

GENETICA Y MEJORA VEGETAL:

INTRODUCCION

II.1 Introducción

En este capítulo se aborda la definición de la Mejora Vegetal, se establecen sus objetivos y se determina el objeto sobre el que actúa. De acuerdo con estas premisas se describen sus actividades propias, su evolución y perspectivas, así como las materias que le sirven de base.

II.2 Definición de la Mejora Vegetal

La Mejora genética vegetal se puede definir como "la ciencia cuyo objetivo es cambiar el genotipo, mejorándolo para un determinado medio y según el aprovechamiento para el que se vaya a destinar de acuerdo con las necesidades del hombre" (Frankel, 1958).

Smith (1986), la define como "El arte y la ciencia de mejorar el genotipo de las plantas en relación con su utilización económica".

Johnson (1981) la define de forma similar pero más concreta como "la utilización de un sistema organizado de manipulación genética para modificar una especie vegetal, con el fin de hacerla más útil o aceptable para un uso específico".

La mejora genética vegetal es esencialmente una elección hecha por el hombre de las mejores plantas escogidas dentro de una población en la cual exista variabilidad. En otras palabras es una selección, posible gracias a la existencia de variabilidad (Sanchez Monge, 1993).

A partir de todas estas definiciones, estamos en condiciones de establecer las tres premisas más importantes para el planteamiento de cualquier programa de mejora genética vegetal:

1-La existencia de variabilidad o bien la capacidad para crearla se convierte de esta forma en el primer requisito de todo programa de mejora.

2-La capacidad de detectar dicha variabilidad, o lo que es lo mismo, la habilidad del mejorador para observar las diferencias, que puedan tener valor económico entre plantas de la misma especie y/o la existencia de técnicas capaces de medirlas.

3-La capacidad para manipular dicha variación para producir un nuevo cultivar estable.

II.3. La evolución de la mejora genética vegetal

Se puede decir que la mejora genética vegetal comenzó con el inicio de la agricultura sedentaria y la domesticación de los primeros cultivos. Los primeros cultivos domesticados fueron los cereales, y en ellos se observa ya en los primeros tiempos una rápida eliminación de características indeseables como la dehiscencia

o la latencia de sus semillas. Es lógico asumir que la necesidad de recolectar los frutos, semillas y raíces para la alimentación humana, debió de ir acompañada de un aumento en el conocimiento de la biología de las plantas sobre todo de aquellas características relacionadas con el potencial alimentario del cultivo.

Esta hipótesis esta corroborada por evidencias arqueológicas y así se observa en un bajo relieve Asirio que data del siglo IX a. de C. que muestra la polinización de una palmera.

Sin embargo, el gran despegue de la mejora genética vegetal, se ha producido durante el presente siglo, como consecuencia lógica del desarrollo espectacular que se ha producido en el campo de la genética.

Hasta el primer decenio de este siglo la mejora genética vegetal estaba en manos de "expertos" que en muchos casos fueron incapaces de conseguir grandes progresos debido a la falta de conocimientos científicos, siendo más bien la mejora genética vegetal un "arte" basado en la pericia del mejorador que una ciencia.

Uno de los eventos, quizá y con seguridad el de mayor trascendencia, fue el redescubrimiento de las trabajos de Mendel (1865) por Tschremak, Correns y Vries, entorno a (1900) en los que se determinaron las leyes de la herencia. Estos autores ya indicaron la importancia de los mismos para el desarrollo de la genética como disciplina independiente, así como para la mejora de los organismos sobre la base de sus principios.

Para entonces, ya se conocían los rasgos generales de los procesos de mitosis y meiosis. En 1902, Sutton Y Boveri, por separado cayeron en la cuenta de que el comportamiento de los caracteres de Mendel durante la producción de gametos tiene un paralelo preciso con la conducta de los cromosomas en la meiosis. La teoría cromosómica de la herencia estableció una conexión entre el concepto abstracto del factor mendeliano y el cromosoma.

El primer rasgo atribuido a un cromosoma fue el sexo: Stevens y Wilson descubrieron en 1905, los llamados cromosomas sexuales. Era natural suponer que todos los genes y no sólo los responsables del sexo estuvieran en los cromosomas.

La primera confirmación vino pronto, con las experiencias con moscas del vinagre, *Drosophyla*, realizados en el laboratorio de Morgan entre 1910 y 1915. Los primeros experimentos situaron en el cromosoma X una mutación que causaba ojos blancos en vez de rojos. En los años siguientes se localizaron otras muchas mutaciones en cromosomas no sexuales.

Si bien esta primera etapa del desarrollo de la Genética, como ciencia, estuvo llena de disputas. La variación continua había sido objeto de estudio a finales del siglo XIX, por Galton y Colaboradores, y a pesar de no lograr descubrir su modo de transmisión, demostraron por medio del análisis de regresión que al menos era parcialmente heredable. Cuando se redescubren los trabajos de Mendel, estos investigadores no están dispuestos a aceptar las sencillas proporciones mendelianas, y por otro lado la escuela Mendeliana, había asumido que la existencia de variabilidad continua, era una prueba de no heredabilidad del carácter.

En 1906 Yule sugirió que no era necesario considerar contradictorios ambos tipos de herencia, si se postulaba la existencia de genes con efectos pequeños y semejantes para explicar la variación continua.

Los trabajos siguientes de Johansen y Nilson-Ehle fueron un paso más hacia la reconciliación, aunque todavía no se llegó a aceptar un modelo general que incluya a ambos tipos de herencia.

Hasta 1916 no se produce la reconciliación definitiva entre las dos Escuelas (biométrica y mendeliana), como consecuencia de los trabajos publicados por East, en los que logró demostrar que la herencia de caracteres cuantitativos podría ser explicada por la segregación de varios genes con efectos semejantes (hipótesis del factor múltiple).

En paralelo con la controversia entre las escuelas biométrica y mendeliana se desarrollaron los principios fundamentales de la Genética de Poblaciones. En 1908, Hardy, en Inglaterra y Weimberg, en Alemania demuestran que las frecuencias génicas no dependen de factores tales como la dominancia y la recesividad sino que, bajo ciertas condiciones permanecen esencialmente invariables.

Esta "ley de equilibrio" de Hardy–Weimberg constituye el teorema básico de la genética de poblaciones, rama de la Genética que está conectada o incluso puede considerarse como base fundamental de la Genética evolutiva.

Otros hechos importantes, en el desarrollo de la materia que nos ocupa pueden considerarse:

El descubrimiento de la sexualidad en las plantas, ya en 1694, Camerarius aporta las primeras evidencias, aspecto que es aceptado plenamente cuando en 1760, cuando Linneaus descubre los órganos sexuales en especies vegetales.

Los trabajos de Darwin sobre el papel de la selección natural, en el origen de las especies (1859) impulsaron también de forma notable la mejora vegetal.

El nacimiento de la Genética estuvo intimamente ligado con la Mejora Vegetal, como lo demuestra el hecho de que, lo que hoy se consideran los tres primeros congresos internacionales de genética tuvieran como títulos "International Conference of Hibridization" (Londres, 1899), "Conference of Plant Breeding and Hibridization" (New York, 1902) y "international conference of Hibridization and Plant breeding" (Londres, 1906). En este último congreso, Bateson afirmó "que la actividad de los mejoradores de plantas y animales había dejado de ser un misterio para convertirse en una ciencia" y propuso el nombre de Genética para dicha ciencia.

A estos primeros descubrimientos, en el campo de la Genética y de especial trascendencia para la mejora, siguieron otros muchos, entre ellos destacar:

El descubrimiento de la transformación en *Diplococcus pneumoniae* por Griffith (1928) permitió demostrar a Avery, MacLeod y McCarty (1944) que el ADN era el principio transformante. Aunque los resultados parecían contundentes, los genéticos de la época fueron al principio reacios a aceptar que una sustancia diferente a las proteínas fuera el soporte químico de la herencia. Como todo, las evidencias posteriores tanto directas como indirectas, condujeron a la conclusión de que el ADN, en la mayor parte de los organismos, y el ARN, en algunos virus, son las moléculas encargadas de portar la información genética.

En 1953 Watson y Crick proponen el modelo de la doble hélice para la estructura secundaria de la molécula de ADN. El modelo se aceptó de inmediato. Las razones fueron evidentes: la estructura propuesta encajaba con algunos de los principales requisitos exigibles a la molécula informacional: La capacidad de almacenar información, la capacidad de autopropagación y la capacidad de variación.

Una cuestión fundamental no explicada por el propio modelo de la doble hélice consistía en cómo el gen lograba transmitir su información a la célula. En 1941, Beadle y Tatum había emitido su hipótesis "un gen un enzima". Más tarde, en 1957, Ingram modificó la hipótesis original que, de un modo más general, pasó a formular como "un gen–una cadena polipeptídica".

Establecida la relación entre genes y proteínas, la cuestión seguía siendo explicar la forma en que el gen conseguía transmitir la información a su producto.

Las investigaciones efectuadas a lo largo de ese periodo llevan a Crick (1958) a formular lo que se vino a denominar como el "dogma central de la biología molecular": La información contenida en el ADN es transferida desde éste al ARN y de aquí a proteína.

En 1964 Temin y Baltimore descubren la existencia de enzimas capaces de sintetizar ADN utilizando como molde el ARN, es decir las transcriptasas inversas. Así pues también puede haber flujo de información desde el ARN al ADN. En todo caso el, el presupuesto básico permanece invariable, o sea la información genética siempre fluye del ácido nucleico a la proteína.

Una vez conocido que el gen transmite la información surgió la necesidad de descifrar el código que establece la relación entre la secuencia de nucleótidos especificada en el ácido nucleico y la secuencia de aminoácidos de la proteína. Por fin en 1966, gracias a los esfuerzos de Ochoa, Nirenberg y Khorana, entre otros, se llegó a disponer de la tabla completa del código genético.

Se conoce pues la función del gen, el modo en que se transmite su información y como está codificado el mensaje genético. Pero ¿Cómo se regula su expresión?. Los organismos más simples para el estudio genético son los mas adecuados para abordar los problemas complejos y, en consecuencia, las primeras investigaciones sobre la regulación de la acción génica se realizaron en bacterias.

En 1961, Jacob Y Monod propusieron el primer modelo de regulación, conocido como el modelo del "Operón" que correspondía al estudio del "Operón Lac". El modelo básico se generalizó y se estableció un marco general que ofrece un panorama coherente de los mecanismos básicos de la regulación de la acción génica en bacterias.

Si el estudio de la regulación en bacterias representó un esfuerzo digno de admiración, la comprensión de los mecanismos de regulación en eucariotas parecía una empresa que superaba las capacidades de los métodos analíticos empleados hasta la fecha. Por fortuna, a principios de la década de los setenta se produce un salto cualitativo a nivel metodológico que abre un nuevo camino para el estudio de éste así como de otros muchos problemas genéticos. El aislamiento en 1970 de la primera endonucleasa de restricción inaugura una nueva era de la genética.

De inmediato los investigadores caen en la cuenta de la extraordinaria importancia de esta poderosa herramienta, abriéndose un nuevo camino para el análisis genético a nivel molecular.

En los tres años siguientes se consigue la primera molécula de ADN recombinante y se desarrolla el primer método para clonar un segmento genómico.

La introducción de la tecnología del ADN recombinante tiene un impacto trascendental en la Genética. Se han abierto nuevos caminos que permiten analizar en profundidad la estructura de la regulación de los genes, quedando abierta también la vía para Producir organismos que serán de gran beneficio para la humanidad.

Hasta el advenimiento de la tecnología del ADN recombinante, la vía normal para estudiar un gen consistía en detectar un alelo mutante del mismo y, a través del análisis de éste, proceder a la identificación de su situación así como al estudio de la función del alelo normal, es decir, el alelo de tipo salvaje, La tecnología del ADN recombinante ofrece caminos alternativos. Ahora es posible llegar directamente a la identificación y aislamiento del propio gen de tipo salvaje, mas aún, los genes se pueden clonar, y mutar en sitios específicos, produciendo el cambio voluntario de uno o varios nucleótidos.

Se puede estudiar así el efecto fenotípico de estas mutaciones y comprobar el efecto de la sustitución de uno o pocos aminoácidos sobre la función de la proteína en cuestión.

Una aproximación parecida se basa en el empleo de genes antisentido, su transcripción anula de forma total o

parcial, la función del gen normal, y de esta forma se puede estudiar el efecto del gen sobre el fenotipo del individuo.

De forma alternativa, las propiedades específicas de unión de las transcriptasas a las regiones de control del gen permiten el aislamiento de dichas regiones, su secuenciación y estudio. El cambio dirigido de nucleótidos en estas regiones permite desvelar las secuencias claves en los procesos de regulación de la acción génica. La aplicación de estos métodos en estudios de regulación en eucariotas conduce a una comprensión primaria de la enorme complejidad de este tipo de procesos en los organismos más evolucionados.

Otro aspecto en el que se ha avanzado de forma considerable es el que se refiere a la organización del genoma en eucariotas. Entre ellos destacar el descubrimiento de Breathnach (1977) de la interrupción de las secuencias codificantes (exones) de eucariotas por otras no codificantes (intrones). La existencia de genes interrumpidos obliga a postular un mecanismo adicional para el procesamiento de los productos de transcripción primarios de los genes eucarióticos.

La aplicación de las nuevas técnicas de análisis a nivel molecular en organismos como *Drosophila* etc., ha permitido intrincarnos en un proceso complejo extremadamente difícil de diseccionar: el desarrollo de los eucariotas superiores entendido desde una perspectiva genética.

En términos generales el desarrollo parece estar controlado por una cascada de genes reguladores, de modo que cada uno de ellos actúa, en el momento y lugar preciso para promover la expresión del siguiente conjunto de genes en cascada. Los estudios en este área de trabajo están todavía muy poco avanzados en vegetales. Estamos muy lejos de entender todavía en su totalidad el desarrollo en los vegetales superiores (in vivo e In vitro). Este tema es uno de los retos a desarrollar en la genética actual. No se trata sólo del beneficio que se obtendrá en cuanto al avance del conocimiento mismo.

La comprensión del desarrollo tiene un enorme interés desde el punto de vista aplicado, por poner algún ejemplo, un mayor conocimiento en ciertos aspectos del desarrollo se traduciría en un control más adecuado de la polinización a través de mecanismos de androesterilidad o de inhibición de la floración, impidiéndola en ciertas hortalizas como las lechugas que se consumen por sus partes vegetativas, o incrementando el número de órganos florales en especies como el azafrán, en la que sólo interesan los estambres.

Por otro lado si llegáramos a la comprensión de los procesos de desarrollo in vitro, se habría logrado un salto cualitativo en la mejora. Básicamente todas las aplicaciones del cultivo in vitro de células vegetales en la mejora dependen de nuestra capacidad de regenerar plantas enteras a partir de explantes, células o protoplastos. En consecuencia, es preciso entender el desarrollo a este nivel a fin de extrapolar algunas de las tecnologías que ahora son útiles a algunas especies al conjunto de especies cultivadas.

No querría acabar esta primera parte sin referirme de nuevo a uno de los retos de la Genética no resuelto totalmente: La disección genética de los caracteres que muestran variación continua. Hasta ahora, la genética molecular ha aportado poco o nada a este tema. Pero por fin parece que se ha abierto una vía para abordar un problema aparentemente insoluble. Este aspecto no sólo resulta esencial desde el punto de vista de la genética, también lo es en el contexto de la mejora.

A este respecto los nuevos métodos de análisis molecular RFLPs (Restriction fragment length polymorphism), PCR (Polimerasa chain reaction), o los basados en esta última, RAPDs (Random amplified polymorphic DNA), etc.. pueden servir para aumentar la eficiencia de los métodos clásicos.

Simplificando de forma extrema, uno de los problemas básicos con los que se encuentra el mejorador, La necesidad de identificar a los mejores genótipos sobre sus manifestaciones fenotípicas, en lugar de ello, tomando como criterio de selección algún tipo de marcador molecular, se estaría trabajando con valores de heredabilidad próximos a la unidad. Los primeros intentos para llevar a cabo tal tipo de marcaje a nivel

molecular, se basaron en el empleo de polimorfismos isoenzimáticos.

El problema de este tipo de marcadores radica en que, a pesar del esfuerzo que se ha hecho, su número es claramente insuficiente para reflejar, siquiera mínimamente, la diversidad genética real. Con el advenimiento de las técnicas de análisis RFLP, la situación cambió drásticamente. La realización de mapas de restricción en algunas especies vegetales condujo a la obtención rápida de muchos marcadores.

La disponibilidad de estos marcadores ha permitido realizar asociaciones de tipo estadístico entre ciertos marcadores moleculares y alelos de loci que regulan rasgos cuantitativos (QTLs, quantitative trait loci). De esta manera, estos marcadores moleculares pueden ser empleados, con un nivel de eficacia potencialmente muy alto, para proceder a la selección de individuos que portan QTLs favorables (Linde, 1992). Desde luego, la tecnología esta todavía en un estado incipiente, pero se ha iniciado un camino que puede tener una trascendencia muy importante desde el punto de vista de la mejora. El principio es igualmente válido para caracteres discretos.

Como ya se ha indicado en esta breve exposición, desde los trabajos de Mendel hasta hoy la genética ha experimentado un rápido crecimiento. La mejora vegetal ha estado en no pocos casos, en íntima relación con este desarrollo y, sobre todo, se ha beneficiado prácticamente de todas las ramas de la genética.

Así por ejemplo, los avances de la genética considerados como clásicos (Genética Mendeliana, Cuantitativa y de poblaciones), dieron origen a lo que hemos venido llamando "métodos convencionales de mejora". Los resultados alcanzados por estos métodos han sido patentes e indiscutibles. Más aún son válidos y lo seguirán siendo durante muchos años.

Además el desarrollo cada vez mayor de la estadística ha dotado a los métodos tradicionales de poderosas herramientas para el estudio de los caracteres cuantitativos. Aunque dichos métodos han sido los únicos útiles para dichos caracteres, la selección para los mismos no ha dejado de ser difícil y costosa en tiempo y trabajo.

A este respecto los métodos clásicos de mejora pueden verse favorecidos por las nuevas técnicas de análisis molecular (RFLP, PCR, RAPDs).

También quiero destacar, que durante los últimos veinte años se han desarrollado métodos para obtener plantas completas, a partir de células vegetales. A estas técnicas hay que añadir de forma más reciente, el descubrimiento de que partes de los plásmidos de ciertas bacterias (*Agrobacterium tumefaciens*), del suelo se integran de manera natural en los cromosomas de las plantas a las que infectan (fundamentalmente dicotiledoneas). El resultado ha sido un método revolucionario para introducir genes en las plantas que puede tener mucha trascendencia en mejora genética. Aunque sea el empleo de *Agrobacterium* el método mas avanzado, se esta investigando en otros muchos, podríamos citar por ejemplo, el empleo de microproyectiles, que además permite salvar el aspecto causado por la incapacidad de emplear *Agrobacterium* en monocotiledoneas.

El progresivo desarrollo de estos métodos, permitirá salvar las barreras sexuales, y evitará las limitaciones que presentan los métodos clásicos a la introducción de genes procedentes de otras especies o géneros.

Si bien, este desarrollo no ha sido, ni será, tan espectacular, como muchos pronosticaron, algunos investigadores en este campo de trabajo (sin duda, con pocos conocimientos de los problemas reales que implica la mejora) se atrevieron a pronosticar que, en breve, las técnicas tradicionales quedarían obsoletas y serían sustituidas por los "nuevos métodos" que serían mas eficaces y rápidos.

Durante los últimos años se ha estado dibujando de manera cada vez mas precisa el cuadro de la potencialidad y también los límites de la aplicación de estas nuevas técnicas.

Todavía existen limitaciones, a la regeneración de la mayor parte de las especies a partir de protoplastos, o callos, base de la potencialidad de aplicación de todas estas "nuevas técnicas". Además aún en el caso de especies en el que se pueden regenerar plantas, sin demasiada dificultad, normalmente requieren a continuación un proceso de selección para volver a alcanzar el ideotipo preestablecido. Con lo que el proceso esta muy lejos de alcanzar la rapidez predicha.

La transferencia de genes entre especies distintas, de momento tiene una aplicación sólo para algunos caracteres muy específicos, y fundamentalmente monogénicos, como pueda ser, por poner un ejemplo, la introducción de genes de resistencia a herbicidas.

Por ello las técnicas clásicas de selección y de análisis cuantitativo permanecerán siendo el eje principal de la mejora genética para la mayor parte de los caracteres de interés agronómico.

Sin embargo, pese a que estas ideas comienzan a estar claras en la conciencia de todos, el cambio de mentalidad entre los investigadores, sigue siendo lento, en parte favorecido por las políticas de investigación de la mayor parte de los países que todavía siguen priorizando las nuevas tecnologías, frente a otros proyectos más clásicos en su planteamiento pero de una mayor aplicación práctica inmediata (Collins & Philips, 1991).

No quiero dar a entender que tengo una visión descorazonadora de las nuevas tecnologías, que siguen teniendo un interés a nivel de investigación, y como ya he apuntado, tendrán un papel importante en el futuro. Pero no es posible todavía una completa sustitución de los métodos clásicos de mejora por los nuevos biotecnológicos. Los mejores resultados podrán derivar del injerto correcto e inteligente de las nuevas tecnologías en las estrategias convencionales de mejora, eventualmente revisadas y adaptadas para obtener el máximo partido.

Por todo lo anteriormente expuesto, en este momento, la mejora genética vegetal es una "ciencia de diseño" en la cual los mejoradores han de buscar la cooperación con otras materias científicas para la consecución de un tipo de planta determinado y así ha sido definida por Jensen (1983).

En la actualidad la mejora genética vegetal, como ya hemos visto, se ha convertido en una disciplina amplísima, particularmente debido a los avances producidos tanto en la biología como en la genética molecular, desarrollándose nuevas técnicas y surgiendo nuevas posibilidades de actuación, basadas en las técnicas de ADN recombinante o Ingeniería genética.

Otro aspecto a destacar es el cambio producido en la concepción de los sistemas agrícolas, mientras que en el pasado la mejora conseguida en cuanto a rendimiento, había pasado a un segundo término (a pesar de que la mitad de la ganancia en los últimos 50 para los llamados "cultivos mayores" es atribuible a la mejora genética) en comparación con los avances producidos gracias a los nuevos procesos de fertilización, sistemas de irrigación, y uso extensivo de agroquímicos.

En la actualidad la necesidad de preservar el medio ambiente para las generaciones futuras, junto con los nuevos condicionantes económicos en la producción agrícola, en los cuales el rendimiento no es ya, el objetivo exclusivo, tendiéndose a unos sistemas mas armonizados de producción, que se engloban dentro del recientemente acuñado concepto de Manejo Integrado de Cultivos.

II.4. Objetivos de la mejora genética vegetal

Los objetivos de la mejora genética vegetal, van ligados y son inseparables de los problemas de la alimentación humana y animal.

Hay dos hechos constatados:

1) Los hombres y los animales necesitan alimentarse para sobrevivir.

2) Los vegetales son la piedra angular en la cadena alimenticia de los organismos superiores.

El problema del hambre padecido en muchos países, podría ser consecuencia de la falta de un orden mundial que conlleve a una pésima distribución de los alimentos, mas bien que a un déficit en la cantidad disponible de los mismos.

Mientras este orden no se alcance, el reto de producir más tendrá que estar presente. Por tanto un objetivo prioritario en este momento sigue siendo aumentar la producción de alimentos.

Otro aspecto destacable en relación con la alimentación reside en la calidad y valor nutricional de los alimentos, tanto si se consumen directamente como si sufren previamente una transformación industrial. Existen diversas soluciones teóricas para la consecución de estos objetivos:

- Variedades más eficaces (productivas, resistentes a enfermedades, tolerantes a herbicidas, con aptitud para cultivo mecanizado, ciclos más cortos etc..

- Empleo de sistemas de control integrado contra las plagas y enfermedades más eficaces.

- Uso mas racional de los fertilizantes.

- Estructura de las explotaciones mas adecuada: parcelas de cultivo más grandes, con la consiguiente utilización de forma más rentable de la maquinaria agraria.

- Empleo de sistemas de cultivo más variados: Cultivo hidropónico, lana de roca, arena.

- Aumento de la superficie de producción.

- Aumento de la producción de animales marinos.

- Producción de animales sintéticos.

Sin embargo alguna de las soluciones anteriormente planteadas no serán alcanzadas ni a medio ni a largo plazo. Con relación a la superficie cultivada, sólo el 11 % de la superficie mundial de tierras corresponde a la superficie hasta ahora cultivada.

El 59% del total esta formado por desiertos, terrenos salinos, montañas o tierras cubiertas de hielo. Del resto una gran parte no es apta para el cultivo. Hay que añadir el problema de la desertización, con lo que se preve que la escasez de tierras supondrá un serio obstáculo para el 75 % de la población de los países en desarrollo.

Los peces marinos proporcionan en la actualidad aproximadamente el 15% de la provisión mundial de proteínas de origen animal. Sin embargo si no se pone remedio a la utilización de los procedimientos de pesca tendentes a conseguir sólo buenas capturas y a la contaminación creciente de las aguas, esta reserva, se verá seriamente amenazada.

Los alimentos sintéticos y su utilización en alimentación humana, implica un cambio profundo en las costumbres de vida, y no parece una vía convincente sobre todo para los países más industrializados, al contrario los gustos van orientados en una dirección bien opuesta.

Por lo tanto, a la vista de lo expuesto, es la vía del incremento de los rendimientos unitarios es, la que con mayor probabilidad podrá solucionar de forma más inmediata el déficit alimentario mundial. Así lo considero

la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), que ha tomado como base del plan indicativo Provisional Mundial para el desarrollo de la Agricultura.

Por lo tanto podemos decir que los dos objetivos fundamentales de la Mejora Genética Vegetal son, producción y calidad.

Se puede incrementar la producción desde un punto de vista genético desde diversos ángulos:

–Mejorando la capacidad fisiológica de los cultivos, que se manifiesta a través del mejor aprovechamiento de la energía, nutrientes, agua y otras fuentes naturales.

–Mejorando el potencial intrínseco, que se expresa en condiciones normales de cultivo, por ejemplo produciendo más grano por panícula.

–Protegiendo a la planta de los factores adversos (ambientales, plagas y enfermedades, resistencia al transporte etc..)

Aunque la producción ha sido el primer objetivo de mejora, la calidad ha sido también mejorada en muchos casos, a pesar de que aún queda mucho camino por recorrer en este apartado debido a su determinación genética, en general más compleja.

También en la actualidad, y debido a que la agricultura moderna esta altamente mecanizada, muchos programas actuales de mejora se realizan con el objetivo de conseguir un cultivo más adaptado a los requerimientos de la maquinaria agrícola empleada.

Para finalizar esta breve relación de objetivos, conviene resaltar la importancia actual del mantenimiento de los recursos fitogenéticos como la fuente de variabilidad esencial en los programas de mejora del futuro.

Los recursos fitogenéticos son los recursos naturales constituidos por cultivares locales y poblaciones naturales de plantas. Estos recursos proporcionan la materia prima (los genes) que, debidamente utilizados por los mejoradores de plantas, permiten obtener mejores variedades.

Durante miles de años, la naturaleza y la agricultura tradicional han permitido su conservación espontánea y el aumento de la riqueza de estas fuentes naturales. Sin embargo, ciertas prácticas agrícolas "modernas" y la acción del hombre, han invertido estos fenómenos, dando lugar a una pérdida enorme e irreparable de materiales de interés.

Los recursos fitogenéticos son limitados y perecederos. Han sido definidos como la despensa del mundo. Si la alimentación humana es un derecho inalienable de la persona humana, es preciso considerar los recursos fitogenéticos como patrimonio de la humanidad y garantizar su libre disponibilidad, lo cual exige su recolección, conservación, evaluación, documentación e intercambio.

II.5. Objeto sobre el que actúa la Mejora Vegetal

Queda patente que los objetos sobre los que actúa, son las plantas, consideradas como objetos productivos; ya que la mejora vegetal pretende obtener genotipos vegetales que cumplan bien su finalidad en cada caso concreto.

Para ello es necesario un conocimiento profundo de la especie en cuestión, su genética, fisiología, cultivo y aprovechamiento.

II.6. Disciplinas relacionadas con la Mejora Vegetal

Para la mejor comprensión de esta asignatura se precisa de ciertos conocimientos previos relacionados con otras disciplinas; esto es consecuencia de la propia naturaleza de la asignatura: el material vegetal como objeto de ella, su interrelación con el sistema general de producción agrícola (variedades, labores de cultivo, abonado, sistemas de riego, maquinaria disponible etc.), repercusión en la dinámica del mercado de productos agrícolas, etc.

En este punto hemos de diferenciar entre las disciplinas que la fundamentan (Genética mendeliana, genética molecular, citogenética y genética de poblaciones y cuantitativa), y las disciplinas que la apoyan como puedan ser, química, botánica, fisiología, fitotecnia, patología, entomología, estadística y biometría etc.

Genética mendeliana y citogenética: proporcionan el conocimiento de los mecanismos de la herencia de los caracteres, base de los modernos métodos de mejora.

Genética molecular: ha permitido un mejor conocimiento de la estructura y función génica y hoy en día sus avances permiten el empleo de técnicas de ADN recombinante para la creación de nuevos genotipos.

Genética de poblaciones y cuantitativa: la primera nos da las pautas para la comprensión de los mecanismos evolutivos y de estabilidad de las poblaciones y la segunda nos permite conocer y aprovechar mejor las diferencias entre los individuos de grado, más que de clase, cuantitativas.

La química proporciona, por una parte los procedimientos analíticos que permiten evaluar y seleccionar individuos (por ejemplo, contenido en azúcar de la remolacha, contenido proteico y de aminoácidos en semillas de cereales y leguminosas, toxinas etc.

La bioquímica, fundamentalmente y gracias a sus avances en los últimos 30 años, ha interactuado de forma muy favorable con diferentes aspectos genéticos y de mejora; así los estudios de isoenzimas repercuten en el conocimiento evolutivo y taxonómico además de la identificación del genotipo; se han identificado muchas rutas biosintéticas de metabolitos importantes, por ejemplo los ácidos grasos en Brassica etc.

La Botánica y en especial la taxonomía, al estudiar la diversidad de los cultivos y sus relativos silvestres, que son los materiales básicos de la mejora.

Es la taxonomía basada en los conocimientos citogenéticos y evolutivos la que menos ambigüedad presenta y la que más utilidades reporta.

La fisiología, que asociada con los avances producidos en la bioquímica a nivel celular, de tejido o de órgano, nos permitirá conocer y entender mejor el desarrollo normal de las plantas, y su respuesta a medios ambientales de "stress". Aspectos relacionados con la fotosíntesis, fijación del nitrógeno atmosférico, respiración, osmoregulación, fijación de nitrógeno atmosférico, absorción de iones, transpiración, transporte de solutos en la planta importan enormemente a la mejora, y su conocimiento profundo permitirá definir el ideotipo más adecuado para cada circunstancia.

Enfermedades y plagas juegan un papel sustancial en la práctica agrícola, la mayoría de los planes de mejora contemplan la resistencia o la tolerancia a los principales agentes que causan daño al cultivo (hongos, bacterias y virus, al igual que insectos y ácaros). Se investiga sobre la especificidad de los patotipos, sobre las patoxinas y la respuesta del huésped, fitoalexinas, aspectos epidemiológicos de la enfermedad, técnicas de identificación del patógeno, técnicas de inoculación artificial etc.

La estadística y la biométrica desempeñan en la mejora también un papel primordial. Permiten diseñar experiencias, analizar los resultados, predecir estrategias de mejora encaminadas a optimizar la respuesta a la selección etc.

La fitotecnia, al suministrar conocimientos sobre los cultivos y sus producciones. Proporcionando la capacidad para evaluar críticamente el material disponible, establecer los objetivos agronómicos de la mejora y planificar así un programa eficiente.

II.7. Métodos propios de la Mejora Vegetal.

II.7.1 Métodos clásicos tradicionales o convencionales:

Estos métodos están basados fundamentalmente en la genética mendeliana. Hacen uso de la Hibridación para conseguir recombinación y segregación en la población y posteriormente seleccionar los mejores individuos. Fueron los primeros utilizados y los que más se utilizan actualmente, habiéndose conseguido con ellos los mayores logros en el campo de la mejora.

Sin embargo han tenido dificultades en el manejo y utilización de la variación cuantitativa; estos problemas se van viendo solventados gracias a nuevos y más apropiados métodos de análisis genético. Por otro lado el proceso de mejora es largo, lo que implica que el mejorador deba intuir varios años antes los cambios que hipotéticamente van a producirse en las preferencias del mercado. Pero quizá el mayor inconveniente resida en la imposibilidad de conseguir con éxito hibridaciones entre especies afines y más aún si son muy distanciadas.

II.7.2 Métodos citogenéticos:

El desarrollo de la citogenética permitió una primera manipulación de cromosomas. Dentro de este apartado son, quizás, los cambios numéricos en los cromosomas (autopoliploides y aloploiploides) los que han proporcionado los logros más sobresalientes.

II.7.3. Métodos de cultivo in vitro.

El cultivo de órgano, tejidos y células en un medio y condiciones apropiadas tratan de resolver en menor tiempo algunos de los problemas planteados en la mejora.

Del cultivo de órganos el más interesante es el de embriones ya que permite la obtención de nuevos híbridos interespecíficos e intergenéricos y sirven como sistema experimental para estudiar la bioquímica y biología molecular de los productos acumulados en la semilla.

El cultivo de tejidos organizados, en forma de meristemos o pequeños vástagos, ha llegado a ser ya una técnica útil y prácticamente general en mejora. Permite la rápida multiplicación, mejora de la sanidad de las plantas que se propagan vegetativamente, multiplica plantas con limitaciones en su sistema reproductivo etc..

Del cultivo de células, los agregados celulares en forma de callos han sido los más experimentados; la obtención de homocigotos mediante el cultivo de granos de polen, la obtención de líneas celulares resistentes o tolerantes a fitotoxinas fúngicas, herbicidas, salinidad etc. ha sido posible, pero presentan dificultades importantes como son la inestabilidad genética, dificultad de regenerar plantas, y en algunos casos una expresión diferente de células cultivadas in vitro con respecto a la planta adulta y más aún imposibilidad en algunos casos de regenerar planta adulta.

Las células vegetales a las que se ha eliminado la pared (protoplastos) pueden someterse a fusión. Cuando se trata de protoplastos pertenecientes a dos especies diferentes, su fusión puede conducir a la obtención de un híbrido (somático), quizá imposible de conseguir por vía sexual. Sólo en contados casos se ha conseguido regenerar planta adulta.

II.7.4. Métodos de genética molecular:

Se trata de identificar, aislar y multiplicar secuencias específicas de ADN, siguiendo su transferencia a un medio genético extraño, de manera que ese ADN se integre en el genoma de huésped se replique se transcriba y exprese fenotípicamente.

Estas manipulaciones moleculares están bien establecidas en microorganismos, pero no se ha conseguido demasiado éxitos de importancia económica en plantas superiores. Otro método sería el empleo de marcadores moleculares como ayudas a la selección.

II.8. Estado actual, perspectivas y limitaciones de la Mejora Genética Vegetal.

Multitud de nuevas variedades han sido obtenidas hasta ahora desde que a finales del siglo XIX se creó en Svalov (Suecia) la primera estación de mejora de plantas.

Importantes logros se han conseguido en el incremento de la productividad, resistencia o tolerancia a enfermedades, plagas, ambientes adversos y adaptación a la mecanización.

Los ejemplos más notables los constituyen el trigo, el arroz y el maíz. En los países desarrollados, especialmente Estados Unidos, los métodos de mejora genética iniciados en el siglo XX dieron sus primeros resultados con el maíz; la obtención de variedades híbridas ha sido uno de los hitos en esta especie, y su utilización generalizada desde 1950 en USA hizo que la producción llegase a multiplicarse por cinco en menos de 20 años.

En los países en vías de desarrollo el esfuerzo se centró fundamentalmente en trigo y arroz. La famosa Revolución verde, capitaneada por Norman Borlaug (Premio Nobel de la Paz en 1970), se inició con el trigo en México en 1943 con la aplicación de un plan subvencionado por la fundación Rockefeller y el gobierno mexicano para la transformación de la agricultura tropical.

El objetivo de disponer de variedades adaptadas a una agricultura intensiva (sobre todo con relación al empleo de fertilizantes) condujo a la obtención de variedades enanas o semienanas capaces de ser sembradas a una alta densidad y resistentes al encamado; la productividad pasó de 750 Kg/ha a 3200 Kg/ha. El segundo triunfo de la mejora vegetal en los trópicos se consiguió con el arroz, como resultado de la fundación en 1960 del International Rice Research Institute (IRRI) en Filipinas. Se han obtenido variedades enanas, insensibles al

fotoperiodo, con resistencias a plagas y enfermedades, tolerancia a la sequía y a las condiciones adversas del suelo, con mayor contenido proteico, de ciclo corto, etc.

Pero otros muchos cultivos también se han visto beneficiados. Por ejemplo, las leguminosas (sobre todo la judía) por disponer muchas de sus variedades de genes de resistencia contra enfermedades importantes como "antracnosis", "virus del mosaico común" etc.

Por el contrario, hay pocos ejemplos de mejora en el valor nutritivo de los alimentos, si exceptuamos, los que se refieren a la eliminación de sustancias nutricionalmente perjudiciales y es este junto con la calidad uno de los mayores retos para el futuro.

Dentro del grupo de las plantas hortícolas, las innovaciones varietales se suceden con rapidez para adaptarse al gusto de los consumidores, de la industria y de la tecnología agrícola (tomates con resistencias a Fusarium, Verticillium, TMV, Cladosporium, exhibiendo una amplia gama de formas y tamaños de fruto; sandías con resistencias, distintos colores de carne (rojo, amarillo), con o sin semillas, etc.; cebollas más precoces, etc.

En otros cultivos, colzas carentes de 'ácido erúico' (variedades 00); maíces dulces y superdulces blancos o amarillos; remolacha azucarera con mayor rendimiento en azúcar; uvas sin semillas; etc. Todo esto junto a un aumento de la productividad.

Junto a notables éxitos también se han producido grandes fracasos, Esto es debido a que existen aún limitaciones que impiden que podamos dirigir el proceso de mejora con suficiente precisión.

A nivel de la población, se tiene un conocimiento incompleto de su estructura genética (qué genes hay y cómo se asocian en los individuos); la predicción del comportamiento de la población sometida a la selección (natural o artificial) para muchos caracteres es insuficiente; y en algunos casos no se dispone de un procedimiento adecuado de selección.

A nivel de individuo, se desconoce el número de genes y todavía menos la estructura molecular de la mayoría de los genes que controlan los caracteres agronómicos más importantes (producción, precocidad, respuesta al fotoperiodo, adaptación, etc). Existen múltiples interacciones entre todos los niveles de organización del individuo y el medio externo (y todo ello implica una inseguridad en el proceso de selección).

A nivel de ciertos caracteres también existen limitaciones por ejemplo, la resistencia genética a enfermedades, que ha conseguido numerosos y notables éxitos, mantiene el problema de su falta de estabilidad o durabilidad o el desconocimiento en algún caso de las fuentes de resistencia que puedan ser utilizadas por un método de mejora convencional.

Otro ejemplo significativo lo encontramos en cereales con relación al contenido proteico, dado que éste está en relación inversa con la capacidad productiva; en maíz, los mutantes opaco-2 y harinoso-2 producen mayor cantidad de lisina, pero esto viene asociado con una mala productividad, peor calidad de cocido y mayor susceptibilidad a plagas y enfermedades.

Hasta mediados del siglo XIX los objetivos de la mejora vegetal se centraban prioritariamente alrededor del incremento de la producción, aspectos ecológicos, preferencias del consumidor y resistencia a enfermedades y plagas se encontraban en un segundo lugar.

No es de extrañar que sólo unas pocas especies fueran objeto de atención al principio: trigo, avena, arroz, patata, remolacha azucarera y lino, ya que en conjunto suplían las necesidades más inmediatas del hombre: alimentación humana, fibras y forraje; también algunos cultivos hortícolas fueron tomados en consideración tratando de complementar la dieta alimentaria básica con ciertos aminoácidos y vitaminas.

Con el tiempo se amplió el abanico con nuevos objetivos y especies y se exigió algo mas para otros objetivos ya considerados. Así, hacia la mitad del siglo XX la producción ya se medía como producción por unidad de superficie cultivada (productividad), se hacia hincapié en las características nutritivas y de calidad y se ampliaban los objetivos hacia la resistencia o tolerancia a condiciones ambientales adversas.

En este momento se han producido cambios importantes que han de afectar necesariamente a la Mejora Vegetal, ya que podemos redefinirla de acuerdo con Frankel, como una acomodación genética a las componentes físicas, biológicas, técnicas, económicas y sociales del medio, lo cual obliga a reconsiderar y revisar de forma permanente los parámetros en mejora.

Con relación a la productividad, aunque el techo potencial todavía no se han alcanzado, los esfuerzos se dirigen más bien a incrementar las partes de la planta que van a utilizarse (hojas, raíces, yemas, etc).

Con relación a la biomasa total, se tratará de hacer aprovechables algunos órganos hasta ahora no utilizados, las mayores utilidades en este sentido están siendo para cereales, seguidos de cultivos de raíz y finalmente para cultivos forrajeros.

Del mismo modo se pretende aprovechar mejor la capacidad fisiológica mediante el mejor aprovechamiento de la energía, nutriétes agua, y otras fuentes (por ejemplo transferencia de genes que permitan la asimilación del nitrógeno atmosférico, mejora del transporte de solutos, tolerancia al stress ambiental, edáfico y climático.

La lucha contra las enfermedades y plagas habrá de seguirse indefinidamente, nuevas razas patógenas y nuevas especies antes no perjudiciales para los cultivos están apareciendo de forma continuada. El mejorador habrá de estar siempre en guardia. La aplicación de todos los métodos utilizables en mejora serán necesarios.

Las nuevas variedades tendrán que irse adaptando a las innovaciones tecnológicas en los campos de la agronomía y de la industria agroalimentaria, tales como diferentes sistemas productivos, cultivo mecanizado etc.

Las nuevas variedades deberán ser tales que permitan una estabilidad en la producción (concepto este diferente al de producción bajo el punto de vista genético).

La estabilidad viene determinada por una adaptación general del cultivo a distintas condiciones atmosféricas, áreas geográficas, sequía, baja fertilización etc. unida a resistencia o tolerancia a enfermedades, plagas, y malas hierbas). Habrá de hacerse un esfuerzo notable con relación a la mejora de la calidad.

Los métodos clásicos, utilizados cada vez con más garantías de éxito, se complementarán con los potentes métodos basados en la genética molecular y en el cultivo "in vitro".

II.9. PARTES DE UN PROYECTO DE MEJORA

Un plan de mejora debería tener en cuenta los siguientes aspectos:

1-.Visión general del problema.

–Delimitación de los objetivos

–Estimación de los recursos (vegetales, humanos y económicos)

–Posibles procedimientos a utilizar.

–Elección de la mejor alternativa.

2-. Diseño definitivo del programa de mejora.

–Concreción del objetivo de mejora: tipo de variedad y caracteres a mejorar.

–Conocimiento de la biología reproductiva (alogamia, autogamia, o apomixis o multiplicación vegetativa) de la especie/s o variedades a mejorar.

–Conocimiento de la biología floral (autoincompatibilidad, hibridaciones) de la especie/s o variedades a mejorar.

–Disponibilidad de suficiente variabilidad genética (ya existente o creándola) para que la selección posterior sea efectiva.

–Conocimiento de la genética de los caracteres: tipo de herencia, influencia ambiental, interacción genotipo x ambiente, correlación con otros caracteres.

–Determinación del criterio de selección para el carácter o caracter/es.

Elección del método de mejora más adecuado en función de la información anterior.

3. Evaluación de los resultados.

- Multiplicación a escala comercial.

-

TEMA 2

BIOLOGIA REPRODUCTIVA Y FLORAL Y MEJORA GENETICA

El conocimiento de los mecanismos reproductivos de un cultivo (si es de forma sexual o asexual, y en el primer caso si se autopoliniza o no) y su biología floral (que incluye la apertura de las flores–antesis, dehiscencia de anteras, viabilidad del polen y receptividad del estigma) constituye un conocimiento básico para que puedas proyectar convenientemente un plan de mejora. Si no tienes esos conocimientos has de averiguarlos. De lo contrario estarías dando "palos de ciego".

Ambas, biología floral y biología reproductiva, inciden en un programa de mejora porque:

a) afectan a la manipulación del material vegetal durante el proceso de mejora.

b) determinan fundamentalmente la estructura genética de una: población (es decir, que genes y que genotipos hay presentes y con que frecuencia) y, en consecuencia, delimitan en buena parte el tipo de nueva variedad que conviene tratar de conseguir (líneas puras, híbridos, variedades abiertas o de polinización libre, etc.) y el esfuerzo requerido para ello.

(Otras causas que también afectan a las frecuencias génicas y genotípicas, como deriva genética, mutación,

migración y selección las veremos más adelante).

Con relación a a), no es lo mismo manejar especies donde fácilmente puedan verificarse hibridaciones o autofecundaciones controladas (caso del maíz y melón, por ejemplo entre las plantas alógamas, y el tabaco o tomate entre las autógamas) como otras especies donde una u otra técnica se vean: dificultadas por sus características biológicas (avena, trigo, cebada, judía – especies autógamas – donde los híbridos pueden producirse pero con elevado trabajo y gasto; o alfalfa, fleo, dactilo, poa, etc. donde por el tamaño de sus flores o incluso por problemas de autoincompatibilidad la autofecundación o el cruzamiento controlado son difícil).

Con relación a b), haremos algunas consideraciones generales ahora, profundizando mas en lecciones posteriores. Cuando se dispone de una población de plantas autógamas normalmente están formadas por una mezcla de líneas altamente homocigóticas. El objetivo de la mayoría de los programas de mejora para este grupo de plantas consistirá en la obtención de una línea pura. La conservación de las variedades mejoradas es relativamente fácil, pues basta con eliminar las mezclas mecánicas y las mutaciones que puedan producirse y evitar la alogamia ocasional (ya que la autogamia puede no ser absoluta). Las especies alógamas, por el contrario, cuya fecundación cruzada es lo habitual, presentan un alto porcentaje de heterocigosis, y la consanguinidad prolongada produce casi siempre una disminución de vigor y otros efectos perjudiciales (existe alguna excepción como es el caso de las cucurbitáceas, que siendo alógamas son menos sensibles a la consanguinidad). Esto induce a que uno de los objetivos de mejora sea el de conservar esa heterocigosis o restaurarla en la fase final del proceso. En estas especies pueden presentarse problemas de autoincompatibilidad, que dificultan la obtención de homocigotos. La conservación de variedades exige aquí un mayor control del aislamiento cuando se trata de obtener semillas. Cuando la plantas que se manejan se propagan asexualmente, es también general que los individuos sean altamente heterocigóticos. Pueden introducirse además nuevos esquemas, ya que puede mantenerse intacto el genotipo (a no ser que se produzcan mutaciones génicas o variaciones cromosómicas) ya sea homocigoto o heterocigoto, y por tanto, Conservar las Características conseguidas en los nuevos individuos sin peligro de segregación. Su conservación es sencilla, reduciéndose a la eliminación o eventual selección de mutantes.

Supon que desees mejorar la especie Phaseolus vulgaris (judía). Esta se reproduce sexualmente, y fundamentalmente por autofecundación. Te costaría poco esfuerzo obtener línea puras, ya que bastaría que la dejaras reproducir por si sola. Si quisieras crear previamente variabilidad para seleccionar después, podrías hacerlo mediante cruzamientos intra e interespecíficos, necesitando en estos casos dirigir el cruzamiento; es decir, enmascular o castrar el parental femenino y polinizar después con polen del parental masculino. Esta operación es factible, aunque algo lenta y relativamente eficiente si se hace manualmente, dado el tipo de flor de las leguminosas y su tamaño en esta especie, la influencia de las condiciones climáticas (más efectiva: en invernadero que al aire libre, T óptima 22–25°C, 65–75% de hr, 15 Klux/m² y 10–12 h. de fotoperiodo) y la técnica de hibridación utilizada (sin enmascular más efectiva que con emasculación); aunque se conocen factores genéticos que determinan androesterilidad, estos no reúnen por ahora todos los requisitos exigidos para su utilización a gran escala.

Podemos decir, pues, que en esta especie el tipo de variedad más conveniente sería un genotipo homocigótico que se obtendría tras sucesivas generaciones de autofecundación, utilizando la hibridación sólo en las primeras etapas del programa.

Se han hecho avances en este campo de la biología pero todavía queda camino por recorrer. Es un área de estudio sugerente donde la profundización del conocimiento a nivel químico y molecular de los mecanismos implicados y la ampliación de las experiencias a una mayor diversidad de condiciones ambientales beneficiarán, sin duda, a la mejora entre otras ciencias.

OBJETIVOS

1. Los distintos mecanismos reproductivos de las plantas superiores.

2. Cómo determinar, a efectos de utilización práctica, el modo de reproducción de los individuos que estas manejando.
- 3.. Cómo estimar la frecuencia de fecundación cruzada natural y la distancia mínima entre dos poblaciones, lo cual servirá para separar/reunir convenientemente los individuos en el tiempo o en el espacio, y así evitar/permitir polinizaciones no deseadas/deseadas.

Para centrarnos mas rápidamente en los contenidos que siguen, recuerda que una flor individual con relación a sus órganos sexuales puede ser de tres tipos:

- * Hermafrodita, si tiene estambres y carpelo/s.
- * Estaminada o androica, si tiene estambres únicamente.
- * Pistilada o ginoica, si tiene carpelos únicamente.

Mientras que si nos referimos a una **planta completa** , ésta puede tener uno o varios tipos de flores dando lugar a las siguientes posibilidades de expresión del sexo:

Figura 1

Finalmente, si nos referimos a la expresión del sexo de un grupo de plantas , la nomenclatura sería (para los casos más comunes):

- * Hermafrodita, cuando todas las plantas del grupo son hermafroditas.
- * Monoico, cuando todas las plantas del grupo son monoicas.
- * Dioico, cuando en el grupo hay plantas androicas y plantas ginoicas.
- * Androdioico, cuando el grupo esta formado por plantas androicas y plantas hermafroditas.
- * Ginodioico, cuando el grupo está formado por plantas ginoicas y plantas hermafroditas .

1. MECANISMOS DE REPRODUCCION

Definiremos cada uno de los términos utilizados y analizaremos cómo afecta cada mecanismo a la estructura genética de las poblaciones y a su variabilidad .

Reproducción sexual

En la reproducción sexual, característica de los seres superiores, un gameto femenino y un gameto masculino se fusionan para dar lugar al cigoto, el cual por sucesivas divisiones dará un nuevo ser. En las plantas superiores implica la formación de gametos (macrosporogénesis –gametos femeninos– y microsporogénesis – gametos masculinos) a través de la meiosis, y la fecundación a través de la polinización, normalmente.

Permite crear gran cantidad de variabilidad por recombinación génica.

Reproducción asexual

La reproducción asexual implica el crecimiento y desarrollo de partes vegetativas de la planta (células, tejidos,

órganos) o de células del gametofito no fecundadas, hasta obtener un individuo nuevo y completo a través de mitosis sucesivas.

La estructura genética dependerá de cómo sea la planta madre de partida; sin embargo, se espera que en general exista una alta proporción de individuos heterocigóticos, teniendo en cuenta la general superioridad agronómica de estos individuos. Las poblaciones podrán estar formadas por individuos del mismo genotipo (clon) o por individuos de distinto genotipo (mezcla de clones). Si el cultivo se reproduce exclusivamente por vía asexual se genera escasa o nula variabilidad (exceptuando la que se genera por mutación).

Cleistogamia

Este mecanismo está basado en el hecho de que la fecundación se realiza dentro de la flor cerrada .

las flores cleistógamas no se abren y se caracterizan por una reducción en el número y tamaño de partes de la misma, como estambres, y por modificaciones del periantio. Por tanto, la autofecundación queda asegurada. El mecanismo contrario se denomina chasmogamia.

Puede tratarse de una cleistogamia ecológica , cuando las flores cleistógamas se producen en condiciones ambientales desfavorables (frio, calor, humedad, sequía, etc.), pudiendo alternarse con flores normales; el sorgo produce flores chasmógamas en la base y centro de la panícula y cleistógamas en su extremo bajo condiciones de stress; el arroz var. Japónica sufre un retraso en la apertura de la espiguilla o cierre completo con alta humedad etc.

Los procedimientos que conducen a la cleistogamia pueden ser variados:

A veces, los granos de polen germinan ya en el interior de sus anteras, atravesando los tubos polínicos las paredes de las mismas en dirección

al estigma (ej.: Violeta odorata) Otras veces la antera dehiscente queda atrapada en los pelos estigmáticos. La estructura genética es la propia de una especie autógama; individuos altamente homocigóticos forman la población.

Autopolinización en preantesis ("bud pollination"). La polinización se produce antes de que se abra la flor. Lolium temulentum).

Monoecia .

En un mismo individuo los órganos sexuales femeninos están separados en el espacio de los órganos sexuales masculinos. Son ejemplos de especies monoicas o con variedades monoicas: maíz, nogal, plátano, vid, avellano, pepino, calabaza, melón.

Dicogamia .

Son plantas dicógamas aquellas en las que Los estambres y estigmas de una misma flor alcanzan la madurez para la polinización en época distinta. Si los estambres llegan a sazón antes que los estigmas, habrá protandria (ej.:cáñamo:-la, frambuesa, cebolla etc.); en caso contrario habrá protoginia (pimienta negra, fresa, pimienta, etc.). La protandria es más frecuente que la protoginia.

~

Heterostilia

Hace referencia al distinto nivel que ocupan en la misma flor los estambres con relación al estigma. Si el estigma está por encima de las anteras, se trata de **longistilia** (ej.: algunas variedades de tomate, Si ocurre lo contrario, **brevistilia** En Primula sinensis se dan los dos tipos.

Hercogamia

Hace referencia a la distinta situación en el espacio dentro de una misma flor de estambres y estigma (ej.: lirio). Es similar a la heterostilia, pero teniendo en cuenta la conformación de la flor.

Los mecanismos de monoecia, dicogamia, heterostilia y hercogamia, implican una alta frecuencia de fecundación cruzada, aunque permiten también un cierto porcentaje variable de autofecundación. Por tanto, la estructura genética resultante se aproxima más a la de las poblaciones completamente alógamas (elevada heterocigosis), pero sin olvidar la homocigosis determinada por autofecundación.

Dioecia .

Implica diferenciación sexual y genética. los órganos sexuales femeninos y masculinos están separados en distintos individuos. En plantas superiores es un mecanismo poco frecuente. Se conoce bastante bien el control genético de la dioecia en las plantas superiores. Este mecanismo impide, por tanto, la autofecundación, pero no el apareamiento entre hermanos o entre formas menos emparentadas. Son ejemplos de especies dioicas: palmera datilera, lúpulo, espinaca, papaya, espárrago.

-

-

-

Androesterilidad

Los gametos masculinos no son funcionales. Este mecanismo que puede ser determinado por genes nucleares, factores citoplásmicos o por interacción génico–citoplásmica, impide también la autofecundación.

Los mutantes de androesterilidad aparecen con frecuencia y regularmente en las especies autógamas; en algunos casos ciertos caracteres que les acompañan impiden su utilización práctica.

Autoincompatibilidad

Una planta bisexual es autoincompatible cuando aún produciendo gametos perfectamente funcionales no se produce descendencia por autofecundación. Si se debe a cambios morfológicos en los órganos sexuales (ya sea como efecto primario o secundario) , se trata de una incompatibilidad heteromórfica (ej.: Primula , Linum , Lythrum , Narcissus , etc). Si no se ocasionan cambios morfológicos será una incompatibilidad Homomórfica y esta a su vez podrá ser gametofítica o esporofítica.

Multiplificación por partes vegetativas

Se trata de un mecanismo de reproducción asexual. Distintas estructuras células u órganos pueden constituir el material adecuado. Gran cantidad de especies pueden reproducirse de este modo.

Finalmente, en función de los mecanismos que actúen, las plantas **cultivadas desde el punto de: vista de aplicación a la mejora** podrán **clasificarse en tres grupos:** .

A) Autógamas: Si fundamentalmente se reproducen por autofecundación (frecuencia de autofecundación igual o mayor a 90 %).

B) Alógamas: Si fundamentalmente se reproducen por fecundación cruzada

C) De reproducción vegetativa y apomícticas:. Si su reproducción es asexual en la práctica agrícola, aunque puedan producir semillas normales por fecundación sexual.

DETERMINACION DEL MODO DE REPRODUCCION

Si desconoces si una planta es autógama o alógama puedes averiguarlo siguiendo todos o alguno de estos pasos:

1. Observa la estructura floral.

Como se aprecia en el cuadro sinóptico, ciertos mecanismos conducen fundamentalmente a un modo concreto de reproducción por ejemplo, cleistogamia, autogamia funcional y, autopolinización en preantesis conducen a autogamia; dioecia conduce a alogamia etc.

2. Aisla plantas individuales y observa si producen o no semillas.

El aislamiento más conveniente es en el espacio, ya que la confinación de la planta mediante bolsas u otros dispositivos pueden crear un microclima desfavorable.

Si la planta no produce semillas → alogamia con alta probabilidad. Autogamia. Si la planta produce semillas – ó alogamia (plantas autofértiles)

3. Observa el efecto de la consanguinidad (consecuencia de autofecundación o cruzamiento entre parientes). Las plantas alógamas toleran mal la consanguinidad. Lo contrario sucede a las plantas autógamas.

Una vez clasificadas nuestras plantas en uno u otro grupo, tendrás que conocer:

El porcentaje de fecundación cruzada natural y las distancias mínimas entre dos poblaciones para controlar la polinización.

3. ESTIMACION DE LA FRECUENCIA DE FECUNDACION CRUZADA Y DE LAS DISTANCIAS MINIMAS ENTRE DOS POBLACIONES DE LA MISMA ESPECIE

Utilizando los mismos procedimientos es posible contestar a ambas cuestiones. Su conocimiento tiene una aplicación importante no sólo durante el desarrollo del programa de mejora, sino también durante la conservación y multiplicación del material mejorado (nueva variedad) con vistas a su certificación comercial.

Procedimientos para la estimación de cruzamientos naturales:

Una experiencia sencilla es estudiar la descendencia para un carácter en la población. Si situamos en líneas dos variedades con un gen marcador, Pej: la coloración de la flor en borraja (azul o blanca, siendo el azul dominante sobre blanco). Después se recoge la semilla de la línea de flor blanca, toda la descendencia que muestre flor blanca procederá de autofecundación (porcentaje de autofecundación, mientras que la de flor azul corresponderá al porcentaje de fecundación cruzada).

Si disponemos de un gen marcador la experiencia para el cálculo de la distancia mínima no es demasiado complicada.

Por ej: Utilizando el mismo marcador, la coloración de la flor en Borraja. En este caso el color azul es dominante sobre blanco. Podemos disponer entorno a una línea de color azul otra de flor blanca formando círculos concéntricos. Posteriormente recogeremos la semilla de flor blanca y analizaremos la descendencia. La distancia mínima será aquella a partir de la cual el número de descendientes de flor azul, este por debajo de un valor mínimo prefijado.

RESUMEN

Previamente a la planificación de un proyecto de mejora hay que conocer la biología reproductiva y floral del material vegetal que va a manejarse y las condiciones ambientales que le afectan.

Los mecanismos reproductivos que obligan o favorecen la fecundación cruzada dan lugar a poblaciones con individuos altamente homocigóticos.

Los mecanismos reproductivos que obligan o favorecen la fecundación cruzada dan lugar a poblaciones con mayor porcentaje de heterocigóticos (este valor dependerá del porcentaje de fecundación cruzada).

La cantidad total de variabilidad a nivel de población en especies de reproducción sexual es independiente, a priori, de que la especie se autofecunde o no.

Las especies de multiplicación vegetativa y apomíticas dan lugar en general, a poblaciones altamente heterocigotas, aunque su variabilidad puede ser casi nula en algunas poblaciones.

Es necesario conocer tanto el valor de fecundación cruzada, como la distancia mínima, no sólo para el desarrollo del programa de mejora, sino también para la multiplicación y distribución de la nueva variedad a escala comercial.

TEMA 3

GENETICA MENDELIANA.

Introducción:

La genética es la rama de la biología que se ocupa de la herencia. La información hereditaria se encuentra situada en los cromosomas, que están formados por una sustancia llamada ADN. Esta molécula y en concreto la disposición ordenada de sus diferentes componentes, es decir los nucleótidos es la portadora de toda la información hereditaria. La estructura de esta molécula corresponde a una doble hélice (modelo descubierto por Watson y Crick y representado en la figura 1).

El ADN se organiza en la célula formando cromosomas, que se encuentran en el núcleo de las células. Los genes son una parte de dichos cromosomas, es decir una porción de ADN, que codifica para una proteína. Ocupan por tanto un espacio físico en el cromosoma denominado locus = Gen (Loci en plural).

Las características resumidas de esta sustancia tan importante para la vida serían:

1-. El ADN, es capaz de transferir su información codificada para formar las diferentes proteínas. Estas a su vez son las responsables del fenotipo y funcionamiento de los individuos.

2-. El ADN, posee la capacidad de replicarse durante los procesos de división celular, creando una copia idéntica que será transmitida a las células hijas.

Cada individuo u organismo superior posee un número determinado de cromosomas que es propio de cada especie y una infinidad de genes situados en ellos a modo de cuentas de un collar. Cada célula somática (no sexual) de ese individuo posee una copia idéntica. Estos cromosomas forman parte de dos juegos heredados, un juego materno y otro paterno (Cromosomas homólogos).

En un principio en cada cromosoma homólogo existía un gen que era idéntico al presente en el otro homólogo. Es decir cada gen estaba representado dos veces en el individuo.

Pero en algunas ocasiones debido a que la autorreplicación pudo y puede no ser correcta, se presenta un cambio espontáneo o inducido en una parte de dicha molécula. A este proceso se le denomina mutación (que puede incluso, si es viable, provocar la aparición de nuevos caracteres en el individuo transferibles a la descendencia). Por ello las mutaciones han sido responsables de la aparición de formas alternativas de un gen que se denominan alelos.

Figura 1. Representación esquemática del modelo de doble hélice. Proceso de transcripción a RNA, y traducción a proteína.

El número total de cromosomas (Paternos y maternos) se denomina número diploide ($2n$). Las células sexuales contienen un único juego, por tanto son haploides (n). Ej: el pepino tiene 14 cromosomas y por tanto sus gametos 7, que al unirse para formar el cigoto volverán a ser 14.

El proceso por el cual óvulo y polen reducen su dotación cromosómica se denomina meiosis y debes repasarlo en cualquier libro de biología o genética.

Cada cromosoma homólogo posee un alelo para el carácter que define, por tanto la expresión fenotípica resultante, en un individuo, será el resultado de las interacciones que se produzcan entre la pareja de alelos que porten sus cromosomas paternos y maternos.

Por ejemplo, supongamos que el color de una especie de flores, pueda ser blanco o rojo (es decir de fenotipo blanco o rojo). El color blanco se produce cuando los dos cromosomas homólogos llevan el mismo alelo que denominaremos a . El individuo será de genotipo (a, a). El color rojo se produce cuando un cromosoma lleva el alelo que da color rojo A pudiendo llevar el otro homólogo o bien A o a . ¿de qué genotipo podrá ser un individuo rojo?.....Esta interacción se denomina fenotipo dominante o Dominancia para Rojo y fenotipo recesivo o recesividad para el color blanco.

Las posibilidades son:

____A____ Cromosoma materno

Color Rojo

____A____ Cromosoma paterno

____a____ Paterno

Color:

____a____ Materno

____A____ Cromosoma materno

Color Rojo

____a____ Cromosoma paterno

Aquí aparecen dos conceptos clave, el de fenotipo o apariencia externa, es decir sería el aspecto del carácter que observamos al mirar al individuo. El otro sería el de genotipo es decir los alelos que porta dicho individuo.

Continuando con el ejemplo, en ocasiones puede aparecer otro fenotipo.

Flores de color rosa, que no serían el resultado de alelos distintos, sino de una interacción nueva: la codominancia entre los dos alelos. El genotipo de un individuo de color rosa sería.....

3.1. Herencia de un solo gen.

Antes de describir este apartado es conveniente repasar algunas definiciones:

La unión de gametos que portan alelos idénticos, produce un genotipo homocigoto.

Mientras que la unión de gametos que portan alelos distintos, dará lugar a un genotipo heterocigoto.

Línea pura: es el individuo o grupo de individuos que son homocigotos para todos sus caracteres.

Las relaciones entre alelos como ya hemos visto con anterioridad pueden ser de dominancia, recesividad o codominancia.

Leyes de Mendel:

Fueron elaboradas por Gregor Mendel a finales del siglo pasado y como se explicó en el tema de introducción, fueron uno de los acontecimientos mas importantes en el desarrollo de esta ciencia.

–. Primera ley de mendel:

Es la ley de la uniformidad en la primera generación filial del cruzamiento de dos líneas puras. A esta generación se le denomina F1.

AA x aa _____ Aa (F1)

Como observareis toda la variabilidad que observemos en esta generación sera debida al ambiente ya que todas las plantas son genéticamente iguales.

–. Segunda ley de Mendel:

Es la ley de la segregación en la segunda generación Es decir la resultante de cruzar la F1 por si misma:

F1 x F1

Aa x Aa _____ 1/4 AA 1/2 Aa 1/4 aa

A diferencia de la generación anterior existen tres genotipos distintos, no todos los individuos serán iguales y aparecerán 3 clase genotípicas y dos o tres fenotípicas.

¿de qué depende el número de clases fenotípicas?

3.2. Dos o mas genes:

–. Tercera ley de mendel:

Es la ley de transmisión independiente de los caracteres a la descendencia, siempre que no haya ligamiento del cual hablaremos mas adelante.

A efectos prácticos (para resolver problemas) recordad que si dos variables son independientes la probabilidad de que se presenten juntas es el producto de la probabilidad de cada una de ellas.

3.3 Ligamiento y recombinación:

El ligamiento se produce cuando los genes se encuentran en el mismo cromosoma, esto hace que se transfieran con mayor probabilidad juntos. Este ligamiento no es absoluto y depende de la distancia a la que se encuentren en el cromosoma. Cuanto mas alejados estén con mayor frecuencia se podrá producir el fenómeno conocido como recombinación.

Por ejemplo: Imaginad que nos interesa obtener una planta de altura elevada y resistente a una enfermedad. Si realizamos el cruzamiento entre una planta enana y resistente por una susceptible y gigante. Si observamos que a pesar de los cruzamientos que realicemos no aparece la descendencia que buscamos (Alta y Resistente), lo que estará sucediendo es que dichos caracteres están ligados en el mismo cromosoma.

AABB (enana y resistente) x aabb (alta y susceptible)

F1 AaBb Posibles gametos:

A_____B a_____b

La F1 Formará los dos tipos de gametos que aparecen arriba.

y por tanto las plantas descendientes serán:

A_____B A_____B a_____b

A_____B a_____b a_____b

Si se produjera durante la producción de gametos la recombinación, la situación cambiaría ya que además de la dotación gamética anterior, aparecerían dos nuevas combinaciones gaméticas como resultado de la recombinación:

1)A_____B 2)a_____b 3)A_____b 4)a_____B

Los nuevos gametos recombinantes son (3 y 4)

Ahora las plantas descendientes podrían ser:

A_____b A_____b a_____B

A_____b a_____B a_____B

Enana y Susceptible Enana y resistente Alta, resistente

Existe otro fenómeno que podría confundirse con el ligamiento. Se denomina pleiotropía pero es de naturaleza muy diferente.

Decimos que existe pleiotropía cuando un solo gen afecta a varios caracteres. Un ejemplo es el albinismo, que causa entre otras cosas ausencia de pigmentación en ojos, pelo y piel.

¿Cómo afectaría a la marcha de un programa de mejora el ligamiento?

3.4. Series alélicas:

Hablamos de series alélicas cuando hay mas de dos alelos distintos para un mismo locus. Ej: El color del pelaje de los conejos, o los grupos sanguíneos en humanos.

Estos alelos pueden presentar una gradación de dominancia y/o codominancia. Lo ilustraremos con el ejemplo de los grupos sanguíneos:

Dicho carácter se encuentra controlado por una serie alélica ($A > O$, $B > O$, O recesivo, $A = B$).

¿qué grupo sanguíneo (fenotipo) presentarán los siguientes fenotipos: AO , AB ?

¿Se puede tener un hijo de fenotipo O , si el padre es A y la madre es B ?

3.5. Interacción génica o epistasias:

Recordad que la segregación mendeliana para dos genes sería: $9:3:3:1$.

Las relaciones epistáticas alteran esta segregación, como consecuencia de la enmascaración de un gen por el efecto de otro. No todas las interacciones son el resultado de una enmascaración, también existen otras, como las causadas por efectos aditivos y cuya segregación corresponde a una proporción $9:6:1$. ¿Intente explicarla?

Existen muchos tipos de relaciones epistáticas conocidas, pero nos limitaremos a los modelos digénicos mas conocidos:

–. Epistasia Dominante ($12: 3:1$):

Se produce cuando el Gen A (dominante) es epistático sobre B o b .

B Púrpura (3)

aa Cromógeno

p bb Rojo (1)

A Albino (12)

–. Epistasia recesiva ($9:3:4$)

El recesivo en homocigosis es epistático:

R Rojo (9)

Ee, EE Cromógeno

p rr amarillo (3)

ee Albino (4)

-. Epistasia doble dominante (9:7)

Se produce cuando existen dos controles alternativos para la producción del producto final:

A B

P Q R

aa(bloquea) bb(bloquea)

La segregación observada es por tanto 7 blancos y 9 con color.

-. Epistasia doble recesiva (15:1)

Es necesario que los dos genes recesivos estén en homocigosis para la manifestación fenotípica del carácter, en este caso deficiencia clorofílica. EL único individuo albino será (aa,bb).

-. Epistasia doble dominante y recesiva (13:3)

Uno de los genes actúa como inhibidor del otro.

EJ; Herencia de la resistencia de una variedad de avena a la roya del tallo.

A: Factor de resistencia

B: Inhibe la resistencia y es dominante

Para que la planta sea resistente tiene que poseer A y además ser bb.

TEMA 4

EL MEDIO Y LA HERENCIA

4.1 Importancia del genotipo y del medio ambiente

No siempre existe una clara relación gen carácter. Los genes son los elementos para la fabricación de nuevas variedades, siendo esencial en la mejora de plantas tener en cuenta la relación entre genes y caracteres, es decir la relación entre genotipo y fenotipo.

En la actualidad se acepta comunmente que en las plantas superiores no todos los efectos fenotípicos están relacionados de forma sencilla con un gen, sino que son mas bien el resultado de una cadena de relaciones e interacciones fisicoquímicas iniciadas por los genes, que conducen a través de complejas cadenas de acontecimientos controlados o modificados por otros genes y el mundo exterior, al fenotipo final. En mayor o menor grado, el funcionamiento de cualquier gen depende del genotipo de que forma parte y del medio exterior al que está expuesto.

Hay numerosos casos en que caracteres morfológicos o fisiológicos están controlados por un único gen y resultan poco afectados por el medio físico o genético. Estos caracteres son fácilmente identificables y muy estables, y cuando afectan a caracteres de interés agronómico son muy valiosos para los mejoradores. Por desgracia otros muchos caracteres de interés son complejos y altamente influenciados tanto por el medio genético como por el medio externo (caracteres cuantitativos).

No siempre esta interrelación es negativa desde el punto de vista de la mejora, en ocasiones puede proporcionar incluso una herramienta indirecta de selección. Pej, ya en 1948 Suneson y colaboradores observaron que la introducción de aristas en una variedad mocha de trigo, aumentó su rendimiento en un 7%. Este fenómeno es debido al ligamiento entre la presencia de aristas y algunos genes de efectos importantes sobre el rendimiento. Pero recordad que también se puede dar la situación contraria, con ligamientos que complicarán la marcha de un programa de mejora.

Otro camino por el que el medio genético puede alterar la relación gen – carácter es el de los genes con efectos pequeños que ejercen su principal influencia intensificando o disminuyendo los efectos de los genes principales. A estos genes se les denomina modificadores. Sus efectos son fundamentalmente cuantitativos y solo pueden describirse mediante mediciones.

Otro aspecto que preocupa notablemente a los mejoradores es el fenómeno conocido como interacción genotipo por ambiente, y que estudiaremos mas detalladamente cuando nos ocupemos de la mejora del potencial productivo. Este fenómeno se expresa con un comportamiento diferencial de la misma variedad al ser expuesta a distintos ambientes. Es fácil entender que si todo progreso real que se obtiene con la mejora es causado únicamente por factores genéticos, esta interacción nos dificultará el conocer que parte de esa variedad es aprovechable para un programa de mejora y que parte no, ya que la medición de dicho carácter va a depender del medio externo. Por ello es necesario siempre, y en especial cuando se trabaja con caracteres cuantitativos, realizar ensayos previos en distintos ambientes, para eliminar posteriores sorpresas desagradables.

2. Umbrales, Penetración y expresividad

Los umbrales son otro fenómeno que puede oscurecer la relación Gen–Carácter. Collins (1927) descubrió una cebada albina, en la que dicho carácter solo se expresaba a temperaturas inferiores a 7 C.

Penetración: Puede definirse como la habilidad de un gen para manifestarse en los individuos que son portadores de el. Así una variedad de judía de Lima llamada Ventura, lleva un gen dominante que hace que los ápices y márgenes de las hojas unifoliadas de las plántulas sean deficientes en clorofila. Sin embargo, rara vez se presenta en mas del 10% de las plantas. Se puede decir que este gen posee una penetración del 10%.

Además hay una variación en la expresión del carácter en las diferentes plantas. En algunos individuos todas las hojas están desprovistas de clorofila, pero en algunas la situación revierte con el tiempo hacia la normalidad, y en otros casos no llegan a sintetizar clorofila y mueren. Por lo tanto este gen no sólo tiene una penetración incompleta, sino además una expresividad variable.

RESUMEN

La funcionalidad de un gen en un individuo, su expresión y estabilidad va a depender del medio interno (genético) y del externo (medio ambiente).

El mejorador tendrá que ser capaz de descubrir estas interacciones para poder aprovechar en profundidad los genes presentes en el material vegetal susceptible de ser empleados en los programas de mejora.

Todas estas interacciones son la causa de que no siempre los mejores fenotipos son los mas adecuados. No siempre el mejor fenotipo da la mejor descendencia, ni los cruzamientos entre los mejores fenotipos darán descendencias mejores que sus parentales.

¿podrías decirme si esta última afirmación es debida a causas genéticas o ambientales? ¿pon un ejemplo?

Hay que tener en cuenta que tampoco es lo mismo que las plantas sean alógamas, autógamas o de reproducción vegetativa. ¿podrías relacionar el sistema de reproducción con este tema y añadir algo importante?

IMPLICACIONES PARA LA MEJORA

Intenta después del estudio de estos cuatro primeros temas resumir lo que consideres de interés para la marcha de un proyecto de mejora. Ponte en la mentalidad de un mejorador y razona adecuadamente la respuesta.

Te puede resultar mas sencillo si piensas en cultivos y caracteres concretos. En la Biblioteca puedes buscar información sobre la mejora de cultivos concretos y sus técnicas en revistas de divulgación en castellano como Surcos, Sustrai, Hortofruticultura, Investigación y Ciencia etc...

TEMA 5

IMPORTANCIA DE LA VARIABILIDAD GENETICA. ANALISIS DE CARACTERES QUE MUESTRAN VARIACION CONTINUA.

El objetivo fundamental de esta unidad temática es estudiar la importancia relativa que el genotipo y el ambiente tienen sobre la expresión de un carácter e inculcar la necesidad de conocer la influencia de cada uno de de estos factores en la programación de un plan de mejora genética vegetal.

La unidad temática se introduce recordando que los caracteres pueden variar de forma discreta o continua. Apoyándose en las experiencias de Johansen y de Nilson-Ehle (ambos trabajos considerados como una de las contribuciones mas importantes a la genética) se analiza como la variación continua puede estar motivada por causas genéticas, ambientales o por el concurso de ambas, mientras que la variación discreta es debida sólo a causas genéticas. Para comprender el papel que estos factores juegan sobre el tipo de variación discreta o continua. La unidad concluye con el estudio del modelo biométrico de Mather y Jinks.

Guión de la unidad:

1-.Tipos de variación.

- 2-.Componentes de la variación continua, líneas puras de Johansen.
- 3-.Influencia del ambiente en la expresión fenotípica de un carácter.
- 4-.Experiencias de Nilson-Ehle
- 5-.El modelo de los poligenes
- 6-.Análisis mendeliano de la variación.
- 7-.Modelo biométrico de Mather y Jinks.
- 8-.Estima del número de genes

1-. Tipos de variación

Los dos tipos de variación, discreta y continua, quedan perfectamente definidos en las experiencias realizadas por Mendel con el carácter altura de la planta en guisante. En la segregación de la F₂ descendiente de un cruce entre plantas normales y enanas, observa dos clases claramente diferenciadas con un intervalo de variación determinado para cada clase:

Plantas enanas Plantas normales

Dentro de las enanas existe una pequeña variación entre la altura de las diferentes plantas, lo mismo ocurre dentro de la clase de plantas normales. La variación que existe dentro de cada una de las clases se llama variación continua, mientras que la que existe entre clases es lo que llamamos variación discreta.

Un carácter muestra variación discreta cuando es posible adscribirlo a una clase u otra. En este caso concreto no es necesario medir el carácter, es suficiente con adscribirlo a la clase correspondiente. Este es el modo como se toman normalmente los caracteres cualitativos. Si es posible trabajar con caracteres cualitativos la metodología es mas sencilla.

Si no hay clases netamente separadas, de modo que no es posible establecer clases de forma natural, decimos que el carácter muestra variación continua. En este caso es necesario medir el carácter, puesto que es la única manera de estudiarlo de una forma precisa. A estos caracteres se les denomina cuantitativos o métricos.

2-.Componente de la variación: Líneas puras de Johansen:

Johansen parte de una población de plantas de judía de la variedad comercial princesa en la que había una gran variabilidad para el peso de cada judía. Escoge las judías más pequeñas y las más grandes y las cultiva, obteniendo por autofecundación las descendencias. Figura 1

Johansen, observa que las semillas procedentes de las plantas de judías pequeñas de la población inicial, tenían un peso medio inferior al de las semillas de las plantas procedentes de judías grandes. Esta primera selección (selección entre líneas) parecía ser eficaz puesto que se mantenía en las descendencias. Sin embargo cuando coge la semilla más grande y la más pequeña de una planta proveniente de la semilla más grande del lote inicial b' es decir de la población original princesa, las descendencias de estas dos semillas tienen el mismo peso medio. En este caso no se mantiene la eficacia de la selección (selección dentro de línea)

La población original (a), proveniente de plantas de una variedad comercial no seleccionada por el peso de sus semillas, constituye una mezcla de formas genéticamente diferentes las unas de las otras. Como la judía es autógama esta mezcla corresponderá a individuos homocigóticos, capaces de dar lugar cada uno de ellos a una línea pura sobre la cual la selección es ineficaz. La variación encontrada dentro de una línea es de tipo ambiental por que todos los individuos pertenecientes a una misma línea son genéticamente idénticos, ya que por autofecundación continuada se llega rápidamente a la homocigosis. Por el contrario las diferencias observadas entre las líneas son de origen genético.

Las consecuencias de este experimento son importantes porque permiten comprender la importancia conjunta del genotipo y el ambiente en la expresión de los caracteres y por otra parte suministra los fundamentos para la mejora de autógamas.

La selección pretende elegir los mejores genotipos, por tanto si la variabilidad dentro de la línea es debida al ambiente y no genética, la selección no resultará eficaz.

Es por tanto de suma importancia distinguir si la variabilidad genética es debida al ambiente o a causas genéticas.

-

Fundamentos de la estructura genética de autógamas:

El sistema reproductivo que depende a su vez de la biología floral (estudiado en el tema 2)

La disminución de heterocigotos partiendo de Aa disminuirá en 1/2 cada generación el número de heterocigotos, por tanto cada planta individual será una línea pura, homocigota. Una población de planta autógamas esta compuesta por una mezcla de líneas puras.

-

-

-

Factores que modifican la rapidez con que se alcanza la homocigosis

Mutación: es una fuente constante de variación que estará dificultando el proceso de fijación. (para que un gen pueda considerarse fijado en una población el 99% de los individuos deberán llevarlo en homocigosis).

Recombinación y ligamiento: Cuanto mayor sea el desequilibrio de ligamiento mas se retrasa la homocigosis.

Selección: Si no todos los genotipos tienen la misma supervivencia, sino que existe una supervivencia que

favorece a los heterocigotos, se retrasará la consecución de la homocigosis. Si por el contrario se da una selección a favor de los homocigotos favorecerá y acortará el proceso de fijación. Normalmente la fuerza debido a la autofecundación es arrolladora y tiene un efecto mucho mayor hacia la homocigosis que la producida por la perturbación de la selección cuando esta actúa en contra.

Deriva: Este fenómeno dirige hacia la fijación de unos pocos tipos homocigotos.

Migración: Retrasa el proceso de fijación en la población receptora, debido a la introducción de nuevos genes que favorecen la heterocigosis.

3-.Influencia del ambiente en la expresión fenotípica de un carácter

Como acabamos de ver, la influencia ambiental puede producir variación del valor de un carácter en un genotipo dado. Cuanto mayor es la influencia ambiental, mayor será la dispersión de la media del carácter que se producirá en torno a un valor medio.

Es necesario formarse una idea clara del efecto del ambiente y del genotipo sobre la variabilidad del carácter. Asumamos un caso hipotético en el que un carácter estuviera controlado por un gen y dos alelos y en el que la diferencia del valor medio entre dos parentales fuera de 12 ($P_1 = 50$ y $P_2 = 62$). En la F_2 , si la situación genética es constante (si el ambiente no produce perturbación en el valor del genotipo) la distribución del carácter, según exista herencia intermedia o dominancia, será como se indica en la figura 2a.

Cuando exista influencia ambiental en torno a los valores anteriores se producirá dispersión. Cuanto mayor sea la influencia ambiental, mayor será la dispersión que se producirá en torno al valor medio (figuras 2b, 2c, 2d y 2e), solapándose progresivamente las curvas correspondientes a cada genotipo.

El parámetro que mide la importancia relativa de la herencia y del medio ambiente en la determinación de la expresión de los caracteres se denomina **Heredabilidad** que se define como la proporción de la variabilidad total que es debida a causas genéticas (heredabilidad en sentido amplio) y puede expresarse:

s^2_g

$H = \frac{s^2_g}{s^2_g + s^2_E}$

$s^2_g + s^2_E$

Las curvas de la figura 2 han sido dibujadas asumiendo que los valores de heredabilidad eran respectivamente 100, 87.5, 75, 50, 25. La varianza genética se obtuvo en todos los casos de la figura a partir de los valores medios del carácter en cada genotipo.

Figura 2. Distribución teórica de la F_2 asumiendo un modelo monogénico y un aumento progresivo de la influencia ambiental.

Sin dominancia Dominancia

4-.Experiencias de Nilson-Ehle

En una de sus experiencias en la que cruzó dos variedades de trigo, una de glumas blancas y otra de glumas rojas, demuestra que un carácter sencillo puede estar controlado por varios genes. En la F1 todos los individuos son de color rojo, aunque menos intenso que el parental rojo. En la F2, las 78 plantas tenían glumas rojas de diversas intensidades, no encontrándose ningún individuo con glumas blancas.

Al estudiar las descendencias de estas 78 plantas se observa que 8 plantas segregaban en la proporción 3: 1, 15 plantas que segregaban en la proporción 15: 1, 5 plantas en la proporción 63:1 y 50 plantas dieron rojos todos los individuos.

Las proporciones observadas en la descendencia sugirieron el genotipo de cada familia. Así las plantas cuya descendencia segregaba 3:1 deberán ser simples heterocigotos, las familias con segregación 15:1 corresponderán a dobles heterocigóticos y las de segregación 63:1 a triples heterocigóticos.

Puesto que los genes para color rojo dominan sobre color blanco, las 50 plantas que no muestran segregación deberán ser homocigotas dominantes para alguno de estos genes.

Según esto los genotipos asignables a cada una de las clases serían:

Clase Plantas Genotipos

1 8 Aabbcc o aaBbcc o aabbCc

2 15 AaBbcc o aaBcCc o AabbCc

3 5 AaBbCc

4 50 AA____ o __BB__ o ____CC

En las 78 plantas de la F2 estudiadas no se encontró ninguna con glumas blancas como consecuencia del pequeño número de plantas estudiadas.

Las previsiones mendelianas para este modelo serían:

Clase Descripción Genotipo

0 Blanco aabbcc

1 Rojo: Segregación 3:1 Aabbcc o aaBccc o aabbCc

2 Rojo: Segregación 15:1 AaBbcc o aaBcCc o AabbCc

3 Rojo: Segregación 63:1 AaBbCc

4 Rojo AA____ o __BB__ o ____CC

Clase Prob. de encontrar estos individuos en la F2 Frecuencia esperada

(Individuos que difieren en tres genes)

0 $1/4 \times 1/4 \times 1/4 = 1/64$ 1

1 $3 \times (1/2 \times 1/4 \times 1/4) = 6/64$ 7

2 $3 \times (1/2 \times 1/2 \times 1/4) = 12/64$ 15

3 $1/2 \times 1/2 \times 1/2 = 8/64$ 10

4 $64 - 27/64 = 37/64$ 46

79

No se detectan diferencias significativas entre valores observados y los esperados ($\chi^2 = 3.39$ con 4gl $\alpha = 0.05$), luego podemos aceptar la hipótesis de un modelo trigénico.

Con lo que el experimento de Nilson-Ehle demuestra que un carácter sencillo como es el color de las glumas en el trigo puede ser controlado por varios genes.

En este momento se consigue eliminar la controversia entre las dos escuelas (la biométrica y la mendeliana).

La variación continua fue estudiada durante la última parte del siglo XIX por Galton y colaboradores (ALLARD, 1980), aunque no consiguieron descubrir su modo de transmisión, demuestran que es heredable en parte. Cuando se redescubren los trabajos de Mendel en 1900, estos investigadores no aceptan las sencillas proporciones mendelianas. Entre ambas escuelas mendeliana y biométrica surge un fuerte enfrentamiento. Algunos autores de la primera llegan a afirmar que la existencia de variación continua es una prueba de no heredabilidad. La segunda considera puras excepciones las formas mendelianas de herencia discontinua. La dificultad de armonizar inicialmente con una base mendeliana la discontinuidad de los genotipos con la continuidad fenotípica con la que se expresan los caracteres métricos, fue resuelta gracias a las clásicas experiencias de Johansen y Nilso-Ehle, que plasmaron respectivamente la teoría de las líneas puras y la teoría de los factores múltiples

5-. Modelo de los poligenes

La existencia de varios genes controlando un carácter permite comprender como incluso en ausencia de variabilidad ambiental puede generarse una distribución continua.

6-Experiencias de East

La variación continua fue objeto de estudio a finales del siglo XIX por Galton y sus discípulos. A pesar de que no consiguieron descubrir su modo de transmisión, demostraron por medio del análisis de regresión que al menos era parcialmente heredable. En 1900 se redescubren los trabajos de Mendel en los que se demuestra la forma de transmisión de los caracteres discretos.

Como consecuencia de ello se crea una gran polémica entre los grupos (biométricos y Mendelianos). Incluso los mendelianos llegaron a afirmar que la existencia de variación continua era una prueba de no heredabilidad. En 1906 Yule, sugirió que no era necesario considerar contradictorios ambos tipos de herencia si se postulaba la existencia de genes con efectos pequeños y semejantes para explicar la herencia continua.

Los trabajos publicados por Johansen y Nilson-Ehle dan otro paso hacia la reconciliación, pero a pesar de ello no se llega a establecer un modelo general que incluya a ambos tipos de caracteres. Hasta 1916 no se produce la reconciliación definitiva, gracias a los trabajos publicados por East. En ellos se demuestra que la herencia de caracteres cuantitativos podía ser explicada por la segregación de varios genes con efectos semejantes. Hipótesis del factor múltiple.

East trabajó con *Nicotiana longiflora*, estudiando la longitud de la corola. Seleccionó dos líneas puras que diferían claramente en la longitud. Corta (P1) y Larga (P2). Obtuvo las generaciones F1 y la F2.

El razonamiento de East correlacionado con sus datos experimentales fue el siguiente:

- 1) Los padres difieren claramente en la longitud de la corola cuando son cultivados en ambientes semejantes y estas diferencias se mantienen entre réplicas dentro de un mismo año y en experiencias en distintos años. Las diferencias entre los padres tienen una base genética.
- 2) Aunque partió de líneas puras se observan pequeñas diferencias dentro de cada grupo, debidas al efecto ambiental.
- 3) La variabilidad dentro de la generación F1 es comparable a la de los parentales. Al partir de líneas puras la generación F1 será genéticamente homogénea.
- 4) La variabilidad observada en la F2 era significativamente muy superior a la que presentaban los genotipos genéticamente homogéneos de la F1, P1 y P2. Si se asume que el ambiente afecta con igual medida a la F2 que a las otras generaciones, la variabilidad excedente no puede ser atribuida al efecto ambiental sino a causas genéticas.

A partir de la F2 obtuvo generaciones más avanzadas por autofecundación (familias F3), y basándose en el esquema de Mendel hizo las siguientes predicciones adicionales

- 5) Los individuos provenientes de los distintos puntos de la curva de la distribución F2 producirán descendencias que diferirán notablemente en su tamaño medio.
- 6) A su vez estos individuos de la F2 originarán descendencias con diferentes variabilidades, que podrán ser tan altas como las de la F2 o tan bajas como las de los parentales.
- 7) En las generaciones sucesivas de autofecundación la variabilidad de las familias será siempre igual o menor que la de la generación F2 pero nunca mayor, como consecuencia de la autofecundación que irá aumentando

el número de homocigotos (fijación de los genes).

De esta forma quedó aclarado que la herencia de caracteres cuantitativos se puede explicar por la segregación de varios genes mendelianos. El siguiente paso era determinar el número y la naturaleza de dichos genes.

7-.Modelo Biométrico de Mather Y Jinks

Para el estudio de los caracteres cuantitativos y la obtención de una información suficiente para su aplicación a la mejora de plantas, que nos permita conocer las estrategias de selección a seguir en el desarrollo de nuevas variedades mas productivas o con mejores características agronómicas, se han diseñado diferentes modelos biométricos. A continuación exponemos el de Mather y Jinks de especial interés en la mejora de planta autógamas, y empleable también en el caso de plantas alógamas, si disponemos de líneas puras para su utilización.

Análisis balanceado de las medias:

Asumamos un modelo monogénico con dos alelos (A1 y A2). Consideremos dos líneas puras homocigóticas P1 (A1 A1) y P2 (A2 A2), y el híbrido a partir de ambas F1 (A1 A2).

Utilizaremos como referencial el valor medio de los parentales:

$$m = (G_{11} + G_{22}) / 2$$

A1A1-----m-----A1A2-----A2A2 GENOTIPOS

-d-----m-----h-----+d VALOR GENOTIPICO

A d se le denomina valor aditivo, sera la variabilidad fijable, y h se le denomina dominancia y corresponde a la variabilidad no fijable.

Se pueden definir los parámetros d y h del siguiente modo:

$$d = (G_{11} - G_{22}) / 2 \quad h = G_{11} + G_{22} / 2$$

Asumimos que P1 > P2. lo que implica que d > 0. Los valores genotípicos a de allí son:

LINEAS GENOTIPO VALOR GENOTIPICO

$$P1 \ A1 \ A1 \ P1 = m + d$$

$$P2 \ A2 \ A2 \ P2 = m - d$$

$$F1 \ A1 \ A2 \ F1 = m + h$$

La comparación entre el valor de h y d indica el modo de acción génica subyacente.

Si h = d existe dominancia completa.

Si h = 0 herencia intermedia.

y si $0 > h < d$ dominancia incompleta.

Consecuencias:

Si es mas importante la variabilidad no fijable (es la que corresponde a los genes en heterocigosis), la mejor variedad que podemos obtener será el Híbrido F1.

Si es mas importante la variabilidad fijable, nos esta indicando que podremos obtener lineas puras mejores que los parentales, por combinación de los genes que se encuentran dispersos entre los dos parentales.

Siguiendo este mismo modelo, nos permite hacer predicciones del valor que poseerá la media en generaciones mas avanzadas (F3, F4 etc..)

Análisis balanceado de las varianzas:

En este primer modelo sólo hemos tenido en cuenta las medias de cada generación. Pero igual de importante en la descripción de lo que esta ocurriendo es la varianza de cada generación. El empleo de este segundo análisis nos dará una información complementaria y mas precisa sobre lo que esta ocurriendo en la realidad.

Los nuevos parámetros que estimamos con este modelo son:

D = varianza aditiva

H = dominancia.

F= (D x H)

E= Efecto debido al ambiente.

Con estos nuevos parámetros podemos estimar la heredabilidad en sentido estricto:

$H_e = (-1/2 D) / V_p F_2$

La varianza aditiva según Falconer, es la componente mas importante puesto que es la causa principal del parecido entre parientes, y por lo tanto la que mejor define las propiedades genéticas de una población, y es una indicación de la respuesta que se puede obtener a la selección.

Cuanto mayor sea su valor, mas probabilidades de éxito tendrá nuestro programa de mejora.

Recordar que la heredabilidad en sentido amplio era: $H_a = V_g F_2 / V_p F_2$

* Nota: La estimación de estos parámetros se realizará en prácticas, con ayuda de un programa de ordenador.

8-.Estima del número de genes

La estimación del número de genes, tiene menor importancia de cara a un programa de mejora que involucre caracteres cuantitativos, que el conocimiento de la aditividad, dominancia o la Heredabilidad. Pero existen algunas formulas para ello, aunque ninguna alcanza demasiada precisión.

Idea intuitiva:

La presencia de individuos con rasgos parecidos a los parentales en las generaciones segregantes permite estimar el número mínimo de genes que controlan un carácter. En el caso concreto de las experiencias de East (Tabla 1) si asumimos un modelo en el que el carácter esta controlado por un sólo gen, en la generación F2, deberían aparecer 1/4 de individuos como cada parental. Para su tamaño muestral de 444 individuos este número debería ser superior a 100. Si el control fuera ejercido por dos genes se debería esperar 1/16 por cada parental, si lo fuera por 3 sería 1/64, alrededor de 7 individuos como cada parental. Si fuera de 4 genes tendrían que aparecer 1/254 es decir 2 individuos como cada parental, y si fuera de 5 genes este número sería inferior a 1. Como no aparece ningún individuo en la tabla, estadísticamente no se puede aceptar ningún modelo inferior a 5 genes.

Algunas fórmulas:

$$\text{Nº de genes} = (P1 - P2) / 8 (V_{pF2} - V_{F1})$$

$$\text{Nº de genes} = (1/2 (P1 - P2)) / D$$

ANEJO TEMA 5

TEMA 6

PRINCIPIOS DE GENETICA DE POBLACIONES

1-. Introducción:

Esta unidad es de especial trascendencia para la comprensión del funcionamiento y de la respuesta a la selección en poblaciones de plantas alógamas.

Como consecuencia de su sistema reproductor y de su historia evolutiva previa, se cree que toda población de este tipo posee una estructura genética que está, por lo menos en parte, determinada en cuanto a las frecuencias génicas se refiere. Dobzhansky (1951) definió esta clase de poblaciones como "Una comunidad reproductiva de organismos de fecundación cruzada y reproducción sexual que comparten un mismo conjunto de genes".

Para comprender la respuesta a la selección y conocer que métodos de mejora son mas adecuados para este grupo de plantas, es imprescindible adentrarnos en el estudio de los principios de genética de poblaciones.

2-.Evolución de las frecuencias genotípicas en poblaciones con alogamia (Ley de Hardy–Weimberg).

Sea una población de plantas alógamas infinitamente grande y con apareamiento libre al azar y, dado el caso de que un gen está representado por los alelos A/a de igual adaptabilidad; y en proporción tal que $q_A = (1 - q)$ a, es decir, que el número de veces que esté el alelo A, habrá $(1 - q)$ de a.

La frecuencia de estos alelos permanece constante según las proporciones genotípicas que aparecen en la siguiente expresión:

$$(1) \ q^2 (AA) + 2q (1 - q) Aa + (1 - q)^2 aa = 1$$

Y esto permanece constante a no ser que haya variaciones debidas a la selección, apareamiento no efectuado al azar, migración diferencial o mutación.

Demostración de la ley de Hardy Weimberg.

Partimos de una población suficientemente grande con apareamiento al azar y vamos a ver alelos con la proporción de la expresión (1).

Llamaremos **D** al número de homocigóticos dominantes.

H al número de heterocigóticos.

R al número de homocigóticos recesivos y **N** al número de individuos de la población.

En la población habrá: **alelos A : $D + \frac{1}{2} H = q$**

N

alelos a : $\frac{1}{2} H + R = 1 - q = P$

N

Los individuos que vamos a tener son: **AA, Aa, aa.**

Los cruces que pueden aparecer son:

AA x AA Aa x Aa AA x aa

AA x Aa Aa x aa aa x aa

y por tanto:

Si sumamos todas las frecuencias de descendientes obtenemos:

$$(D+1/2H)^2 + 2(D+1/2H)(R+1/2H) + (R+1/2H)^2$$

Si sustituimos con q y (1 - q), nos queda la fórmula demostrada:

$$q^2 (AA) + 2q (1-q) Aa + (1-q)^2 aa = 1$$

*** Corolario:** Para un solo par de genes, la composición de la población permanece constante de generación en generación, y cualquier alteración que se produzca hace que se recobre el equilibrio en una sola generación. Si hay mas de un par de genes, se tarda mas, pero tiende al equilibrio y se vuelve a él rápidamente.

La selección en alógamas no tiene el mismo sentido que en autógamias, porque la población tenderá a volver al equilibrio. (esta es la principal diferencia con la selección en autógamias).

3-.Evolución de las frecuencias genotípicas en poblaciones autógamias:

Asumiremos el mismo modelo que en el caso anterior, un gen con 2 alelos A1 y A2. Por el sistema reproductivo de estas plantas, la autofecundación, todas las plantas homocigotas van a dar individuos homocigotas, ya sean de tipo A1 A1 o A2 A2. Los heterocigotas A1 A2 van a segregar y originaran 1/4 de A1 A1 ó A2 A2 y 1/2 de A1 A2. Al cabo de una generación las frecuencias genotípicas serán:

$$P'_{11} = P_{11} + 1/4 P_{12}$$

$$P'_{12} = 1/2 P_{12}$$

$$P'_{22} = P_{22} + 1/4 P_{12}$$

De lo que se observa, que en cada generación el número de heterocigotos se reduce a la mitad y en consecuencia en el equilibrio:

$$P' = P_1 = P_2$$

4-.Evolución de las frecuencias genotípicas en poblaciones de plantas con alogamia parcial:

Plantas con alogamia parcial son aquellas que poseen un sistema reproductivo en el que coexisten tanto la autofecundación como la fecundación cruzada.

Las frecuencias genotípicas después de una generación de autofecundación serán:

$$P' = a (p^2 \text{ ó } q^2 \text{ ó } 2pq) + 1/2 (1 - a) (P + (P \text{ ó } q))$$

Siendo a la tasa de alogamia en el equilibrio y llamando a $F = 1 - a / 1 + a$

$$P_e = P^2 + pq F \quad 2pq (1-F) \quad q^2 + pqF$$

Es decir la frecuencia en el equilibrio depende de la tasa de alogamia.

5-.Efecto de la selección en alógamas para caracteres monogénicos o regidos por pocos genes.

Definimos Presión de selección (P): como la fuerza con la que podemos aplicar la selección y esta varía a nivel teórico entre 0 y el 100% (si sólo dejamos reproducir a aa , la presión de selección sería del 100. Si queremos seleccionar AA , nunca llegaríamos al 100% porque es difícil eliminar Aa . Por tanto dependerá de si el carácter es dominante o recesivo.

ej: Supongamos que las frecuencias génicas en una población mendeliana, compuesta por los genotipos aa , Aa , AA son: $(1-q)a$ y qA . Supongamos además que la selección hace que los tres genotipos se reproduzcan en una proporción $(1-P)aa$: $(1-ZP)Aa$: $1AA$. La proporción del número de dominantes a recesivos es $(1: 1-P)$, que es una medida de los grados de reproducción de los alelos A y a . Z es una medida del grado de dominancia.

Por ejemplo si los valores reproductivos de aa , Aa , AA , son 90, 95, 100 respectivamente, $P = 0.10$, $ZP = 0.05$ y por tanto $Z = 0.5$. Esto representa una situación en donde no existe dominancia y donde la desventaja selectiva frente al alelo aa es de un 10%. Si existiera dominancia completa de tal forma que la selección no distinguiera entre AA y Aa , Z tendría un valor nulo y la proporción de los valores reproductivos sería $(1-P: 1:1)$.

Haciendo uso de las relaciones anteriores para investigar los efectos de la selección, consideraremos primero el caso en que se seleccionan sólo los individuos AA ¿qué valores tienen aquí P y Z ? La siguiente generación será homocigota para A y la frecuencia del alelo A será del 100. De igual forma, si sólo se permite la reproducción de los individuos aa , la frecuencia de a en la siguiente generación será del 100%.

En cualquiera de los dos casos anteriores la selección habrá producido el efecto total en una sola generación y será inútil continuar seleccionando ya que no obtendremos ningún progreso posterior. Sin embargo las situaciones reales no se ajustan a los dos extremos anteriores y con esa exactitud. Por ello para aquellas situaciones en que la selección no es completamente eficiente, se puede estimar el incremento de la frecuencia de un sólo alelo por la selección mediante la siguiente ecuación, y por tanto dicho incremento va a depender de: la presión de selección, del grado de dominancia y de su frecuencia en la población inicial.

$$\Delta q = Pq(1-q) ((1-q) + Z(2q-1))$$

P = Presión de selección q = frecuencia y Z = grado de dominancia.

De esta ecuación podemos deducir que la selección tiene un efecto importante en el cambio de la frecuencia de los genes en las primeras generaciones de selección, cuando se parte de frecuencias iniciales medias y muy poca si estos valores iniciales son muy altos o muy bajos.

Con frecuencia se oye la afirmación de que el progreso con la selección es rápido al principio y lento en las generaciones posteriores. Esto no es necesariamente cierto. Si el alelo se encuentra en la población inicial con

una frecuencia muy baja, el progreso al principio será muy lento, en el momento en que alcance una frecuencia media, en las siguientes generaciones este progreso será rápido para volver a disminuir al final.

También de estos supuestos se puede deducir otra afirmación importante. La dificultad de eliminar por completo un alelo recesivo defectuoso en los casos en que exista dominancia completa. Aunque eliminemos a todos los individuos aa, seguirán permaneciendo en la población individuos Aa, ya que no son distinguibles de AA. Sólo cuando es posible llevar la presión de selección al extremo, es decir mediante esquemas fuertes de consanguinidad (autofecundación) es factible la eliminación completa de los recesivos defectuosos. Estos esquemas son factibles en autógamias pero suelen plantear dificultades en muchas especies alógamas que sufren fuerte depresión por consanguinidad.

6-. Cálculo del avance teórico esperable, mediante la selección en poblaciones de plantas alógamas y/o caracteres poligénicos.

La respuesta a la selección que se define: Como la diferencia entre el valor medio de la descendencia de la población seleccionada y el valor medio de la generación parental y se representa por **R**. Puede estimarse mediante la siguiente ecuación:

$$R = S(a)(H)$$

S= selección diferencial, depende de la presión de selección y está tabulada¹ a= desviación típica de las líneas o familias

H= Heredabilidad.

Los diferentes parámetros de la expresión anterior pueden calcularse mediante ensayos experimentales, a los que luego se aplica un tratamiento estadístico denominado análisis de la varianza y que estudiaremos en las clases prácticas.

En la figura 1, se observa el avance teórico obtenido mediante la selección, y se puede observar como el efecto más importante de la selección es cambiar la media de la población.

Tabla 1-. Diferente valores de S, para las presiones de selección más usuales.

Líneas seleccionadas S

1% 2,64

2% 2,42

5% 2,06

10% 1,76

20% 1,40

30% 1,16

Figura 1: Avance obtenido mediante la selección de las mejores líneas en la generación anterior.

Es decir el efecto mas importante de la selección es desplazar la media de la población como muestra la figura 1.

4-.Algunas consideraciones acerca de la respuesta a la selección:

- 1) La respuesta a la selección será mayor cuanto mayor sea la varianza genotípica de la población de partida, la intensidad de selección y la heredabilidad del carácter seleccionado.
- 2) En alógamas no se puede aumentar en exceso la intensidad de selección porque pueden aparecer problemas debidos al aumento de la consanguinidad, ya que reducimos el tamaño de la población.
- 3) La varianza genotípica depende de la variabilidad existente en la población de partida, a mayor variabilidad mayor será la respuesta a la selección.
- 4) la heredabilidad puede ser maximizada si se controlan bien las condiciones de cultivo, evitando la influencia de ciertos factores ambientales.
- 5) Para pocos genes, la respuesta a la selección depende de la frecuencia con que se encuentren en la población de partida. Si es baja al principio el progreso será lento, pero con los sucesivos ciclos se acelerará el progreso en cada generación.
- 6) Debido a su estructura genética y a su modo de reproducción es más sencillo conseguir variedades estables en autógamias que en alógamas, ya que en estas últimas, debido a la ley de Hardy-Weimberg existe una tendencia a volver al equilibrio inicial. Por ello la selección en alógamas podrá ser útil para reducir el número de recesivos indeseados, y nunca para su eliminación completa en la población.

Conclusión: La selección en alógamas es un sistema muy poco apto y débil, para alcanzar la fijación de caracteres monogénicos aun siendo altamente heredables, y por lo tanto mucho menos apta en casos de baja heredabilidad o de caracteres cuantitativos.

El **Polimorfismo equilibrado**, favorece a los individuos heterocigotos, ya que es la forma de mantener muchos alelos distintos en la población y es una ventaja adaptativa a las condiciones fluctuantes del medio. Además la segregación, hace que las descendencias de las plantas seleccionadas se desvíen del tipo de sus genitores, situación agravada cuando existe imposibilidad de controlar la polinización (el polen puede provenir de un genotipo superior o inferior al de la planta seleccionada y esto afecta a la calidad de la descendencia). Debido también a la segregación, al vigor híbrido, y a la depresión producida por consanguinidad, existe también una extrema dificultad en la identificación de los mejores genotipos a partir de los mejores fenotipos.

TEMA 7

DINAMICA EVOLUTIVA DE LAS PLANTAS CULTIVADAS

La mejora vegetal es un proceso paralelo aunque artificial, al de la evolución vegetal. Las plantas cultivadas sufren los mismos procesos de evolución que las silvestres: generación de variación, recombinación selección y aislamiento.

En esta unidad se intenta explicar estos componentes de la microevolución, acompañado con algún ejemplo de cultivo actual cuya domesticación haya tenido origen en alguno de estos procesos. De esta forma se ve como surgen nuevos cultivos y el paralelismo existente entre el hombre y la naturaleza.

El conocimiento de estos mecanismos microevolutivos permite introducir los conceptos básicos sobre los métodos a emplear en mejora genética, justificando los métodos utilizados por el hombre.

La unidad se introduce con una discusión sobre la domesticación vegetal como origen de las especies cultivadas. Domesticación que se lleva a cabo dentro de un necesario entorno de variabilidad genética que permite a su vez la domesticación de varios cultivares. Una vez recalada la importancia de esta variabilidad

para un aprovechamiento directo o indirecto, se esquematiza el proceso microevolutivo definiendo brevemente las fuerzas que lo conforman.

El guión de la presente unidad es el siguiente:

–Variabilidad genética en plantas cultivadas.

–Esquema del proceso microevolutivo. Fuerzas microevolutivas:

Selección.

Mutación

Recombinación.

Deriva genética.

Migración:

Hibridación intraespecífica.

Hibridación intraespecífica y duplicación: Autopoliploides.

Hibridación interespecífica y duplicación: Aloploiploides.

Hibridación interespecífica: introgresión.

1. Variabilidad genética en plantas cultivadas.

La domesticación vegetal, la transformación de una especie silvestre en otra cultivada por la acción del hombre, ha sido el origen de todas nuestras especies agrícolas. De Wet y Harlan ya sugirieron que la domesticación de las plantas era la evolución de las mismas en un habitat creado por el hombre. Los cultivos han evolucionado bajo domesticación hasta el punto en que dependen del hombre tanto para el habitat como para la propagación.

El proceso de domesticación tiene como resultado una serie de cambios fenotípicos y reproductivos, debidos a la presión de selección ejercida por el cultivo, que las hace más aceptables para el hombre.

Algunos autores (Ford-Lloyd y Jackson, 1986) citan entre otros: reducción de las pérdidas de semilla disminuyendo el desgrane y la dehiscencia espontánea; aumento del tamaño de las semillas en las especies que se cultivan por sus semillas; aumento de la uniformidad en la maduración, aumento de la fertilidad floral, aumento del tamaño y número de inflorescencias; la sincronización de la floración y un aumento del volumen del gineceo; disminución del contenido proteico y aumento del contenido en hidratos de carbono, aumento de la rapidez de germinación por eliminación de inhibidores y por reducción y desaparición de las envolturas de las semillas; supresión de mecanismos defensivos; reducción de la fertilidad sexual en cultivos que se propagan vegetativamente; cambio del habitat anual a perenne; cambio en la biología reproductiva de alogamia a autogamia lo cual ha permitido a las plantas cultivadas explotar totalmente el habitat hecho por el hombre, además se ha observado que las tasas de polen y óvulos son menores en las especies autógamas.

Las plantas silvestres deben adaptarse al ambiente en el cual crecen y las que divergen significativamente serán seleccionadas en contra. Aunque las plantas cultivadas están también sujetas a los rigores de la presión de selección tanto natural como artificial, en algunos casos, han sido liberadas de algunas de estas presiones

de selección y han acumulado gran diversidad, particularmente morfológica.

Otro aspecto de importancia de la evolución en los hábitats artificiales es la formación de razas de malas hierbas. Las especies domesticadas están casi siempre caracterizadas por razas cultivadas, malas hierbas y silvestres. Estas malas hierbas comunmente se originan como derivadas de híbridos entre razas silvestres y cultivadas, y a menudo acompañan a los cultivos a lo largo de su distribución natural. Estos híbridos son a menudo totalmente fértiles y aunque se produce algún intercambio de genes a través de la hibridación introgresiva, incrementándose la adaptación fisiológica de las plantas, no es extensivo debido a la selección disruptiva. Cualquiera que sea su modo de formación estos complejos cultivo-malas hierbas como se denominan, pueden afectar a la cantidad de diversidad genética en un cultivo, dependiendo de las relaciones filogenéticas y del grado de intercambio génico entre el cultivo y la mala hierba.

En cualquier caso existe, tanto dentro de la propia especie cultivada, como en especies silvestres relacionadas una variabilidad genética que permite la domesticación de nuevos cultivares.

Por un lado, hoy en día es posible encontrar en algunos cultivos accesiones aprovechables de forma directa para la obtención de tipos agronómicos que responden a nuevas características deseables por el mejorador o incluso introducir alternativas a los cultivos actuales.

Por otra parte, el interés puede centrarse en el aprovechamiento indirecto de esta variabilidad, en la domesticación a nivel génico. Es decir, la introducción de genes de especies silvestres y especies relacionadas que controlan la resistencia a enfermedades o a condiciones críticas para las especies cultivadas.

Esta posibilidad es la principal razón de interés de que estén recogidas en los bancos de germoplasma las especies filogenéticamente relacionadas con las que en cada caso se trata de mejorar. De hecho, existe el riesgo de perder muchos genes de interés para la mejora dado que los genotipos obtenidos por el mejorador van desplazando en muchas áreas a las variedades indígenas.

Esquema del proceso microevolutivo.

Desde el punto de vista genético, la mejora vegetal y la evolución de las plantas cultivadas y silvestres tiene algunas características en común. Requieren variabilidad genética, alguna forma de selección y cierto grado de aislamiento para preservar los tipos que surjan.

Las poblaciones de plantas aumentan en variabilidad genética mediante mutación y migración. La mutación es la única fuente primaria de variación, es el único mecanismo que genera varios tipos. Por otra parte la migración también permite aumentar la variabilidad jugando un papel similar al de la mutación, en tanto que no exista uniformidad genética entre ambas poblaciones. Este mecanismo ha tenido un papel decisivo en la formación de gran parte de las plantas cultivadas.

Además de estos dos, existe otro mecanismo que si bien no genera variabilidad, juega un papel de modificación de la misma, es el proceso de Recombinación, asociado a la sexualidad.

Esquema del proceso microevolutivo:

Migración Mutación

Recombinación

Población Selección

Microevolución

Población adaptada

El proceso microevolutivo de las plantas se desarrolla actuando las fuerzas microevolutivas sobre la variabilidad genética que presentan las poblaciones. Se considera fuerza microevolutiva cualquier fuerza capaz de cambiar la frecuencia de un gen, y fundamentalmente se puede hablar de MUTACION, MIGRACION, DERIVA, Y SELECCION.

MUTACION

Cualquier cambio génico, estructural o cromosómico heredable. Si un gen concreto muta, se cambia la frecuencia del gen previamente existente. Pero aunque se trate de una mutación sistemática es de poca importancia como fuerza microevolutiva.

SELECCION

Se entiende por selección cualquier fuerza capaz de modificar la eficacia biológica de los individuos, es decir, el número de descendientes, y su contribución génica a la generación descendiente. Por tanto la selección natural tiende a que se reproduzca más aquello que tiene capacidad para reproducirse más, la población más adaptada. Se evoluciona hacia la adaptación, lo que no esta adaptado no prevalece. Sin embargo la selección por parte del mejorador no centra el interés en la eficacia biológica, sino en caracteres atractivos agronómicamente que en algunos casos pueden no ser estructuras funcionales adaptadas, cualquier tipo de selección direccional conduce a la pérdida de variabilidad.

DERIVA

Fenómeno que produce cambios en frecuencias génicas y genotípicas en poblaciones pequeñas debidas a procesos de azar.

Este mecanismo conduce a una pérdida de variabilidad. A la larga la población que experimenta un proceso de deriva evoluciona hacia la fijación, que en algunos casos debido al muestreo estocástico que conlleva, puede ser la fijación del genotipo menos adaptado. Es un factor importante, a tener en cuenta, en la decisión del tamaño poblacional a mantener, en orden de la conservación de recursos fitogenéticos.

RECOMBINACION

Es el mecanismo por el cual la variación se ordena de diferente modo. Combina los genes preexistentes y da lugar a una ampliación de la variación.

Es una fuente secundaria de variación, no genera nueva pero aporta plasticidad, flexibilidad adaptativa.

MIGRACION

Se conoce como migración el flujo de genes entre poblaciones genéticamente distintas. Estos genes se introducen en la población en mayor o menor grado según la compatibilidad existente para hibridar.

Hibridación intraespecífica:

Permite aumentar la diversidad de la población resultante, creando nuevas posibilidades para que actúe la selección. Ha tenido importancia en el origen de muchos cultivos.

Harlan, consideró que la evolución de las plantas cultivadas se desarrolla principalmente como un sistema cíclico de hibridación-diferenciación. La hibridación entre dos variedades de una planta domesticada presupone un periodo de selección que conduce a la diferenciación de las dos variedades. La longitud del ciclo de hibridación-diferenciación es un índice del grado de divergencia que puede tener lugar entre dos formas sin hibridación previa, y depende de la capacidad de tamponamiento del genotipo implicado, para permitir una función génica razonablemente normal en un entorno genético modificado.

En este sentido las plantas alógamas (tipo maíz), poseen mayor capacidad de tamponamiento que las especies autóгамas (Ej: cebada). De igual forma la condición de poliploidía, es decir especies que poseen mas de dos juegos cromosómicos, fortalece el grado de tamponamiento genético, y tales especies pueden resistir dosis masivas de germoplasma extraño, sin sufrir efectos negativos. Los cruces alejados de esta manera producen un aumento de la varianza genética.

Hibridación Interespecífica:

Un ejemplo de este tipo de migración, es el arroz. El arroz es una planta herbácea anual que pertenece a la misma familia que la avena, el centeno o la cebada y el trigo, con las que comparte muchas características. Hay dos especies de arroz;

El arroz asiático (*Oriza sativa*), que surgió a partir de formas silvestres perennes, dando lugar a formas anuales a partir de las cuales se han seleccionado las formas domesticadas.

Su secuencia ha sido: *O. rufipogon* y *O. nivara*, además de algún intercambio genético con algunas razas de malas hierbas.

En el caso del arroz asiático ha habido una posterior diferenciación en tres subespecies instada por las condiciones geográficas, Indica, Javánica y japónica. La diferenciación se manifiesta por características como el requerimiento de fotoperiodo y morfología, y el desarrollo de barreras reproductivas. En el caso del arroz africano, su secuencia evolutiva sería *O. longistaminata*, *O. barthii*. dando lugar *O. glaberrima*.

Hibridación intraespecífica y duplicación (Autopoliploide):

La autopoliploidía es la duplicación de génomas idénticos dentro de una misma especie. Los autopoliploides no han tenido gran importancia en la evolución natural, debido probablemente a que se caracterizan en general por un comportamiento anormal de los cromosomas, que suele producir un alto grado de esterilidad, pero si en

la evolución de las especies cultivadas. Su limitada producción de semillas hace que se propaguen, en general asexualmente. Pero por otra parte esta ausencia de semillas puede ser ventajosa para el comercio de los frutos, por ej: la banana (triploide). Los autopoliploides tienen, con frecuencia, unas flores, frutos y otras partes de la planta mayores que sus antecesores diploides y por ello en algunos casos, como por ejemplo ornamentales, son útiles e interesantes, a pesar de su baja fertilidad y de su lento desarrollo. Son ejemplos conocidos de autopoliploides algunas variedades de manzanas, peras, la remolacha azucarera etc.

Hibridación interespecífica y duplicación (alopoliploidía):

La aloploidiploidía tiene lugar cuando dos especies con génomas diferentes se cruzan entre si (produciéndose un híbrido) seguida de una duplicación del material cromosómico.

El híbrido es estéril debido a que sus dos juegos genómicos son tan distintos que no pueden emparejarse los cromosomas. La duplicación posterior a la hibridación, restablece la fertilidad.

Una gran proporción de los cultivos actuales son aloploidiploides, quizás el 50% entre los que se encuentran, el trigo, el algodón, el tabaco y muchas especies forrajeras.

Un buen ejemplo para estudiar es el trigo panadero: El trigo forma las clásicas series poliploides, basadas en $x=7$, con diploides, tetraploides y hexaploides con $x=14$, $x=28$, y $x=42$ respectivamente.

En los niveles diploides y tetraploides hay tanto especies silvestres como cultivadas, pero en el hexaploide no se conocen especies silvestres, lo cual indica que el trigo panadero se formó después de la domesticación de los trigos diploides y tetraploides. Como no existen especies hexaploides silvestres, el trigo panadero debe haberse originado por hibridación entre especies cultivadas y silvestres.

El trigo es un excelente ejemplo del papel de la hibridación y poliploidía en la evolución de la agricultura. es evidente que el trigo cultivado se desarrolló por la selección para caracteres tales como el ráquis desnudo a partir de especies del mismo nivel ploídico, y que los diferentes poliploides se formaron siguiendo la hibridación entre especies de trigo y especies relacionadas de herbáceas para pasto. Estas especies pertenecen al género *Aegilops* con gran afinidad biológica con *Triticum*.

Esquema de la evolución del trigo:

A los diploides se les ha asignado el genoma A, a los tetraploides el genoma AB, y a los hexaploides el genoma ABD.

Los trigos poliploides se comportan como diploides gracias a un gen que proviene de *T. aestivum*, que asegura el apareamiento de cromosomas homólogos, segregación regular del material genético, alta fertilidad y estabilidad genética.

Otro ejemplo de hibridación interespecífica y duplicación es el caso del tabaco comercial o la fresa.

Hibridación interespecífica (introgresión):

Implica la transferencia de una pequeña cantidad del germoplasma de una especie a otra. Es el resultado de la hibridación de dos especies y retrocruces de los productos de recombinación durante varias generaciones hacia una de las especies parentales.

Un ejemplo lo encontramos en el caso del maíz (figura 2).

TEMA 8

DISTRIBUCION GEOGRAFICA Y ORIGEN DE LAS PLANTAS CULTIVADAS

Una vez vista en unidades anteriores la importancia de la existencia de fuentes de variación como requisito imprescindible para llevar a cabo cualquier programa de mejora, en esta unidad se pretende mostrar al alumno la distribución geográfica de dicha variación, el origen de las plantas cultivadas y los mecanismos y fuerzas evolutivas que, actuando sobre la diversidad existente en un principio en los lugares de origen de las plantas, han ido dando lugar a través de los siglos a nuestros cultivos actuales.

1-. Origen de la Agricultura

La agricultura surgió hace aproximadamente 10.000 años en varios lugares al mismo tiempo, sin existir relación cultural con entre ellos. Ha habido varias hipótesis para explicar estos hechos, siendo probable que no sea una de ellas la que los clarifique totalmente. Al final del último periodo glacial en el pleistoceno el clima comenzó a mejorar, primero en las áreas más cercanas al ecuador. A medida que fueron desapareciendo los hielos las condiciones para el desarrollo de las plantas fueron mejorando y empezó la expansión de las poblaciones humanas. Sigue surgiendo la duda de si la agricultura surgió tras una consciente experimentación o fue como propone Haukes (1983) un golpe de inspiración. Sin embargo cualquiera que sea la razón, la llegada de la llamada revolución Neolítica y la domesticación de las plantas fue el evento mas importante en la evolución cultural del hombre.

Hasta la revolución neolítica, debió de haber una pre-agricultura, el hombre debió de ser un explorador de los ecosistemas naturales. Harris (1969) reconoce dos tipos de economía de subsistencia pre-agrícolas, la de los cazadores, cuya subsistencia dependía de una explotación intensiva de un número relativamente pequeño de especies silvestres y las comunidades recolectoras cazadoras pescadoras que explotaban menos intensamente un espectro mas amplio de recursos alimenticios. Harris sugiere que es en estas últimas comunidades donde se inició la domesticación, debido a una existencia menos nómada y a su mayor familiaridad con los terrenos circundantes.

Los orígenes de la agricultura y la subsiguiente evolución de los cultivos pueden ser situados en el tiempo gracias a las evidencias arqueológicas de las que disponemos. De esta forma podemos estudiar los cambios evolutivos que han tenido lugar durante un periodo de 10 a 15.000 años. Sin embargo este trabajo es imposible de realizar con las especies silvestres debido a la falta de fósiles.

2-Hipótesis de Engelbrecht (1916) Anderson (1969) sobre los orígenes de la agricultura.

Una de las hipótesis sobre los orígenes de la agricultura es la de los vertederos o basureros, enunciada primero por Engelbrecht y posteriormente por Anderson. Esta explica que las malas hierbas colonizaban los alrededores de los núcleos humanos, algunas de ellas eran recolectadas y eventualmente se empezaba el cultivo. De esta forma se establecía y reforzaba una relación entre las plantas y el hombre. Lógicamente muchas de las malas hierbas eran superfluas y no llegaron a domesticarse.

Cuando y dónde se originó la agricultura

Los avances en las investigaciones arqueológicas en varios lugares del mundo han contribuido a la posibilidad de conocer con gran certeza los lugares de origen de la agricultura y la domesticación de las plantas tanto en lo que se refiere al tiempo como a la localización geográfica.

Los humanos primitivos eran extremadamente desordenados y los depósitos arqueológicos son prueba de

ello. A menudo han aparecido restos orgánicos junto a lozas, herramientas y textiles, lo cual nos revela algo acerca de nuestros antepasados. En muchos lugares, sobre todo en zonas áridas y semiáridas, hay restos de plantas carbonizadas pero que aun conservan algunas de sus principales características morfológicas. La comparación con las plantas actuales nos capacita para saber si se trata de restos de plantas silvestres o quizás de plantas procedentes de una incipiente agricultura.

Hay una concordancia sorprendente entre las investigaciones acerca de donde se originó la agricultura, de las llamadas "cunas de la agricultura". A partir de estas "cunas" – agricultura se extendió por todo el mundo. Hay evidencias arqueológicas~ considerables de una incipiente agricultura en Tailandia, hace aproximadamente unos 13000 años (Gorman, 1966), en el Oriente Próximo hace 11000 años (Cambel, 1970) y en México hace 10.000 años (MacNeish, 1964). Hay indicaciones de que la agricultura tuvo un origen independiente en China (Ho, 1969), basada en cultivo de mijo, pero es posible que proviniera de Tailandia e igualmente pudo ocurrir en Europa y algunas partes de África desde el Oriente Próximo y Sudoeste de Asia. Hay también inicios muy precoces de la agricultura en Perú, concretamente en las costas, que han sido datados de hace 7000 a 8000 años, con evidencias de cultivo de calabacines y cultivos aprovechables por sus raíces como mandioca y batata.

Mientras que la evidencia para los orígenes de la agricultura de cultivos de semilla es grande, para los cultivos en los que la parte importante es la vegetativa no ocurre lo mismo. Frutos y semillas se preservan muy bien en climas áridos o semiárido como el Oriente Próximo donde la historia de los orígenes de los cereales y legumbres de grano ha sido descifrada en gran parte. En los lugares calurosos y húmedos, condiciones propias de tierras bajas, los restos orgánicos de raíces y tubérculos se descomponen rápidamente y como consecuencia las evidencias arqueológicas son pobres y frecuentemente sólo las herramientas Y otros utensilios pueden sugerir la utilización de algunas plantas que podían haber sido cultivadas accidentalmente pero que no son actualmente cultivadas.

De Candolle (1882) y Vavilov (1916) pusieron de manifiesto que la domesticación de los cultivos había tenido lugar en distintos y bien definidos lugares del mundo, principalmente en los trópicos y subtrópicos y generalmente aunque no siempre en regiones montañosas.

Dinámica evolutiva de la domesticación

Las plantas domesticadas están adaptadas a los hábitats hechos por el hombre especialmente para ellas. De hecho, de wet y Harlan (1975) y de Wet 1979) sugieren que la domesticación de las plantas es evolución en un ambiente creado por el hombre.

Los procesos de domesticación han dado lugar a una cantidad de cambios fenotípicos y de la biología reproductiva, siempre orientadas a ser mas aceptables a los humanos. Además de la pérdida de mecanismos de dispersión tales como los mutantes de raquis no quebradizos en cereales, existen otras características propias de las plantas cultivadas como por ejemplo, el gigantismo especialmente en partes de interés para el hombre como las semillas y frutos.

Las plantas cultivadas están pues expuestas a presiones de selección natural y artificial. Estas presiones de selección han dado lugar a una gran diversidad, particularmente morfológica, que se ha acumulado en la mayoría de los cultivos. si, existen miles de cultivares de cereales de importancia económica en la actualidad. Lo mismo sucede con la gran variedad de formas y colores en los tubérculos como la patata, en frutos de Cucurbitaceas y en general en casi todas las plantas cultivadas. Durante la domesticación, los cultivos estuvieron en contacto con plantas silvestres, con las que intercambiaron genes mediante hibridación. Así se incremento la capacidad de adaptación fisiológica de las plantas. Un ejemplo puede ser el trigo panadero, que combina tres genomas del trigo diploide y dos especies de Aeegilops . Como consecuencia, la aptitud

adaptativa del trigo creció enormemente llegando a ser uno de nuestros cultivos más importantes.

Otras características que han cambiado a través del proceso de domesticación son la supresión de mecanismos de defensa, la reducción de fertilidad sexual en cultivos propagados vegetativamente y cambios en el hábito como por ejemplo de perennes a anuales. Los cambios en la biología reproductiva desde alogamia a autogamia han hecho a las plantas capaces de desarrollar completamente el hábitat creado por el hombre. En áreas de clima mediterráneo hay una gran abundancia de origen. El concepto de Vavilov viene a decir en pocas palabras que "el lugar de origen de las especies de plantas tiene que encontrarse en las áreas que contienen la mayor cantidad de diversidad genética de estas plantas". Como propuso Stebbins (~1950), esta idea expuesta por 'vavilov puede ser debida a la influencia de este por la teoría de "Edad y Area" de Willis (1922). Esta teoría postula que, en comparación con las especies silvestres, cuanto más tiempo ha estado un organismo en un área, mas diversidad existirá de el. Sin embargo, esta idea ha sido actualmente modificada. Zohary (1970) ha indicado que aunque la existencia de los centros de diversidad en ciertas partes del mundo es demostrable, el llamarlos "centros de origen" no deja de ser mas que una interpretación biológica de los hechos.

Centros de origen y de diversidad (aportaciones de Vavilov)

Los trabajos del investigador ruso Vavilov (1887–1942) fueron pioneros en el estudio de la variación a nivel mundial.

El observó grandes zonas o centros en los que para una especie vegetal, existía una mayor concentración de genotipos diferentes de ella. Denominó a estas zonas –Zonas de diversidad genética o centros de origen–. Supuso que cuanto más tiempo haya permanecido una especie en un lugar, mayor será el número de mutantes acumulados. Sin embargo no siempre coinciden centros de origen y centros de diversidad. En el centro de origen deben existir los antecesores silvestres de la especie cultivada, y este está a veces muy lejos del centro de diversidad. A este respecto ya Vavilov matizó entre centros primarios (donde se dio la domesticación de la especie) y centros secundarios donde se diversificó posteriormente la especie domesticada.

Microcentros de diversidad (aportaciones de Harlan)

Harlan, durante un viaje a Turquía en 1948, observó una enorme diversidad en zonas de superficie muy reducida. La evolución en esas zonas parece avanzar con mayor rapidez que en otras zonas. Harlan los llamó microcentros.

Varias pueden haber sido las causas por las que han surgido estos centros, entre otras hibridación entre variedades y por introgresión con formas silvestres.

Para el género *Solanum*, se han encontrado microcentros en América central, México, Guatemala, Sureste de Argentina y Chile (siendo su gran centro de diversidad Perú, Ecuador Bolivia y Chile).

Se observa pues, que junto a grandes áreas de diversidad existen otras mucho menos extensas situadas en diferentes lugares, y pueden presentar una elevada variabilidad, aprovechable tanto para estudiar la evolución de las plantas como con fines de mejora.

Emancipación de recesivos

Vavilov partió de la idea de que la diversificación de los cultivos ocurrió en lugares donde las buenas

condiciones climatológicas hicieron que la selección natural fuera débil dando esto lugar a una riqueza máxima al haber poca eliminación de genes desfavorables .

Cuando se produce un cambio de lugar de una especie por efecto de la migración ya sea por acción del hombre o de manera natural, se produce un aumento de la diversidad de especies en el nuevo lugar pero una disminución en el acervo genético de 105 individuos de la especie introducida. Si en el nuevo ambiente la selección natural actúa en contra de los genes dominantes, estos desaparecerán rápidamente al no poderse mantener en heterocigosis. esto da lugar a la "emancipación de los recesivos" que sucede cuando se produce la migración de una especie y el fenómeno asociado a esta de deriva genética. Así pues, la frecuencia de homocigotos recesivos, es superior en las zonas lejanas que en los centros de origen.

Se han hecho experiencias comparando guisantes europeos con otros de tipo asiático. En estas poblaciones se han encontrado genes dominantes sobre los europeos, que fueron las poblaciones migratorias. estos resultados vienen a corroborar la teoría expuesta.

Cultivos primarios y secundarios

Frecuentemente se ha atribuido a Vavilov el establecimiento de la hipótesis de los cultivos primarios y secundarios cuando en realidad debe ser atribuido a Engelbrecht (1916).

Engelbrecht puso de manifiesto que la mayoría de cultivos en los primeros tiempos tenían asociados otros silvestre o malas hierbas, pertenecientes a distintas especies o incluso géneros que imitaban características tales como el tamaño de la semilla o el tiempo de maduración. Estas eran recolectadas y trilladas junto con el cultivo principal. En zonas marginales donde podían competir las dos especies y se adaptaba mejor la silvestre es donde tuvo lugar la domesticación de esta última.

Centros nucleares y regiones de diversidad

Desde la muerte de Vavilov, otros autores como Souer, Kupzov, Darlington y Harlan han contribuido al entendimiento de las ideas de Vavilov y esclarecimiento de confusiones que surgieron con algunos de sus conceptos. De hecho se originó una polémica provocada por la confusión entre centros nucleares de los orígenes de la agricultura con las áreas de evolución y diversidad de los cultivos.

Los centros nucleares son pues los lugares donde empezó la agricultura y las regiones de diversidad las áreas en las cuales las plantas domesticadas se extendieron a partir de los centros nucleares

Ley de las series homólogas de variación

Una de las primeras observaciones de Vavilov en relación con la distribución de la variación de los cultivos es lo que él describió como "regularidades geográficas en las formas cultivadas de las plantas". El significado es que con frecuencia se observa unos patrones similares de variación en un área dada para distintos cultivos no relacionados. Así, es frecuente encontrar centeno y trigo no ligulado en la región de Bokhara y formas desnudas de cebada, avena y mijo en China. existen también marcadas diferencias entre las razas de trigo, cebada, lino, guisante, lentejas y algunos otros cultivos del mediterráneo y del sur de Asia. Las formas mediterráneas tienen frutos, semillas y flores más grandes por lo general que las asiáticas. El mismo tipo de diferencias se observa entre las especies de Phaseolus del Viejo y Nuevo Mundo.

Para sistematizar estos ejemplos de paralelismo, Vavilov estableció lo que él llamó la ley de las series homólogas de variación, la cual tiene también un valor predictivo. Esta ley establece que se encuentran normalmente variaciones similares en cultivos irrelacionados en las mismas áreas geográficas. Cuando una determinada característica se aprecia en un cultivo pero no en otro en una misma área, se puede predecir con ciertas garantías su aparición. Este hecho tiene una gran importancia sobre todo en relación con resistencias a

enfermedades: estrategias similares pueden suceder a varios cultivos frente a un patógeno común.

TEMA 9

RECURSOS FITOGENETICOS

Todo material vegetal, cultivado, silvestre o arvense es considerado como recurso fitogenético. Son considerados recursos naturales limitados. Han sido definidos como la despensa del mundo. Si la alimentación es un derecho inalienable de la persona humana, es preciso considerar los recursos fitogenéticos como patrimonio de la humanidad.

Además son la materia prima para la mejora genética vegetal, tanto presente como futura. En ellos se encuentran los genes que han sido seleccionados o bien por el hombre, o bien por la naturaleza por su adaptación, productividad o resistencia.

A pesar del conocimiento sistemático de su existencia de modo sistemático desde los trabajos de Vavilov, no fue hasta los años 60 cuando se tomó verdadera conciencia de su importancia y se inició coherentemente su recolección y conservación.

Y este reconocimiento fue motivado por el hecho de un considerable deterioro de la variabilidad (erosión genética) que alertó sobre el peligro de un deterioro irreversible y nefasto para la humanidad.

Son varias las causas de esta erosión:

- 1-.Demanda por parte del mercado de uniformidad para los productos agrarios.
- 2-.Desaparición de las pequeñas unidades de cultivo de variedades autóctonas para autoconsumo.
- 3-.Desaparición de muchas especies, debido a la desertización, contaminación, incendios, sustitución de suelo agrícola para otros usos etc.

La conciencia creada a nivel internacional sobre la necesidad de conservar en lo posible la mayor parte de diversidad genética, puso en marcha mecanismos adecuados para conseguir dichos objetivos: ayudas económicas para la recolección, evaluación, conservación, y documentación (informatización de los datos), para la formación de personal técnico y para hacer accesibles esos recursos a cualquier persona interesada.

Para llevar a cabo estas acciones coordinadas se creó en 1974 un consejo internacional de Recursos Fitogenéticos (CIRF) conocido también en países de habla inglesa como (IBPRG) International Board for Plant Genetic Resources.

Por poner un ejemplo de su importancia: La patata a mediados del siglo pasado constituía la base principal de la alimentación en Irlanda. La producción de patata estaba basada en un pequeño número de variedades

comerciales. Se produjo entonces un ataque de *Phytophthora infestans* al que resultaron susceptibles todas esas variedades. El desastre ocasionó la muerte de dos millones de personas. Para resolver el problema fue preciso encontrar líneas resistentes a la enfermedad. Las fuentes de resistencia se localizaron en un material heterogeneo y primitivo procedente de la región Andina, centro de diversidad de la especie.

Casos como este se han multiplicado en los últimos años, debido a la conquista de los mercados por un pequeño número de variedades uniformes "multinacionales", que han empobrecido la riqueza genética de muchas especies.

Del ejemplo anterior podemos extraer dos conclusiones:

La conveniencia de ampliar la base genética de los cultivos. Es decir no limitar la producción de una especie a un reducido número de variedades.

La necesidad de coleccionar el material heterogeneo primitivo y silvestre (los recursos fitogenéticos) en sus centros de origen y diversidad antes de que se pierdan.

Búsqueda

Las acciones coordinadas de búsqueda promovidas por el CIRF (IPGR) están enmarcadas por un orden de prioridades con relación a las especies y a las regiones, teniendo en cuenta el mayor o menor peligro de extinción, utilidad, recursos humanos disponibles etc.

Las accesiones, o entradas obtenidas en las colectas son enviadas a distintos centros relacionados con el CIRF para su evaluación, conservación y multiplicación. Cada entrada queda protegida en al menos dos centros distintos.

Conservación

La conservación es quizá la fase, dentro del manejo de los recursos, que requiere mayor ayuda, ya que precisa de instalaciones adecuadas (cámaras frías, estancias para la desecación previa del material, procedimientos de congelación, métodos de propagación del material etc.

Conservación "in situ"

Consiste en favorecer en aquellos sitios donde existe diversidad genética, el mantenimiento de la misma de forma espontánea. El establecimiento de parques o reservas naturales, además de permitir el mantenimiento de la integridad genética de las poblaciones, posibilita la continuidad de la dinámica evolutiva de los mismos en su ambiente natural. Esta forma de conservación está especialmente indicada para especies silvestres afines a las cultivadas, para especies forestales y para pastos.

La conservación "in situ" de cultivares primitivos o variedades locales de especies cultivadas podría realizarse incentivando a los agricultores para que siguieran explotando aquellos materiales que tradicionalmente han venido cultivando. La experiencia ha demostrado que este sistema no es realizable en la práctica. Para estos materiales el método mas adecuado y seguro es la conservación "ex situ"

Conservación "ex situ":

Consiste en la conservación de los recursos fitogenéticos fuera de las zonas de diversidad u origen. En un sentido amplio comprende los jardines botánicos y los bancos de germoplasma.

Bancos de Germoplasma

Son los lugares (cámaras, estancias) e instalaciones anejas donde se conserva el material vegetal.

Se clasifican en tres tipos, según su dinamismo:

Bancos Base: En ellos el material ha de conservarse a largo plazo (muchos años). Su finalidad es la conservación y la protección. Las cámaras de conservación han de estar entre -18 y -20 °C y la hr, inferior al 6%.

Las colecciones de los bancos base, son mantenidas como legados para las generaciones futuras y no puede extraerse de ellos entradas o accesiones, excepto para la realización de pruebas de viabilidad y subsiguiente regeneración. El material que puede ser enviado a mejoradores e investigadores procede de los bancos activos.

Bancos Activos: El material es multiplicado y sometido al menos a una preevaluación. Su conservación es a medio plazo. Las condiciones de conservación oscilan entre 5 y 6°C y la hr del 30 al 40%.

Bancos de mejora: Son los que manejan los mejoradores cotidianamente, y por tanto precisan entradas y salidas de materiales cotidianamente, se adicionan generaciones segregantes y nuevos materiales según las necesidades. La conservación es a corto plazo.

La FAO y otras organizaciones, se encargan de editar directorios para que cada uno pueda saber a donde acudir, en función de las especies con que uno trabaje.

Procedimientos para la conservación del material vegetal.

Dependerá de cual sea la clase de material (semilla, polen, partes vegetativas) y del tiempo deseado de conservación.

a) *La conservación de semillas* conlleva el procedimiento mas sencillo, siendo por otra parte el mas utilizado.

El fundamento consiste en desecar las semillas, y mantenerlas en bolsas o tarros cerrados hermeticamente dentro de cámaras frigoríficas.

Las cámaras de conservación han de estar entre -18 y -20 °C y la hr, inferior al 6%.

El proceso se realiza de forma gradual.

Cuando la semilla está almacenada los dos parámetros mas importantes que deben ser controlados, con el fin de maximizar el mantenimiento del poder germinativo, son la humedad y la temperatura. Temperaturas y humedades altas afectan muy negativamente a su conservación.

Pero no todas las semillas pueden someterse a esas condiciones sin peligro de ser destruidas.

Las semillas ortodoxas son aquellas que se pueden conservar en dichas condiciones. Las semillas recalcitrantes (mango, nogal etc.) que son aquellas que sólo pueden ser conservadas de la manera anterior, por espacios muy cortos de tiempo y con un gran riesgo para su viabilidad posterior.

Las especies recalcitrantes se conservan en campos de multiplicación ("in situ" o "ex situ") o bien mediante cultivo "in vitro".

b) *Almacenaje "in vitro" del germoplasma:* Tiene un gran interés para las especies de reproducción vegetativa

y recalcitrantes. La base de estos métodos consiste en la introducción de explantes (partes de tejido vegetal), en medios de cultivo estériles, manteniéndolos en los mismos el máximo tiempo posible antes de ser regenerados.

Los tejidos cultivados "in vitro" pueden ser mantenidos en principio, indefinidamente bajo condiciones normales de crecimiento, sin más que suministrar los nutrientes requeridos. Sin embargo, esto implica una alta multiplicación celular del tejido, lo cual no es deseable desde el punto de vista de conservación del germoplasma, ya que la tasa de mutaciones es entonces alta. Es necesario mantener el tejido en unas condiciones de crecimiento mínimo, con el fin de reducir la variación somaclonal (variación originada por el cultivo "in vitro"). La inducción de condiciones de crecimiento mínimo puede alcanzarse del siguiente modo:

- Reducción de la temperatura.

- Alternando el medio mediante la omisión o reducción en el mismo de algún factor esencial para el crecimiento.

- Usando retardadores del crecimiento.

Criopreservación: La conservación del material vegetal a ultrabajas temperaturas ha abierto la posibilidad del almacenaje indefinido de germoplasma. Esto se consigue mediante la inmersión del material en nitrógeno líquido (-196°C). En general se piensa que se debe congelar de forma brusca y descongelar lentamente. Es conveniente el uso de crioconservantes para evitar daños en los tejidos.

Utilización

Los recursos fitogenéticos son considerados patrimonio de la humanidad, y por tanto deben estar a disposición de quienes los necesiten. Para que su utilización pueda ser efectiva es necesario completar las siguientes fases.

Multiplicación, Evaluación, Documentación.

El volumen total de una colección de germoplasma y de la información descriptiva asociada a ella es uno de los factores clave en el manejo de los recursos fitogenéticos.

Es necesario disponer de una información descriptiva del material, debidamente organizada, para conocer que existe almacenado y sus características. Sin esta información los mejoradores no podrían hacer uso de este material y estaríamos conservando por conservar. Además una información detallada también permitir conocer si los nuevos materiales que van entrando ya estaban conservados. Si conservamos 80 variedades y resulta que lo que creíamos que eran 80 pertenecen todas a la misma variedad, estaremos ocupando espacio y desperdiciando dinero y recursos para la conservación de otras variedades que si son de interés.

Esta información descriptiva se almacena y procesa mediante el empleo de unidades de información que se denominan Descriptores. Existen diferentes categorías de descriptores:

- Datos de pasaporte: Consisten en los datos registrados en el momento de realizar la colecta en el campo, junto con nombres y números de identificación. (Lugar, altitud, clima etc..)

- Datos de caracterización: Son datos sobre caracteres heredables, fácilmente apreciables visualmente y que se expresan en cualquier ambiente.

- Datos de evaluación preliminar: Son descripciones de un número determinado de caracteres adicionales que se consideran de interés para los usuarios de dicho cultivo. Debe ser posible evaluarlos visualmente pero no es necesario que se expresen en todos los ambientes (reacción frente a enfermedades, resistencia a sequía, frío,

enfermedades, tolerancia a salinidad etc.)

–Datos de evaluación completa: Se trata de información sobre caracteres relacionados principalmente con programas de mejora.

Existen Descriptores estandarizados para cada cultivo, publicados por el IPGR

La domesticación de las plantas como método de mejora

Cuando una especie silvestre que vive espontáneamente en un hábitat determinado es manipulada por el hombre con fines concretos (no siempre coincidentes con los intereses de la naturaleza), con aquella especie se inicia el proceso de domesticación.

Es considerado, pues, como un método de mejora, con el que los objetivos se consiguen de manera paulatina y lenta. Tuvo gran importancia sobre todo en los primeros tiempos.

Ej: La *Discorea* para cortisona.

Mejora por introducción y adaptación de nuevo material

En la actualidad muchas especies no cultivadas en un país, son objeto de introducción y selección.

Ejemplos de esto actualmente en España han sido: Kiwis, mangos, aguacate, lichis etc.

TEMA 10

SELECCION INDIVIDUAL Y SELECCION MASAL EN AUTOGAMAS

Conviene que recuerdeís la estructura genética de estas poblaciones y su forma de reproducción. Como consecuencia de su sistema de reproducción el mejorador puede suponer que cualquier planta que seleccione será capaz de reproducirse a sí misma con gran precisión.

Es también conveniente conocer que estos dos métodos fueron ampliamente empleados en el pasado, si bien no presentan el mismo interés en la actualidad. La mayor parte de las especies de interés agronómico han sufrido fuertes procesos de mejora, mejora que ha ido encaminada en su mayor parte a la obtención de cultivares muy uniformes. Esto ha hecho que en la actualidad la variabilidad natural que podía existir en los cultivos este prácticamente agotada siendo por ello necesario recurrir a otros métodos de mejora que introduzcan nueva variabilidad, pej mediante la hibridación.

1–. Selección individual:

Este método se basa en la elección de las mejores plantas dentro de una población en la que exista variabilidad.

En esta primera etapa se ha de ser muy cuidadoso, pero se ha de conseguir eliminar de forma drástica la mayor parte del material, sobre todo cuando existen limitaciones de dinero, tiempo y espacio que restringen el número de líneas a cultivar en las siguientes generaciones.

El segundo paso, consiste en cultivar para su observación líneas de las descendencias de las plantas seleccionadas de forma individual (es decir la descendencia de cada planta individual dará lugar a una línea). Se evaluarán de forma visual, durante algunos ciclos y se eliminarán aquellas líneas con defectos aparentes o que no respondan al ideotipo previamente establecido.

Dependiendo del carácter que queramos seleccionar, habremos de recurrir al establecimiento de las condiciones idóneas para poder realizar la selección.

P ej: si buscamos resistencia a una determinada enfermedad, tendremos que asegurarnos de su presencia durante los sucesivos ciclos de selección, lo podemos hacer provocando artificialmente la enfermedad, es decir inoculando las plantas a estudio.

La tercera etapa y última comienza cuando el mejorador ya no puede decidir que líneas conserva basándose sólo en la percepción visual. En este momento se necesita recurrir al diseño de experiencias que permitan una evaluación estadística posterior. En este tipo de experiencias se evalúan no solo las líneas seleccionadas entre si, sino también frente a algunos cultivares comerciales que permitan establecer si efectivamente nuestro nuevo material va a ser, al menos, igual que los preexistentes en el mercado. Este último periodo necesita unos tres ciclos para su conclusión.

El éxito de este método esta directamente relacionado con la cantidad de variabilidad existente en las poblaciones de partida. Por ello sus grandes logros fueron cuando aún existían un gran número de variedades esperando su explotación.

La mayor parte de las características de las variedades locales de los países de agricultura más avanzada, han sido ya aprovechadas, y por ello el método es menos valioso que en el pasado. Los únicos éxitos actuales podrían ser para algún carácter que hasta la fecha haya carecido de importancia y que todavía esté presente en estas variedades.

Existe una modificación de la selección individual, que incluye la prueba de la descendencia. En ella para contrastar si la selección de los individuos por su fenotipo ha sido adecuada, se estudia su descendencia de autofecundación.

La uniformidad dentro de cada descendencia pone de manifiesto la naturaleza homocigótica de la planta seleccionada.

El buen comportamiento de la descendencia para los caracteres objeto de estudio, indica que la selección ha sido correcta..

2-. Selección masal:

La principal diferencia con la selección individual, es que aquí se conservan la mayoría de las líneas de la población de partida. El proceso consiste en la eliminación de las plantas que se desvían del ideotipo. No en la selección de plantas individuales.

Presenta una ventaja importante frente a la selección individual, que se deriva de la seguridad y rapidez con que se puede realizar la mejora de variedades locales. Se ha demostrado que lo que resta después de desechar las líneas claramente improproductivas y defectuosas, conserva las mejores características de la variedad original, en cuanto a adaptación general y a rendimiento, y puede entregarse a los agricultores sin necesidad de los ensayos extensivos que necesitan las líneas puras.

No existe demostración experimental que indique el tamaño de la población en que se han de realizar las selecciones o la proporción de líneas que se han de conservar. Cuando las circunstancias lo permitan, es aconsejable trabajar con poblaciones de varios centenares. Si se eliminan muy pocas líneas el avance obtenido mediante la selección será mínimo. Por otra parte si la eliminación es drástica puede poner en peligro la capacidad de adaptación de la nueva variedad.

En general, seleccionando al principio en grandes poblaciones y no eliminando más del 25% de las líneas, quedará el suficiente número de tipos para no alterar las características agronómicas de la variedad. Este criterio conservador tiene dos grandes ventajas:

- 1) El mejorador no tiene que ensayar el nuevo tipo y puede por tanto dedicar mas tiempo a otros programas de mejora.
- 2) La supresión de los ensayos estadísticos acorta mucho el tiempo que se tarda en entregar al mercado una nueva variedad.

Existe otra función importante de la selección masal, y es su empleo en la purificación de variedades. Para eliminar las mezclas, mutantes o híbridos no deseados que puedan aparecer en los ciclos de multiplicación de estas variedades.

3-. Aspectos a tener en cuenta y que condicionan el éxito del proceso:

- 1) El efecto básico de la selección es cambiar las propiedades genéticas de una población (respuesta a la selección), de modo artificial, por medio de la elección de unos individuos con ciertas características que van a utilizarse como progenitores de la siguiente generación.

La selección modifica las frecuencias génicas. La variación de dichas frecuencias nos dará una idea de la acción de la selección sobre la población. Ahora bien esto sólo es factible en aquellos caracteres que muestran una variación discreta y una gran parte de los caracteres de interés agronómico muestran variación continua. Para estos caracteres no es factible medir el cambio de frecuencias génicas porque no se puede trabajar con un solo de los loci involucrados en el carácter. Por lo tanto tenemos que describir los efectos de forma diferente. Esta descripción se realiza en términos de parámetros poblacionales, medias varianzas y covarianzas. Para ello se estudia la distribución de frecuencia del carácter en la población. Se ha comprobado que esta puede ser modelizada como una distribución normal. (figura 1).

Figura 1. Función de densidad de una distribución Normal de media (δ) y desviación (σ)

2) Definiremos Respuesta a la Selección, como la diferencia entre el valor medio de la descendencia de la población seleccionada y el valor medio de la población parental. Se simboliza por R (Figura 2)

Figura 2. Respuesta a la selección. $R = P_{j+1} - P_j$

El objetivo es obtener un R máximo por generación, para ello hay que tener en cuenta:

3) Sólo es aplicable la selección, cuando la población de partida este formada por un conjunto de líneas puras, es decir cuando exista variabilidad genética.

4) Si la heredabilidad es alta, la selección de los mejores fenotipos, conducirá a la elección de los mejores genotipos y el método será eficaz. Además como la heredabilidad se relaciona con la varianza genotípica de la población de partida, cuanto mayor sea dicha varianza, mayor será la respuesta a la selección que podamos obtener.

5) La heredabilidad puede ser maximizada, minimizando el efecto ambiental, planificando diseños con repeticiones y controlando muy bien las condiciones de cultivo. Así unas buenas prácticas culturales pueden aumentar la respuesta a la selección.

6) La respuesta (R) dependía de la presión de selección (P), que representa el porcentaje total de individuos seleccionados en la población parental. R también dependía de la Intensidad de selección o selección diferencial (S) que es la diferencia entre la media fenotípica de los individuos seleccionados y la media de la generación parental. Cuanto mayor sea la selección diferencial mayor será la respuesta a la selección.

$$S = P_s - P_g \text{ (en valor absoluto)}$$

Además en el tema 6, vimos como la respuesta a la selección podía ser estimada mediante la ecuación: $R = S \cdot h$ y que existía una relación entre presión de selección (P) e intensidad de selección (S), de tal manera que al aumentar la presión de selección podía aumentar la intensidad de selección.

Por tanto para aumentar la respuesta a la selección se puede actuar sobre S, disminuyendo el número de individuos seleccionados (aumentando así la presión de selección).

Esto en autógamias no plantea problemas, pero si es importante en alógamas, donde un descenso importante en el tamaño poblacional, puede producir problemas de depresión debido a la consanguinidad.

8) Dadas las limitaciones existentes para maximizar la respuesta a la selección por generación, puede interesar, si es posible, maximizar la respuesta por unidad de tiempo, es decir aumentar el número de generaciones al año.

ANEJO TEMA 10

Figura 3. Esquema del proceso de selección individual para un carácter específico. (selección individual)

Figura 4. Esquema del proceso de mejora de una variedad en su conjunto. (selección masal).

TEMA 11

METODO MASAL (Bulk method)

1-. Introducción:

Comenzamos en este momento a estudiar los métodos de mejora de plantas autóгамas que parten de una primera hibridación. Esta hibridación es necesaria para introducir nueva variabilidad cuando esta no existe en la variedad de partida o bien cuando el objetivo sea obtener una nueva variedad, mejor que las preexistentes. Esto se puede alcanzar desarrollando una nueva variedad que combine las buenas características de dos genitores diferentes. Por ello un aspecto muy importante de los cuatro métodos que estudiaremos a continuación es la elección de los genitores.

2-. Tipos de cruzamientos:

Para obtener los objetivos antes planteados, podemos optar por dos tipos de cruzamientos:

1) Cruces complementarios: Con estos se intenta obtener en las generaciones segregantes un nuevo genotipo homocigoto, que reúna determinadas características de cada genitor. Los cruces complementarios consisten en realizar un cruzamiento entre dos genitores que difieren en características que se complementan y que nos interesan juntas.

Un ejemplo de este tipo de cruzamientos, fue el que condujo a la obtención de la variedad de trigo Pané 247 (con las características subrayadas). Sus genitores fueron las variedades Montana y L-4 que presentaban las siguientes características complementarias:

Montana L-4

Precoz Tardío

Paja débil Paja fuerte

Tendencia al desgrane No desgrane

Altura de espiga poco uniforme Uniformidad

Puede sembrarse tarde Hay que sembrarlo temprano

Alta fertilidad floral Baja fertilidad floral

2) Cruzamientos transgresivos: Se intenta obtener por una segregación transgresiva, genotipos que muestren un carácter cuantitativo, con mayor o menor intensidad que sus genitores.

Los cruzamientos transgresivos han dado buenos resultados en la mejora de caracteres poligénicos, ya que los genotipos que muestran igual intensidad en un carácter poligénico pueden corresponder a distintas combinaciones de genes y en la segregación posterior al cruzamiento, se pueden obtener nuevos genotipos que acumulen mayor número de poligenes favorables.

Por ejemplo, supongamos en cereales dos genotipos que muestren la misma resistencia a las heladas y que genéticamente sean; AABBccddEEff y aabbCCDDeeFF, siendo los alelos representados por las letras mayúsculas los que confieren mayor resistencia al frío, sin que ello implique dominancia, sino un modelo aditivo. La F1, será AaBbCcDdEeFf, y por tanto con la misma resistencia que sus genitores (modelo aditivo).

En la segregación de su híbrido, podrán obtenerse individuos con distinto nivel de resistencia al frío, desde el más sensible (aabbccddeeff) al más resistente (AABBCCDDEEFF).

Si bien, no siempre el cruzamiento de dos líneas que muestren el carácter con mucha intensidad, darán como resultado descendencias transgresivas. En ocasiones también se ha observado como el cruzamiento entre una línea buena y otra regular produce respuestas transgresivas. ¿Sabrías explicar el porqué de estas dos afirmaciones?

3-. Elección de los genitores.

En la selección de los posibles parentales, no debe existir ningún tipo de restricción siempre y cuando haya posibilidad real de cruzamiento y posean variabilidad para las características deseadas.

En realidad la única restricción nos viene impuesta por el propio objetivo del programa de mejora. Los dos genitores deben reunir, entre los dos, las características que buscamos.

En cualquier caso, sería conveniente seguir las siguientes normas en cuanto a la elección de los parentales:

- 1) Un genitor se elige casi siempre por su buen comportamiento en la/s zona/s donde vaya a cultivarse la nueva variedad, pues será portador de genes de adaptación a las condiciones ambientales. Entre varios genitores se elige siempre el más productivo.
- 2) El otro genitor deberá ser complementario al primero, expresar los caracteres complementarios con la máxima intensidad posible, habida cuenta de que se produce siempre alguna pérdida como consecuencia de su inserción en un nuevo medio genético.
- 3) Cumpliendo ambos genitores los requisitos anteriores, se elegirán, si existen varias posibilidades, los más parecidos entre sí, pues de este modo se reduce el tamaño poblacional óptimo, y con algún método el tiempo del programa de mejora.
- 4) Conviene, cuando sea posible, utilizar como genitor masculino un genotipo que lleve un marcador dominante, para poder así verificar en la siguiente generación el éxito del cruzamiento.

4-. Método masal. Marcha del método.

En el método de mejora por hibridación con selección masal, se siembra la generación F2, en una parcela suficientemente grande para cultivar varios cientos de plantas. La parcela se cosecha en conjunto, y se siembra una parcela similar la generación siguiente. Se repite el proceso tantas veces como sea necesario.

El esquema del proceso puede seguirse en la figura 1. Durante el periodo de multiplicación masal, la selección natural juega un papel importante, desviando las frecuencias genéticas de la población. Este hecho se puede acelerar ya que durante el ciclo vegetativo de la planta se pueden eliminar los fenotipos que presenten características desfavorables, individuos con caracteres que no interesan, y fenotipos inferiores en general.

Figura 1. Esquema del método masal.

En una generación avanzada, F6, F7 ó F8, según la amplitud de la segregación, que dependerá a su vez del grado de diferencia genética de los genitores, se realiza la siembra de plantas espaciadas, para elegir entre ellas a los genearcas.

Como nos estamos refiriendo a especies autógamas, las siguientes generaciones (F7, ó F8) y por tanto los genearcas serán prácticamente homocigotas . Cada uno de ellos es potencialmente una nueva variedad, pero antes de su introducción, deberemos realizar los correspondientes ensayos estadísticos para decidir su bondad. Como ya hemos expuesto con anterioridad, se habrán de probar los genearcas, no sólo entre si, sino también frente a alguna variedad ya existente en el mercado, antes de decidir su multiplicación a escala comercial.

Este método, no es un sistema rígido, existe cierta plasticidad que va a depender del material con el que estemos trabajando. Por ello el mejorador y en función de su experiencia irá haciendo modificaciones, tanto en la forma de practicar la selección como en lo referente al número de ciclos hasta obtener los genearcas.

Es un método burdo, pero muy eficaz en el que se deja actuar, incluso participando, la selección hacia la homocigosis para fijar así los genotipos. De esta manera se obtiene una población heterogénea de individuos homocigotos, de donde luego se seleccionan los mejores fenotipos. Esta selección nos conduce al final a unas parcelas uniformes, dentro de las que no existe variabilidad y por tanto la última selección se hará entre parcelas.

5- Tamaño poblacional

No hay normas fijas para establecer el número de plantas con las que debemos trabajar en los distintos ciclos. Depende del número de genes y de la diferencia que exista entre los parentales. A título de orientación en las tablas 1,2,3,4 aparece representado el número de individuos por generación, en función del número de genes implicados, de la probabilidad con que queramos trabajar, y de si realizamos o no selección en contra de los homocigotos recesivos.

El problema habitual es la dificultad para estimar el número de genes que controlan el carácter/es que nos interesan y el número de genes en que difieren los dos genitores. En general trabajaremos con el número de plantas más elevado que permitan nuestros recursos.

6- Incidencia de la selección natural.

En el caso de que apliquemos este método, sin efectuar ningún tipo de selección artificial, tendremos que tener en cuenta:

a) La supervivencia de los alelos en competencia, no se efectúa al azar, ya que los peores competidores suelen ser inferiores agronómicamente (al menos en capacidad de reproducción). Es decir la selección natural tiende a favorecer a los individuos mas capacitados para la supervivencia, y en términos de interés para la especie, a aquellos con mayor capacidad de reproducción. Esto es importante para comprender las mayores utilidades de este método, ya que hace que sea especialmente adecuado para aquellos cultivos que se aprovechan por su semilla y menos indicado para el resto.

2) Características tales como maduración, altura de la planta y adaptación, se ajustan rápidamente a la selección natural y al medio ambiente en el que se cultiva la población. Sin embargo, algunas características que podrían pensarse que tendrían cierto valor de supervivencia, como resistencia a enfermedades suelen ser neutras a la hora de sobrevivir en la población. En estos casos es obligado practicar la selección por parte del mejorador, previo establecimiento de la enfermedad, mediante inoculaciones artificiales, en todos los ciclos de cultivo.

3) El número de individuos superiores aumenta con periodos largos de multiplicación masal (más ciclos).

4) La uniformidad morfológica también aumenta después de periodos largos, pero aún después de 20 años de selección natural persiste una importante variabilidad.

5) El éxito que podamos obtener será mayor, cuanto más elevada sea la heredabilidad del carácter/es a mejorar.

6) En ocasiones y dependiendo de la especie y del tipo de carácter/es a mejorar, se puede acortar el tiempo del proceso, realizando algunos ciclos en invernadero. Esto nos puede permitir obtener más de una generación por año, pero no es demasiado aconsejable porque las condiciones van a ser muy diferentes y se pueden perder características que confieren adaptabilidad al medio para el que estamos desarrollando la nueva variedad.

ANEJO TEMA 11

TEMA 12

METODO GENEALOGICO

1-. Descripción y utilidades.

Como su nombre sugiere, este método implica un control y conocimiento de los ascendientes y descendientes de cada individuo en las distintas generaciones, permitiendo así fundamentar más que ningún otro método las selecciones que se van realizando.

El objetivo final del método, como el anterior, es la obtención de una variedad formada por una línea pura a partir de un cruzamiento entre dos o más parentales que se complementan o expresan herencia transgresiva para los caracteres deseados.

El esquema del método, puede seguirse en la figura 1. Para la selección durante las primeras generaciones, se tiene en cuenta en primer lugar el valor promedio de cada parcela; una vez seleccionadas las parcelas, se autofecundan las mejores plantas dentro de cada parcela y se recoge la semilla de las plantas autofecundadas separadamente (selección entre y dentro de cada parcela).

También es conveniente seleccionar los mejores fenotipos aunque no pertenezcan a la mejor parcela.

En el ciclo siguiente, la descendencia de cada planta individual seleccionada constituirá una nueva parcela. Estos ciclos se repiten hasta que se considere necesario.

A medida que transcurren las generaciones va aumentando la homocigosis, alcanzando un momento en el que la uniformidad dentro de cada parcela es muy alta, las diferencias que se observan son ya fundamentalmente entre parcelas. Por tanto a partir de la F4, se suelen seleccionar exclusivamente parcelas y no plantas individuales.

En las generaciones F6 a F9 la homocigosis es prácticamente completa y las plantas seleccionadas (genearcas) pueden ser ya el punto clave para obtener la nueva variedad.

De nuevo deben de realizarse los ensayos comparativos durante cuatro o cinco años y en varias localidades. Se ha de observar también la uniformidad de la descendencia de cada genearca.

Los criterios de selección de las parcelas y plantas, son variables, se ha de tener en cuenta la herencia de los caracteres implicados y la generación en la cual se estabilizan. Hay caracteres como por ejemplo los de resistencia a enfermedades que se fijan pronto, ya en las primeras generaciones, lo mismo sucede con la

precocidad, tamaño del fruto, forma y color de las flores etc.. Hay otros como producción, que suelen fijarse de forma más tardía y por tanto su selección, no debe empezar hasta al menos la generación F5.

Con relación a los criterios de selección en función de la herencia de los caracteres y de su momento de fijación, se pueden hacer las siguientes recomendaciones generales:

- Seleccionar las plantas en la F2, para caracteres muy heredables.
- Seleccionar en F3 o F4, para caracteres de moderada heredabilidad.
- La selección para rendimiento, se debe de limitar en las primeras generaciones a la eliminación de las peores parcelas, o seleccionar la productividad a partir de caracteres relacionados con ella de mayor heredabilidad. (Recordad el ejemplo de la introducción de aristas en una variedad mocha de trigo).

El método genealógico, ha sido de los más importantes para combinar características de interés en una nueva variedad y da más oportunidades que cualquier otro método para evaluar los materiales de un cruzamiento, sobre todo si el mejorador conoce el cultivo y es capaz de estimar el comportamiento final a partir de plantas individuales.

Aún así, ciertos caracteres requieren de técnicas especiales para identificar las plantas deseables en las primeras generaciones (infecciones artificiales, condiciones climáticas concretas obtenidas en cámaras climáticas, tests de calidad etc.).

El árbol genealógico que se construye a lo largo del proceso, nos permite desechar parcelas similares, estudiar la evolución de los caracteres, sus posibles correlaciones, ligamientos etc. Esto proporciona más seguridad en la selección, y permite futuros proyectos de mejora para objetivos muy distintos, sin tener que empezar por el principio. El problema es que al mismo tiempo conlleva una gran dedicación y esfuerzo, lo que limita la cantidad de material con el que se puede trabajar.

Existen algunas limitaciones al método, debidas a la necesidad de practicar una selección dirigida durante todos los ciclos. Si el objetivo, por ejemplo, es resistencia o tolerancia al frío, tendrán que estar presentes las bajas temperaturas, si no se cumple esta condición, es inútil practicar la selección.

Esta limitación afecta menos al método masal y nada al que estudiaremos a continuación (SSD).

2-. Comparación entre el métodos genealógico y el masal

Cada uno de los dos métodos tiene fuertes defensores, con opiniones basadas en la experiencia a lo largo de mucho tiempo. Pero la evidencia experimental es escasa y contradictoria.

Las principales ventajas del método genealógico son:

- 1) Permite la eliminación de una gran parte del material no prometedor en las primeras generaciones.
- 2) Permite la evaluación de las selecciones basándose en su buen comportamiento durante varios años.
- 3) Permite un rápido alcance de la homocigosis.

Inconvenientes del método genealógico:

- 1) Las ventajas anteriores son aplicables principalmente para caracteres cualitativos, que pueden además evaluarse visualmente sin dificultad.

2) La cantidad de material que puede ensayarse esta muy limitada, por la alta dedicación que requiere el método. Si el mejorador quiere obtener información de varios cruces, como fuentes de genotipos superiores, es casi inviable. Es decir es útil en el caso de un único cruzamiento.

La elección de un método u otro, también dependerá de la ayuda que nos pueda prestar la selección natural. En caracteres donde la selección natural elimine fácilmente a los fenotipos indeseables, es más aconsejable el empleo del método masal, ya que este nos ahorrará tiempo y dinero.

Existen, además, muchas modificaciones de estos métodos que en ocasiones combinan aspectos de ambos.

Figura 1. Esquema del método genalógico.

TEMA 13

DESCENDENCIA DE SEMILLA UNICA (SSD)

La estrategia de este método consiste en obtener un gran número de líneas puras a partir de la F2, sin mediar selección artificial. Una vez obtenido un gran número de líneas puras se inicia el proceso de selección entre ellas.

El esquema del método, puede seguirse en la figura 1. En la semilla de la F2, se siembra separada, en los métodos anteriores se utilizan las siembras características del cultivo, se toma una única semilla no seleccionada que dará lugar a una planta en la generación F3, así sucesivamente hasta la generación F6 a F8, en la cual ya se habrá alcanzado la homocigosis. A partir de ahora se inician los ensayos de evaluación de las líneas a las que da origen cada descendencia, de las plantas autofecundadas.

El tamaño poblacional de la F2, puede estimarse en función de la herencia de los caracteres implicados en el programa de mejora. Así por poner un ejemplo, si el objetivo es introducir una resistencia monogénica, empleando un tamaño poblacional en la F2, de 75 plantas, nos podemos asegurar la existencia de una línea homocigótica en la generación F8 que lleve incorporada dicha resistencia, con un 99% de probabilidad de éxito.

Es muy importante para conseguir los objetivos, el mantenimiento del mismo tamaño poblacional, durante todos los ciclos que abarca el método.

Este método, permite reducir el periodo para la obtención de líneas puras cultivando las generaciones en otras condiciones, no habituales del cultivo, como puede ser en invernadero, de tal manera que para algunos cultivos pueden obtenerse hasta 2,5 generaciones por año, con lo que se acorta considerablemente el proceso de mejora.

Como ves, la ventaja de este método, es la rapidez en la obtención de líneas puras, y el poco coste y dedicación que requiere. Sin embargo, es el menos predecible en cuanto a resultados y posibilidades de éxito. No es adecuado para mejorar variedades frente a varios caracteres, en especial si estos son cuantitativos, ni tampoco en el caso de que los dos genitores difieran considerablemente en sus características agronómicas.

Figura 1. Esquema del método SSD

TEMA 14

EL RETROCRUZAMIENTO

1-. Introducción

El empleo del retrocruzamiento en un programa de mejora tiene interés cuando disponemos de una variedad que tiene buenas características agronómicas pero que posee una deficiencia específica que queramos superar.

Esta deficiencia puede ir asociada a la aparición en un momento de un elemento nuevo, como un nuevo gusto en el mercado, la aparición de nuevas enfermedades, o bien de condiciones ambientales adversas, como podrá ser la salinización de los suelos.

En esta situación es deseable incorporar a la variedad comercial los genes que permitan superar esta deficiencia específica, a partir de otro genotipo, pero manteniendo al máximo el fondo genético de la variedad.

Al genotipo en el que deseamos introducir el nuevo carácter se le denomina recurrente, y al genotipo fuente de la variación y a partir del cual se incorporan nuevos genes en el recurrente se le denomina donante.

Añadir que este método es aplicable tanto a autógamas como a especies alógamas, con algunas matizaciones para el segundo caso y que veremos en su momento.

2-. Factores que condicionan el éxito del programa.

- Número de genes: el método tiene mayor probabilidad de éxito y mayor facilidad de ejecución, cuanto menor sea el número de genes que controlan el carácter.
- Heredabilidad: Cuanto más elevada mejor.
- Facilidad de reconocimiento por parte del mejorador. Este aspecto es más importante incluso que el número de genes y la heredabilidad.
- Resulta más sencillo la incorporación de caracteres dominantes que si estos son recesivos.
- Expresividad elevada: Es importante que se de en el genitor donante, ya que siempre se pierde algo de intensidad al incorporarse a un fondo genético distinto.
- Posibles ligamientos negativos en el genitor donante. Pero, aún en este caso, debido a los distintos ciclos de retrocruzamiento, es factible que se presente la recombinación y podamos seleccionar el genotipo buscado. En cierto sentido es más sencillo la aparición de los individuos recombinantes con este programa, que con aquellos en los que solo se practican autofecundaciones.
- Si podemos elegir, escogeremos como donante la variedad que se parezca más a la comercial, sobra decir que así acortaremos la duración de nuestro programa de mejora.

3-. Introducción de un gen dominante.

Vamos a suponer el caso más simple en el que deseamos introducir un carácter controlado por un gen dominante, en una variedad comercial (R) de fondo genético G, a partir de una fuente de variación (V) de fondo genético G'. El esquema del proceso lo podeís seguir en la figura 1.

El genotipo buscado será **G AA**. Siempre el genitor recurrente será el parental femenino y el donante el masculino.

El material de partida será **G aa x G' AA**. Obtendremos una **F1 = 50% G Aa**.

A continuación retrocruzaremos dicha F1, con el genitor recurrente de tal manera que el resultado será: **BC1= 75% G (50% Aa + 50% aa)**.

Las plantas que muestren el fenotipo recesivo aa se eliminan. Al retrocruzar vamos forzando la eliminación de los genes del parental donante y recuperando los genes de la variedad comercial. Las plantas de **fenotipo A**, se vuelven a retrocruzar con el genitor recurrente para obtener la segunda generación de retrocruzamiento. El ciclo se repite entre dos y cuatro veces. Dependerá de las similitudes o diferencias existentes entre el material de partida. Nunca más de cinco, ya que como ilustra la figura 2, la incorporación del genoma parental es mínima a partir de la BC4.

Figura 1. Esquema para la introducción de un gen dominante por retrocruzamiento.

Figura 2. Incorporación sucesiva de genoma parental recurrente a lo largo de un proceso de retrocruzamientos sucesivos.

Como resultado de toda la serie de retrocruzamientos, obtendremos al final plantas que serán de fenotipo

similar al parental donante para el carácter que queríamos transferir, pero de genotipo heterocigoto, y similares al parental recurrente para el resto de los caracteres.

A partir de estas plantas se obtiene una generación de autofecundación. Estas plantas al ser de genotipo Aa segregarán: (25% AA, 50% Aa y 25% aa).

De los descendientes de la autofecundación se eliminan los que no presentan el carácter buscado y se hace un cruzamiento prueba, por el genitor recurrente, que nos permita conocer que individuos son los homocigotos, que serán las que den origen a descendencias que no produzcan segregación.

Con las descendencias de los individuos homocigotos se realizan a continuación los ensayos comparativos con el testigo, que obviamente será la variedad comercial que ha actuado como genitor recurrente.

También durante la marcha del programa podemos eliminar aquellas plantas que difieren más de la variedad comercial, con esto se consigue acelerar un poco el programa.

El tamaño poblacional con el que hemos de trabajar dependerá de la estructura de las poblaciones. En el caso de algamas con gran variabilidad intrapoblacional, será necesario un número mucho más elevado que si se trata de una línea pura en autógamias, donde bastarán unas pocas plantas.

4-. Introducción de un gen recesivo.

El manejo de los materiales en un programa de mejora para introducir un gen recesivo en una variedad comercial es diferente y algo más complicado que el caso anterior.

El programa se inicia como en el caso anterior, pero al llegar a **BC1= 75% G (50% Aa + 50% aa)** no podemos seleccionar en contra de los individuos de fenotipo dominante ya que serán idénticos Aa, que es el fenotipo que porta el alelo **a**, como AA.

La forma de afrontar el programa sería mediante el retrocruzamiento seguido de autofecundaciones sucesivas:

Autofecundación de las plantas de la generación BC1, que segregarán en la proporción 75% G (50% AA + 50% Aa) = 75% G (12,5 % aa + 25% Aa + 62,5% AA).

Solamente el 12,5% de las plantas mostrará el carácter, con lo cual es necesario aumentar el tamaño poblacional con respecto al caso anterior. Tras seleccionar las plantas de genotipo aa, obtenemos la segunda generación de retrocruzamiento: **BC3= 93% % G (50% AA + 50% Aa)**.

El proceso de retrocruzamiento-autofecundación puede repetirse, siendo más o menos largo, en función de las diferencias genéticas entre el donante y el recurrente. En el momento en que decidamos no realizar más ciclos, seleccionamos después de la última autofecundación, aquellas plantas que presenten el fenotipo aa.

El porcentaje oscilará en función de si partimos de una última población Aa o de una en la que estén presentes AA y Aa. En el primer caso obtendremos un 25% de las plantas aa y en el segundo un 12,5%.

A continuación se realizan los ensayos comparativos igual que en el caso anterior.

5-. Mejora escalonada.

El método de retrocruzamiento puede emplearse para introducir de forma sucesiva, distintos caracteres, en una variedad de interés agronómico.

El ejemplo más típico de este tipo de mejora, es la introducción sucesiva de resistencias a las distintas razas de un patógeno que van surgiendo en la dinámica evolutiva de la relación huésped patógeno.

Otro procedimiento que puede utilizarse para mejorar una variedad en dos o más caracteres, es transferir los genes necesarios simultáneamente en el mismo programa.

Este procedimiento tiene ciertas desventajas. En primer lugar se precisan poblaciones más grandes para transferir dos genes juntos que si se hace de forma independiente. Además, la experiencia ha demostrado, que no siempre se pueden dar las condiciones idóneas que permitan la expresión correcta de los distintos genes, de forma que muchas veces se demora la introducción de los otros genes en favor de uno sólo.

Así pues, si bien el método de mejora escalonada podrá tener el inconveniente de una mayor lentitud, ofrece una mayor seguridad en la obtención de resultados que la transferencia simultánea de distintos caracteres.

TEMA 15

SELECCION MASAL EN ALOGAMAS

1-. Introducción y esquema del proceso

Antes de comenzar este capítulo, es bueno que recuerdes la estructura genética de las plantas alógamas y sus particularidades. En especial que en este caso la elección de la mejor planta, no siempre dará la mejor descendencia, y además la posible existencia de depresión por consanguinidad que impide la reducción drástica de los tamaños poblacionales, y por ello, a diferencia de lo que sucedía con autógamas, no tiene ningún sentido la selección individual, y sólo en algunos casos, como veremos en este tema, la selección masal.

Cuando en una población de plantas alógamas existe variabilidad para uno o varios caracteres de interés, la forma más sencilla de mejorarla es mediante la selección masal, autorizando sólo la reproducción de aquellos individuos cuya expresión genotípica sea más interesante y rechazando el resto. La semilla de las plantas seleccionadas se mezcla formándose así la generación siguiente (figura 1).

Después de varias generaciones sucesivas en las que se aplica esta selección, puede lograrse un aumento de la frecuencia de genes favorables, desplazando la media del carácter en cuestión hacia valores agronómicamente superiores.

A lo largo del proceso de selección y, de forma simultánea, puede ser de interés la multiplicación de la semilla obtenida en cada generación, con objeto de realizar ensayos que permitan evaluar la mejora conseguida, o incluso para obtener en cada generación la semilla comercial.

La selección masal en alógamas ha sido sin duda el primer método de mejora utilizado, llevándose a cabo, de forma inconsciente desde la revolución neolítica. Es lógico pensar que los agricultores de todos los tiempos han escogido de sus campos las plantas de mayor interés agronómico, para obtener de ellas la semilla para la siguiente generación del cultivo. El efecto producido por esta selección masal efectuada durante muchas generaciones es muy probable que haya sido mayor que todos los métodos de mejora basados conjuntamente, dando lugar a las variedades que se cultivan actualmente.

2-. Casos en los que ha sido efectiva la selección masal.

La selección masal ha sido efectiva en los casos donde ha sido posible la identificación de los genotipos superiores a partir de los mejores fenotipos, y por tanto, ha sido útil en la obtención de variedades adaptadas a zonas específicas de producción, con unas características ambientales concretas.

Figura 1. Esquema del proceso de selección masal en alógamas.

En maíz, por ejemplo, la selección masal ha permitido la obtención de variedades diferentes según el color del grano, altura de la planta, tamaño de la mazorca, emplazamiento de esta en la caña, fecha de maduración, y contenido en proteína y grasa del grano.

En relación con los dos últimos caracteres son clásicas las experiencias llevadas a cabo en la estación experimental de Illinois. Se partió de una población sin seleccionar, cuyo contenido en aceite variaba entre 3,7 y 6%, y cuyo valor medio era 4,64%. Tras diez generaciones de selección se obtuvo una población en la que el contenido de aceite variaba entre el 6 y el 8,60%, con un valor medio de 7,50% (figura 2).

Otro cultivo que podemos citar como ejemplo es la remolacha azucarera. Las remolachas utilizadas a principios del siglo XIX para la obtención de azúcar, tenían un contenido de sacarosa del orden del 7,5%. Las consecuencias de la selección masal fueron la elevación del nivel de sacarosa hasta el 16,5%. Sin embargo, este ejemplo nos sirve para ilustrar la lentitud del proceso. ya que es cierto que se ha doblado el contenido en sacarosa, pero esa duplicación se ha obtenido en 100 años.

Figura 2. Selección en maíz por elevado contenido de aceite.

Este logro debió obtenerse gracias a que en las poblaciones de remolacha, debía de existir una variabilidad

importante, aunque esta fuera sólo de forma potencial. El logro obtenido, debió de depender por un lado, de unos pocos genes directamente implicados con este carácter, cuyas frecuencias eran bajas, y de otro de combinaciones poligénicas equilibradas que le confirieron adaptación a las condiciones ambientales.

La intensidad de selección realizada y los tamaños poblacionales utilizados en la misma, debieron de ser suficientemente benignos para lograr al mismo tiempo, un aumento de la frecuencia de los genes específicos y la formación de nuevas combinaciones poligénicas que mantuvieran el vigor, productividad y adaptación.

La adaptación de las alfalfas introducidas en los EEUU, a las duras condiciones ambientales de algunas zonas de cultivo, son a la vez, ejemplo de los efectos de la selección masal y de la selección natural, que en este caso han actuado de forma paralela y podríamos decir que equivalente. Efectivamente, las alfalfas originales provenían de zonas de climatología benigna que la que se da en algunas zonas donde hoy se cultiva. A pesar de ello tenían una variabilidad genética potencial alta. La selección natural eliminó los genotipos no adaptados, es decir, los susceptibles a la dureza del clima, favoreciendo a los resistentes. Al igual que como se ha expuesto para el caso de la remolacha azucarera, la intensidad de la selección natural y los tamaños de las poblaciones sobre los que actuó, debieron de ser lo suficientemente benignos como para elevar las frecuencias de unos determinados genes específicos y la formación de nuevas combinaciones poligénicas.

3-. Causas de la ineficacia de la respuesta a la selección en alógamas

1) La respuesta a la selección será tanto más ineficaz, cuanto menor sea la capacidad del mejorador de identificar los mejores genotipos a partir de los mejores fenotipos. En caracteres controlados por muchos genes, como el rendimiento, la selección masal no ha sido efectiva, ya que en su expresión influye mucho el ambiente, y por lo tanto no es suficiente valorar el fenotipo para juzgar al genotipo. Por tanto para que la respuesta a la selección sea eficaz, la heredabilidad ha de ser elevada.

2) Tampoco es suficiente una varianza genética elevada para garantizar un resultado aceptable. En plantas alógamas la respuesta a la selección R , es función directa de la heredabilidad en sentido estricto y de la selección diferencial. Es decir la respuesta a la selección dependerá fundamentalmente del valor de la varianza genética aditiva, cuanto mayor sea esta, mayores logros podremos obtener.

3) La posibilidad de controlar la polinización, también influye directamente sobre este método. Así cuando la evaluación del carácter se pueda realizar de forma previa a la antesis, será posible seleccionar tanto a los padres como a las madres de la generación filial. Entonces la selección será mucho más eficaz, ya que la semilla seleccionada se habrá hecho en función de las buenas características maternas como paternas.

Esto es sencillo cuando se trabaja con resistencias a enfermedades, que permiten la evaluación temprana, en estados de dos hojas, pero imposible para otros muchos caracteres como por ejemplo el rendimiento. Existe la posibilidad de solventar este aspecto si se dispone de algún posible marcador.

Si esto no es posible, la selección es mucho más ineficaz, debe probarse la descendencia de las plantas seleccionadas y se alarga considerablemente el programa de mejora.

4) El efecto de la consanguinidad incide también en el éxito o en el fracaso absoluto de este método. La respuesta a la selección (R) podía aumentarse incrementando la presión de selección. Pero una presión de selección muy elevada disminuye demasiado el tamaño poblacional y por consiguiente aumenta la consanguinidad. Para contrarestar este efecto, hay que trabajar con poblaciones de partida muy grandes, con las dificultades que implica su manejo, o bien aplicar una presión de selección menos estricta, con la consiguiente disminución de la respuesta obtenida.

5) La respuesta a la selección también depende de la frecuencia de los alelos en la población. La mayor respuesta la obtendremos con frecuencias de moderadas a bajas, como ya vimos en el tema 10.

4-. Selección masal con prueba de la descendencia.

Ya hemos visto como la selección masal no es efectiva cuando el mejorador tiene problemas para distinguir los mejores genotipos a partir de los mejores fenotipos. Un método eficaz para diferenciar los genotipos superiores cuando la influencia ambiental es importante, es mediante pruebas de la descendencia. El esquema de este método queda ilustrado en la figura 3.

Figura 3. Selección masal con prueba de la descendencia.

5-. Utilidades actuales

En la actualidad este método sólo se emplea en plantas alógamas en unos pocos casos, ya que como veremos más adelante, existen otros métodos mucho más rápidos y eficaces con este tipo de poblaciones.

1) Se utiliza para la purificación de variedades, limitándose a eliminar aquellas plantas que se desvían negativamente de las características medias de la variedad.

2) En cultivos minoritarios, y poco explotados desde el punto de vista de la mejora. En estos casos es asumible la existencia de una variabilidad genética potencial muy elevada que puede permitir una respuesta importante a la selección, por ejemplo así ha sido el caso del desarrollo de la variedad "movera" de borraja.

TEMA 16

VARIEDADES HIBRIDAS

1-. Depresión consanguínea y heterosis

El aumento de consanguinidad, por ejemplo mediante autofecundaciones, en una población alógama, va asociado a una pérdida de vigor y fecundidad que se conoce como depresión consanguínea. Esta depresión tiene como consecuencia una modificación a veces profunda de muchos caracteres de la planta como son:

- Desarrollo vegetativo (menor biomasa)
- Reducción de la tasa de crecimiento
- Descenso importante de la producción etc.

En ocasiones, además, pueden existir grandes dificultades para conservar el genotipo; la aptitud reproductiva puede disminuir hasta el punto de no poderse mantener una línea.

Aparte de estas consecuencias a nivel externo, la población también manifiesta una variación en su estructura. En las primeras generaciones de autofecundación se pierden muchas líneas potenciales, al aparecer un gran número de tipos letales y subletales. Se produce una diferenciación rápida entre líneas al aumentar la homocigosis, y se pierde variabilidad.

El vigor híbrido, es la situación inversa. Se produce después del cruzamiento de líneas consanguíneas. Este vigor no tiene que existir para todos los caracteres, generalmente, se muestra para aquellos relacionados con la adaptación o productividad.

Desde un punto de vista biométrico, se dice que existe heterosis cuando la población híbrida, muestra más acusado el carácter que sus parentales. La heterosis se mostrará cuando el valor medio del híbrido sea superior al parental de respuesta más elevada.

2- Causas de la heterosis

Existen dos hipótesis para explicar el fundamento genético de la heterosis.

- . Hipótesis de la dominancia:

Según esta hipótesis los caracteres heteróticos deben tener un control poligénico y se debe de dar dominancia total o parcial hacia el parental de mayor valor.

Consideremos un caso de efectos aditivos para un carácter controlado por cuatro genes, donde los alelos dominantes (mayúsculas) aportan al carácter un valor de 10 unidades, mientras que los recesivos (minúscula) aportan dos unidades. Es decir, esta hipótesis, afirma que el híbrido es mejor como consecuencia de la acción aditiva de los genes con mayores efectos en el resultado final, por parte de los alelos dominantes.

Parentales AABBccdd x aabbCCDD

Valor 24 24

F1 AaBbCcDd

Valor 40

Como puedes observar, la respuesta de los cruces va a depender del genotipo de las líneas parentales. Según la combinación de genes dominantes y recesivos que reciba el híbrido, será mejor o peor que la variedad original.

–. Hipótesis de la superdominancia:

Esta hipótesis sostiene que siempre es superior la combinación heterocigótica, que cualquiera de las combinaciones homocigotas, ya sean dominantes o recesivas.

Esta hipótesis ha sido demostrada en muchos casos, ejemplos son la anemia falciforme en humanos. En las plantas también ha sido demostrado en numerosas experiencias con cebada. También existen algunas evidencias a nivel molecular que apoyan esta hipótesis. Así se ha observado que los extractos mitocondriales cultivados "in vitro" presentan una mayor tasa de actividad si provienen de individuos heterocigotos.

Además esta actividad es similar a la que presenta una mezcla alícuota de extractos procedentes de las dos líneas homocigotas (dominante y recesiva).

–. Implicaciones para la mejora:

El hecho de que la hipótesis explicativa de la heterosis sea un modelo u otro tiene fuertes implicaciones en la mejora.

Un modelo basado en la superdominancia, implica que para obtener el genotipo heterótico, el mejorador tendría que construir el híbrido heterocigótico puro, ya que este sería de por sí el genotipo superior.

Sin embargo, un modelo basado en la dominancia, implica que el mejorador no necesariamente debe obtener el híbrido, sino que una línea pura homocigota para todos los alelos dominantes, constituirá un genotipo tanto o más vigoroso que el genotipo heterocigoto.

Dominancia parcial $AABBCCDD > AaBbCcDd$

Dominancia completa $AABBCCDD = AaBbCcDd$

Si fuera cierta esta hipótesis tendría la ventaja, de que la línea se puede autoperpetuar y se resolverían los problemas asociados a la producción de semilla híbrida.

Esta segunda teoría ha sido demostrada en autógamas, si bien posee problemas en su ejecución derivadas de la dificultades de concentrar todos los alelos favorables en un sólo genotipo, sin arrastrar en el proceso aquellos alelos detrimentales que pueden estar ligados a los favorables. Existe la posibilidad de su separación mediante los procesos de recombinación, pero en función de la distancia puede ser un proceso muy lento. Además existen condicionantes de políticas empresariales, que no favorecen precisamente este tipo de programas.

En especies alógamas existen algunas evidencias indirectas, fundamentalmente en maíz. En este cultivo las selecciones actuales han llevado a líneas puras mejores que las existentes hace 15 años. Al mismo tiempo la

mayoría de los híbridos comerciales proceden en la actualidad de unas pocas líneas puras con excelente capacidad de combinación.

Una explicación sencilla a este fenómeno, avalaría la hipótesis de la dominancia. Las líneas actuales, habrían acumulado mediante recombinación genes dominantes frente a las antiguas. Es decir se habría pasado de modelo AABBBccdd a los actuales AABBBCCdd. Este avance hacia AABBBCCDDEEFF...es lento debido a la fuerte carga de genes detrimentales presentes en las poblaciones de alógamias. Por ello la obtención de genotipos homocigotos produce una pérdida de vigor, al avanzar hacia la homocigosis como consecuencia de la manifestación de los alelos recesivos desfavorables. Es decir junto a los genes dominantes superiores, se mantendrán otros genes detrimentales ligados que impiden que se alcance el valor agronómico real.

Sin embargo al cruzar dos líneas de distinto origen, con distintos genes detrimentales, los híbridos son superiores. De esta forma la posibilidad de obtener genotipos superiores homocigotos en alógamias es menor que en autógamias.

3-. Ventajas de las variedades híbridas

La existencia de heterosis se ha utilizado como justificación técnica para la presencia de variedades híbridas. La primera ventaja sería la facilidad de obtención. Es más fácil obtener una variedad híbrida heterótica que una homocigótica por las razones antes citadas.

En este punto hay que distinguir entre alógamias y autógamias. Si bien en ambas es costoso obtener el individuo homocigoto superior, los híbridos son especialmente ventajosos en alógamias, ya que debido a la existencia de un mayor número de genes detrimentales la probabilidad de encontrar la combinación homocigota deseada es menor. Además cuanto mayor sea el número de genes detrimentales, mayor será el tamaño de la población necesaria.

Otra razón de tipo técnico es el manejo de las resistencias a enfermedades. Hay genes que confieren resistencia a algún patógeno y en muchos casos son genes dominantes de modo que en heterocigosis el material es resistente. Para introducir estos genes se suelen efectuar programas de retrocruzamiento que suelen arrastrar un fondo genético no deseable, junto con los genes de resistencia introducidos.

El cruce de esta línea con una agronómica superior puede disminuir los efectos de estos genes desfavorables y aprovechar la resistencia incorporada por el gen dominante.

En relación con este fenómeno es más aconsejable la complementación de las resistencias, es decir, no introducir todas las resistencias en una línea, sino repartirlas entre los dos parentales.

Esta complementación nos permite obtener híbridos con un gran número de resistencias. Así en la actualidad en algún híbrido comercial se han llegado a incorporar hasta doce resistencias distintas.

Otra de las ventajas de tipo técnico es la mayor homeostasis de los híbridos. La homeostasis genética confiere una mayor insensibilidad a las condiciones ambientales. Esta superioridad se manifiesta más en los híbridos de alógamias ya que las autógamias han evolucionado de otra manera, eliminando los genes detrimentales y alcanzando un buen equilibrio homocigótico.

Los híbridos también presentan una ventaja adicional frente a las variedades de polinización abierta, aunque no frente a las líneas puras, su uniformidad.

Por último, existen ventajas de naturaleza comercial. En muchos casos aún no estando justificado el empleo de este tipo de variedades, ya que las tradicionales pueden ser tanto o más rentables que los híbridos, se emplean variedades híbridas ya que estas permiten un mayor control por parte de la casa productora.

4- Tipos de Híbridos

El híbrido simple, es el que se obtiene cruzando dos líneas puras. Se suele utilizar como genitor hembra a la línea más productiva, y si ambos tienen las mismas características, se utiliza como genitor masculino al mayor productor de polen. El híbrido simple, tiene como gran ventaja su uniformidad, pero esta uniformidad es una desventaja cuando se requiere plasticidad o adaptabilidad a condiciones ambientales fluctuantes. También presenta una cierta desventaja el alto coste de producción de su semilla. Sin embargo la mejora también ha avanzado en este aspecto, así en maíz ya existen líneas altamente productivas por sí mismas. Es el mejor tipo para aquellos caracteres que muestran un elevado grado de heterosis.

El híbrido línea por variedad: puede ser el primer paso antes de llegar a la obtención de híbridos entre líneas bien adaptadas a una región. Se obtiene con una línea pura que hace de genitor masculino y como genitor femenino se emplea una variedad de polinización libre, bien adaptada a la región. Va a existir una cierta heterogeneidad en el híbrido, pero este será superior a la variedad de polinización abierta.

El híbrido doble: se obtiene del cruzamiento entre dos híbridos simples, entrando por tanto en su composición cuatro líneas puras diferentes. Sus principales ventajas son: a) el menor coste de su semilla, ya que se utiliza como genitor femenino un híbrido simple que tendrá más productividad que una línea pura y lo mismo sucede con el parental masculino, que será un buen productor de polen. b) Presentará mayor plasticidad que un híbrido simple. Sin embargo presentará una menor uniformidad.

El híbrido de tres vías: Se obtiene del cruzamiento entre un híbrido simple, que hace de genitor femenino y una línea pura, buena productora de polen que hace de genitor masculino. El coste de la semilla es menor que la del híbrido simple, presenta también mayor plasticidad que este, y menor variabilidad que el híbrido doble. Este ha sido muy utilizado en la práctica.

Desde que los híbridos de maíz, en 1921, empiezan a introducirse en el mercado, en pocos años ha aumentado exageradamente la superficie de variedades híbridas cultivada. Este procedimiento se ha ido extendiendo también a otros cultivos. Se emplea tanto en alógamas como en autógamias siempre que la especie pueda absorber el elevado coste de producción de este tipo de semilla. Existen por ejemplo, híbridos de cebada, altamente productivos, pero lógicamente nada rentables para su explotación comercial.

5-. Fases en la obtención de híbridos.

El objetivo final de la mejora para la obtención de variedades híbridas, es obtener híbridos superiores a la población original de polinización abierta, en donde por supuesto hay heterogeneidad genética. Las mejores poblaciones para acometer este tipo de programas, son las de áreas donde su cultivo es marginal.

Si se toma al azar en una población alógama un cierto número de plantas, se obtienen por autofecundación las correspondientes líneas consanguíneas y se cruzan entre ellas al azar, los resultados obtenidos no supondrán ningún avance sobre la media de la población inicial, puesto que se ha vuelto a reconstruir la primitiva estructura genética de la población original.

Por tanto para que el proceso sea eficaz, se habrán de seguir los siguientes pasos:

- 1) Elección de la población de polinización abierta. Selección dentro de ella de las plantas individuales que deberemos autofecundar.
- 2) Obtención y mejora de las líneas puras obtenidas por autofecundación de las plantas anteriores.
- 3) Elección e hibridación de las líneas puras que den las mejores combinaciones híbridas.

Como consecuencia de este proceso no se puede obtener un genotipo que, teóricamente al menos, no estuviera presente en la población original, pero si un genotipo mas favorable.

6-. Valoración de las líneas puras. Aptitud combinatoria.

Una vez que hemos obtenido las líneas puras, es necesario conocer cuales serán adecuadas para la obtención de una variedad híbrida. Es decir interesa encontrar la combinación que de lugar al mejor híbrido.

Por lo general al cruzar dos líneas puras elegidas al azar, el híbrido muestra un mayor vigor que sus genitores, pero casi nunca superior si se compara con la variedad de polinización abierta original.

Si escogemos dos líneas puras poco emparentadas, es decir que procedan incluso de dos variedades distintas de polinización abierta, la situación suele cambiar y normalmente el híbrido es superior a las dos variedades de las que se deriva.

Para conocer las mejores combinaciones, Davis, en 1927, hizo una sugerencia que posteriormente ha sido aceptada como la solución más sencilla y práctica. Davis, propuso la utilización de los "top crosses" línea pura por variedad para probar la aptitud combinatoria general de las líneas puras.

Para ello se siembra una variedad de amplia base genética y se cruza con las líneas puras que queramos evaluar. La descendencia recogida de la línea pura será una familia de medios hermanos por parte de madre. Se siembra una parcela con esta semilla y se valora en su conjunto. La diferencia entre el valor de esta descendencia y el valor medio de la variedad de polinización abierta, será una estimación de la aptitud combinatoria general de esta línea. A este tipo de cruzamientos se le denomina "top cross".

Si el cruzamiento lo realizamos entre dos líneas puras, nos servirá para escoger a las de mejor comportamiento combinado. En este segundo paso estamos seleccionando por aptitud combinatoria específica.

A nivel práctico, se suele estimar primero la aptitud combinatoria general, y en un segundo paso se prueban entre si todas las líneas que presentaban buena aptitud combinatoria general, realizando todos los cruzamientos posibles entre ellas y en los dos sentidos, para seleccionar después las mejores combinaciones híbridas.

7-. Dificultades en la obtención de líneas puras. Autoincompatibilidad

El procedimiento habitual, es el que comprende la autofecundación, o la realización de cruzamientos lo más consanguíneos posible. Existen otros procedimientos más biotecnológicos que estudiaremos más adelante, como son la obtención de haplodiploides, mediante técnicas de cultivo de tejidos.

El proceso tradicional queda ilustrado en la figura 1. La ventaja de este método frente a los biotecnológicos, es que se puede introducir de forma paralela un "top cross", que utilizaremos como criterio de selección durante el mismo proceso de obtención. Sin embargo, existen factores, como la existencia de autoincompatibilidad, que si bien serán una ventaja posterior importante en la producción de semilla híbrida, son un claro inconveniente para la producción de las líneas puras por los métodos tradicionales.

Figura 1. Obtención de líneas puras por autofecundación.

Existen diferentes estrategias para solventar los problemas derivados de la existencia de autoincompatibilidad:

- 1) En algunas solanaceas la irradiación de las células madres del polen, restablece la autofertilidad.
- 2) Polinizar el pistilo, unos días antes de la antesis. ha dado resultados en brasicas. También en otras especies de brásicas ha dado resultado la operación contraria, es decir la polinización retrasada.
- 3) Tratamientos térmicos: exponiendo los pistilos a temperaturas de 60 grados. En tomate, trifolium y brásicas.
- 4) Técnicas quirúrgicas: Corte del estigma a diferentes niveles, incluso llegando a depositar el polen en la misma cavidad ovárica.

8-. Mejora de las líneas puras.

En muchas ocasiones se procede antes de la producción de variedades híbridas, a la mejora de las líneas puras que van a actuar como genitores de híbridos. Los métodos aplicables, son similares a los de mejora de autógamias. Los objetivos de mejora para estas líneas puras suelen ser:

- 1) Aumentar la productividad de las líneas para facilitar la producción de semilla híbrida.
- 2) Introducción de resistencias específicas, a enfermedades y plagas.
- 3) Aumentar la aptitud combinatoria de las líneas, para mejorar su híbrido.

9-. Producción comercial. Androesterilidad e hibridación.

La producción de híbridos, de forma que sea económicamente rentable, requiere a ser posible la existencia de técnicas que eliminen la necesidad de realizar la emasculación manual. Existen para ello diferentes sustancias gametocidas químicas, el cuadro 1. ilustra una serie de gametocidas químicos, con indicación de los cultivos en los que han sido empleados.

Cuadro 1. Algunos ejemplos de sustancias gametocidas con indicación del cultivo donde han sido utilizadas.

En los casos en que se ha encontrado androesterilidad genética, es importante para ser utilizada con éxito, que sea dependiente de alguna condición externa, ya que es necesario también autoperpetuar la línea pura. En el video que ilustra la obtención de híbridos en arroz, podéis observar como podría ser el gen de androesterilidad ideal Además es necesario poder sincronizar la floración entre los dos genitores.

En el caso de que la polinización y la emasculación haya de ser manual, es también necesario poner a punto la metodología para cada cultivo. En este caso sólo unos pocos cultivos son candidatos a la obtención de este tipo de variedades. Es decir podría ser económicamente rentable en los casos en los que se de un elevado tamaño de sus flores y/o la alta producción de semilla por fruto, o bien en especies donde exista un alto valor unitario del cultivo. Incluso en estos casos la producción de materiales híbridos, sólo es rentable si se realiza en países donde el coste de la mano de obra no sea excesivamente elevado.

TEMA 17

VARIEDADES SINTÉTICAS

1-. Introducción

Las variedades sintéticas, comparten con la selección recurrente y las variedades híbridas, el objeto básico de aprovechar la heterosis en especies alógamas. Pero frente a las variedades híbridas, las variedades sintéticas

están pensadas para evitar algunos inconvenientes importantes que acompañan al proceso de obtención de las primeras.

En muchas especies alógamas es difícil completar todo el proceso de obtención de híbridos F1. En unos casos la dificultad se encuentra en la anatomía floral (pequeño tamaño de los órganos sexuales, flores hermafroditas) que hacen difícil la castración, como en las gramíneas forrajeras. En otros la existencia de alelos de autoincompatibilidad facilitan la producción del híbrido pero no la obtención de líneas puras homogéneas.

En otros casos nos encontramos con tasas reproductivas demasiado bajas para que la obtención del híbrido sea económicamente rentable. En estas especies una alternativa a los híbridos lo constituyen las variedades sintéticas. Especies como gramíneas y leguminosas forrajeras y ciertas especies forestales para las que las generaciones son muy largas serían candidatas a este método.

Una variedad sintética puede definirse como una generación determinada (n) de una población artificial resultante de una o varias multiplicaciones libres, entre un cierto número de estructuras parentales (K), las cuales se pueden reproducir de manera estable y que han sido seleccionadas por su aptitud combinatoria general.

En la expresión multiplicación libre, se quiere indicar que todos los cruzamientos entre las K estructuras parentales han de ser igualmente probables.

Una estructura parental puede ser una línea pura, un híbrido simple o doble, un clon, una población procedente de selección masal o selección recurrente etc. La única restricción es que cuando sea reproducida mantenga sus características.

El término variedad sintética se utiliza, para designar una variedad que se mantiene por semilla de polinización libre, después de su síntesis por hibridación de todas las combinaciones posibles entre un número de genotipos previamente seleccionados por su aptitud combinatoria general.

Esta selección por aptitud combinatoria general, es la que diferencia principalmente a una variedad sintética de una variedad obtenida por selección masal. Por otra parte es similar a la obtenida por selección recurrente pero la diferencia estriba en que una variedad sintética está pensada para su utilización comercial directa.

Las características que ha de cumplir una variedad sintética son:

- 1) Expresión del vigor híbrido.
- 2) Alcanzar un cierto nivel de homogeneidad en la población.
- 3) Fijación de características fisiológicas, agronómicas etc.
- 4) Conseguir una estabilidad de la variedad durante los diferentes años de su cultivo y comercialización.

Su nomenclatura es $k \text{ syn } n$, donde K es el número de estructuras parentales y n el número de generación de la variedad sintética. La primera generación será $K \text{ syn } 1$. La generación parental es $K \text{ syn } 0$.

No existen normas teóricas bien definidas a la hora de construir una variedad sintética, pero se podrían dar las siguientes recomendaciones:

- 1) La consanguinidad de los parentales debe limitarse al máximo.
- 2) El número de padres debe limitarse todo lo posible.

3) Si se parte de posibles estructuras parentales de orígenes diversos, seleccionar los padres que muestren mayor heterosis y el mejor comportamiento en régimen de consanguinidad.

El comportamiento de la K syn 1 se predice a partir de los ensayos previos de aptitud combinatoria realizados con las estructuras parentales. Pero como una de las ventajas, de las variedades sintéticas es la posibilidad de cultivar generaciones más avanzadas desde la original K syn 1 hasta K syn 4, es necesario predecir el comportamiento de estas generaciones. El problema de predecir dicho comportamiento no es sencillo.

En teoría y en ausencia de fuerzas microevolutivas, epistasia, y con panmixia (apareamiento al azar) el valor de la K syn 1 representa el equilibrio de la ley de Hardy –Weimberg, y por tanto las generaciones siguientes deberían tener un comportamiento análogo, sin que hubiera disminución de vigor, rendimiento ni pérdida de otros caracteres de interés.

Sin embargo estos requisitos no suelen cumplirse en la realidad, si hay interacciones epistáticas, selección gamética etc. el equilibrio se alcanza más lentamente y por tanto después de varias generaciones la evolución de una variedad sintética es difícilmente previsible.

Sin embargo, en experiencias reales realizadas con variedades sintéticas de maíz, obtenidas a partir de líneas puras, se puso de manifiesto que los rendimientos de las generaciones más avanzadas, fueron similares a la K syn 1.

Cuando se trata de cultivos forrajeros cuyas VS, se han obtenido a base de clones, la experiencia ha demostrado que la mayor productividad corresponde a la K syn 1, disminuyendo en la K syn 2 para volver a recuperarse a partir de la K syn 3.

2-. Obtención

El esquema del proceso se ilustra en la figura 1. El procedimiento más utilizado es realizar un plan de policruzamiento, que nos permita estimar la aptitud combinatoria de las posibles estructuras parentales.

Como consecuencia de esta estimación se eligen las estructuras parentales que formaran la variedad sintética (K syn 0), La semilla que se produce después de dejar polinizar libremente la K syn 0 , constituye la semilla comercial.

Figura 1. Esquema ilustrativo de la obtención de una variedad sintética.

3-. Consideraciones prácticas para la obtención de variedades sintéticas

1) Las estructuras parentales han de ser estables.

2) Las generaciones comerciales han de ser estables. La legislación de todos los países desarrollados sólo permite la inclusión en el registro de variedades, a aquellas en las que se puede demostrar su estabilidad. Estas dos exigencias básicas conllevan la necesidad de controles muy rigurosos durante el proceso de obtención, no siempre es fácil de conseguir.

Con respecto a la estabilidad de las estructuras parentales hay que tener en cuenta:

1) La estabilidad de las estructuras parentales, puede mantenerse sin grandes problemas cuando se trata de líneas puras, o cuando se trata de clones que se reproducen de forma vegetativa.

2) Cuando existan problemas a este respecto una forma de evitarlos es conservar grandes cantidades de k syn 1, en condiciones de larga duración y utilizar cada año una parte de esta semilla para obtener la que se vaya a comercializar.

La estabilidad de las generaciones comerciales se puede conseguir:

1) Utilizando genotipos parentales homogéneos en fecha de floración, resistencias a agentes bióticos y abióticos y con vigor comparable.

2) Conseguir la estabilidad de las estructuras parentales.

3) Respetar al máximo las distancias de aislamiento para evitar contaminaciones de otros genotipos.

4) Evitar la posibilidad de una polinización diferencial dentro de la parcela de policruzamiento.

5) Controlar la densidad de las diferentes estructuras parentales, estar alerta si se producen bajas.

5) Llevar unas buenas prácticas culturales.

6) definir con precisión el momento de la recogida de las semillas.

4-. Principales utilidades de las variedades sintéticas.

1-. En países con agricultura no desarrollada.

2- Para cultivos en los que no es posible, fundamentalmente debido a los costes de producción, la obtención de semilla híbrida.

3-. Serían especialmente recomendables para el cultivo en ambientes fluctuantes. ¿Serías capaz de explicar esta afirmación?

TEMA 18

SELECCION RECURRENTE

1-. Introducción

El método utilizado para la obtención de variedades híbridas en plantas alógamas comprende la selección de plantas deseables a partir de una población heterocigota, la autofecundación de las descendencias hasta llegar a la homocigosis y la utilización de las mejores líneas para producir híbridos F1 o de otra clase. Los primeros éxitos conseguidos con el maíz se obtuvieron con líneas puras aisladas directamente de variedades de polinización libre. A medida que se desarrollaron más programas para la obtención de híbridos en el maíz, se tubo que dejar la obtención de líneas consanguínea a partir de variedades de polinización libre, debido a la baja frecuencia con que este sistema produce líneas extraordinarias.

Al analizar el sistema clásico, se dedujo que la proporción de líneas puras de gran valor dependía teóricamente de dos factores:

1) De la proporción de genotipos superiores en el material heterocigoto del que se habían aislado las líneas.

2) De la efectividad de la selección en incrementar la frecuencia de los genes o combinaciones de genes superiores durante el proceso de autofecundación. Cuanto mayor sea la frecuencia de las combinaciones de

genes deseables tanto mayor será la posibilidad de encontrar plantas con buenos caracteres agronómicos.

En esta idea iba implícita la hipótesis de que existía un tope en el valor final de una línea pura, dependiente de la planta original de la que se derivaba. La combinación más favorable de genes que se puede aislar de una planta, mediante el sistema clásico de la autofecundación, depende de la efectividad de la selección durante el proceso de autofecundaciones. Si la selección es inefectiva se producirá una fijación de genes al azar. Por otra parte si esta selección es efectiva sería posible aproximarse al tope, determinado por la muestra particular de genes, que porta la planta original. Esto en la práctica tampoco es posible, debido al tamaño limitado de las poblaciones con las que se trabaja, que limitan las posibilidades de la recombinación para romper los ligamientos no favorables.

Puesto que la autofecundación no parecía ofrecer una buena oportunidad para la selección, se pensó que una forma menos intensa de consanguinidad, podría servir de ayuda. Es decir, en vez de realizar una serie de autofecundaciones seleccionando una planta en cada generación para propagar la línea, con la consiguiente pérdida de genes no recuperables en cada selección. La alternativa sería practicar una forma menos intensa de consanguinidad, donde la propagación de una línea dada, se realizaría después de permitir los entrecruzamientos entre varios individuos seleccionados. De esta forma la probabilidad de producirse pérdidas de genes favorables, por efectos del azar, queda reducida y así mismo, el entrecruzamiento dentro de una línea daría mayores posibilidades para la recombinación consiguiéndose así agrupar un mayor número de genes favorables.

Estas ideas se fueron desarrollando y así entorno a 1940, surgió un nuevo método de mejora denominado selección recurrente. Existen cuatro tipos de selección recurrente, según la forma en las que se identifican las plantas con caracteres favorables: Simple, por aptitud combinatoria general, por aptitud combinatoria específica y selección recurrente recíproca.

2-. Elección de los genitores

La población heterocigótica inicial puede establecerse de varias formas, con la finalidad de poder concentrar los genes favorables. Puede ser una variedad de polinización libre, una variedad sintética, la descendencia de los cruzamientos entre varias líneas seleccionadas, un híbrido doble o sencillo etc. dependiendo del juicio del mejorador para estimar el material que necesita como fuente de genes.

3-. Selección recurrente simple

En la selección recurrente simple, se dividen las plantas en dos grupos, uno que se desechará y otro que se propagará posteriormente, teniendo en cuenta las puntuaciones dadas según el fenotipo de las plantas individuales o de sus descendencias por autofecundación. El procedimiento queda ilustrado en la figura 1. Puesto que en este método no se realizan ensayos comparativos, su efectividad queda reducida a caracteres de alta heredabilidad, que permitan una evaluación visual precisa. Es decir cuando sea fácil identificar a partir de los mejores fenotipos los mejores genotipos. No es apto por tanto para caracteres tipo rendimiento.

Figura 1. Esquema de la selección recurrente simple.

Las poblaciones que resulten de la selección recurrente se pueden utilizar de varias formas para obtener variedades mejoradas. Pueden ser autofecundadas para producir líneas homocigóticas para la producción de variedades híbridas, pueden cruzarse con otras líneas puras, con híbridos simples o con otras poblaciones obtenidas por selección recurrente y también se pueden utilizar como material original para formar variedades sintéticas.

La selección recurrente evita también los problemas derivados de la consanguinidad. Estos pueden ser incluso minimizados en los casos de especies que se vean muy afectadas. La forma de hacerlo consiste en dejar

fecundar al azar la población procedente del entrecruzamiento durante la siguiente generación, antes de volver a seleccionar. Esta estrategia evita dicho problema, tiene el inconveniente de añadir un año a cada ciclo, pero también aumenta las oportunidades de seleccionar genotipos favorables.

La otra estrategia para minimizar los problemas derivados de la consanguinidad incluye el cultivo de las descendencias de los entrecruzamientos de forma separada con la conservación de los datos completos de las ascendencias, con lo que luego se pueden seleccionar las muestras para hacer mínimo el parentesco. En general esto se puede hacer sin una reducción apreciable de la selección diferencial que puede conservarse a expensas de un mayor trabajo que con el primer método.

5-. Selección recurrente por aptitud combinatoria general

Este caso difiere del anterior en que se realizan cruzamientos de ensayo para medir la aptitud combinatoria general. Si se utiliza un "tester" de base genética amplia las variaciones que se observen en el comportamiento de las plantas ensayadas serán debidas a la aptitud combinatoria general. En este método se seleccionan un número determinado de plantas, que llamen la atención del mejorador, de la población original. Se autofecundan y en la siguiente generación se cruzan con el "tester", para escoger a aquellas con buena aptitud combinatoria general. Se cultivan a continuación la semilla de autofecundación proveniente de los individuos seleccionados, se entrecruzan en todas las combinaciones posibles y se reúne la semilla de los entrecruzamientos para establecer la población en la que se practicará después la selección.

5-. Selección recurrente por aptitud combinatoria específica

Este método es exactamente igual que el anterior, salvo que los cruzamientos prueba se hacen con un tester de base genética más reducida (normalmente una línea pura).

6-. Selección recurrente recíproca

Es un procedimiento que sirve para seleccionar tanto por aptitud combinatoria general como por específica.

El esquema del proceso aparece en la figura 2. Se parte de dos poblaciones heterocigotas A y B, que conviene que no estén relacionadas genéticamente. Un número de plantas de la población A se autofecunda y se cruza con una muestra de plantas de la población B. De igual forma se autofecunda una muestra de plantas de B y se cruza con otra muestra de A. La selección posterior se basa en comparaciones experimentales estadísticas, de las descendencias de los cruzamientos de ensayo. Las descendencias de las plantas seleccionadas se entrecruzan y sirven para establecer las nuevas poblaciones A' y B' que sirven de inicio al siguiente ciclo.

Se deben seleccionar suficientes plantas dentro de cada población para mantener la consanguinidad a un nivel adecuado, ya que de otra forma puede quedar reducida la variabilidad sobre la que actúa la selección. Por la misma razón las plantas seleccionadas en una generación no deben proceder sólo de unos pocos entrecruzamientos.

7-. Comparación de los métodos

- 1) Si la dominancia es incompleta, la selección recurrente por aptitud combinatoria general y la recíproca son igual de efectivas y ambas superiores a la específica.
- 2) Si la dominancia es completa, los tres métodos poseen la misma eficacia.
- 3) Si existe superdominancia el método menos adecuado es la selección recurrente por aptitud combinatoria

general, siendo igual de efectivos los otros dos.

Figura 1. Esquema de la selección recurrente recíproca.

TEMA 19

MÉTODOS DE MEJORA PARA ESPECIES DE REPRODUCCIÓN VEGETATIVA Y APOMICTICAS

1-. Introducción:

En este tema, vamos a estudiar las especies que se reproducen asexualmente, o por procesos donde no se ha producido una reproducción sexual normal, ya sea de forma natural, ya sea por intervención del hombre.

Por ello vamos a subdividirla en dos grupos.

- 1) Especies de multiplicación vegetativa, que son aquellas que aún poseyendo órganos sexuales normales y capacidad de reproducirse sexualmente, en la práctica agrícola se reproducen de forma asexual. Ejemplos de estas especies son la mayoría de los frutales.
- 2) Especies apomícticas: incluye tanto a aquellas que se reproducen por semillas formadas sin que intervenga la fecundación "agamospermia", como a especies que presentando esterilidad sexual, determinada genéticamente, se propagan por vía vegetativa.

2. 1-. Especies de multiplicación vegetativa

En general, su estructura genética es altamente heterocigota, la explicación es sencilla, ya que la heterocigosis suele ir asociada a heterosis, esto habrá influido en los agricultores y mejoradores de cualquier época a seleccionar estos individuos y propagarlos.

La estructura genética de estas poblaciones, simplificando, podría dividirse en dos tipos:

- a) Monoclonal, y altamente heterocigótica. Es decir, todos los individuos de la población poseen el mismo genotipo, presumiblemente heterocigótico. En este caso la variabilidad observable no tiene causas genéticas sino exclusivamente ambientales, y será por tanto no heredable.
- b) Policlonal, y altamente heterocigótica. La población estará constituida por una mezcla de varios clones, presumiblemente heterocigóticos. La variabilidad observable en este caso puede tener causas tanto genéticas como ambientales, y por tanto las genéticas son susceptibles de ser aprovechadas mediante la selección.

Además, aunque se reproduzcan de forma vegetativa en la práctica agrícola, muchas conservan la facultad de reproducirse sexualmente, mas aún el producto consumido, es consecuencia de la reproducción sexual. Por ello en este grupo de especies, podemos encontrar según su biología reproductiva: especies autógamas, parcialmente alógamas, y alógamas. Dentro de estas últimas, algunas son autofértiles, y otras pueden presentar

alelos de incompatibilidad.

De hecho en muchas de estas especies, uno de los objetivos de mejora, es la creación de variedades autofértiles, ya que esto independizaría la producción del fruto (pej; en el Almendro) de los requerimientos climáticos necesarios para los insectos polinizadores, o la necesidad de establecer colmenas en las parcelas de producción, y/o variedades polinizadoras con los consiguientes problemas de manejo y rentabilidad que esto implica.

2.2-. Métodos de mejora

De lo dicho de su estructura genética, se desprende que los métodos de mejora podrían enfocarse desde dos puntos de vista:

- a) Practicar la selección aprovechando la variabilidad genética existente.
- b) Inducir nueva variabilidad y seleccionar posteriormente.

2.3-. Selección clonal, y selección clonal sanitaria

El procedimiento tendrá sentido cuando la población de partida, este formada por una mezcla de clones (población policlonal). Muchas poblaciones de árboles frutales, vid, poco seleccionadas están en esta situación.

Sin embargo, aún en el caso de poblaciones monoclonales, pueden aparecer mutaciones espontáneas que son de utilidad, al ser fácilmente aprovechadas mediante la selección.

En este caso, se estudiará la descendencia, mediante el injerto (si fuera un árbol frutal) de la posible variedad mutante sobre un patrón y comparando su comportamiento frente a la variedad normal.

El manejo del programa de mejora, en su primera fase, no difiere de la forma de realizar una selección individual en poblaciones heterogéneas de autógamas. El manejo posterior es, sin embargo, diferente, ya que aquí intervienen las técnicas de propagación vegetativa.

Es recomendable, aunque no se emplea en la práctica, la obtención de variedades policlonales, ya que suelen proporcionar mayor plasticidad en los medios cambiantes. No estamos trabajando con especies anuales, donde si un año se pierde el cultivo, no implica una pérdida el siguiente. La mayoría de los cultivos de reproducción vegetativa, van a establecerse y utilizarse durante un cierto tiempo (años). Además la reposición no produce beneficios inmediatos, ya que la entrada en producción se suele producir al menos 5 años después del establecimiento del material vegetal.

2.4-. Selección clonal sanitaria

Lo ilustraremos con un cultivo de gran importancia en España: la vid. En muchos viñedos españoles, todavía existe variabilidad para muchos caracteres de interés agronómico como, producción, resistencias, precocidad, contenido en sólidos solubles, acidez, característicos que inciden en la vinificación de los caldos, comportamiento frente a stresses edáficos y climáticos etc.

España, es el primer país Europeo, en superficie dedicada al cultivo de la vid, pero ni en producción ni en calidad alcanzamos el liderazgo. Una de las causas de esta situación es la baja calidad del material vegetal. Muchos de los caracteres anteriores, serían posibles de seleccionar, mediante un programa de mejora relativamente sencillo.

Uno de los objetivos más interesantes y necesarios de abordar en nuestras variedades autóctonas, sería el saneamiento del material vegetal, en especial frente a virosis, que como ya sabéis o aprenderéis en el futuro, no existen tratamientos fitosanitarios frente a ellas.

El objetivo de la selección clonal sanitaria, no es obtener una variedad diferente a las actuales, sino su saneamiento a partir de la selección de aquellos individuos sin virus, de una población heterogénea donde convive el material sano y el enfermo.

El proceso de selección en especies leñosas, es más largo que en plantas anuales, por ello quizá despierta menor interés por parte de los mejoradores, ya que los resultados son a más largo plazo, pero en el caso de la vid, es necesario, como en otros muchos cultivos, si no queremos que se pierdan nuestras variedades.

Las fases del proceso, se esquematizan en la figura 1. Podemos distinguir tres fases en su ejecución.

- 1) Preselección individual por características varietales y aparente sanidad.
- 2) Tests para las virosis más importantes de la vid (entrenudo corto, enrollado y jaspeado, para las cuales el material certificado, según la legislación Española ha de estar exento.
- 3) Evaluación taxonómica y agronómica de los clones sanos.

Puede ocurrir que no exista ningún individuo libre de virus en los materiales estudiados. En este caso se podría estudiar el saneamiento de los clones, mediante técnicas de termoterapia o cultivo "in vitro" que serán estudiadas más adelante.

Figura 1. Esquema del proceso de selección sanitaria en vid.

2.5-. Inducción de variabilidad

Haya o no variabilidad en la población de partida, un procedimiento eficaz de mejora, consiste en producir artificialmente una población heterogénea, en la que se pueda practicar posteriormente la selección, eligiendo plantas que serán el punto de partida para nuevos clones.

En las especies de multiplicación vegetativa se puede recurrir para crear variabilidad a tres tipos de procedimientos.

- a) Reproducción sexual
- b) Mutagénesis
- c) Aprovechamiento de la variabilidad somaclonal

La ventaja de estas especies, frente a aquellas de reproducción sexual, es que independientemente del método que se emplea para crear variabilidad, no es necesaria su fijación por los métodos convencionales que hemos estudiado con anterioridad. La principal consecuencia de la reproducción vegetativa, es que en el momento que encontremos el tipo adecuado, automáticamente podremos producir grandes poblaciones clonales. En este

sentido funcionan como las líneas puras de autógamias, es decir cada planta es capaz de reproducirse a si misma con gran precisión.

2.6-. Especies de reproducción por injerto

En este caso los objetivos de mejora, no sólo se limitan a la variedad, sino que también es importante la selección de patrones más adecuados. Entre los principales objetivos de la mejora de patrones, podríamos destacar: adaptabilidad edáfica, climática, mejor anclaje, mejor propagación, ausencia de chupones, espinas etc..

Tampoco hay que olvidar la mejora de la relación patrón-injerto (compatibilidad, fructificación adelantada, inducción o no de vigor sobre la variedad, patrones enanizantes etc).

3-. Especies apomícticas

La apomixis es un fenómeno por el cual las estructuras sexuales, dan lugar a embriones sin que intervenga la fusión de los gametos masculino y femenino. Existen diversos mecanismos de apomixis, de los cuales los más frecuentes en la naturaleza son:

Apogamia: Se produce cuando se fusionan dos células haploides, o bien sinérgidas o bien antípodas. La planta resultante es diploide y se desarrolla con normalidad.

Aposporia: Cuando el embrión se deriva de una célula del saco embrionario, sin reducción cromosómica. El embrión es por tanto diploide.

Diplosporia: Cuando el embrión se desarrolla a partir de la célula madre de la megaspóra, sin reducción cromosómica.

Partenogénesis: El embrión se desarrolla a partir de la ovocélula sin fecundación.

En la figura 1, se muestra un corte longitudinal de un pistilo, que servirá para aclarar las diferentes formas de apomixis.

Figura 1. Corte longitudinal de un pistilo.

Las plantas apomícticas se dividen en dos grupos, obligadas y facultativas. En el primer caso, las progenies son clonales, esto presenta un beneficio para su propagación, pero un inconveniente respecto a las posibilidades de mejora, ya que este mecanismo reduce la variabilidad, y es una traba a la recombinación, que es la que nos permite desarrollar individuos superiores basándonos en la agrupación de muchas características favorables en un sólo genotipo.

Las apomícticas facultativas, pueden alternar descendencias sexuales y asexuales incluso en una misma generación y aunque presentan el inconveniente de controlar su propagación clonal, presentan más posibilidades de mejora, como consecuencia de sus descendencias sexuales.

Para confirmar la presencia de apomixis, es necesario tanto el estudio de las descendencias, como la realización de los estudios citogenéticos pertinentes.

Observando sólo la descendencia, no siempre podemos extraer conclusiones fiables por:

1) Si la descendencia es idéntica a la madre, puede ser apomíctica, pero si la especie fuera autógama y homocigota, no podríamos diferenciar las dos posibilidades.

2) Si la apomixis es facultativa, encontraremos variación en la descendencia, exceptuando el caso de las especies autógamas y las plantas homocigotas. Podríamos sospechar de apomixis si en la descendencia aparecen excesivos individuos idénticos a la madre.

3) Sólo en el caso de una especie alógama, y una planta heterocigótica, si observamos una descendencia clonal, podremos afirmar que es apomítica.

La apomixis es un fenómeno controlado genéticamente, pero no se conocen, en general, los genes que intervienen.

Casi la única especie conocida es el "Buffelgrass", para ella se ha establecido un control digénico donde el gen dominante (B) produce apomixis y es epistático sobre A, de tal forma que los genotipos sexuales son A_B_ aaB_ aabb y los apomíticos A_bb.

3.1-. Métodos de mejora

Análogamente a lo que ocurre en especies de reproducción vegetativa, en las especies apomíticas podemos agrupar los métodos de mejora en dos:

1) Los que aprovechan la variabilidad existente.

2) Los que inducen nueva variabilidad para seleccionar después.

El procedimiento más importante para crear variabilidad es a través de la hibridación. Es posible en apomíticas facultativas, y en algún caso en las obligadas, si se encuentra algún individuo sexual. En caso contrario se puede recurrir a la hibridación interespecífica.

Al igual que sucede con las plantas de reproducción vegetativa, los métodos de mejora están basados en la selección individual.

Ya se trate de Apomixis obligada o facultativa, y cualquiera que sea el procedimiento para crear variabilidad, el objetivo final en estas especies es obtener genotipos apomíticos suficientemente estables, que además presenten características agronómicas de interés.

La importancia de mantener el mecanismo apomítico, es debido a que estas especies se multiplican por semillas, no por sus partes vegetativas como en el caso anterior, y por tanto es la única forma de asegurar una reproducción clonal estable, sin el efecto que causaría la segregación en la estabilidad de la nueva variedad.

ANEJO

PRINCIPALES ESPECIES DE REPRODUCCION VEGETATIVA Y

INDICE

- Introduccion.
- Biologia reproductiva y floral y mejora genetica. P- 23
- Genetica Mendeliana. P – 34
- El medio y la herencia. P- 43
- Importancia de la variabilidad genetica. Analisis de caracteres que muestran variacion continua. P – 46
- Principios de genetica de poblaciones. P – 61
- Dinamica evolutiva de las plantas cultivadas. P- 70
- Distribucion geografica y origen de las plantas cultivadas. P- 80
- Recursos fitogeneticos. P – 87
- Selección individual y selección masal en autogamas. P- 94
- Metodo masal (bulk method). P – 102
- Metodo genealogico. P – 109
- Descendencia de semilla unica (SSD) . P – 113
- Retrocruzamiento. P – 115
- Selección masal en alogamas. P – 121
- Variedades hibridas. P – 127
- Variedades sinteticas. P – 139
- Selección recurrente. P – 145
- Metodos de mejora para especies de reproduccion vegetativa y apomicticas. P – 151
- Mejora para resistencia a enfermedades.