades obtenidas por retrocruzamiento.
- 4) Es rápido.
- 5) Requiere un número pequeño de plantas.
- 6) Es predecible.
- 7) Es repetible.

Desventajas:

No permite obtener combinaciones génicas poco comunes de las 2 variedades.

FIGURAS

Figura 11.3. Diagram of pedigree meted of handling hybrid populations. Dots indicate populations grown as single plants; dots joined by lines represent families or lines examined as single plants; rectangles are selections grown in bulk; arrows show the route of materials from one year to the next; and asterisks are the number of lines or families giving selected plants.

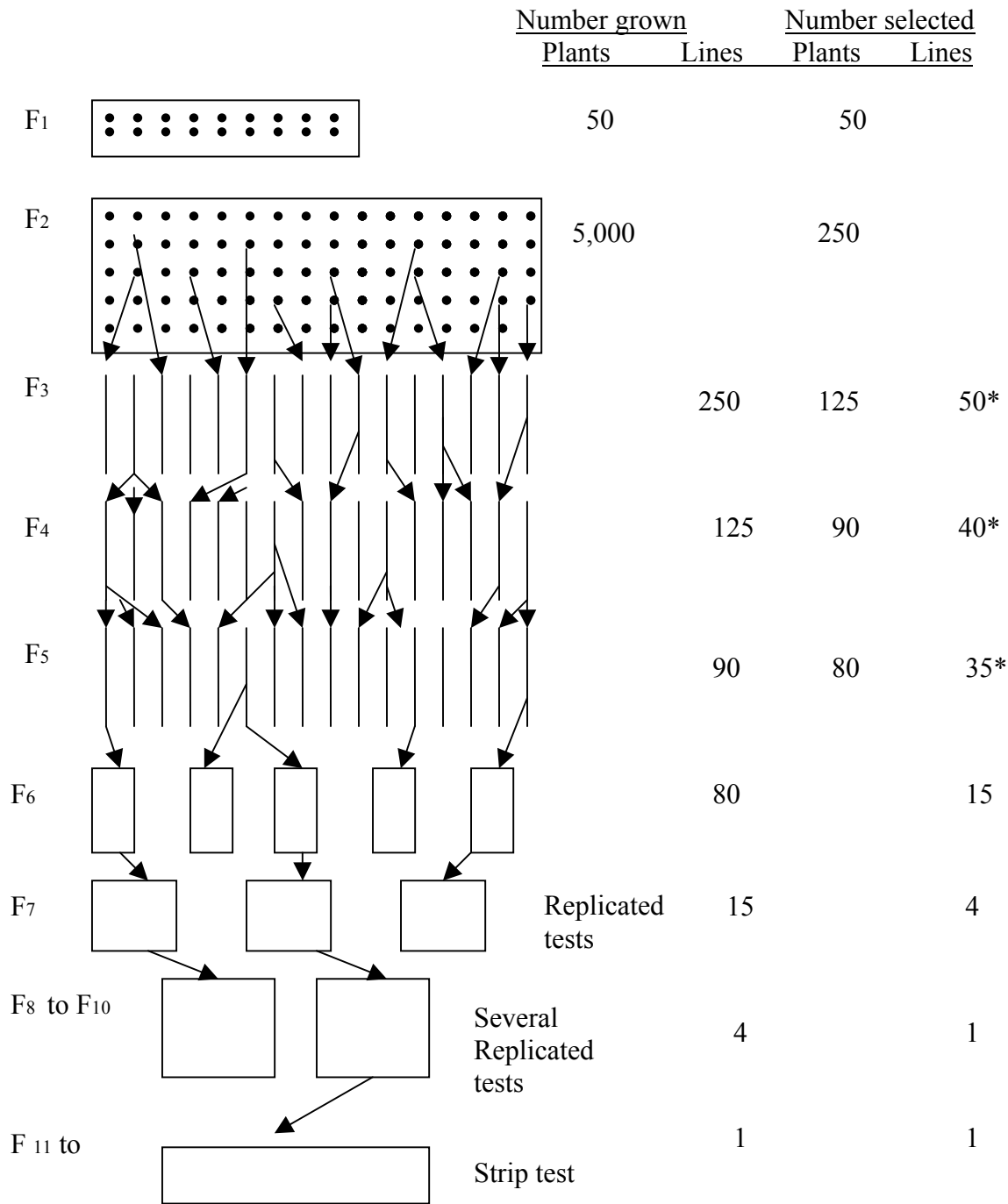
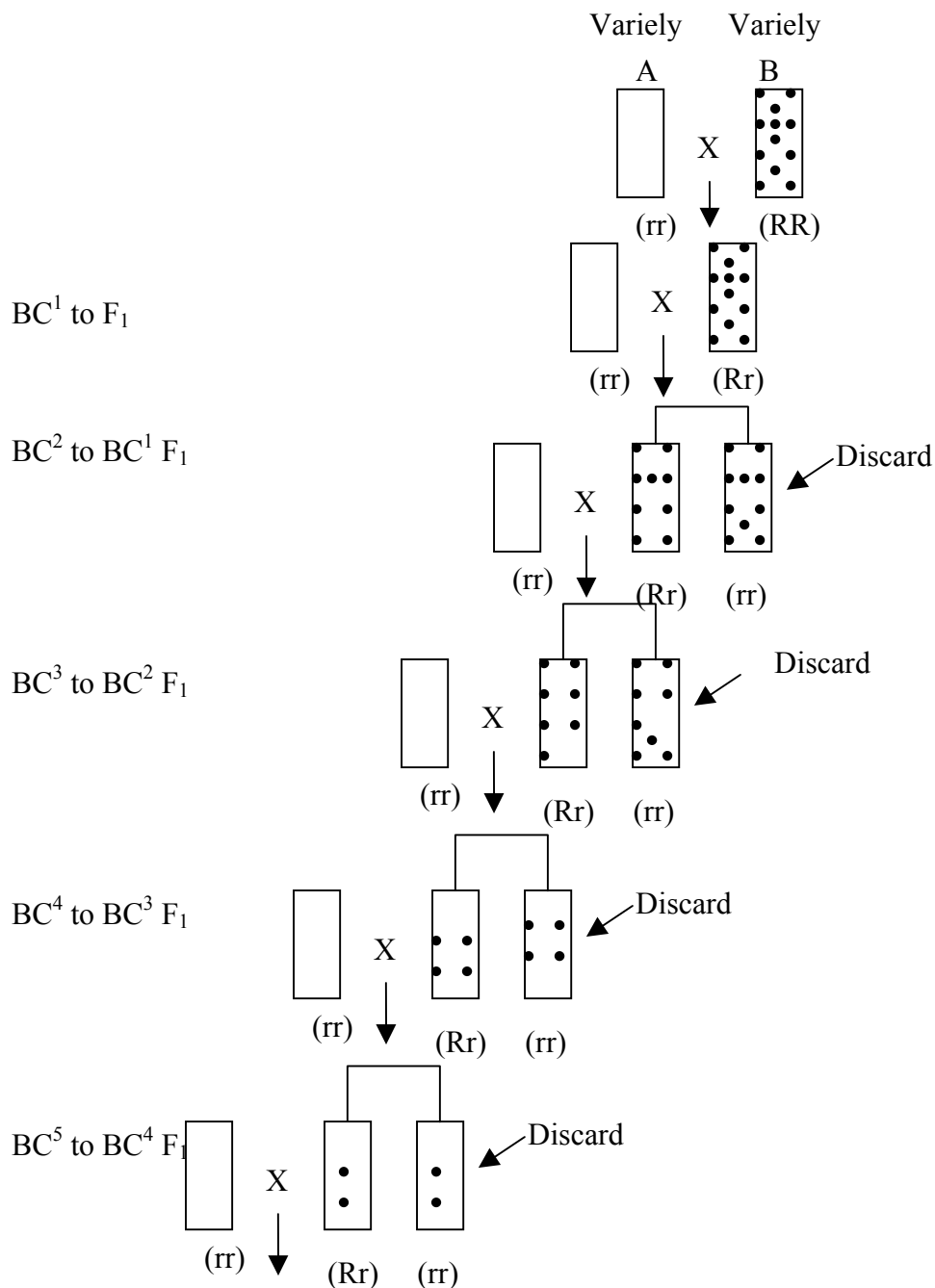


Figura 13.1 Diagram of the backcross method being used to transfer a characteristic produced by gene *R* in donor variety *B* to recurrent variety *A*. Genotypes are in parentheses. The average proportion of *B* (represented by numbers of dots) in the hybrid population is reduced by one-half with each backcross. Because *R* is dominant to *r*, plants of genotype *Rr* can be recognized after each backcross and used for the next backcross. Plants of genotype *rr* are discarded. See text for symbols.



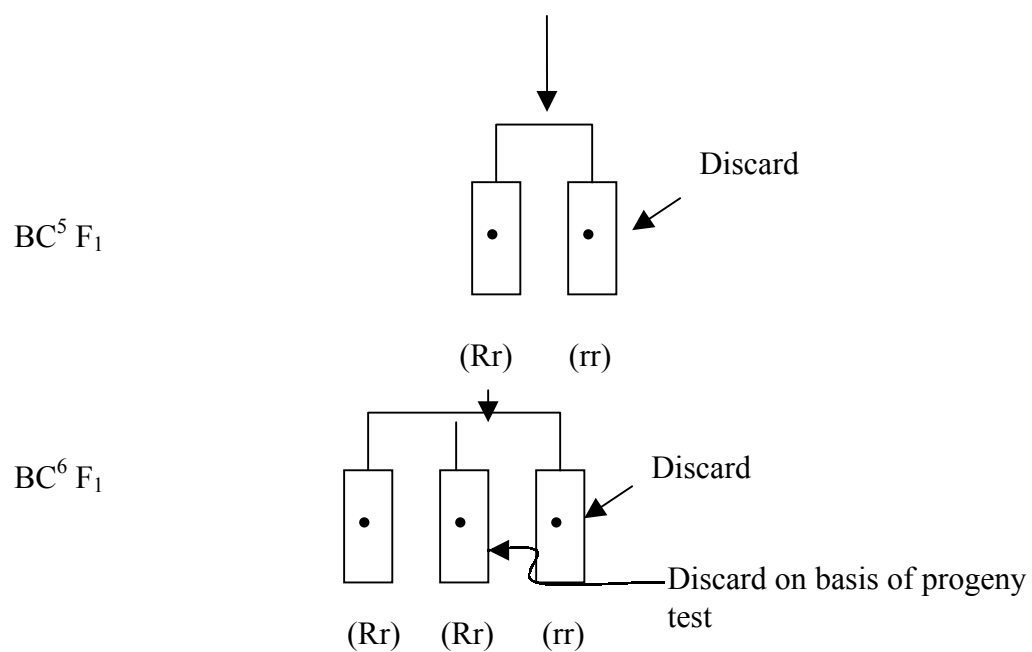


Figura 12.1. Diagram of the bulk method of handling hybrid populations. Dots indicate populatios grown and examined assingle plants; rectangles show populations grown as bulk populations, up to F₅ as mixtures, and thereafter as pure lines; and arrows indicate the route of materials from one year to the next.

