



Universidad Pública
de Navarra
Nafarroako
Unibertsitate Publikoa

MEJORA DE PLANTAS ALÓGAMAS

Prof. Dra. Lucía Ramírez
Catedrática de Producción Vegetal
Genética y Mejora Vegetal

Enero 2006

MEJORA DE PLANTAS ALÓGAMAS

- Poblaciones alógamas y métodos de mejora
- Selección en poblaciones alógamas
 - Efectos de la selección en un locus
 - El punto de partida de la selección en alógamas
 - Métodos de selección en alógamas
 1. Selección masal
 2. Selección de líneas endogámicas y explotación de la heterosis
 3. Selección de componentes de las variedades sintéticas

1. Selección masal

2. Selección de las líneas endogámicas y explotación de la heterosis

2.1 Concepto de línea consanguínea

2.2 Utilización de la heterosis por cruzamiento de líneas consanguíneas

2.3 Obtención de líneas consanguíneas

2.4 Evaluación de líneas consanguíneas

2.4.1. Concepto de aptitud combinatoria. Tipos.

2.4.2. Evaluación de la aptitud combinatoria general.

- Top-cross
- Policruzamiento
- Cruzamiento dialelos

2.5 Mejora de las líneas consanguíneas

2.5.1 Cruzamiento entre líneas, autofecundación y selección

2.5.2 Retrocruzamiento

2.5.3 Mejora convergente

2.5.4 Selección gamética

2.5.5 Selección recurrente

2.5.5.1 Selección recurrente para fenotipo o simple

2.5.5.2 Selección recurrente para a.c. general

2.5.5.3 Selección recurrente para a.c. específica

2.5.5.4 Selección recurrente recíproca

2.6 Híbridos entre líneas consanguíneas

2.6.1 Tipos de híbridos

2.6.1.1 Híbridos simples

2.6.1.2 Híbridos dobles

2.6.1.3 Híbridos tres vías

2.6.2 Utilización de la androesterilidad para la producción de semilla híbrida

2.6.2.1 Androesterilidad. Concepro. Tipos.

2.6.2.2. Utilización de la androesterilidad

2.6.2.2.1 Utilización de la androesterilidad génica

2.6.2.2.2 Utilización de la androesterilidad citoplásmica

2.6.2.2.3 Utilización de la androesterilidad génico-citoplásmica

2.6.2 Evaluación de los híbridos

3. Selección de componentes de las variedades sintéticas

3.1 Concepto de variedad sintética

3.2 Obtención de variedades sintéticas

3.3 Predicción del rendimiento de variedades sintéticas

3.4 Prueba de policruzamiento o poly-cross

3.5 Variedades sintéticas en cultivos forrajeros

MEJORA DE PLANTAS ALOGAMAS

- **Poblaciones Alógamas y Métodos de Mejora**

En genética de poblaciones, se demuestra que en una población panmíctica, en la que la fecundación es al azar, las frecuencias de los genotipos correspondientes a un locus tienden a mantenerse generación tras generación, si no hay superioridad selectiva de ninguno de ellos.

Las poblaciones de plantas alógamas, no obstante, no son poblaciones panmícticas perfectas, en primer lugar porque no son infinitas y en segundo lugar porque la fecundación no es totalmente al azar, las proporciones relativas de autogamia y alogamia varían, con la especie, con el genotipo dentro de la especie y con el medio

ambiente, existiendo además la acción de la selección natural que actúa diferentemente sobre los distintos genotipos.

En el conjunto de las plantas alógamas se reúnen especies vegetales que presentan características distintas. Los métodos de mejora aplicables variarán según estas características. Las plantas alógamas pueden ser: **hermafroditas, monoicas y dioicas**. Monoecia y dioecia, evidentemente favorecen la fecundación cruzada. En algunas plantas la alogamia se asegura por distintos mecanismos como la maduración de estambres y estigmas en distinta época, o los distintos sistemas de incompatibilidad. Dentro de las plantas alógamas, se pueden encontrar desde las que tienen una completa autoesterilidad, hasta las que tienen una perfecta autofertilidad, con gran variabilidad incluso dentro de la misma especie y aún dentro de la misma variedad comercial o población local. Otro factor importante es que algunas plantas alógamas cuando se les somete a autogamia forzada suelen sufrir depresión por consanguinidad, mientras que otras no.

Cuando se trabaja con plantas alógamas en las que se presentan con relativa frecuencia plantas autofértiles y la consanguinidad forzada no lleva consigo una disminución del vigor, entonces **la selección de líneas puras**, llamadas también **consanguíneas u homocigóticas**, puede ser un método para aislar formas en las que los genes favorables que regulan los caracteres de interés en la mejora estén en homocigosis. Cuando la producción de semilla en autofecundación forzada es muy baja o la consanguinidad acarrea drásticas pérdidas de vigor, la selección de líneas puras, sin posterior manejo de las mismas, no es práctica.

Si en una población vegetal la mayoría de las plantas son autoestériles e interfértiles, la obtención de líneas puras, ha de llevarse a cabo mediante cruzamientos entre plantas hermanas, lo que dificulta el proceso. En cambio, cuando en la población se encuentran tanto plantas autofértiles, como autoestériles, como intermedias, se pueden presentar buenas oportunidades para la mejora. Con las plantas autofértiles se pueden obtener líneas puras y con las autoestériles genotipos que combinen bien. Para explotar la **heterosis** lo más eficazmente posible, se seleccionan individuos, líneas o clones que muestran mejor **aptitud combinatoria**, dando lugar a la producción de **variedades híbridas, sintéticas**, etc.

La mejora genética de una población alógama se basa en dos hechos principales:

- la elección de los individuos que han de originar la generación siguiente
- selección y**
- la forma por la cual dichos individuos seleccionados se han de cruzar entre sí para formar la descendencia que constituirá la generación siguiente = **sistemas de reproducción**.

La combinación de las ambas variantes (selección y reproducción) da lugar a los distintos métodos de mejora.

- **Selección en poblaciones alógamas**

Las poblaciones alógamas presentan un alto grado de heterocigosis. Esto ofrece la posibilidad de realizar selección contra los genes desfavorables y aumentar la frecuencia de los favorables, modificando así la media de la población hacia el sentido que interese.

Efectos de la selección sobre un locus

En las poblaciones de plantas alógamas, es frecuente la presencia de factores desfavorables que se mantienen en heterocigosis, tales como genes de esterilidad floral en centeno, letales por deficiencias clorofílicas en maíces y otros. En la mayoría de los casos estos genes se mantienen porque la selección natural favorece a los heterocigotos.

Si tuviéramos un carácter regulado por un solo locus con dos alelos **A** y **a** la eficacia de la selección dependerá del tipo de dominancia entre los alelos y de si se pueden identificar los homocigóticos de los heterocigóticos. Si el genotipo homocigótico **aa** se distingue del **AA** y **Aa**, es obvio que la selección para **aa** y contra **AA** y **Aa** eliminará el gen **A** de la población, en una sola generación, si la eliminación se hace antes de la floración.

Un ejemplo de ésto es el carácter ramificación en girasol. A menudo, en las variedades comerciales, aparecen tipos que tienen varias ramas en la parte superior de la planta, cada una de ellas con un pequeño capítulo. En el girasol no interesan muchos capítulos pequeños por planta, sino uno de gran tamaño. Afortunadamente la ramificación es un carácter debido a un gen dominante **Br**. Por lo tanto:

Br = ramificación
br br = no ramificación.

Por eliminación de los genotipos **BrBr** y **Brbr**, antes de que las plantas abran sus flores, el gen **Br** puede ser eliminado rápida y fácilmente.

Pero no es tan fácil, en el caso de que se desee eliminar el gen recesivo "a" y los genotipos **AA** y **Aa** sean indistinguibles. En este caso, la selección es efectiva si la frecuencia de "a" es alta, pero inefectiva si la frecuencia es baja. Es virtualmente imposible eliminar completamente un alelo recesivo por selección, debido a que a niveles bajos, el alelo está más encubierto por su alelo dominante.

Punto de partida en la selección de alógamas

La selección en alógamas se hace a partir de: una **variedad alógama preexistente** o a partir de una **población artificial**.

Cuando tenemos como punto de partida una variedad preexistente que estará compuesta por distintos genotipos, con un alto grado de heterocigosis, frecuentemente

se realiza una selección masal o una selección recurrente simple, como veremos más adelante.

Muchas veces, será interesante partir de una población artificial, que puede ser:

a) La resultante de la polinización libre entre dos variedades o más, elegidas de tal modo que entre todas completen el conjunto de genes que intentamos reunir en una sola.

b) Una mezcla de híbridos entre plantas de dos o más variedades, elegidas con el mismo criterio.

c) Un híbrido entre 2 únicas plantas de la misma o de distinta variedad.

d) Un híbrido entre 2 líneas puras, híbridos 3 vías, o híbridos dobles.

e) Una variedad sintética

f) Cualquier tipo de cruzamiento realizado para aumentar la variabilidad genética o complementarla.

- **Métodos de selección en alógamas**

La mejora de plantas alógamas se puede realizar, principalmente, por varios métodos:

1- Selección masal

2- Selección de líneas endogámicas y explotación de la heterosis

3- Selección de los componentes de las variedades sintéticas

1. Selección masal

El método más simple de mejora en plantas alógamas es la selección masal. La selección masal consiste en **elegir** los mejores individuos (por sus fenotipos), **recoger** la semilla que ellos producen, **mezclar** esta semilla para formar la generación siguiente y repetir el ciclo de selección y mezcla de semilla sucesivamente. La selección masal puede tener varias formas, pero siempre implica la cosecha de un lote en masa de semillas a partir de algunas plantas seleccionadas.

Evidentemente, lo que se hace es una **selección para gametos femeninos**, puesto que al tomar la semilla producida por la planta seleccionada se está seleccionando la aportación génica femenina, mientras que no se puede seleccionar las plantas que van a actuar como polinizadores. A pesar de ello, se espera un progreso en la selección por acumulación de genes favorables.

La selección masal por el fenotipo es efectiva cuando los caracteres para los que se selecciona son fácilmente observables o medibles; por ejemplo: altura de planta, contenido en aceite o proteína de la semilla. Cuando los caracteres no pueden ser juzgados por el fenotipo individual de las plantas, se realizan ensayos con la

descendencia de las madres seleccionadas, lo cual recibe el nombre de **prueba de progenie (progeny test)**. La descendencia puede obtenerse mediante polinización abierta normal (sin control de los gametos masculinos) o puede hacerse controlando la reproducción. Esto dependerá de si el carácter que estemos teniendo en cuenta puede observarse o medirse antes de la fecundación. Por ejemplo, la altura de la planta se puede medir antes de la fecundación, pero el contenido en proteína de la semilla no. Si la selección se hace antes de la antesis, las plantas se eliminan y se permiten cruces aleatorios sólo entre las elegidas. Si se hace después de la fecundación, las plantas seleccionadas se habrán cruzado, en parte, con las no deseadas.

Los ciclos pueden repetirse sucesivamente, al cabo de cierto tiempo, es conveniente mezclar la semilla procedente de diversas selecciones para evitar la consanguinidad.

Los **inconvenientes** que presenta la selección masal son:

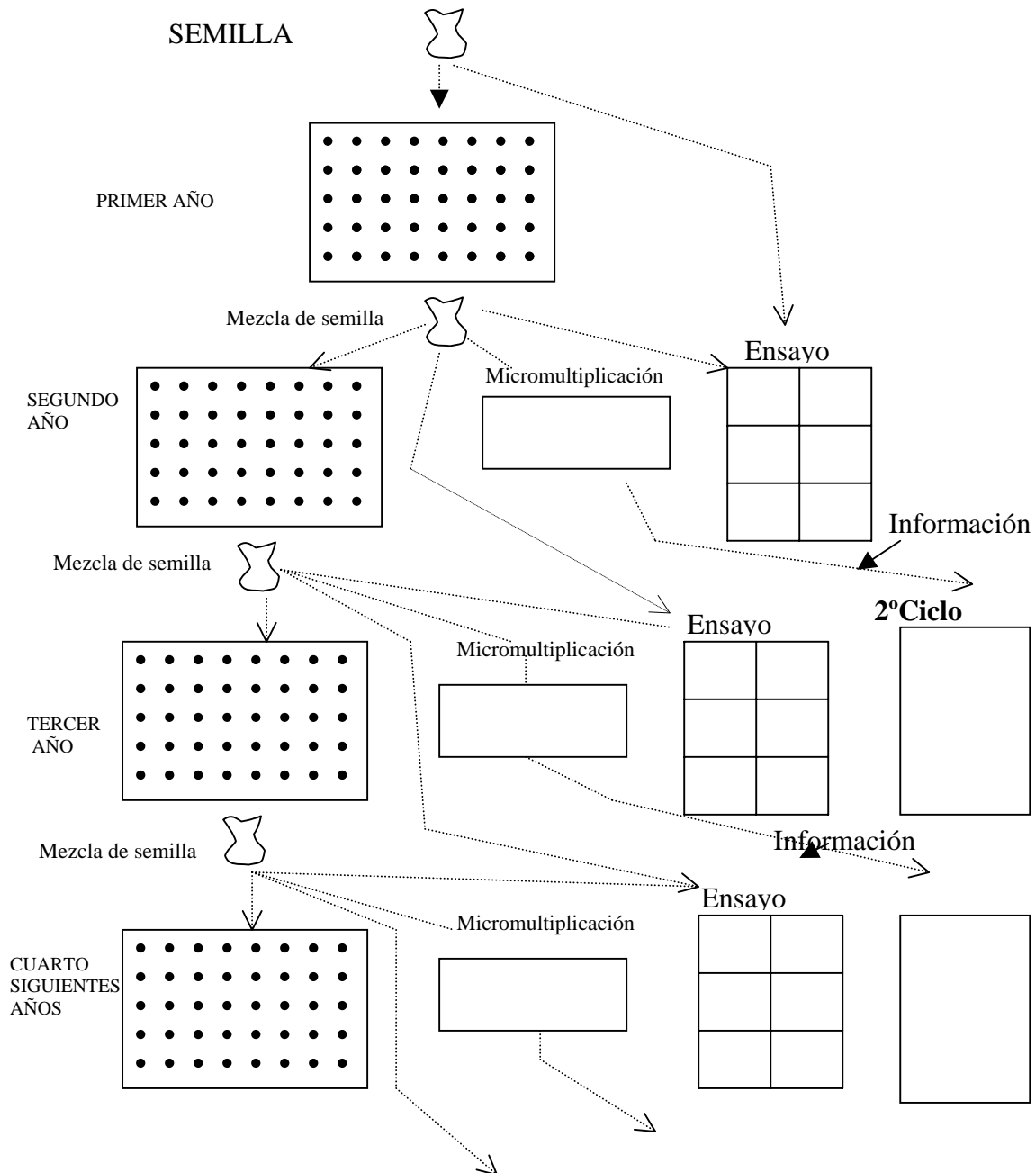
- para determinados caracteres la selección fenotípica no es la más adecuada para seleccionar genotipos superiores.

- la polinización incontrolada hace posible que los genotipos superiores hibriden con los inferiores en la población en la que cohabiten.

Se han obtenido buenos resultados prácticos en remolacha, alfalfa, maíz, trébol, etc., que justifican la aplicación de la selección masal en determinadas circunstancias y caracteres.

Las especies alógamas y autógamias, responden similarmente a la selección masal. Ambas tienden a responder en la dirección de la presión de selección y ambas retendrán considerablemente la variabilidad.

En la figura siguiente (**tomada de Sánchez-Monje, 1974.**) se presenta un esquema de una selección masal repetida, en el que la semilla mejorada que se entrega a multiplicación comercial procede cada año de un ciclo de selección más avanzado. Antes de la multiplicación comercial, será también necesario realizar un ensayo comparativo entre lo que se ha obtenido y la población original; para verificar la superioridad de aquella.



. Selección de líneas endogámicas y explotación de la heterosis

2. 1. Concepto de líneas consanguíneas.

Llamaremos **línea pura, consanguínea u homocigótica** a la obtenida a partir de una población alógama por autofecundación forzada durante varias generaciones, hasta que el grado de homocigosis alcanzado sea tal que no se aprecie segregación en nuevas autofecundaciones.

2.2. Utilización de la heterosis por cruzamiento de líneas consanguíneas

Definíamos en capítulos anteriores, **el vigor híbrido o heterosis**, como la superioridad del híbrido producto de cruzar líneas consanguíneas entre sí. La observación de este fenómeno, incluso sin conocer bien sus causas, indujo a los primeros mejoradores de plantas a utilizarlo como instrumento de la mejora de plantas.

La heterosis es más fácilmente observable y si se quiere más espectacular en los híbridos entre líneas homocigóticas de plantas alógamas, que en los híbridos entre genotipos distintos de plantas autógamias, pero también en éstas pueden obtenerse incrementos notables en vigor y productividad entre genotipos bien elegidos. Así por ejemplo se han publicado aumentos de productividad en trigo (84 %), cebada (40 %), algodón (47 %), tomate (32%), habas (25 %), respecto al mejor genitor.

En el maíz, es relativamente fácil y económica la formación de híbridos y explotación de la heterosis, porque la situación de la inflorescencia masculina o pendón en la planta facilita la castración. En otras plantas alógamas y en todas las autógamias, se presentan problemas prácticos para la obtención de semilla híbrida a precios razonables.

Lo que se pretende con el **cruzamiento de líneas consanguíneas** es obtener híbridos superiores a la población original. Sabemos que si se toman al azar, en una población alógama, un cierto número de plantas, se obtienen por autofecundación las consiguientes líneas consanguíneas y si cruzan entre sí **al azar**, los resultados medios obtenidos no supondrán ningún avance sobre la media de la población inicial, puesto que se ha vuelto a reconstruir la primitiva estructura génica de la población.

La efectividad de la utilización de la heterosis se consigue a través del triple proceso de:

- **selección de plantas individuales** en poblaciones de polinización libre.
- **obtención y mejora de líneas consanguíneas**, obtenidas por autofecundación de las anteriores
- **selección de las líneas consanguíneas** que den las mejores combinaciones híbridas.

Como consecuencia de este triple proceso no puede obtenerse ningún genotipo que, teóricamente al menos, no estuviera presente en la población original; pero lo que sí se consigue es aumentar la proporción de genotipos favorables.

2. 3. Obtención de líneas consanguíneas.

Las líneas consanguíneas en las poblaciones alógamas se obtienen mediante autofecundaciones sucesivas hasta que la homocigosis alcanzada sea prácticamente total, ésto es, hasta que no se observe segregación alguna en ellas.

La población alógama originaria puede ser:

- una variedad de polinización libre
- un híbrido entre líneas previamente obtenidas
- una variedad sintética

Elegido el material de partida, el proceso de obtención de líneas puras es en todo semejante al del manejo, por métodos genealógicos (pedigree), de las generaciones segregantes en plantas autógamas a partir de la F_2 de un cruzamiento. Al forzar la autofecundación en plantas alógamas, se las "convierte" en plantas autógamas.

El proceso de obtención puede esbozarse como sigue:

1- Siembra espaciada de un gran número de plantas de la población original. Selección de las mejores plantas (según los objetivos), seguido de aislamiento y autofecundación artificial de las mismas. A continuación, se recoge separadamente la semilla de cada planta.

2- Se siembra la descendencia de cada planta autofecundada en una parcela separada. Es conveniente conseguir de 20 a 50 plantas en cada descendencia. Estas generaciones formadas por descendencias de autofecundación se suelen llamar generaciones S. Esta será la generación S_1 , mientras que la población original es la generación S_0 .

3- En la S_1 , se hace primero una **selección de parcelas** y luego se **seleccionan** plantas dentro de las parcelas y se las **autofecunda**, recogiendo de nuevo por separado la semilla de cada planta.

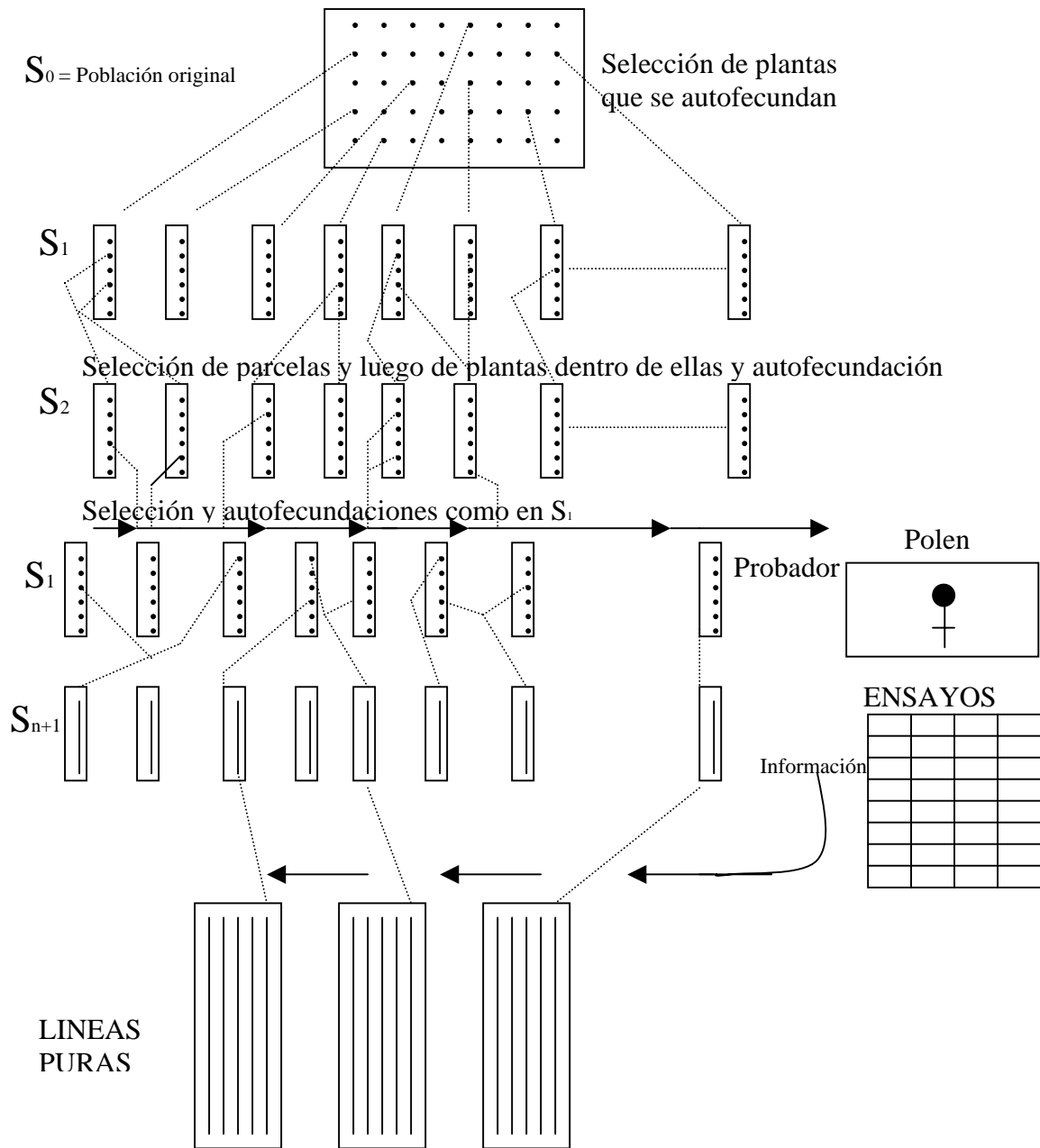
4- Se siembran las parcelas de esta generación S_2 . Cada parcela de S_2 , procederá de una planta de la S_1 autofecundada.

5- Se repiten los pasos 3 y 4 durante varias generaciones. Es conveniente mantener más o menos constante el número de parcelas en las generaciones S.

6- Alcanzada la generación S_5 a S_8 ya podrá observarse uniformidad dentro de cada parcela por aumento de la homocigosis.

El número necesario de generaciones para alcanzar la uniformidad, dependerá del grado de heterocigosis de la población original. Alcanzada la mencionada uniformidad, toda parcela homogénea puede considerarse como una línea pura.

Figura tomada de Sánchez-Monge.1974



2.4. Evaluación de las líneas consanguíneas.

2.4.1. Concepto de aptitud combinatoria (a.c.). Tipos.

La aptitud combinatoria es la capacidad de un genotipo (línea consanguínea, individuo o clon) o de una población, de dar descendencia híbrida caracterizada por la alta expresión de un carácter.

La a.c. mide la capacidad para producir heterosis en ciertos caracteres y se mide evaluando el comportamiento del genotipo o población en todos los cruzamientos posibles.

Si el genotipo produce buenos híbridos en todos los cruzamientos en que entra se dice que tiene buena **aptitud combinatoria general (a.c.g.)**. Si sólo es con determinados genotipos se dice que tiene buena **aptitud combinatoria específica (a.c.e.)**. La aptitud combinatoria es hereditaria (transgresiva).

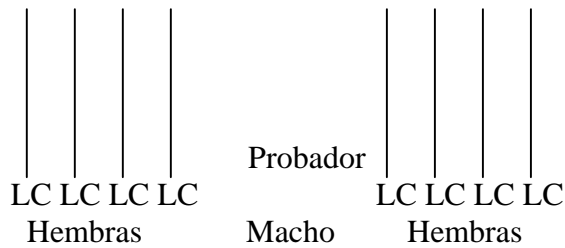
2.4.2. Evaluación de la aptitud combinatoria general (a.c.g.)

Al principio, para probar la aptitud combinatoria general de las líneas consanguíneas se cruzaban todas las líneas entre sí. Si tenemos n líneas, el número de híbridos posibles es $n(n-1)/2$, si se hace en una dirección y $n(n-1)$ si se hacen los recíprocos. Así si tenemos 30 líneas la **a.c.** será. $30(29)/2 = 435$. Nos encontramos que tenemos que analizar 435 cruzamientos (sin incluir los recíprocos). Como se hacía imposible manejar todo ese material, se idearon distintos procedimientos para ensayar la aptitud combinatoria sobre la base de cruzamientos naturales. Entre esos métodos cabe destacar:

- Top-cross
- Policruzamiento
- Cruces dialelos

El top-cross es pues un método para averiguar la aptitud combinatoria general de líneas puras o consanguíneas. Este método consiste en cruzar cada línea consanguínea (actuando como hembra) con una variedad utilizada como probador o "tester", que actúa como polinizador.

El diseño de siembra es el siguiente:



Se siembra el probador entre cada 4 ó 5 hileras de las líneas consanguíneas. Como probador o "tester" se suele utilizar una buena variedad de polinización abierta, autóctona del área donde se cultivará el híbrido. El probador tendrá una amplia base genética, es decir, tiene que ser una población que produzca gametos con diversos genotipos. La diversidad de los gametos del "tester" permite una valoración de la aptitud combinatoria general de cada línea, ya que la progenie de cada línea será el resultado de cruzamientos de la línea con distintos genotipos.

En el cruce dialelo, se cruza cada línea con todas las demás de todas las formas posibles. Este método que indudablemente da mucha exactitud, resulta imposible de llevar a la práctica cuando el número de líneas es elevado.

El método del **policruzamiento** es el más utilizado. Consiste en obtener la descendencia de cada línea por todos los demás, realizar un ensayo comparativo de las descendencias y seleccionar las líneas cuya descendencia policruzada tiene mayor productividad. Las líneas seleccionadas son, por tanto, las que muestran mejor a.c.g. (Este método se explicará más detenidamente al hablar de variedades sintéticas).

2.4.3. Evaluación de aptitud combinatoria específica

Es de fundamental importancia la aptitud combinatoria en híbridos dobles. Es importante recordar que no interesa cuán buena es una línea consanguínea en un híbrido simple, ya que el mismo carecerá de valor comercial si no se comporta como un buen parental en un cruzamiento doble. (Ver apartado 2.6. Híbridos entre líneas consanguíneas)

Se ha podido demostrar experimentalmente que existe una buena correlación entre la productividad del híbrido doble $(A \times B) \times (C \times D)$ y la media de las productividades de los cuatro híbridos simples $(A \times C)$, $(A \times D)$, $(B \times C)$ y $(B \times D)$. Se puede así considerar esta medida como una buena predicción de la productividad del híbrido doble.

$$\text{Productividad } (A \times B) \times (C \times D) = \frac{(A \times C) + (A \times D) + (B \times C) + (B \times D)}{4}$$

Eckhardt y Bryan (1940) consideraron que si las 4 líneas que forman un híbrido doble tienen el mismo origen 2 a 2, deben ser agrupadas así en los híbridos

simples para que la productividad del híbrido doble sea máxima. Así por ejemplo, cuando se usaban, en maíz, líneas tempranas (E) y tardías (L) las combinaciones (ExE) (LxL) eran más uniformes en caracteres tales como: madurez, altura de la mazorca, peso y diámetro, que las que eran (ExL) (ExL). Es decir, que es mejor combinar líneas relacionadas para formar los híbridos simples y luego cruzar éstos para dar los híbridos dobles.

2.5. Mejora de líneas consanguíneas

Los métodos más comúnmente empleados en la mejora de líneas consanguíneas son los que se describen a continuación.

2.5.1. Cruzamientos entre líneas, autofecundación y selección.

Consiste en **cruzar** entre sí las líneas que muestren complementariedad para determinados caracteres fácilmente identificables y seleccionables durante el proceso de autofecundación, como por ejemplo resistencia a enfermedades.

El proceso de selección que sigue al cruzamiento puede ser masal, de pedigree o cualquier método de los indicados en las plantas autógamias, para la selección de generaciones segregantes.

2.5.2. Retrocruzamiento

Se utiliza para incorporar a una línea los caracteres deseables de otra u otras.

Una variante del retrocruzamiento simple es el método conocido como mejora convergente.

2.5.3. Mejora convergente

Algunos mejoradores han utilizado un procedimiento al que han llamado **mejora convergente** y que sirve para mejorar líneas sin modificar su aptitud combinatoria específica.

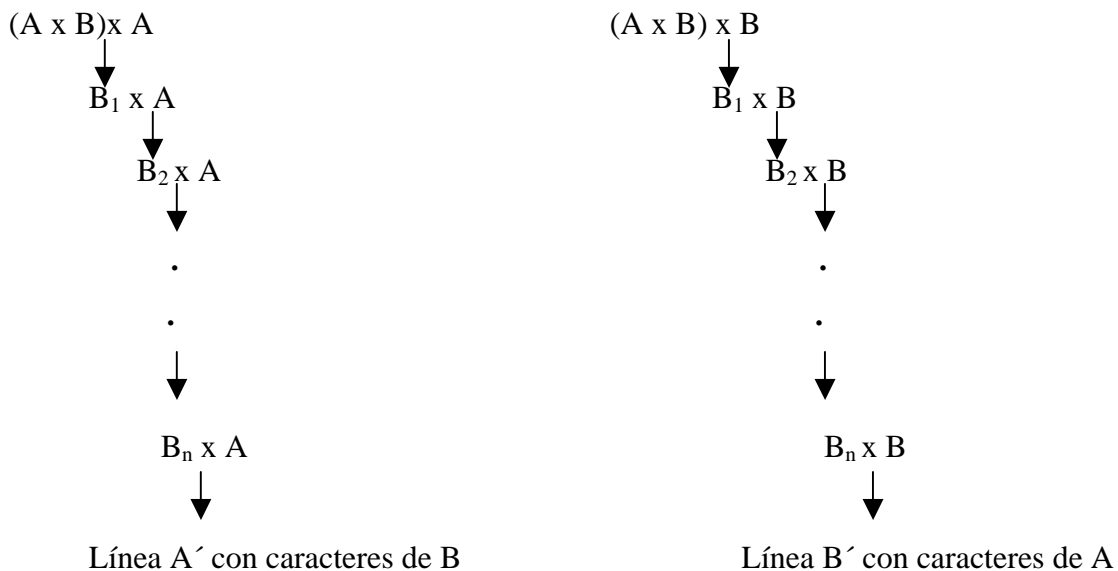
Consiste en :

- cruzar dos líneas A y B que difieren en algunos buenos caracteres y que combinan bien entre sí,
- retrocruzar reiteradamente por las dos líneas A y B,
- seleccionar, en las descendencias en que actúe la línea A como genitor recurrente los buenos caracteres de la línea B y recíprocamente, en los que actúe la línea B como recurrente, los buenos caracteres de la línea A.

- después de varias generaciones de retrocruzamiento, autofecundar las descendencias para seleccionar dos nuevas líneas A' y B' semejantes a las primitivas, pero incorporando algunos buenos caracteres más.

Las nuevas líneas A' y B' son más semejantes entre sí que A y B. El híbrido A' x B' será menos heterocigótico que el A x B. Muchas veces el híbrido nuevo tiene la misma productividad que el primitivo o, al menos la misma a.c. con otras líneas o híbridos simples para dar respectivamente híbridos tres vías o dobles.

Ejemplo: Supongamos que la línea A de maíz combina muy bien con la B, pero la A es muy susceptible al carbón y resistente al taladro, mientras que la B es resistente al carbón y susceptible al taladro. La mejora convergente permitirá obtener dos líneas A' y B' que den una F₁ tan vigorosa como A x B y que sea más resistente tanto al carbón como al taladro.



2.5.4. Selección gamética

Este método propuesto por Stadler (1944), es realmente una modificación de la evaluación temprana y consiste en cruzar una buena línea consanguínea con una muestra al azar de polen, procedente de una variedad de polinización abierta. La descendencia producida es autofecundada, y a la vez ensayada mediante cruzamiento con un probador preestablecido. Se seleccionarán las plantas cuyas pruebas de cruzamiento den los mejores resultados, pues indudablemente serán las que han sido fecundadas por polen superior (de ahí el nombre de selección gamética).

2.5.5. Selección recurrente

Se conocen con la denominación común de selección recurrente los métodos de mejora en los que se llevan a cabo ciclos alterantes de selección y cruzamiento.

Selección para elevar la frecuencia de genes favorables en la población de mejora y cruzamiento de las mejores plantas entre sí, para mantener la variabilidad genética que permita obtener las mejores combinaciones génicas.

Todas las modalidades de selección recurrente tienen el mismo fundamento genético, que es el siguiente:

En una **población alógama**, todas las plantas que muestran determinada intensidad de expresión de un carácter favorable, regulado por genes mayores o por poligenes, no tienen necesariamente el mismo genotipo. Por ejemplo, si un carácter favorable depende, en su máxima expresión, de los genes dominantes A, D, E, F, G, y H, y de los recesivos b, c y g, pueden existir en una población genotipos con la misma intensidad del carácter, tales como:

A_ B_ ccddE_ ffghh
 aaB_C_D_ eeF_G_H_
 aabbccddeF_gghh
 y otros.

Si somos capaces de **seleccionar** en esta población, plantas que muestren una expresión fenotípica del carácter favorable superior a un nivel dado y luego las **cruzamos entre sí** de manera forzada o en polinización libre, podemos conseguir una nueva población en la que la frecuencia de genes favorables sea superior a la población inicial y en la que la recombinación haya producido genotipos superiores. Si efectuamos en esta población un nuevo ciclo de selección y recombinación, podremos conseguir un mayor grado de acumulación de genes favorables.

El límite teórico del proceso será el momento en que todas las plantas de la población presenten la combinación génica más favorable con respecto a la que existía en el momento de iniciarse el proceso de selección.

Tipos de selección recurrente

- 2.5.5.1 - Selección recurrente simple o para fenotipo
- 2.5.5.2 - Selección recurrente para a.c.g.
- 2.5.5.3 - Selección recurrente para a.c.e.
- 2.5.5.4 - Selección recurrente recíproca

2.5.5.1. Selección recurrente simple o para fenotipo

La modalidad más sencilla de selección recurrente, llamada **selección recurrente simple o selección recurrente por fenotipo**, consiste fundamentalmente, en una prueba de descendencias con reserva de semilla.

- No requiere de pruebas para a.c.
- Se basa en el fenotipo de la planta
- Cada ciclo puede ser tan corto como 1 año
- Sólo es aplicable a caracteres con alta heredabilidad
- Es una extensión de la selección masal

El método básicamente consiste en una selección masal a la que se agrega autofecundación y cruzamientos de las mismas en todas direcciones, antes de comenzar un nuevo ciclo de selección.

El proceso es como sigue. Supongamos que se parte de una **población alógama** en la que se desea mejorar un carácter determinado, que puede ser o no poligénico.

En una parcela de plantas espaciadas, **seleccionaremos** todas las que muestren un valor fenotípico superior a un nivel, que habremos fijado previamente. Recogemos la semilla de las plantas seleccionadas y una parte se reserva y con la otra se siembran tantas parcelas como plantas hemos seleccionado (una planta ---- > una parcela). En estas parcelas comprobaremos la eficacia de nuestra selección. Es decir, si la media fenotípica de la parcela está correlacionada con el fenotipo de la planta seleccionada, habremos seleccionado un buen genotipo.

Se toma nota de las parcelas que muestran buena media fenotípica y al año siguiente se siembra una mezcla de las semillas de reserva, correspondientes a aquellas plantas que dieron origen a buenas parcelas. La mezcla se puede dejar a polinización libre para dar oportunidad de que recombinen los genes que controlan el carácter que seleccionamos. Esto cierra el **primer ciclo de selección**.

Al año siguiente se inicia, por un lado, la multiplicación de esta población, previa comparación con la población inicial, y por otro lado, un nuevo ciclo de selección.

Se utilizan numerosas modificaciones de este proceso.

Por ejemplo:

1- En la parcela de interpolinización de los años 3º, 6º, 9º, etc., en lugar de sembrar la mezcla de semillas, se siembra en surcos la semilla de cada planta seleccionada y se hacen **cruzamientos artificiales de todas las maneras posibles**, para asegurar un máximo de recombinación.

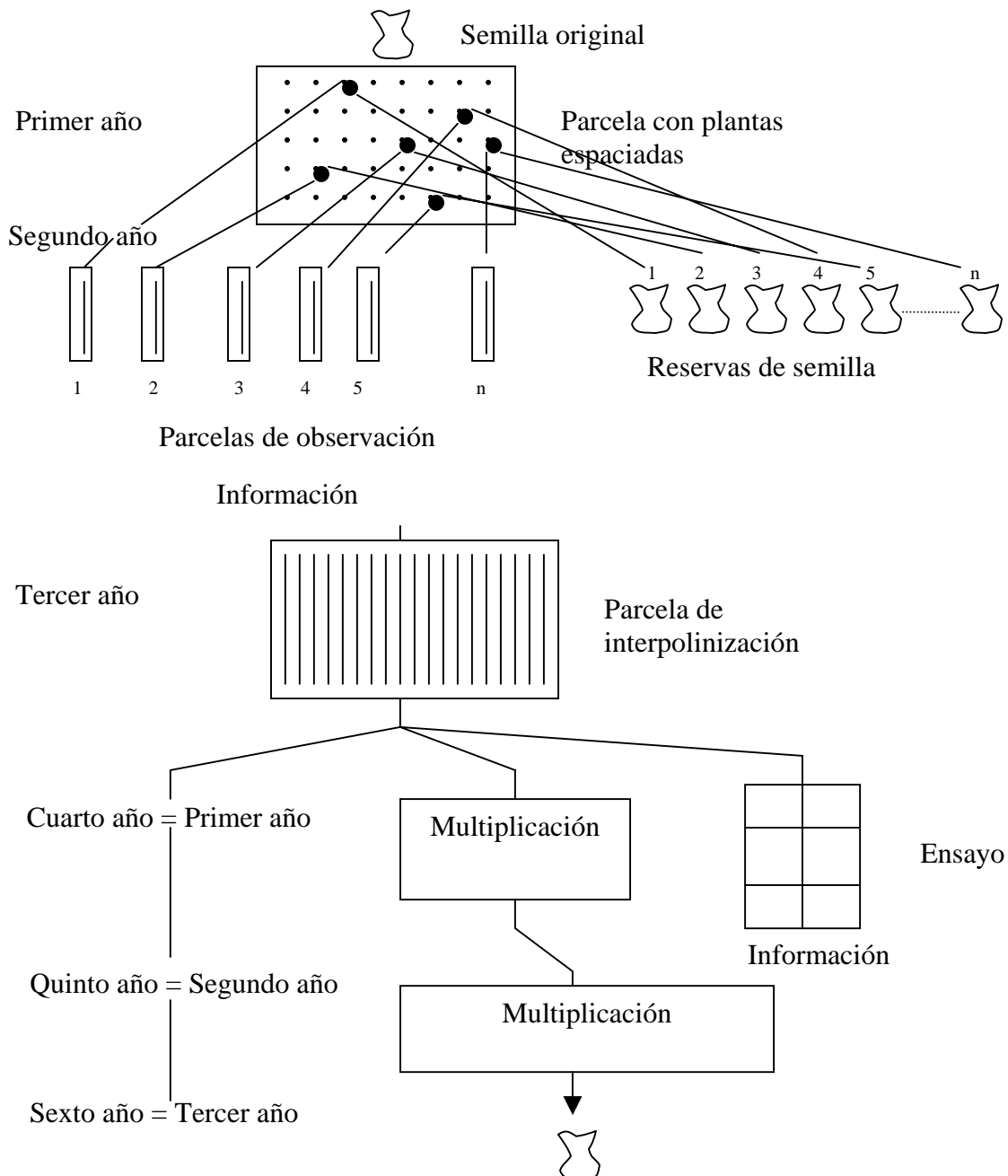
2- Otras veces las plantas que se seleccionan en los años 1º, 4º, 7º etc. se autofecundan y la reserva de semilla la forman las descendencias de autofecundación. En este caso, las parcelas de los años 2º, 5º, 8º etc, no podrán evaluarse en cuanto a producción, debida a la depresión endogámica y el método sólo podrá ser aplicable cuando la depresión no afecte al carácter seleccionado. Otra cosa sería el obtener de cada planta, cuando sea posible, descendencia por autofecundación y descendencia por polinización libre, utilizando la primera como reserva y la segunda para evaluación.

3- También algunos mejoradores acortan el proceso pasándolo directamente de las parcelas de selección de plantas a las de interpolinización libre o forzada.

La selección recurrente puede ser útil para mantener e incluso mejorar la intensidad de un cierto carácter en una población alógama, que se va a someter posteriormente a otro proceso de mejora, especialmente a la obtención de líneas para producir híbridos.

Este método se utilizó para aumentar el contenido de aceite en maíz.

Figura tomada de Sanchez-Monge.1974



Selección recurrente para aptitud combinatoria

Antes de explicar la selección recurrente para aptitud combinatoria vamos a volver definir este concepto. Se entiende por **aptitud combinatoria (a.c.)**, la capacidad que tiene un genotipo o una población para dar descendencia caracterizada por la elevada expresión de un carácter, por ejemplo la productividad. La a.c. se mide por el comportamiento del genotipo o población en cruzamientos comparables. La a. c. mide la capacidad de producir heterosis en ciertos caracteres, que suelen ser los económicos.

Se distinguen:

- **aptitud combinatoria general**, que es el caso en el que el genotipo o población produce, en general, buenos híbridos en **todos** los cruzamientos en que entra.

- **aptitud combinatoria específica**, que es el caso en que el genotipo o población produzca híbridos valiosos, en cruzamientos con **determinados** genotipos o poblaciones.

La a.c. es hereditaria, como se ha demostrado en maíz, en la alfalfa y en muchas plantas forrajeras y pratenses. Es decir, que cruzando genotipos de diferente a.c. hay una segregación de ésta en las descendencias, la cual puede ser transgresiva, lo que permite la mejora de tal a.c.

2.5.5.2. Selección recurrente para aptitud combinatoria general

Es de interés la mejora de las variedades o poblaciones alógamas o de las líneas consanguíneas, en cuanto aptitud combinatoria tanto general como específica. En cualquier caso se puede proceder del modo siguiente:

Se elige un **probador (tester)** adecuado, el cual podrá ser, como ya hemos dicho, (1) un genotipo determinado, con lo que los ciclos de recurrencia intentarán acumular genes para a.c. específica, o podría ser (2) una población, en cuyo caso se mejorará la ac general. Es muy importante que el probador tenga una base genética amplia.

Elegido el probador, se siembra una parcela, con plantas espaciadas, de la población que se trata de mejorar y al mismo tiempo se siembra otra parcela del probador. En la primera de estas parcelas se eligen plantas por su morfología, resistencias, etc. (plantas S,) y se hace con ellas una doble operación consistente en **autofecundarlas** y, simultáneamente, **cruzarlas** como padres (polen) con el probador (como hembra).

Como se trata en general de plantas en las que cada individuo tiene varias flores o inflorescencias, esta operación es fácil de realizar. Pero aunque se tratara de plantas unifloras, siempre se podría utilizar el polen de una flor, tanto para autofecundarla como para polinizar una o varias flores del probador.

El segundo año, se siembran las descendencias obtenidas por autofecundación para realizar **cruzamientos entre ellas de todas las maneras posibles**, por polinización libre o por cruzamiento controlado. A la vez se hacen ensayos comparativos con las descendencias obtenidas con el probador; ensayos que indicarán cuáles son las plantas de la población original que muestran mejor a.c.g. Entonces, de las combinaciones realizadas entre las descendencias obtenidas por autofecundación, sólo se eligen las que incluyen las procedentes de plantas con buena a.c.g. El siguiente ciclo de selección empezará con las plantas obtenidas en los cruzamientos no eliminados. El proceso será el mismo.

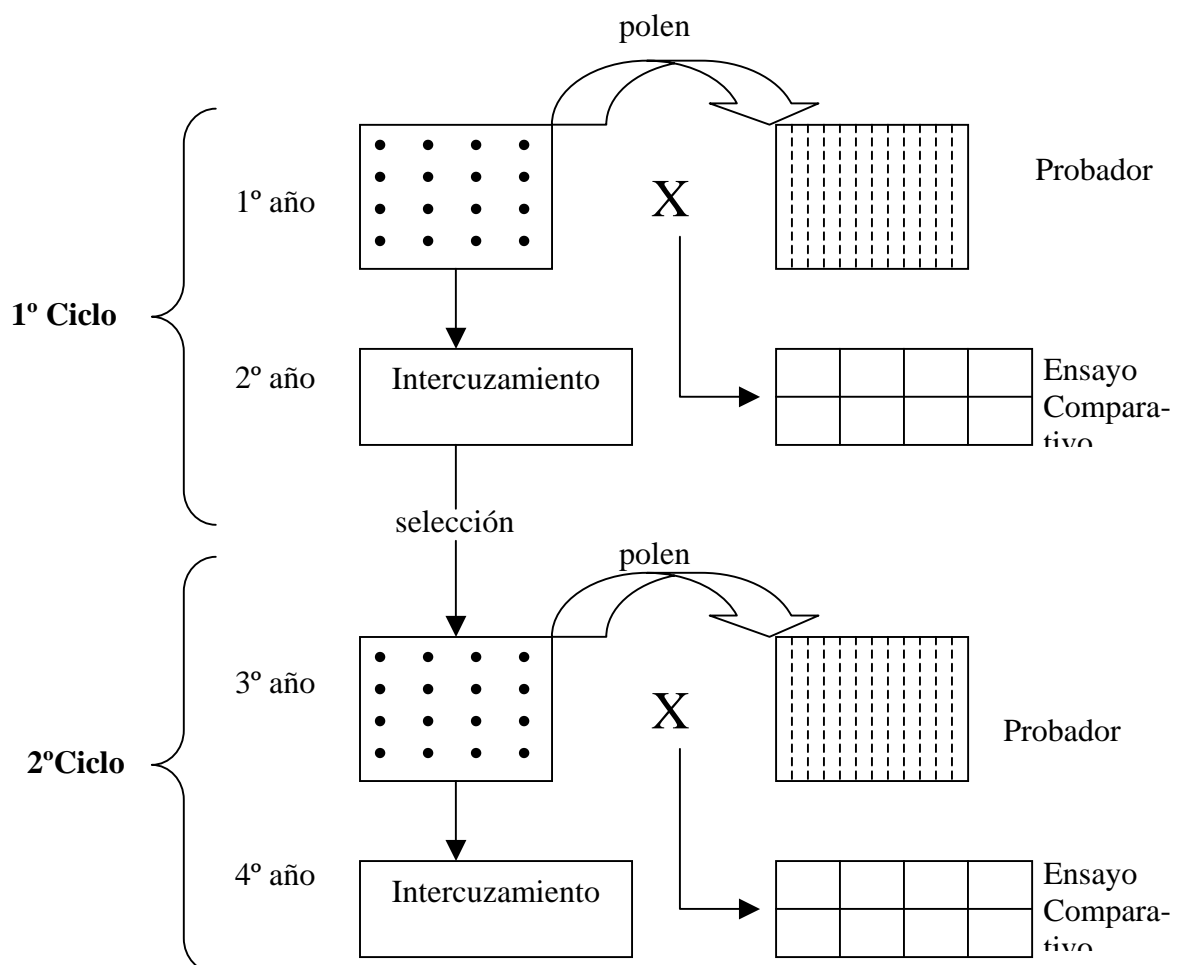
Si la segunda etapa de cada ciclo se realizara en dos años en lugar de simultáneamente, entonces cada ciclo duraría 3 años.

Este método es útil para aumentar el rendimiento y las condiciones de adaptabilidad de un gran número de cultivos alógamos.

3.3. Selección recurrente para aptitud combinatoria específica

La estrategia de este método es igual al descrito anteriormente, excepto que el probador tiene una base genética estrecha o restringida. Es decir, puede ser una línea pura, clon, etc.

Figura 3.5. Tomada de Lacadena



2.5.5.4. Selección recurrente recíproca

Este procedimiento se utiliza para mejorar tanto la a.c de una población autógena A respecto a otra población B como la de esta última B respecto de la A. El objetivo es obtener dos nuevas poblaciones A' y B' que tengan mejor a.c. entre sí, que la que tenían las poblaciones originales A y B. Las 2 poblaciones deben ser genéticamente divergentes, no relacionadas genéticamente, y combinar bien una con otra. Pueden ser dos variedades sintéticas, o dos híbridos simples envueltos en la producción de un buen híbrido doble.

El proceso es semejante al que acabamos de exponer, pero el probador para a.c de la población A será la población B y recíprocamente.

El primer año se sembrarán dos parcelas de plantas espaciadas, una de la población A y otra de la población B. En la primera se **autofecundan** n plantas y al mismo tiempo se **crusa** cada una de ellas con una o varias de la población B. Lo mismo se hace con la población B respecto de la A. (A veces, es buena práctica el utilizar una mezcla de polen tomado de varias plantas al azar en una, de las poblaciones para polinizar cada planta de las que también se autofecundan.)

Los ensayos y la formación de las nuevas poblaciones A' y B' se llevan a cabo de manera análoga a lo descrito en el apartado anterior.

Las progenies de los cruzamientos recíprocos se evalúan haciendo repeticiones para el carácter en cuestión).

Las semillas resultado de la autofecundación de las plantas S_0 de las poblaciones A' y B, que dieron progenies superiores en los cruzamientos se siembran como poblaciones separadas y se les permite que se intercrucen. La semilla obtenida en cada población (A y B) se recoge en masa y se siembra como poblaciones distintas y se continúa con otro ciclo de selección.

Al cabo del 22 ciclo se decide si se hace un tercer ciclo o si se utilizan las selecciones para obtener híbridos comerciales. Estos se obtienen por cruzamientos entre las poblaciones seleccionadas A y B.

La conveniencia de aplicar uno de los 3 últimos métodos de selección recurrente (para a.c.g, para a.c.e. y recíproca) frente a otro, dependerá del control genético del carácter que se está mejorando.

+ Suponiendo que no hubiera interacción génica, ni loci multialélicos, ni desequilibrio de ligamiento, entonces al comparar los 3 últimos métodos de selección recurrente, resulta que:

- si la dominancia es completa, los 3 métodos son iguales,

- si la dominancia es parcial, la selección para a.c.g. y la recíproca son iguales entre sí y las dos superiores a las de a.c.e.

- si la sobredominancia es importante, la selección para a.c.e. y la recíproca son iguales entre sí y ambas superiores a la selección para a.c.g.

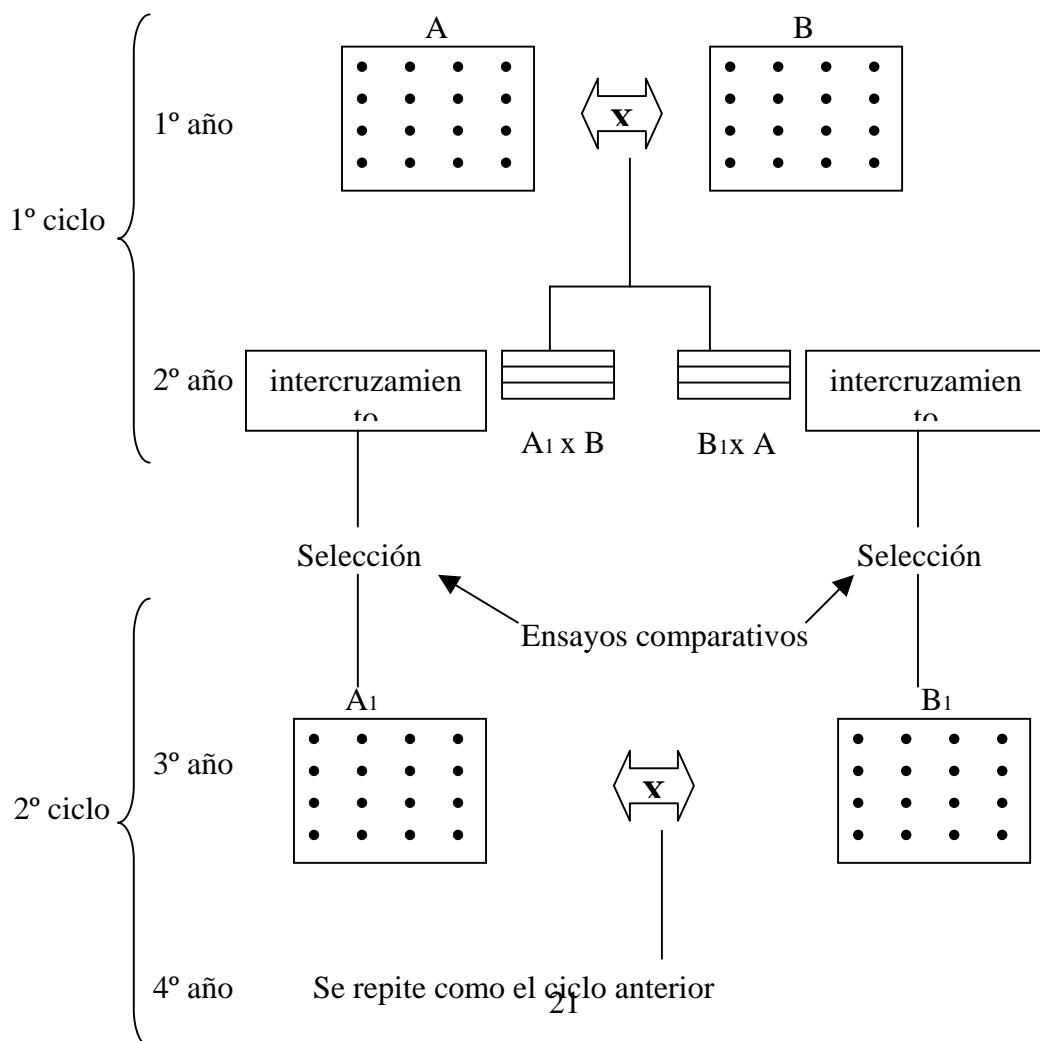
+ Si, en contra de lo supuesto anteriormente, la interacción génica fuera , considerable, entonces sería más conveniente hacer selección para a.c.e. o recíproca, que selección para a.c.g.

+ Si hubiera loci multialélicos, la diferencia entre los 3 métodos sería pequeña y no modificaría las conclusiones.

+ Si hay desequilibrio de loci ligados , es decir, si en el conjunto de loci que intervienen en el carácter considerado, los loci ligados en fase de repulsión (dominantes ligados a recesivos) son superiores esto equivaldría a la sobredominancia en esos loci y, por tanto, la selección para a.c.g. sería peor frente a los otros 2 tipos de selección recurrente que estamos considerando.

Resumiendo, en cualquier caso, la selección recurrente recíproca es igual o superior a la selección recurrente para aptitud combinatoria general o específica.

Figura 3.6 Selección recurrente recíproca.



2.6. Híbridos entre líneas consanguíneas

La utilización de la heterosis a escala comercial se hace patente en las variedades híbridas o sencillamente híbridos. Variedades híbridas son aquellas en las que las poblaciones F_1 , se usan para producir semilla comercial.

El trabajo pionero sobre híbridos comerciales se hizo en maíz y su repercusión en la agricultura y economía mundiales fue muy grande. Se pueden distinguir distintos tipos de híbridos: simples, dobles y tres vías.

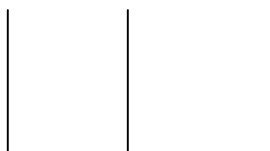
2.6.1. Tipos de híbridos entre líneas consanguíneas.

2.6.1.1. Híbridos simples

Un híbrido simple es el que se obtiene cruzando dos líneas puras. La utilización de híbridos simples en maíz se debe a Schull (1909). Sin embargo, como él mismo reconoció, no tuvo éxito comercial porque:

- 1) Las líneas consanguíneas desarrolladas no tenían buena aptitud combinatoria. Es necesario elegir cuidadosamente las líneas consanguíneas, de manera que tengan buena aptitud combinatoria entre ellas, es decir, que la combinación híbrida presente superioridad.
- 2) Las líneas no producían resultados repetibles cada año.
- 3) Los híbridos no eran uniformes e iguales año a año.
- 4) La producción de semilla híbrida resultaba cara porque:
 - las líneas consanguíneas que actuaban como hembras producían poco y,
 - las líneas que actuaban sólo como polinizador ocupaban mucha superficie.
- 5) La calidad del híbrido no era buena en cuanto a forma y tamaño, lo que dificultaba la labor de siembra. Tampoco eran buenas en lo que a germinación se refiere.

Diseño para siembra de híbrido simple



Hembra Macho Hembra

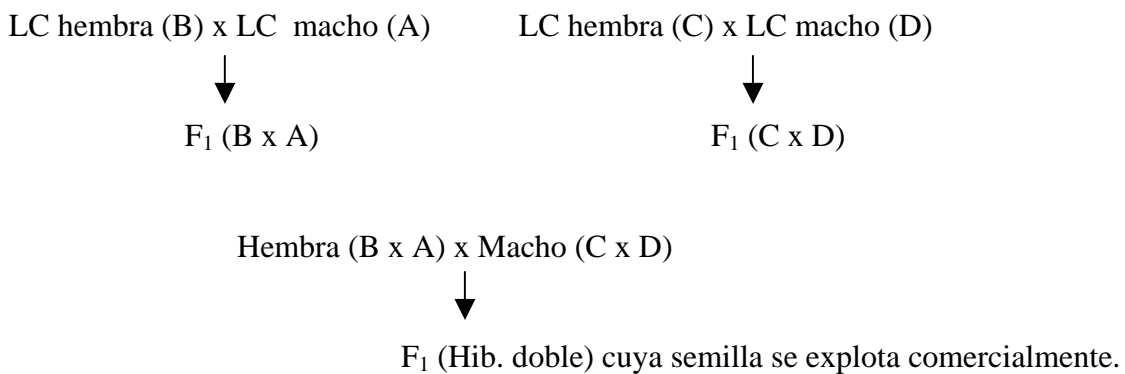
Se recoge semilla de las 2/3 partes del campo

Algunas veces las líneas consanguíneas no combinan también como las variedades de polinización abierta de las que provienen. Ej: una muestra aleatoria de líneas consanguíneas dará híbridos superiores a la variedad de polinización abierta en el 50 % de los casos.

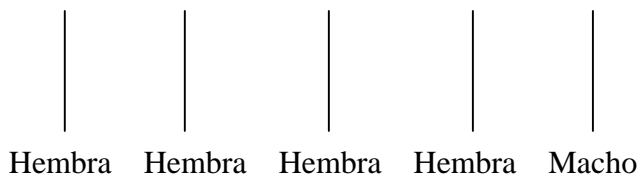
El maíz híbrido (simple) se cultiva comercialmente en sitios donde el consumo de maíz tiene mucha salida. Son híbridos simples obtenidos con líneas suficientemente productivas como tales, con lo que el coste de la semilla no es tan elevado.

2.6.1.2. Híbridos dobles

Un híbrido doble se obtiene del cruzamiento entre 2 híbridos simples. Por tanto en su composición intervienen cuatro líneas puras diferentes. La semilla del híbrido doble es más barata que la del híbrido simple, ya que se obtiene sobre las plantas de híbridos simples con alto rendimiento y muy vigorosas. Presentan mayor plasticidad ó adaptación a variaciones ambientales anuales. Su variabilidad al ser un cruzamiento entre dos F_1 , puede ser un inconveniente.



Diseño de siembra de híbridos dobles



El 80% del campo produce semilla para vender.

Si se hace una selección adecuada de las líneas parentales es posible obtener híbridos dobles que sean casi iguales a los simples en rendimiento. Los híbridos dobles son más variables que los simples pero presentan una mayor adaptación.

2.6.13. Híbridos tres vías

Un híbrido tres vías es el resultado del cruzamiento de un híbrido simple, como parental femenino, y una línea consanguínea como macho. Tiene la ventaja del menor coste de la semilla. Sus características son intermedias entre híbridos simples y dobles. Como el híbrido doble, tiene mayor plasticidad que el híbrido simple y menor variabilidad que el doble. Se siembran menos.

2.6.2. Utilización de la androesterilidad para la producción de semilla híbrida

2.6.2.1. Androesterilidad. Concepto. Tipos.

Se utiliza el término general de androesterilidad, para referirse a todo fenómeno en el cual el gameto masculino no es funcional.

Las causas genéticas que determinan la androesterilidad pueden estar controladas por genes nucleares (**androesterilidad génica**), por genes citoplásmicos (**androesterilidad citoplásmica**) o por la interacción de ambos (**androesterilidad génico-citoplásmica o núcleo-citoplásmica**).

La androesterilidad se utiliza en mejora de plantas para la producción de cruzamientos controlados sin la necesidad de emasculación (castrar o estirpar las anteras) del genitor que actúa como hembra.

a) **Androesterilidad génica.** Generalmente la regulación genética de la androesterilidad génica suele ser muy sencilla. En muchos casos es monogénica recesiva. Se suele representar por ms ("male sterile") y un subíndice cuando hay varios loci. Pero también puede estar controlada por genes dominantes o por la interacción de dominantes y recesivos.

b) **Androesterilidad citoplásmica.** La característica esencial de la androesterilidad determinada por factores citoplásmicos es que se transmite de forma continua de generación en generación, siempre que se disponga de un individuo que actúe como polinizador. Como el citoplasma de la descendencia es casi exclusivamente materno (cabría considerar la posibilidad de que el gameto masculino aportara algo de citoplasma en el momento de la fecundación), la descendencia de la planta androestéril será siempre androestéril.

c) **Androesterilidad génico-citoplásmica.** La diferencia entre este tipo de androesterilidad y la citoplásmica estriba en que la descendencia obtenida por el cruzamiento de una planta androestéril, como hembra naturalmente, y una fértil no tiene que ser necesariamente androestéril, sino que depende del genotipo de la planta que actúa como padre. Algunos autores emplean el término "citoplásmica" como abreviado del "génico-citoplásmica", aunque no resulta del todo correcto.

El modelo más sencillo de la determinación genética es el siguiente:

Citoplasma:	estéril(E)	Núcleos:	restaurador R _
	normal (N)		no restaurador rr

Según la interacción entre núcleo y citoplasma se dan los siguientes fenotipos:

(E) rr androestéril
 (E) Rr fértil
 (E) RR fértil
 (N) rr fértil
 (N) Rr fértil
 (N) RR fértil

El gen dominante R determina fertilidad sea cual fuere el citoplasma y tanto si se presenta en homocigosis como en heterocigosis (restaurador de la fertilidad).

La conservación de los individuos (E)rr se hace, mediante cruzamientos por (N)rr, obteniéndose sólo individuos (E)rr.

El citoplasma responsable de la androesterilidad puede haber surgido en una población normal de una planta (**autoplasmia**) puede aparecer por interacción de los cromosomas de una población con el citoplasma de otra de la misma especie vegetal (**aloplasmia intraespecífica u homoplasmia**), y también por interacción de los cromosomas de una especie con el citoplasma de otra especie del mismo o de distinto género (**aloplasmia**).

2.6.2.2. Utilización de la androesterilidad

2.6.2.2.1. Utilización de la androesterilidad génica

Supongamos que la androesterilidad está determinada por un gen ms recesivo. Los genotipos y fenotipos posibles serán:

MsMs fértil
 Msms fértil
 msms androestéril

El proceso a seguir para obtener semilla híbrida sería:

1° Cruzamiento msms x MsMs



Ms ms

1- Especies cuyo aprovechamiento es la parte vegetativa.

La obtención de semilla híbrida -la que será vendida al agricultor para su cultivo y aprovechamiento del vigor híbrido- lleva consigo el manejo de las tres líneas siguientes:

A = androestéril, de constitución (E) GG rr

B = conservadora, de constitución (N) GG rr

P = polinizadora, de constitución indiferente con tal de que sea fértil:

(E) G'G' RR

Rr

(N) G'G' RR

Rr

rr

G y G' representan el conjunto del genotipo nuclear a excepción del par de alelos R, r.

La conservación de las líneas A se realiza mediante cruzamientos del tipo A x B.

Hembra A = (E) GG rr x **Macho** B = (N) GG rr

↓
A = (E) GG rr

El cruzamiento de una variedad fértil P por la línea androestéril A da lugar a la "semilla híbrida" comercial:

Hembra A = (E) GG rr x **Macho** P

↓
(E) G'G' _r = semilla híbrida

La semilla híbrida puede o no ser fértil, pero su fertilidad no supone un problema, puesto que la especie se aprovecha por alguna de sus partes vegetativas. Ej: cebolla.

2- Plantas cuyo aprovechamiento es la semilla.

Distinguiremos dos casos, según que se comercialice el híbrido sencillo o el doble:

Híbrido sencillo. En este caso, la obtención de semilla híbrida lleva consigo la de los tres tipos siguientes de plantas:

A = androestéril, de constitución (E) GG rr

B = conservadora, de constitución (N) GG rr

R = restauradora, de constitución (E) G'G' RR ó (N) G'G' RR

La conservación de las líneas A se hace, como en el caso anterior, mediante cruzamientos con la B. La semilla híbrida se obtiene cruzando las plantas de tipo A por la R:

Hembra (E) GG rr x **Macho** (E) G'G' RR ó (N) G'G' RR



(E) GG' Rr semilla híbrida.

La semilla híbrida será fértil, la heterosis vendrá dada por la constitución genotípica GG'.

Híbrido doble. Se precisan los siguientes tipos genéticos:

A= androestéril, de constitución (E) $G_A G_A rr$

A'= conservadora de la A, de constitución (N) $G_A G_A rr$

B = no restauradora, de constitución (N) $G_B G_B rr$

C = restauradora, de constitución (E) $G_C G_C RR$ ó (N) $G_C G_C RR$

D = restauradora, de constitución (E) $G_D G_D RR$ ó (N) $G_D G_D RR$

De acuerdo con esto los híbridos sencillos serán:

(A x B) = (E) $G_A G_B rr$ androestéril

(C x D) = (E) $G_C G_D RR$ ó (N) $G_C G_D RR$ restaurador

El híbrido doble será:

(A x B) x (C x D) = (E) $G_{AB} G_{CD} Rr$ fértil y con la heterosis que lleva consigo el genotipo $G_{AB} G_{CD}$. Como en otros casos la conservación de la línea A se hace mediante cruzamiento con la línea conservadora A', idéntica a ella en todo excepto en que tiene citoplasma normal.

3. Selección de los componentes de las variedades sintéticas

3.1. Concepto de variedad sintética

Se denomina **variedad sintética** a la generación avanzada que procede de semilla obtenida por polinización libre entre varios genotipos de una especie vegetal. Estos genotipos pueden ser **líneas consanguíneas**, **clones** ó **poblaciones seleccionadas** por diferentes procesos de mejora, (**híbridos**) etc.

En muchos casos, esta variedad sintética acumulará genes para distintos caracteres favorables, tales como productividad, precocidad, resistencia a una enfermedad o una plaga, calidad, etc. La variedad sintética puede ser entonces utilizada para su multiplicación y entrega a los agricultores, o bien como almacén de reserva de genes en Centros de Mejora. Generalmente, se usa o se intenta usar comercialmente.

La productividad de una variedad sintética depende del número de genotipos que entran en su formación, del rendimiento medio de cada uno de ellos en cruzamiento con los demás, de su **a.c.**, y del sistema de reproducción de la planta, es decir, de su proporción relativa de auto y alogamia.

Hay que señalar que los componentes de las variedades sintéticas: 1) deberían haber sido probados para su aptitud combinatoria, 2) deberían preservarse para la futura síntesis de la variedad 3) debería combinarse de tal modo que aseguren cruzamientos totalmente aleatorios.

3.2. Obtención de una variedad sintética

Una variedad sintética puede obtenerse, por ejemplo, a partir del cruzamiento **intervarietal** entre plantas alógamas, sobre todo si ambas variedades se han mejorado en su **a.c.** mutua por selección recurrente recíproca.

Las líneas consanguíneas son buenos candidatos para la obtención de una variedad sintética porque no son difíciles de mantener. Cuando la autofecundación no es posible se pueden utilizar líneas hermanas. Cuando se trabaja con cultivos perennes, los clones de los mismos pueden servir de componentes.

Los componentes de una variedad deben cruzarse al azar y cada uno de ellos debe contribuir a la siguiente generación con una cantidad igual de semilla. Habida cuenta que una variedad sintética es una mezcla de genotipos, estará sujeta a cambios de presión de selección.

En la producción de una variedad sintética, las partes componentes se designan con el nombre de syn 0 y serán líneas consanguíneas, líneas hermanas, clones u otras poblaciones. Las F_1 resultante de los cruzamientos al azar de los componentes se denominan syn 1, la F_2 syn 2 y así sucesivamente. Dado se intenta que una variedad sintética se use comercialmente, se debe controlar su rendimiento de generación en generación y no conformarse con que sea superior la syn 1.

Se ha visto que los híbridos simples, los tres vías y los dobles pueden servir como variedad sintética aunque el costo de producción de semilla de esta última es mucho menor que el de una variedad híbrida, ya que la variedad sintética puede usarse en un gran número de generaciones. Esto sugiere que la variedad sintética puede ser sustituida por variedades híbridas en aquellas situaciones en las que la producción de semilla híbrida no es de fiar o los costes son muy altos. También pueden servir como sustitutos para variedades híbridas, hasta que se desarrollen programas para la producción de semilla híbrida.

3.3. Predicción del rendimiento de variedades sintéticas

Wright en 1922 desarrolló una fórmula para mostrar el rendimiento esperado en F_2 de una sintética formada por un número cualquiera de líneas consanguíneas. La producción de la descendencia de los híbridos de n líneas consanguíneas vendrá

disminuida sobre el valor medio de los híbridos en una n-sima parte de la diferencia de producción entre el valor medio de los híbridos y el valor medio de las líneas consanguíneas. Es decir:

$$\bar{F}_2 = \bar{F}_1 - \frac{(\bar{F}_1 - \bar{P})}{n}$$

\bar{F}_2 = rendimiento esperado en la F_2

\bar{F}_1 = rendimiento promedio de todos los híbridos F_1 en todas las combinaciones de las líneas consanguíneas

\bar{P} = rendimiento promedio de las líneas consanguíneas

n = número de líneas consanguíneas

Admitiendo que una vez establecida una variedad sintética se comporta como una población panmíctica, entonces no habrá pérdida de vigor en las sucesivas generaciones, ya que no cambian las frecuencias génicas ni genotípicas. Es decir, el vigor de la F_2 se mantiene en la F_3 , F_4 , etc. (No es del todo correcto llamar a estas generaciones F_2 , F_3 , F_4). Por consiguiente, la productividad de una variedad sintética depende del número de líneas que la componen, la producción media de las líneas y la producción media de las n (n - 1)/2 -híbridos posibles.

3.4. Prueba de policruzamiento o poly-cross

Cuando se parte de una colección de líneas homocigóticas, de clones o de descendencias obtenidas por autofecundación en una población, se puede elegir los genotipos que van a formar la variedad sintética mediante la técnica del policruzamiento.

En la obtención de una variedad sintética, en cuanto se disponga de gran número de genotipos, es materialmente imposible la realización de los cruzamientos por parejas de todos ellos. La técnica del **policruzamiento** o **polycross** permite estimar, en una colección de genotipos, la **a.c. media** de cada uno de ellos con el conjunto de todas los demás. Esta prueba requiere que el material se cultive todo junto bajo condiciones de polinización abierta.

El material de partida suele ser:

- a) una colección de líneas homocigóticas, puras ó consanguíneas.
- b) una colección de clones.
- c) una colección de descendencias procedentes de la autofecundación de cierto número de plantas de una población.

a) Como ejemplo de una **colección de líneas homocigóticas** nos puede servir el centeno. Supongamos que disponemos de 50 líneas. Situaremos el campo de policruzamiento aislado y en él se siembran fajas paralelas de cinco o más golpes de

cada línea pura, sacando a suerte el orden de las variedades. Luego se siembra otra faja de líneas paralelas semejante con las líneas de cinco o más golpes distribuidas por nuevo sorteo, y así sucesivamente hasta un total, por ejemplo, de veinte fajas. Es preciso reservar semilla de todas las líneas que entran en el policruzamiento.

Llegado el momento de la cosecha, se recoge junta la semilla obtenida de todas las repeticiones de cada línea, con lo cual es lógico suponer que tal semilla procederá del cruzamiento de la línea correspondiente con todas las sembradas. Esta semilla sirve para plantear al año siguiente ensayos comparativos de producción y averiguar cuáles son las líneas de mejor **a.c** con las restantes. La semilla de reserva de las que resulten en este ensayo, las mejores combinadoras, se mezclan en partes iguales y se multiplica en polinización libre para producir la nueva variedad sintética.

b) Si se parte de **clones** y se dispone, por ejemplo de unas cien plantas de cada clon, se plantan éstas en los veinte puntos diferentes de la parcela de policruzamiento, poniendo, por ejemplo, cinco plantas en cada punto. A partir de aquí el procedimiento es como si se tratara de líneas.

Por este método se han obtenido excelentes resultados en plantas pratenses del género *Festuca*, en fleo, ray-gras, tréboles, alfalfa y también col de Bruselas.

Partiendo de líneas o clones, la variedad sintética se puede reproducir indefinidamente con la misma composición genética si se mantienen las líneas o clones y todos los años se procede a la plantación de nuevas parcelas de fundación.

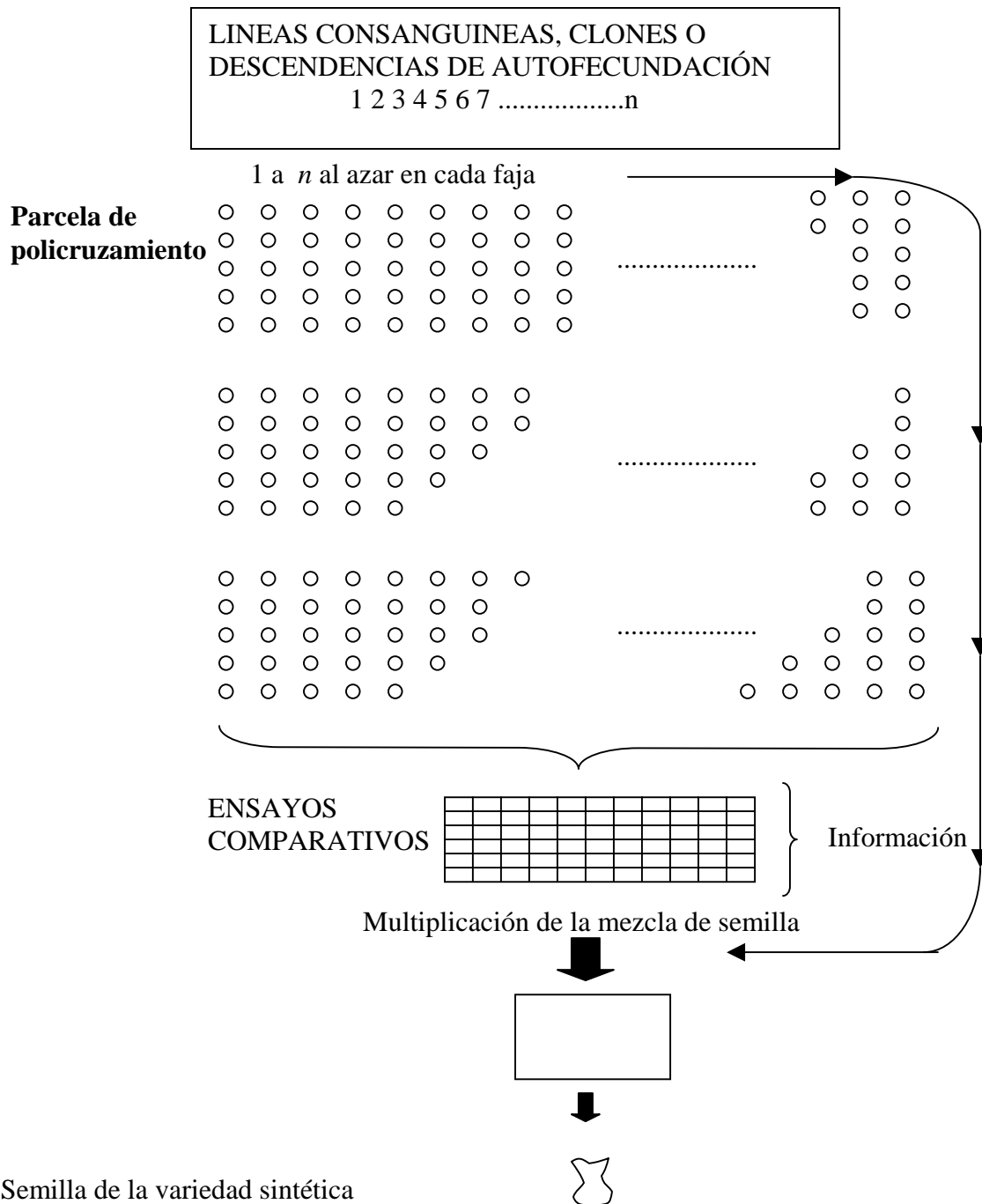
c) Como ejemplo de combinación de descendencias de autofecundación nos sirve el maíz, en que supondremos que partimos de una **población heterogénea**.

El primer año se autofecundan un número elevado de plantas, doscientas o más. En la parcela de policruzamiento del año siguiente se plantan cincuenta repeticiones de tres plantas cada una, con semilla de las plantas autofecundadas del año anterior. La siembra, como en los casos anteriores, se realiza sorteando la posición de las repeticiones.

La semilla obtenida al mezclar la de todas las mazorcas procedentes de la autofecundada originaria procede prácticamente del cruzamiento de cada descendencia con todas las demás. Cada mezcla de grano entra en los ensayos comparativos del año siguiente, cuyos resultados dan la información necesaria para separar, por ejemplo, las veinte mejores descendencias de las que se mezcla semilla en partes iguales, mezcla que, una vez multiplicada, constituye la nueva variedad sintética.

Cuando se opera con descendencias de una autofecundación puede ser ventajoso repetir el ciclo, para lo que se utiliza cada vez como población de partida la última sintética obtenida.

Figura tomada de Sanchez Monge.1974.



3.5 Variedades sintéticas de cultivos forrajeros

El interés por mejorar plantas forrajeras surgió después de conocerse bien las técnicas de mejora de plantas autógamias y alógamas. Los primeros intentos de mejora de forrajeras se hicieron en Gales y Canadá y supuso principalmente la aplicación de alguna forma de selección masal. La mejora continuada de estas plantas condujo a la aplicación de métodos más refinados.

Las características botánicas tan peculiares de las forrajeras hicieron necesaria la utilización de técnicas diferentes a las empleadas en maíz. Así por ejemplo, el control de la polinización es mucho más difícil en plantas forrajeras, puesto que los sexos no están separados, las flores son pequeñas, existe incompatibilidad y frecuentemente existe depresión por consanguinidad, lo que dificulta el desarrollo de líneas consanguíneas. No obstante, no todo son desventajas ya que la mayoría de las forrajeras son perennes y pueden propagarse clonalmente, lo que permite utilizar otros métodos y técnicas no utilizados en maíz.

Las forrajeras, particularmente aquellas utilizadas para pastoreo, por lo general se cultivan en parcelas con alta densidad de siembra, de modo que la competencia entre ellas es intensa. La competencia entre las mismas se determina fácilmente cultivando en distintas localidades y años e incluso en distintas localidades el mismo año la mezcla de semilla y viendo quién es al final la que subsiste.

Cuando un mejorador de forrajeras inicia un programa de mejora debe tener *in mente* que lo primero que debe tener como objetivo es la mejora en la producción de forraje, pero en muchos casos la forrajera debe ser capaz también de producir semilla. En otras palabras, una variedad mejorada de forrajera debe ser capaz de encajar y de cambiar en situaciones especiales, razón por la cual los mejoradores de forrajeras han trabajado siempre con variedades de base genética amplia.

Los mejoradores de forrajeras muy pronto se dieron cuenta que al seleccionar líneas o clones era de fundamental importancia determinar la aptitud combinatoria de los mismos y usaron algunas de las formas, ya descritas: top-cross (**a.c.g.**) cruzamiento único (**a.c.g.**) también llamado prueba del híbrido simple (**single-cross test**). Este método medirá la **a.c.e.** y las aptitudes combinatorias promedios de varios y de diferentes híbridos simples de una línea o clon reflejarán su **a.c.g.** Cuando las plantas o clones son autoincompatibles, los cruzamientos se hacen sin control de emasculación y polinización cruzada o bien metiendo ambas inflorescencias en la misma bolsa. La ventaja de esta prueba es que muestra qué combinación da mejores resultados.