

Vea discusiones, estadísticas y perfiles de autor para esta publicación en: <https://www.researchgate.net/publication/236102243>

# Métodos tradicionales y modernos de fitomejoramiento con ejemplos en arroz (*Oryza sativa* L.)

Artículo en Journal of Agricultural and Food Chemistry · Abril 2013

DOI: 10.1021/jf305531j · Fuente: PubMed

CITAS  
153

LEE  
4,883

2 autores:



**Flavio Breseghello**

Corporación Brasileña de Investigación Agropecuaria (EMBRAPA)

11 PUBLICACIONES 269 CITAS

VER EL PERFIL



**Alejandro SG Coelho**

Universidad Federal de Goiás

203 PUBLICACIONES 1.565 CITAS

VER EL PERFIL

Algunos de los autores de esta publicación también están trabajando en estos proyectos relacionados:



Conservación de la Biodiversidad de Fragmentos de Bosque en el APA Fernao Dias [Ver proyecto](#)



Desarrollo de un modelo de selección de todo el genoma para el mejoramiento de la caña de azúcar utilizando genotipado de captura de secuencias de alto rendimiento [Ver proyecto](#)

# Métodos tradicionales y modernos de fitomejoramiento con ejemplos en arroz (*Oryza sativa* L.)

Flavio Breseghello\*

Embrapa Arroz y Feijão. Vara. GO-462, km 12, Santo Antônio de Goiás, Goiás, Brasil 75375-000

Alexandre Siqueira Guedes Coelho

Universidade Federal de Goiás, Escola de Agronomia e Engenharia de Alimentos, Campus Samambaia, Goiânia, GO, Brasil 74690-900

**RESUMEN:** El fitomejoramiento puede definirse ampliamente como las alteraciones causadas en las plantas como resultado de su uso por parte de los humanos, que van desde cambios no intencionales resultantes del advenimiento de la agricultura hasta la aplicación de herramientas moleculares para el mejoramiento de precisión. La gran diversidad de métodos de mejoramiento se puede simplificar en tres categorías: (i) mejoramiento de plantas basado en la variación observada mediante la selección de plantas en base a variantes naturales que aparecen en la naturaleza o dentro de las variedades tradicionales; (ii) fitomejoramiento basado en apareamiento controlado por selección de plantas que presenten recombinación de genes deseables de diferentes progenitores; y (iii) mejoramiento de plantas basado en la recombinación monitoreada mediante la selección de genes específicos o perfiles de marcadores, utilizando herramientas moleculares para rastrear la variación dentro del genoma. La aplicación continua de métodos de mejoramiento tradicionales en una especie determinada podría conducir a la reducción del acervo genético del que se extraen los cultivares, lo que hace que los cultivos sean vulnerables al estrés biótico y abiótico y obstaculiza el progreso futuro. Se han ideado varios métodos para introducir variaciones exóticas en el germoplasma élite sin efectos indeseables. Se dan casos en arroz para ilustrar el potencial y las limitaciones de diferentes enfoques de mejoramiento.

**PALABRAS CLAVE:** historia del fitomejoramiento, *Oryza sativa*, domesticación de cultivos, mejoramiento genético, selección asistida por marcadores

## INTRODUCCIÓN

El fitomejoramiento puede considerarse un proceso coevolutivo entre humanos y plantas comestibles. Las personas provocaron cambios en las plantas que se usaban para la agricultura y, a su vez, esos nuevos tipos de plantas permitieron que se produjeran cambios en las poblaciones humanas. Las plantas que produjeron cosechas más generosas liberaron parte del tiempo de la gente para desarrollar el arte, la artesanía y la ciencia, lo que finalmente llevó a la vida humana moderna tal como la conocemos.

La civilización no podría existir sin la agricultura, y la agricultura no podría sustentar al mundo civilizado sin las modernas variedades de cultivos.<sup>1</sup> Desde este punto de vista, queda claro que el fitomejoramiento es uno de los principales cimientos de la civilización.

En los países industrializados, sólo una pequeña parte de la población se dedica a la agricultura. La gran mayoría de las personas depende de un pacto social tácito para su supervivencia, que asegura que alguien les proporcionará alimentos a cambio de algún servicio o bien. Este pacto es tan básico en la vida moderna que la gente da por sentado que hay comida disponible en el supermercado más cercano.

Sin embargo, el fracaso de la agricultura podría causar una ruptura de este pacto, dejando a las personas en una situación de inseguridad alimentaria. Así, proteger la agricultura significa garantizar el pacto fundacional de la civilización moderna.

El núcleo del fitomejoramiento es la selección de mejores tipos entre las variantes, en términos de rendimiento y calidad de las partes comestibles; facilidad de cultivo, cosecha y procesamiento; tolerancia al estrés ambiental; y resistencia contra plagas. Cada uno de estos aspectos del valor agronómico o alimentario se puede diseccionar en muchos rasgos específicos, cada uno de los cuales presenta su propio rango de variación.

Manipular un solo rasgo, sin tener en cuenta todos los demás, es relativamente sencillo; sin embargo, es poco probable que esto resulte en una variedad útil.

El reto del fitomejoramiento reside en mejorar simultáneamente todos los caracteres de interés, tarea que se ve dificultada por las correlaciones genéticas entre diferentes caracteres, que pueden ser debidas a genes con efectos pleiotrópicos, al enlace físico entre genes en los cromosomas, o a genética de poblaciones.<sup>2</sup> La selección de un rasgo cambiará los rasgos correlacionados, la estructura. a veces en la dirección deseada, otras veces de manera no anticipada. Si la selección de rasgos se realiza dentro de la población, los cambios observados en el cultivo y, por lo tanto, se supone que no representan un riesgo para los consumidores o el medio ambiente. Si esto

si la suposición es razonable o no es un tema de debate.<sup>4</sup>

El objetivo de este artículo es discutir los métodos de fitomejoramiento como una tecnología en evolución, considerando los crecientes niveles de conocimiento de los mecanismos subyacentes y el control del proceso de generación y selección de tipos de plantas superiores. En este contexto, se pueden identificar tres eras principales de fitomejoramiento: (i) fitomejoramiento basado en la selección de variantes observadas, sin tener en cuenta su origen; (ii) generación y selección de variación expandida por apareamiento controlado; y (iii) monitorear la herencia de la variación dentro del genoma y la selección de recombinantes específicos. La cuarta etapa del fitomejoramiento, que no se analiza en este documento, puede considerarse la creación e introducción de nuevas variaciones.

Número especial: Seguridad de los cultivos transgénicos: análisis de composición

Recibido: 28 de diciembre de 2012

Revisado: 11 de marzo de 2013

Aceptado: 21 de marzo de 2013

Publicado: 3 de abril de 2013

en genomas a través de la ingeniería genética. Las variedades resultantes de los métodos presentados en este documento pueden considerarse una referencia contra la cual se comparan las plantas transgénicas con respecto a su seguridad alimentaria.

## ¿ MEJORA VEGETAL BASADA EN OBSERVACIONES VARIACIÓN

La forma más primitiva de fitomejoramiento fue la selección de variantes naturales en la naturaleza y, más tarde, en campos cultivados. La variación genética estuvo continuamente sometida a la presión de selección de los ciclos de recolección de alimentos o de siembra-cosecha. En algunos casos, este proceso resultó en cambios profundos en los fenotipos de las plantas, como lo demuestra la derivación del maíz del teosinte.<sup>5</sup> Esta fase temprana del fitomejoramiento abarca el período que va desde el origen de la agricultura hasta los primeros experimentos de hibridación llevados a cabo por Kölreuter en el 1760.<sup>6</sup> Con el descubrimiento de las leyes de la herencia, en el cambio del siglo XIX al XX, se reconoció ampliamente la importancia de la hibridación en el fitomejoramiento.<sup>7</sup> Hoy en día, casi todos los programas de fitomejoramiento implican algún uso de la hibridación.<sup>8</sup>

Domesticación de plantas: el origen de los cultivos. Para un gen dado, las mutaciones son eventos raros, pero considerando la gran cantidad de plantas en un campo y de genes en una planta, las mutaciones son eventos bastante frecuentes en una población.<sup>9</sup> La mayoría de las mutaciones son desfavorables para la supervivencia en la naturaleza, siendo eliminadas de la población en unas pocas generaciones, como consecuencia de la selección natural. Sin embargo, algunas de estas mutaciones pueden resultar en fenotipos más favorables ya sea en términos de cultivo o en términos de calidad de los alimentos. Algunos de esos mutantes fueron rescatados por antiguos agricultores, quienes los protegieron de la competencia y establecieron una relación de simbiosis con aquellas plantas que de otro modo estarían inhabilitadas. A diferencia de los hábitats silvestres, los campos de cultivo eran entornos en los que esas mutaciones conferirían una ventaja selectiva, convirtiéndose así en el tipo predominante a través de la selección humana. La acumulación de este tipo de mutación es la principal causa del síndrome de domesticación, un conjunto de características que hizo que muchas especies cultivadas dependieran irreversiblemente de los humanos para su supervivencia.<sup>10</sup> La variabilidad molecular en plantas domesticadas tiende a ser menor que en especies silvestres relacionadas, como consecuencia del efecto fundador durante la domesticación. Al seleccionar fuertemente las raras plantas mutantes adaptadas al cultivo, los primeros agricultores eliminaron la mayor parte de la variación presente en las poblaciones silvestres de las que surgieron las formas cultivadas. Ahora está claro que muchos genes valiosos, especialmente aquellos relacionados con la resistencia a las plagas, quedaron fuera del acervo genético cultivado.<sup>11</sup> Incorporar esos genes en los cultivares modernos, sin perder terreno en términos de rendimiento y calidad del producto, es uno de los desafíos. del fitomejoramiento moderno y una de las aplicaciones más relevantes de las herramientas moleculares en los programas de mejoramiento.

Selección intuitiva del agricultor: el origen de las variedades locales.

Las variedades autóctonas son poblaciones de plantas que se han cultivado durante muchas generaciones en una determinada región y que han sido moldeadas por estrés biótico y abiótico, manejo de cultivos, manejo de semillas y preferencias alimentarias. Son entidades genéticas dinámicas: cambian continuamente como consecuencia de la selección intencional y no intencional, la mezcla de semillas y el intercambio de polen.

Las razas locales están formadas por un equilibrio entre la selección estabilizadora, que mantiene la identidad de la raza local en una región determinada, y la selección direccional suave, que conduce a ajustes lentos a los cambios ambientales. En algunos casos, pueden ocurrir cambios rápidos, especialmente cuando la variedad local se lleva a una región diferente o cuando se cultivan nuevos materiales en las proximidades.

con la raza local original. Las variedades locales todavía pueden derivar hoy en día de cultivares modernos, si se interrumpe la producción de semillas certificadas y las semillas guardadas por los agricultores se plantan de forma recurrente, sin preocuparse por el aislamiento contra la contaminación de semillas o polen.

Las características principales de las razas locales son<sup>12</sup> (i) altos niveles de diversidad genética dentro de las poblaciones, caracterizados por un rango limitado de variación entre individuos, con rasgos distintivos que hacen que la raza local sea identificable; (ii) adaptación a las condiciones de suelo y clima propias de la región, combinada con resistencia a plagas comunes; (iii) partes comestibles que son valoradas por la población local, normalmente moldeadas y siendo moldeadas por la cocina local; y (iv) rendimiento modesto pero estable, que confiere seguridad alimentaria a la comunidad local bajo una variación ambiental normal.

La selección intuitiva del agricultor tiene la virtud de dar forma a las variedades para el entorno de uso real y específico y para las preferencias alimentarias locales, sirviendo bien en el caso de la agricultura de subsistencia, donde la mayor parte de la producción se consume localmente.

Sin embargo, cuando los agricultores seleccionan una característica, las correlaciones genéticas pueden resultar en cambios no deseados en otras características. Por ejemplo, las variedades locales de cereales son normalmente plantas altas, propensas al acame y que presentan un bajo índice de cosecha, probablemente como resultado de la selección humana de grandes partes comestibles (panículas, mazorcas, espigas).

Sin embargo, por su riqueza en variabilidad genética y adaptabilidad a diferentes ambientes, las razas locales son los recursos genéticos más valiosos para los programas de fitomejoramiento a largo plazo y también objetivos principales para las colecciones de germoplasma.

Los bancos de semillas de todo el mundo mantienen miles de muestras de variedades locales en conservación "ex situ". En algunos países, existen esfuerzos para diseñar mecanismos regulatorios e incentivos financieros para que las comunidades tradicionales sigan cultivando sus variedades patrimoniales, con el objetivo de su conservación "in situ". Se han construido nuevos sistemas de conservación de germoplasma en redes sociales que conectan a personas interesadas en el tema como pasatiempo (p. ej., seedavers.org). Esas redes aprovechan las modernas herramientas de comunicación para replicar a escala global lo que solía suceder a través del contacto personal en las comunidades tradicionales.

No obstante, una gran parte de la variabilidad que una vez existió en los campos de cultivo de plantas anuales puede haberse perdido irreversiblemente durante la introducción de cultivares modernos de alto rendimiento. En este sentido, los mismos cultivares modernos que salvaron a millones de personas de morir de hambre pueden haber eliminado variedades que fueron el resultado de siglos de selección local intuitiva por parte de los agricultores y un recurso valioso para la mejora genética futura.

Selección de línea pura y selección en masa: el origen de los cultivares. El método más antiguo de fitomejoramiento basado en un conocimiento elemental de las leyes de la herencia ha sido la selección de plantas dentro de razas autóctonas, basándose en el supuesto de que se espera que las progenies de los mejores individuos sean superiores a la progenie de una muestra aleatoria de los población.

Este método fue propuesto formalmente por Louis de Vilmorin en 1856, aunque hay menciones del uso de sus principios por parte de algunos agricultores a principios del siglo XIX.<sup>13</sup> Esta realización puede considerarse como el origen del paradigma de la homogeneidad que domina la cría, y agricultura en su conjunto, hasta hoy.

A partir de este momento, la heterogeneidad dentro del campo se consideró indeseable y tanto el fitomejoramiento como la agronomía desarrollaron métodos para lograr la máxima homogeneidad espacial (p. ej., "agricultura de precisión").

En las especies que se autopolinizan, como el arroz y el trigo, las razas autóctonas se pueden considerar como una mezcla de líneas puras, incluidos algunos individuos heterocigóticos derivados de una baja frecuencia de cruzamientos.

polinización. En este tipo de población, la selección de plantas individuales y la derivación de progenies endogámicas dan como resultado invariablemente algunas líneas que superan a la raza local original para una condición de crecimiento dada. Sin embargo, esta superioridad tiene un costo, porque las líneas puras normalmente son menos estables que las poblaciones diversas frente al estrés, especialmente las enfermedades, y no tienen capacidad de adaptación a largo plazo, porque es monomórfica para la mayoría de los genes.

En el caso de las especies de polinización abierta, como el maíz, las razas locales son poblaciones de individuos que se aparean al azar, que se aproximan al equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE), con algunas desviaciones debido a la selección leve. La selección en masa y la recombinación de la parte de la población con mejor desempeño dan como resultado un aumento gradual en la frecuencia de alelos favorables. Generaciones sucesivas de selección de variedades locales de maíz dieron como resultado variedades mejoradas de polinización abierta, que fueron la base de la producción de maíz hasta la llegada del maíz híbrido.

## MEJORA VEGETAL BASADA EN CONTROL

### APAREAMIENTO

A pesar de la gran diversidad espontánea que se puede encontrar en las razas locales, simplemente aplicar la selección sobre la diversidad preexistente es un proceso de erosión que eventualmente llega a un límite. El verdadero poder creativo del fitomejoramiento reside en promover la recombinación para barajar los alelos favorables.<sup>14</sup> La combinación de diferentes alelos en muchos loci da como resultado un número virtualmente infinito de genotipos. Es posible que se pueda iniciar un programa de reproducción comercial a partir de una docena de progenitores fundadores bien adaptados, con un enfoque claro en un entorno objetivo específico y evaluando grandes progenies segregantes.

La inyección de nueva variabilidad podría ser necesaria en el caso de un cambio significativo del entorno objetivo, como la aparición de nuevas plagas para las que los materiales fundadores no tenían resistencia.

Dada la miríada de posibles genotipos resultantes del cruzamiento de diversos progenitores, la limitación para las ganancias genéticas se convierte en la capacidad del programa de mejoramiento para evaluar un gran número de plantas, derivadas de un gran número de cruces.

Por esta razón, el fitomejoramiento se denomina con frecuencia un juego de números, y los grandes programas competitivos en productos básicos invierten mucho en métodos de alto rendimiento para el manejo, la siembra, la evaluación y la cosecha de semillas. A medida que se acumulan las ganancias genéticas, el listón se eleva gradualmente y se requieren inversiones cada vez mayores para mantener un ritmo constante de progreso genético. El límite de esta escalada es la viabilidad financiera de los retornos en el mercado de semillas y negocios asociados. Se discuten los principales métodos desarrollados para el uso eficiente de los recursos en los programas de mejoramiento en el próximo.

Cría de pedigrí: jugar con los padres. La gran mayoría de los cultivares liberados de especies autopolinizantes se han desarrollado mediante el método de pedigrí. El mejoramiento de pedigrí consiste en cruzar progenitores y generar poblaciones segregantes, las cuales se realizan a través de generaciones de autopolinización y selección, hasta obtener un conjunto de líneas derivadas que combina las buenas características de ambos progenitores.

Debido a que se basa en la complementación de rasgos, este método es eficiente para el mejoramiento de rasgos cualitativos, como la resistencia a enfermedades, o rasgos fácilmente clasificables, como la arquitectura de la planta o el color o la forma de las partes de la planta. El método de pedigrí es atractivo para los mejoradores porque permite construir mejores variedades reuniendo, en la misma planta, buenas características que estaban presentes en diferentes materiales. Porque

todos los cruces son controlados, es posible conocer la genealogía de cada cultivar.

La principal debilidad del método genealógico reside en el hecho de que el rendimiento se evalúa eficientemente sólo al final del proceso, en líneas puras, cuando la semilla está disponible para ensayos repetidos. En este punto, sin embargo, a menos que se haya adelantado una gran cantidad de líneas, hay poco espacio para mejorar el potencial de rendimiento. En consecuencia, la tasa de progreso para el rendimiento que resulta del método de pedigrí es normalmente modesta, rara vez excede el 1% por año.<sup>15</sup>

Reproducción de ideotipos: jugando con los rasgos. El enfoque de mejoramiento de ideotipos se puede considerar como una estrategia para mejorar la capacidad del método de pedigrí para promover ganancias para los rasgos cuantitativos, especialmente el rendimiento. Se basa en la hipótesis de que uno puede mejorar rasgos complejos cambiando rasgos más simples que están positivamente correlacionados con ellos.<sup>16</sup> La ventaja de este método es que, si la hipótesis subyacente resulta correcta, se podría promover una ganancia significativa para el rendimiento, incluso con un pequeño programa de mejoramiento, adoptando el enfoque "inteligente", en oposición al enfoque de "juego de números" de los programas de mejoramiento a gran escala.

Además, es científicamente atractivo para los mejoradores, porque tienen la oportunidad de cambiar paradigmas en su cultivo favorito.

Sin embargo, es importante tener en cuenta que las correlaciones genéticas desfavorables pueden contrarrestar la ventaja que brindan los rasgos que componen el ideotipo.<sup>17</sup> Cambiar el ideotipo de un cultivo a menudo requiere

buscar variaciones más allá de los límites del germoplasma élite, que normalmente es de el tipo de planta actual. Sin embargo, el uso de variedades locales como progenitores en los programas de mejoramiento normalmente da como resultado una marcada reducción en el rendimiento. Por esta razón, es necesario retrocruzar hacia los materiales de élite para recuperar una progenie competitiva.<sup>18</sup> Si el donante del nuevo rasgo es un pariente silvestre, los problemas de compatibilidad sexual, esterilidad de las flores, calidad del grano o dispersión de semillas (es decir, rotura del grano) puede persistir durante varias generaciones.

Para evitar los efectos indeseables de la introducción directa de materiales exóticos en las poblaciones de mejoramiento de élite, esos materiales normalmente se usan primero en una fase de premejoramiento, cuando los mejoradores intentan romper la asociación entre rasgos útiles e indeseables. Una vez que el nuevo rasgo necesario para ensamblar el ideotipo se inserta en un fondo de élite, esas líneas vectoriales pueden transferirse al programa de mejoramiento de élite.

Mejoramiento de poblaciones: jugando con la variación genética. Aunque todos los métodos de mejoramiento implican la aplicación de presión de selección sobre una población variable, el término "mejoramiento de poblaciones" indica un método diseñado para mejorar el desempeño fenotípico de una población entrecruzada aumentando la frecuencia de alelos favorables que controlan los rasgos de interés. La versión más simple del mejoramiento de poblaciones es el método de selección en masa aplicado a especies de polinización cruzada, en el que la población mejorada se usa directamente como cultivar.

Más tarde, se diseñaron esquemas más sofisticados de mejoramiento de poblaciones, proporcionando el marco para el desarrollo de la teoría de la genética cuantitativa. En el mejoramiento de poblaciones moderno, el objetivo es aumentar el valor de la población como fuente de líneas de élite. Mejorar la calidad media de la población, al mismo tiempo que se preserva la variación dentro de ella, da como resultado individuos superiores que superan las líneas previamente existentes. Esas líneas pueden utilizarse como cultivares, en el caso de especies autopolinizadas, o como progenitores de híbridos, en el caso de especies alógamas.

El mejoramiento de poblaciones es un esquema abierto de rondas consecutivas de selección y recombinación, por lo que también se conoce como mejoramiento por selección recurrente. La selección recurrente requiere un

sistema de cruce eficiente, lo que puede ser una limitante para las especies autopolinizadoras. Este esquema, cuando se aplica repetidamente en poblaciones pequeñas, conduce al agotamiento de la variación genética y la desaceleración de las ganancias genéticas.<sup>19</sup> Por esta razón, se debe mantener un tamaño de población efectivo grande en todo momento o, de lo contrario, la deriva genética anulará las otras fuerzas que actúan sobre la población, dificultando la mejora genética.<sup>20</sup> Sin embargo, incluso los tamaños

de población moderados (p. ej., 50 plantas) parecen ser suficientes para evitar el rápido agotamiento de la variación genética.<sup>21</sup> Esto probablemente se deba al hecho de que, mientras que la selección conduce a la pérdida de diversidad en algunos genes, la recombinación rompe los bloques de enlace en piezas más pequeñas, lo que permite muchas más combinaciones de genes de las que eran posibles con grandes segmentos de ADN. Este fenómeno libera variaciones ocultas en las últimas generaciones mediante el proceso de selección recurrente, compensando la pérdida de variación debida a la selección.<sup>22</sup> Los criadores crean nuevas poblaciones entrecruzando varias líneas, elegidas como fuentes de alelos favorables para una o más

características. Estas poblaciones sintéticas bajo selección recurrente imitan los eventos genéticos que solían tener lugar en las variedades locales en manos de agricultores tradicionales, con la diferencia de que todo el proceso es monitoreado y controlado, y la presión de selección se intensifica para obtener ganancias más rápidas. La tasa de ganancia genética por unidad de tiempo puede incrementarse acelerando los ciclos de selección-recombinación, intensificando la presión de selección, mejorando la precisión de la evaluación (aumentando así la heredabilidad), o mediante cualquier combinación de estos.

El esquema general de cría de poblaciones es muy flexible, lo que permite la personalización a las necesidades y objetivos específicos de las diferentes especies y programas de cría. El sistema puede formatearse para resultados rápidos a corto plazo, normalmente aplicando una fuerte presión de selección en poblaciones genéticamente de base estrecha, o para resultados sostenidos a largo plazo, aplicando una presión de selección moderada en poblaciones genéticamente de base amplia. El mejoramiento de poblaciones también se puede usar como un esquema de mejoramiento previo, porque sus frecuentes eventos de cruce promueven la recombinación entre genomas exóticos y de élite, eliminando genes exóticos desfavorables de la población.

Cría de híbridos: jugando con la heterosis. La heterosis es la superioridad de los individuos híbridos en comparación con los individuos endogámicos.<sup>23</sup> Dentro de ciertos límites, cuanto más divergentes son los padres, mayor es la heterosis en su descendencia.<sup>24,25</sup> El vigor híbrido decae rápidamente a través de generaciones de endogamia, lo que indica que, sea lo que sea el mecanismo subyacente a la heterosis, se debe a la presencia de loci heterocigotos. Por esta razón, los programas de mejoramiento de maíz en la actualidad se enfocan en desarrollar híbridos F1 competitivos, en los cuales la heterocigosis está en su punto álgido. máximo.

Dos desafíos están presentes en los programas de mejoramiento de híbridos: (i) la necesidad de mejorar al menos dos poblaciones hacia la adaptación agronómica, manteniéndolas genéticamente lo suficientemente distantes para expresar una fuerte heterosis, y (ii) desarrollar una producción eficiente de semillas de híbridos seleccionados, de modo que la el costo de producción de semillas no compensa el valor del rendimiento adicional resultante de la heterosis. En el maíz, el primer problema condujo al concepto de grupos heteróticos, dividiendo el <sup>26</sup> ~~adentro genético~~ <sup>27</sup> ~~adentro genético~~ <sup>28</sup> ~~adentro genético~~ <sup>29</sup> ~~adentro genético~~ <sup>30</sup> ~~adentro genético~~ <sup>31</sup> ~~adentro genético~~ <sup>32</sup> ~~adentro genético~~ <sup>33</sup> ~~adentro genético~~ <sup>34</sup> ~~adentro genético~~ <sup>35</sup> ~~adentro genético~~ <sup>36</sup> ~~adentro genético~~ <sup>37</sup> ~~adentro genético~~ <sup>38</sup> ~~adentro genético~~ <sup>39</sup> ~~adentro genético~~ <sup>40</sup> ~~adentro genético~~ <sup>41</sup> ~~adentro genético~~ <sup>42</sup> ~~adentro genético~~ <sup>43</sup> ~~adentro genético~~ <sup>44</sup> ~~adentro genético~~ <sup>45</sup> ~~adentro genético~~ <sup>46</sup> ~~adentro genético~~ <sup>47</sup> ~~adentro genético~~ <sup>48</sup> ~~adentro genético~~ <sup>49</sup> ~~adentro genético~~ <sup>50</sup> ~~adentro genético~~ <sup>51</sup> ~~adentro genético~~ <sup>52</sup> ~~adentro genético~~ <sup>53</sup> ~~adentro genético~~ <sup>54</sup> ~~adentro genético~~ <sup>55</sup> ~~adentro genético~~ <sup>56</sup> ~~adentro genético~~ <sup>57</sup> ~~adentro genético~~ <sup>58</sup> ~~adentro genético~~ <sup>59</sup> ~~adentro genético~~ <sup>60</sup> ~~adentro genético~~ <sup>61</sup> ~~adentro genético~~ <sup>62</sup> ~~adentro genético~~ <sup>63</sup> ~~adentro genético~~ <sup>64</sup> ~~adentro genético~~ <sup>65</sup> ~~adentro genético~~ <sup>66</sup> ~~adentro genético~~ <sup>67</sup> ~~adentro genético~~ <sup>68</sup> ~~adentro genético~~ <sup>69</sup> ~~adentro genético~~ <sup>70</sup> ~~adentro genético~~ <sup>71</sup> ~~adentro genético~~ <sup>72</sup> ~~adentro genético~~ <sup>73</sup> ~~adentro genético~~ <sup>74</sup> ~~adentro genético~~ <sup>75</sup> ~~adentro genético~~ <sup>76</sup> ~~adentro genético~~ <sup>77</sup> ~~adentro genético~~ <sup>78</sup> ~~adentro genético~~ <sup>79</sup> ~~adentro genético~~ <sup>80</sup> ~~adentro genético~~ <sup>81</sup> ~~adentro genético~~ <sup>82</sup> ~~adentro genético~~ <sup>83</sup> ~~adentro genético~~ <sup>84</sup> ~~adentro genético~~ <sup>85</sup> ~~adentro genético~~ <sup>86</sup> ~~adentro genético~~ <sup>87</sup> ~~adentro genético~~ <sup>88</sup> ~~adentro genético~~ <sup>89</sup> ~~adentro genético~~ <sup>90</sup> ~~adentro genético~~ <sup>91</sup> ~~adentro genético~~ <sup>92</sup> ~~adentro genético~~ <sup>93</sup> ~~adentro genético~~ <sup>94</sup> ~~adentro genético~~ <sup>95</sup> ~~adentro genético~~ <sup>96</sup> ~~adentro genético~~ <sup>97</sup> ~~adentro genético~~ <sup>98</sup> ~~adentro genético~~ <sup>99</sup> ~~adentro genético~~ <sup>100</sup> ~~adentro genético~~ <sup>101</sup> ~~adentro genético~~ <sup>102</sup> ~~adentro genético~~ <sup>103</sup> ~~adentro genético~~ <sup>104</sup> ~~adentro genético~~ <sup>105</sup> ~~adentro genético~~ <sup>106</sup> ~~adentro genético~~ <sup>107</sup> ~~adentro genético~~ <sup>108</sup> ~~adentro genético~~ <sup>109</sup> ~~adentro genético~~ <sup>110</sup> ~~adentro genético~~ <sup>111</sup> ~~adentro genético~~ <sup>112</sup> ~~adentro genético~~ <sup>113</sup> ~~adentro genético~~ <sup>114</sup> ~~adentro genético~~ <sup>115</sup> ~~adentro genético~~ <sup>116</sup> ~~adentro genético~~ <sup>117</sup> ~~adentro genético~~ <sup>118</sup> ~~adentro genético~~ <sup>119</sup> ~~adentro genético~~ <sup>120</sup> ~~adentro genético~~ <sup>121</sup> ~~adentro genético~~ <sup>122</sup> ~~adentro genético~~ <sup>123</sup> ~~adentro genético~~ <sup>124</sup> ~~adentro genético~~ <sup>125</sup> ~~adentro genético~~ <sup>126</sup> ~~adentro genético~~ <sup>127</sup> ~~adentro genético~~ <sup>128</sup> ~~adentro genético~~ <sup>129</sup> ~~adentro genético~~ <sup>130</sup> ~~adentro genético~~ <sup>131</sup> ~~adentro genético~~ <sup>132</sup> ~~adentro genético~~ <sup>133</sup> ~~adentro genético~~ <sup>134</sup> ~~adentro genético~~ <sup>135</sup> ~~adentro genético~~ <sup>136</sup> ~~adentro genético~~ <sup>137</sup> ~~adentro genético~~ <sup>138</sup> ~~adentro genético~~ <sup>139</sup> ~~adentro genético~~ <sup>140</sup> ~~adentro genético~~ <sup>141</sup> ~~adentro genético~~ <sup>142</sup> ~~adentro genético~~ <sup>143</sup> ~~adentro genético~~ <sup>144</sup> ~~adentro genético~~ <sup>145</sup> ~~adentro genético~~ <sup>146</sup> ~~adentro genético~~ <sup>147</sup> ~~adentro genético~~ <sup>148</sup> ~~adentro genético~~ <sup>149</sup> ~~adentro genético~~ <sup>150</sup> ~~adentro genético~~ <sup>151</sup> ~~adentro genético~~ <sup>152</sup> ~~adentro genético~~ <sup>153</sup> ~~adentro genético~~ <sup>154</sup> ~~adentro genético~~ <sup>155</sup> ~~adentro genético~~ <sup>156</sup> ~~adentro genético~~ <sup>157</sup> ~~adentro genético~~ <sup>158</sup> ~~adentro genético~~ <sup>159</sup> ~~adentro genético~~ <sup>160</sup> ~~adentro genético~~ <sup>161</sup> ~~adentro genético~~ <sup>162</sup> ~~adentro genético~~ <sup>163</sup> ~~adentro genético~~ <sup>164</sup> ~~adentro genético~~ <sup>165</sup> ~~adentro genético~~ <sup>166</sup> ~~adentro genético~~ <sup>167</sup> ~~adentro genético~~ <sup>168</sup> ~~adentro genético~~ <sup>169</sup> ~~adentro genético~~ <sup>170</sup> ~~adentro genético~~ <sup>171</sup> ~~adentro genético~~ <sup>172</sup> ~~adentro genético~~ <sup>173</sup> ~~adentro genético~~ <sup>174</sup> ~~adentro genético~~ <sup>175</sup> ~~adentro genético~~ <sup>176</sup> ~~adentro genético~~ <sup>177</sup> ~~adentro genético~~ <sup>178</sup> ~~adentro genético~~ <sup>179</sup> ~~adentro genético~~ <sup>180</sup> ~~adentro genético~~ <sup>181</sup> ~~adentro genético~~ <sup>182</sup> ~~adentro genético~~ <sup>183</sup> ~~adentro genético~~ <sup>184</sup> ~~adentro genético~~ <sup>185</sup> ~~adentro genético~~ <sup>186</sup> ~~adentro genético~~ <sup>187</sup> ~~adentro genético~~ <sup>188</sup> ~~adentro genético~~ <sup>189</sup> ~~adentro genético~~ <sup>190</sup> ~~adentro genético~~ <sup>191</sup> ~~adentro genético~~ <sup>192</sup> ~~adentro genético~~ <sup>193</sup> ~~adentro genético~~ <sup>194</sup> ~~adentro genético~~ <sup>195</sup> ~~adentro genético~~ <sup>196</sup> ~~adentro genético~~ <sup>197</sup> ~~adentro genético~~ <sup>198</sup> ~~adentro genético~~ <sup>199</sup> ~~adentro genético~~ <sup>200</sup> ~~adentro genético~~ <sup>201</sup> ~~adentro genético~~ <sup>202</sup> ~~adentro genético~~ <sup>203</sup> ~~adentro genético~~ <sup>204</sup> ~~adentro genético~~ <sup>205</sup> ~~adentro genético~~ <sup>206</sup> ~~adentro genético~~ <sup>207</sup> ~~adentro genético~~ <sup>208</sup> ~~adentro genético~~ <sup>209</sup> ~~adentro genético~~ <sup>210</sup> ~~adentro genético~~ <sup>211</sup> ~~adentro genético~~ <sup>212</sup> ~~adentro genético~~ <sup>213</sup> ~~adentro genético~~ <sup>214</sup> ~~adentro genético~~ <sup>215</sup> ~~adentro genético~~ <sup>216</sup> ~~adentro genético~~ <sup>217</sup> ~~adentro genético~~ <sup>218</sup> ~~adentro genético~~ <sup>219</sup> ~~adentro genético~~ <sup>220</sup> ~~adentro genético~~ <sup>221</sup> ~~adentro genético~~ <sup>222</sup> ~~adentro genético~~ <sup>223</sup> ~~adentro genético~~ <sup>224</sup> ~~adentro genético~~ <sup>225</sup> ~~adentro genético~~ <sup>226</sup> ~~adentro genético~~ <sup>227</sup> ~~adentro genético~~ <sup>228</sup> ~~adentro genético~~ <sup>229</sup> ~~adentro genético~~ <sup>230</sup> ~~adentro genético~~ <sup>231</sup> ~~adentro genético~~ <sup>232</sup> ~~adentro genético~~ <sup>233</sup> ~~adentro genético~~ <sup>234</sup> ~~adentro genético~~ <sup>235</sup> ~~adentro genético~~ <sup>236</sup> ~~adentro genético~~ <sup>237</sup> ~~adentro genético~~ <sup>238</sup> ~~adentro genético~~ <sup>239</sup> ~~adentro genético~~ <sup>240</sup> ~~adentro genético~~ <sup>241</sup> ~~adentro genético~~ <sup>242</sup> ~~adentro genético~~ <sup>243</sup> ~~adentro genético~~ <sup>244</sup> ~~adentro genético~~ <sup>245</sup> ~~adentro genético~~ <sup>246</sup> ~~adentro genético~~ <sup>247</sup> ~~adentro genético~~ <sup>248</sup> ~~adentro genético~~ <sup>249</sup> ~~adentro genético~~ <sup>250</sup> ~~adentro genético~~ <sup>251</sup> ~~adentro genético~~ <sup>252</sup> ~~adentro genético~~ <sup>253</sup> ~~adentro genético~~ <sup>254</sup> ~~adentro genético~~ <sup>255</sup> ~~adentro genético~~ <sup>256</sup> ~~adentro genético~~ <sup>257</sup> ~~adentro genético~~ <sup>258</sup> ~~adentro genético~~ <sup>259</sup> ~~adentro genético~~ <sup>260</sup> ~~adentro genético~~ <sup>261</sup> ~~adentro genético~~ <sup>262</sup> ~~adentro genético~~ <sup>263</sup> ~~adentro genético~~ <sup>264</sup> ~~adentro genético~~ <sup>265</sup> ~~adentro genético~~ <sup>266</sup> ~~adentro genético~~ <sup>267</sup> ~~adentro genético~~ <sup>268</sup> ~~adentro genético~~ <sup>269</sup> ~~adentro genético~~ <sup>270</sup> ~~adentro genético~~ <sup>271</sup> ~~adentro genético~~ <sup>272</sup> ~~adentro genético~~ <sup>273</sup> ~~adentro genético~~ <sup>274</sup> ~~adentro genético~~ <sup>275</sup> ~~adentro genético~~ <sup>276</sup> ~~adentro genético~~ <sup>277</sup> ~~adentro genético~~ <sup>278</sup> ~~adentro genético~~ <sup>279</sup> ~~adentro genético~~ <sup>280</sup> ~~adentro genético~~ <sup>281</sup> ~~adentro genético~~ <sup>282</sup> ~~adentro genético~~ <sup>283</sup> ~~adentro genético~~ <sup>284</sup> ~~adentro genético~~ <sup>285</sup> ~~adentro genético~~ <sup>286</sup> ~~adentro genético~~ <sup>287</sup> ~~adentro genético~~ <sup>288</sup> ~~adentro genético~~ <sup>289</sup> ~~adentro genético~~ <sup>290</sup> ~~adentro genético~~ <sup>291</sup> ~~adentro genético~~ <sup>292</sup> ~~adentro genético~~ <sup>293</sup> ~~adentro genético~~ <sup>294</sup> ~~adentro genético~~ <sup>295</sup> ~~adentro genético~~ <sup>296</sup> ~~adentro genético~~ <sup>297</sup> ~~adentro genético~~ <sup>298</sup> ~~adentro genético~~ <sup>299</sup> ~~adentro genético~~ <sup>300</sup> ~~adentro genético~~ <sup>301</sup> ~~adentro genético~~ <sup>302</sup> ~~adentro genético~~ <sup>303</sup> ~~adentro genético~~ <sup>304</sup> ~~adentro genético~~ <sup>305</sup> ~~adentro genético~~ <sup>306</sup> ~~adentro genético~~ <sup>307</sup> ~~adentro genético~~ <sup>308</sup> ~~adentro genético~~ <sup>309</sup> ~~adentro genético~~ <sup>310</sup> ~~adentro genético~~ <sup>311</sup> ~~adentro genético~~ <sup>312</sup> ~~adentro genético~~ <sup>313</sup> ~~adentro genético~~ <sup>314</sup> ~~adentro genético~~ <sup>315</sup> ~~adentro genético~~ <sup>316</sup> ~~adentro genético~~ <sup>317</sup> ~~adentro genético~~ <sup>318</sup> ~~adentro genético~~ <sup>319</sup> ~~adentro genético~~ <sup>320</sup> ~~adentro genético~~ <sup>321</sup> ~~adentro genético~~ <sup>322</sup> ~~adentro genético~~ <sup>323</sup> ~~adentro genético~~ <sup>324</sup> ~~adentro genético~~ <sup>325</sup> ~~adentro genético~~ <sup>326</sup> ~~adentro genético~~ <sup>327</sup> ~~adentro genético~~ <sup>328</sup> ~~adentro genético~~ <sup>329</sup> ~~adentro genético~~ <sup>330</sup> ~~adentro genético~~ <sup>331</sup> ~~adentro genético~~ <sup>332</sup> ~~adentro genético~~ <sup>333</sup> ~~adentro genético~~ <sup>334</sup> ~~adentro genético~~ <sup>335</sup> ~~adentro genético~~ <sup>336</sup> ~~adentro genético~~ <sup>337</sup> ~~adentro genético~~ <sup>338</sup> ~~adentro genético~~ <sup>339</sup> ~~adentro genético~~ <sup>340</sup> ~~adentro genético~~ <sup>341</sup> ~~adentro genético~~ <sup>342</sup> ~~adentro genético~~ <sup>343</sup> ~~adentro genético~~ <sup>344</sup> ~~adentro genético~~ <sup>345</sup> ~~adentro genético~~ <sup>346</sup> ~~adentro genético~~ <sup>347</sup> ~~adentro genético~~ <sup>348</sup> ~~adentro genético~~ <sup>349</sup> ~~adentro genético~~ <sup>350</sup> ~~adentro genético~~ <sup>351</sup> ~~adentro genético~~ <sup>352</sup> ~~adentro genético~~ <sup>353</sup> ~~adentro genético~~ <sup>354</sup> ~~adentro genético~~ <sup>355</sup> ~~adentro genético~~ <sup>356</sup> ~~adentro genético~~ <sup>357</sup> ~~adentro genético~~ <sup>358</sup> ~~adentro genético~~ <sup>359</sup> ~~adentro genético~~ <sup>360</sup> ~~adentro genético~~ <sup>361</sup> ~~adentro genético~~ <sup>362</sup> ~~adentro genético~~ <sup>363</sup> ~~adentro genético~~ <sup>364</sup> ~~adentro genético~~ <sup>365</sup> ~~adentro genético~~ <sup>366</sup> ~~adentro genético~~ <sup>367</sup> ~~adentro genético~~ <sup>368</sup> ~~adentro genético~~ <sup>369</sup> ~~adentro genético~~ <sup>370</sup> ~~adentro genético~~ <sup>371</sup> ~~adentro genético~~ <sup>372</sup> ~~adentro genético~~ <sup>373</sup> ~~adentro genético~~ <sup>374</sup> ~~adentro genético~~ <sup>375</sup> ~~adentro genético~~ <sup>376</sup> ~~adentro genético~~ <sup>377</sup> ~~adentro genético~~ <sup>378</sup> ~~adentro genético~~ <sup>379</sup> ~~adentro genético~~ <sup>380</sup> ~~adentro genético~~ <sup>381</sup> ~~adentro genético~~ <sup>382</sup> ~~adentro genético~~ <sup>383</sup> ~~adentro genético~~ <sup>384</sup> ~~adentro genético~~ <sup>385</sup> ~~adentro genético~~ <sup>386</sup> ~~adentro genético~~ <sup>387</sup> ~~adentro genético~~ <sup>388</sup> ~~adentro genético~~ <sup>389</sup> ~~adentro genético~~ <sup>390</sup> ~~adentro genético~~ <sup>391</sup> ~~adentro genético~~ <sup>392</sup> ~~adentro genético~~ <sup>393</sup> ~~adentro genético~~ <sup>394</sup> ~~adentro genético~~ <sup>395</sup> ~~adentro genético~~ <sup>396</sup> ~~adentro genético~~ <sup>397</sup> ~~adentro genético~~ <sup>398</sup> ~~adentro genético~~ <sup>399</sup> ~~adentro genético~~ <sup>400</sup> ~~adentro genético~~ <sup>401</sup> ~~adentro genético~~ <sup>402</sup> ~~adentro genético~~ <sup>403</sup> ~~adentro genético~~ <sup>404</sup> ~~adentro genético~~ <sup>405</sup> ~~adentro genético~~ <sup>406</sup> ~~adentro genético~~ <sup>407</sup> ~~adentro genético~~ <sup>408</sup> ~~adentro genético~~ <sup>409</sup> ~~adentro genético~~ <sup>410</sup> ~~adentro genético~~ <sup>411</sup> ~~adentro genético~~ <sup>412</sup> ~~adentro genético~~ <sup>413</sup> ~~adentro genético~~ <sup>414</sup> ~~adentro genético~~ <sup>415</sup> ~~adentro genético~~ <sup>416</sup> ~~adentro genético~~ <sup>417</sup> ~~adentro genético~~ <sup>418</sup> ~~adentro genético~~ <sup>419</sup> ~~adentro genético~~ <sup>420</sup> ~~adentro genético~~ <sup>421</sup> ~~adentro genético~~ <sup>422</sup> ~~adentro genético~~ <sup>423</sup> ~~adentro genético~~ <sup>424</sup> ~~adentro genético~~ <sup>425</sup> ~~adentro genético~~ <sup>426</sup> ~~adentro genético~~ <sup>427</sup> ~~adentro genético~~ <sup>428</sup> ~~adentro genético~~ <sup>429</sup> ~~adentro genético~~ <sup>430</sup> ~~adentro genético~~ <sup>431</sup> ~~adentro genético~~ <sup>432</sup> ~~adentro genético~~ <sup>433</sup> ~~adentro genético~~ <sup>434</sup> ~~adentro genético~~ <sup>435</sup> ~~adentro genético~~ <sup>436</sup> ~~adentro genético~~ <sup>437</sup> ~~adentro genético~~ <sup>438</sup> ~~adentro genético~~ <sup>439</sup> ~~adentro genético~~ <sup>440</sup> ~~adentro genético~~ <sup>441</sup> ~~adentro genético~~ <sup>442</sup> ~~adentro genético~~ <sup>443</sup> ~~adentro genético~~ <sup>444</sup> ~~adentro genético~~ <sup>445</sup> ~~adentro genético~~ <sup>446</sup> ~~adentro genético~~ <sup>447</sup> ~~adentro genético~~ <sup>448</sup> ~~adentro genético~~ <sup>449</sup> ~~adentro genético~~ <sup>450</sup> ~~adentro genético~~ <sup>451</sup> ~~adentro genético~~ <sup>452</sup> ~~adentro genético~~ <sup>453</sup> ~~adentro genético~~ <sup>454</sup> ~~adentro genético~~ <sup>455</sup> ~~adentro genético~~ <sup>456</sup> ~~adentro genético~~ <sup>457</sup> ~~adentro genético~~ <sup>458</sup> ~~adentro genético~~ <sup>459</sup> ~~adentro genético~~ <sup>460</sup> ~~adentro genético~~ <sup>461</sup> ~~adentro genético~~ <sup>462</sup> ~~adentro genético~~ <sup>463</sup> ~~adentro genético~~ <sup>464</sup> ~~adentro genético~~ <sup>465</sup> ~~adentro genético~~ <sup>466</sup> ~~adentro genético~~ <sup>467</sup> ~~adentro genético~~ <sup>468</sup> ~~adentro genético~~ <sup>469</sup> ~~adentro genético~~ <sup>470</sup> ~~adentro genético~~ <sup>471</sup> ~~adentro genético~~ <sup>472</sup> ~~adentro genético~~ <sup>473</sup> ~~adentro genético~~ <sup>474</sup> ~~adentro genético~~ <sup>475</sup> ~~adentro genético~~ <sup>476</sup> ~~adentro genético~~ <sup>477</sup> ~~adentro genético~~ <sup>478</sup> ~~adentro genético~~ <sup>479</sup> ~~adentro genético~~ <sup>480</sup> ~~adentro genético~~ <sup>481</sup> ~~adentro genético~~ <sup>482</sup> ~~adentro genético~~ <sup>483</sup> ~~adentro genético~~ <sup>484</sup> ~~adentro genético~~ <sup>485</sup> ~~adentro genético~~ <sup>486</sup> ~~adentro genético~~ <sup>487</sup> ~~adentro genético~~ <sup>488</sup> ~~adentro genético~~ <sup>489</sup> ~~adentro genético~~ <sup>490</sup> ~~adentro genético~~ <sup>491</sup> ~~adentro genético~~ <sup>492</sup> ~~adentro genético~~ <sup>493</sup> ~~adentro genético~~ <sup>494</sup> ~~adentro genético~~ <sup>495</sup> ~~adentro genético~~ <sup>496</sup> ~~adentro genético~~ <sup>497</sup> ~~adentro genético~~ <sup>498</sup> ~~adentro genético~~ <sup>499</sup> ~~adentro genético~~ <sup>500</sup> ~~adentro genético~~ <sup>501</sup> ~~adentro genético~~ <sup>502</sup> ~~adentro genético~~ <sup>503</sup> ~~adentro genético~~ <sup>504</sup> ~~adentro genético~~ <sup>505</sup> ~~adentro genético~~ <sup>506</sup> ~~adentro genético~~ <sup>507</sup> ~~adentro genético~~ <sup>508</sup> ~~adentro genético~~ <sup>509</sup> ~~adentro genético~~ <sup>510</sup> ~~adentro genético~~ <sup>511</sup> ~~adentro genético~~ <sup>512</sup> ~~adentro genético~~ <sup>513</sup> ~~adentro genético~~ <sup>514</sup> ~~adentro genético~~ <sup>515</sup> ~~adentro genético~~ <sup>516</sup> ~~adentro genético~~ <sup>517</sup> ~~adentro genético~~ <sup>518</sup> ~~adentro genético~~ <sup>519</sup> ~~adentro genético~~ <sup>520</sup> ~~adentro genético~~ <sup>521</sup> ~~adentro genético~~ <sup>522</sup> ~~adentro genético~~ <sup>523</sup> ~~adentro genético~~ <sup>524</sup> ~~adentro genético~~ <sup>525</sup> ~~adentro genético~~ <sup>526</sup> ~~adentro genético~~ <sup>527</sup> ~~adentro genético~~ <sup>528</sup> ~~adentro genético~~ <sup>529</sup> ~~adentro genético~~ <sup>530</sup> ~~adentro genético~~ <sup>531</sup> ~~adentro genético~~ <sup>532</sup> ~~adentro genético~~ <sup>533</sup> ~~adentro genético~~ <sup>534</sup> ~~adentro genético~~ <sup>535</sup> ~~adentro genético~~ <sup>536</sup> ~~adentro genético~~ <sup>537</sup> ~~adentro genético~~ <sup>538</sup> ~~adentro genético~~ <sup>539</sup> ~~adentro genético~~ <sup>540</sup> ~~adentro genético~~ <sup>541</sup> ~~adentro genético~~ <sup>542</sup> ~~adentro genético~~ <sup>543</sup> ~~adentro genético~~ <sup>544</sup> ~~adentro genético~~ <sup>545</sup> ~~adentro genético~~ <sup>546</sup> ~~adentro genético~~ <sup>547</sup> ~~adentro genético~~ <sup>548</sup> ~~adentro genético~~ <sup>549</sup> ~~adentro genético~~ <sup>550</sup> ~~adentro genético~~ <sup>551</sup> ~~adentro genético~~ <sup>552</sup> ~~adentro genético~~ <sup>553</sup> ~~adentro genético~~ <sup>554</sup> ~~adentro genético~~ <sup>555</sup> ~~adentro genético~~ <sup>556</sup> ~~adentro genético~~ <sup>557</sup> ~~adentro genético~~ <sup>558</sup> ~~adentro genético~~ <sup>559</sup> ~~adentro genético~~ <sup>560</sup> ~~adentro genético~~ <sup>561</sup> ~~adentro genético~~ <sup>562</sup> ~~adentro genético~~ <sup>563</sup> ~~adentro genético~~ <sup>564</sup> ~~adentro genético~~ <sup>565</sup> ~~adentro genético~~ <sup>566</sup> ~~adentro genético~~ <sup>567</sup> ~~adentro genético~~ <sup>568</sup> ~~adentro genético~~ <sup>569</sup> ~~adentro genético~~ <sup>570</sup> ~~adentro genético~~ <sup>571</sup> ~~adentro genético~~ <sup>572</sup> ~~adentro genético~~ <sup>573</sup> ~~adentro genético~~ <sup>574</sup> ~~adentro genético~~ <sup>575</sup> ~~adentro genético~~ <sup>576</sup> ~~adentro genético~~ <sup>577</sup> ~~adentro genético~~ <sup>578</sup> ~~adentro genético~~ <sup>579</sup> ~~adentro genético~~ <sup>580</sup> ~~adentro genético~~ <sup>581</sup> ~~adentro genético~~ <sup>582</sup> ~~adentro genético~~ <sup>583</sup> ~~adentro genético~~ <sup>584</sup> ~~adentro genético~~ <sup>585</sup> ~~adentro genético~~ <sup>586</sup> ~~adentro genético~~ <sup>587</sup> ~~adentro genético~~ <sup>588</sup> ~~adentro genético~~ <sup>589</sup> ~~adentro genético~~ <sup>590</sup> ~~adentro genético~~ <sup>591</sup> ~~adentro genético~~ <sup>592</sup> ~~adentro genético~~ <sup>593</sup> ~~adentro genético~~ <sup>594</sup> ~~adentro genético~~ <sup>595</sup> ~~adentro genético~~ <sup>596</sup> ~~adentro genético~~ <sup>597</sup> ~~adentro genético~~ <sup>598</sup> ~~adentro genético~~ <sup>599</sup> ~~adentro genético~~ <sup>600</sup> ~~adentro genético~~ <sup>601</sup> ~~adentro genético~~ <sup>602</sup> ~~adentro genético~~ <sup>603</sup> ~~adentro genético~~ <sup>604</sup> ~~adentro genético~~ <sup>605</sup> ~~adentro genético~~ <sup>606</sup> ~~adentro genético~~ <sup>607</sup> ~~adentro genético~~ <sup>608</sup> ~~adentro genético~~ <sup>609</sup> ~~adentro genético~~ <sup>610</sup> ~~adentro genético~~ <sup>611</sup> ~~adentro genético~~ <sup>612</sup> ~~adentro genético~~ <sup>613</sup> ~~adentro genético~~ <sup>614</sup> ~~adentro genético~~ <sup>615</sup> ~~adentro genético~~ <sup>616</sup> ~~adentro genético~~ <sup>617</sup> ~~adentro genético~~ <sup>618</sup> ~~adentro genético~~ <sup>619</sup> ~~adentro genético~~ <sup>620</sup> ~~adentro genético~~ <sup>621</sup>



El enfoque de mapeo de QTL es efectivo para explicar los contrastes entre dos padres, pero es ineficiente para explorar la diversidad genética más amplia de un rasgo en el germoplasma. El enfoque de mapeo de asociaciones ofrece un atajo en este camino y por esta razón tiene un gran atractivo para los mejoradores.<sup>29,30</sup> En este enfoque, un panel de líneas genéticamente diversas se genotipifica densamente y se evalúa cuidadosamente para un carácter fenotípico, con el objetivo de identificar asociaciones entre alelos marcadores y rasgos. Debido a que la distancia genealógica entre los materiales del panel es grande, esas asociaciones seguirán siendo significativas solo si el marcador está estrechamente vinculado al gen causante o si los factores relacionados con la genética de la población (estructura de la población) crean asociaciones entre loci no vinculados. Para este último caso, estimar la estructura de la población y tenerla en cuenta explícitamente en el modelo estadístico puede evitar la detección de asociaciones falsas.<sup>31</sup> Cuando se aplica correctamente, el análisis de asociación puede resultar en la detección de regiones genómicas relacionadas con el rasgo de interés y, simultáneamente, en la identificación de líneas donantes de alelos favorables de un

germoplasma.<sup>32</sup>

Los bancos de genes albergan miles de accesiones que son potencialmente útiles para el fitomejoramiento. Esas accesiones incluyen parientes de cultivos silvestres y variedades locales obsoletas. Aunque presentan un valor agronómico bajo, en comparación con los cultivares modernos, se cree que esos materiales tienen genes útiles<sup>33</sup> que no han sido capturados de especies silvestres en el proceso de domesticación o de variedades locales en las primeras fases del mejoramiento científico.

Rescatar esos genes útiles que se "dejaron atrás" es una tarea difícil, porque los genes de interés pueden estar estrechamente vinculados a genes desfavorables, que serían arrastrados a la población reproductora. Comprender la diversidad genética en las colecciones de germoplasma es el primer paso hacia un mejor uso de un acervo genético más amplio en los programas de mejoramiento. El retrocruzamiento asistido por marcadores permite identificar los raros recombinantes en la vecindad del gen introducido, recortando el segmento cromosómico lo más cerca posible del gen objetivo.<sup>34</sup> Además, al identificar individuos con el genoma más limpio (con el menor residuo del padre donante), es posible reducir el número de retrocruzamientos necesarios para la recuperación completa del fenotipo élite.<sup>35</sup> Las colecciones de líneas de sustitución de segmentos cromosómicos (bibliotecas CSSL) son un conjunto de líneas derivadas de una variedad élite, en las que cada línea tiene un segmento cromosómico reemplazado por el segmento correspondiente en la especie silvestre de interés.<sup>11</sup> La biblioteca CSSL contiene el genoma completo del pariente silvestre dividido en contenedores. El efecto fenotípico del conjunto de genes en cada contenedor se puede evaluar frente a la línea élite original, utilizada como control. Esas existencias genéticas pueden facilitar la identificación y la introgresión de genes de parientes silvestres en germoplasma élite.

Los CSSL superiores se pueden usar para el mapeo fino y el desarrollo simultáneo de una versión mejorada de la variedad élite.<sup>36</sup>

Selección asistida por marcadores: creación de tipos de Geno personalizados. Mientras que en el caso de la introgresión de genes asistida por marcadores, el mejorador normalmente etiquetará solo un gen, un esquema completo de selección asistida por marcadores monitorearía varios genes simultáneamente. El conocimiento del alelo que porta cada planta en cada locus principal de interés crea los medios para construir combinaciones específicas de alelos que maximizarían el valor agronómico de la línea. Sin embargo, cuando se trata de varios genes, es importante tener en cuenta que la interacción entre genes (efecto epistático), y no solo los efectos aditivos de los genes, define la expresión de un rasgo.

Una aplicación típica de la selección asistida por marcadores es la formación de pirámides de genes de resistencia. Cuando se trata de enfermedades causadas por patógenos que presentan una gran variabilidad, un solo gen de resistencia puede conferir resistencia completa durante unas pocas generaciones de plantas hasta que sea superado por cepas del patógeno. La acumulación de varios genes de resistencia en una variedad puede conferir una resistencia duradera, porque el patógeno tendría que vencer a todos los genes simultáneamente, lo que reduce drásticamente las probabilidades de ruptura de la resistencia. un gen podría ser visible solo en ausencia de otros genes de resistencia.

Los genes de resistencia marcados con marcadores se pueden combinar fácilmente sin necesidad de realizar un cribado fenotípico. Se puede utilizar una estrategia similar para generar resistencia de forma preventiva a patógenos que actualmente están ausentes en una región, porque en ausencia de los patógenos no sería posible la detección fenotípica de la resistencia.

Los marcadores moleculares de interés para los criadores de una especie dada se pueden combinar en conjuntos optimizados para la genotipificación simultánea ("multiplexada"), lo que permite una aplicación de alto rendimiento en programas de mejoramiento aplicados, especialmente aquellos que se ocupan de una base genética más amplia.<sup>38</sup> La implementación de tal conjunto de marcadores depende de una gran cantidad de investigaciones previas. Para cada uno de los rasgos de interés, se requieren varios pasos de investigación, normalmente comenzando con el mapeo de loci de rasgos cuantitativos (QTL), seguido de un mapeo fino y, finalmente, la clonación posicional. Una vez que se identifica el gen causante, con base en un par de alelos contrastantes, la "extracción" de alelos nuevos en germoplasma diverso puede expandir el rango de variación del rasgo o la caja de herramientas para lidiar con tensiones específicas.<sup>39</sup>

Selección genómica: acelerando el progreso genético.

Los avances recientes en la tecnología de genotipado redujeron drásticamente el costo de genotipado, creando la posibilidad de anotar miles de marcadores en poblaciones de plantas bajo selección. Los varios pasos del análisis genético necesarios para identificar la relación de cada uno de esos marcadores con el fenotipo no pudieron seguir el ritmo. En este escenario, el mejorador puede tener una gran cantidad de información genotípica con relación desconocida con los rasgos bajo selección. El enfoque de selección genómica<sup>40</sup> propone que el conocimiento de la relación entre marcadores específicos y genes específicos no es necesario en el contexto de mejoramiento. En cambio, el mejorador puede usar la información disponible para todos los marcadores en una planta para predecir su valor de mejoramiento, sin evaluar efectivamente su fenotipo, basado en modelos estadísticos previos construidos para esos marcadores usando una "población de entrenamiento" para la cual se han evaluado todos los genotipos y fenotipos. anotó. Los marcadores se consideran factores aleatorios, en el marco del análisis de modelos mixtos, debido a que el número de marcadores utilizados en la selección genómica suele ser superior al número de individuos de la población de entrenamiento, por lo que no sería posible estimar el efecto de cada marcador debido a la falta de grados de libertad.

Los estudios de simulación demostraron que la selección genómica puede acelerar el progreso genético de los rasgos cuantitativos en el mejoramiento de poblaciones.<sup>41</sup>

La selección genómica puede verse como un método para maximizar el retorno del paso de evaluación fenotípica en el ciclo de reproducción.<sup>42</sup> La información extraída de una ronda de evaluación fenotípica adecuada puede propagarse a las generaciones posteriores. Una vez que se construyen los modelos para diferentes entornos, el perfil de marcador único para un individuo determinado se puede utilizar para predecir su desempeño en cada uno de estos entornos, mejorando considerablemente la inferencia realizada en cada individuo.

rendimiento y reduciendo en gran medida los costos de evaluación. El uso potencial de este enfoque en la elección de padres de nuevas poblaciones reproductoras también es prometedor. Sin embargo, la previsibilidad del fenotipo del perfil del marcador se desvanece a lo largo de las generaciones, y se deben ingresar nuevas rondas de datos fenotípicos para actualizar el modelo estadístico. Este enfoque será especialmente útil en los casos en que la evaluación fenotípica sea difícil, costosa o esté condicionada a eventos inciertos, como la aparición de una plaga o una condición climática específica.

La selección genómica se puede utilizar para acelerar el mejoramiento para el potencial de rendimiento, que con frecuencia se considera como el rasgo más difícil para la selección asistida por marcadores. En industrias de semillas altamente competitivas, como en el caso del maíz y la soya, cualquier aumento en la tasa de ganancia genética podría marcar una diferencia significativa en la participación de mercado. Por esta razón, las grandes compañías de semillas están invirtiendo fuertemente en análisis de ADN de alto rendimiento y bioinformática para una perfecta integración de la selección genómica en los programas de mejoramiento.<sup>43</sup> Las semillas pueden genotiparse antes de plantarse, de modo que solo los individuos preseleccionados utilicen costosas parcelas en el campo. La aplicación completa de la selección genómica debería ocurrir más fácilmente en las grandes empresas privadas, en comparación con las pequeñas empresas de semillas, las instituciones públicas y las universidades, teniendo en cuenta la cantidad de inversión requerida para establecer y mantener actualizado el proceso de genotipado, el corto tiempo de respuesta para análisis de ADN, procesamiento y selección de datos, y el equipo bien capacitado requerido.

## CONCLUSIÓN

La materia prima de la diversidad genética natural fue tallada por la selección humana durante la domesticación de las plantas, lo que resultó en cambios profundos en los fenotipos de las plantas. La selección intencional o no intencional a lo largo de milenios de agricultura tradicional dio como resultado una riqueza de diversidad genética, adaptada a las diferentes necesidades humanas. Sin embargo, este proceso funcionó a una velocidad que ya no coincide con las demandas de la sociedad moderna. El advenimiento del fitomejoramiento científico aceleró el ritmo del mejoramiento varietal y, en este punto, es difícil predecir los límites de este enfoque. Las herramientas moleculares ahora permiten monitorear la dinámica de la recombinación genómica, haciendo posible un enfoque de reproducción gen por gen. El impacto de esos nuevos métodos en los campos de los agricultores es solo el comienzo, pero las expectativas de fitomejoramiento para ayudar a enfrentar los desafíos relacionados con el suministro de alimentos, la sostenibilidad ambiental e incluso el reemplazo de combustibles fósiles son enormes. Serán necesarios los métodos más modernos para volver a lo que queda de la materia prima donde nuestros antepasados encontraron sus fuentes de alimento, para encontrar los genes que serán los pilares de los cultivares que resolverán los problemas del siglo XXI.

## EJEMPLOS DE CAMBIOS EN EL ARROZ DEBIDO A CRÍA

Domesticación del arroz. Hay dos especies de arroz cultivado: *Oryza sativa*, originario de *Oryza rufipogon* en Asia, y *Oryza glaberrima*, originario de *Oryza barthii* en África.<sup>44</sup> La especie silvestre sudamericana *Oryza glumaepatula*, aunque similar a *O. rufipogon*, no ha sido domesticada (Figura 1).

*O. sativa* representa casi la totalidad de la producción mundial de arroz, mientras que *O. glaberrima* se planta solo en algunas partes de África, pero está siendo desplazada por variedades más productivas de *O. sativa*, algunas de ellas con introgresiones de genes de *O. glaberrima*.<sup>45</sup> La historia de la domesticación del arroz es muy compleja y aún no se comprende por completo. *O. rufipogon* es el más



Figura 1. Arroz silvestre del genoma A americano *Oryza glumaepatula*. El macollamiento abundante y de gran ángulo, las panículas abiertas y quebradas y los granos pequeños con aristas son típicos de las especies de arroz silvestre.

generalizada y diversa de esas especies, lo que la convierte en la fuente más probable del evento de domesticación original.

Sin embargo, a diferencia del arroz cultivado, esta especie es perenne y predominantemente cruzada, mientras que *Oryza nivara* es anual y se autopoliniza, por lo que se necesitaría un cambio menor para originar el tipo cultivado.<sup>46</sup> Es probable que ambas especies contribuyeron con genes para las formas tempranas de arroz cultivado.<sup>47</sup>

Se observa un conjunto de diferencias entre salvajes y arroz cultivado.<sup>44</sup> El arroz silvestre presenta mecanismos de dispersión de semillas, que incluyen rotura de semillas, aristas largas y cáscaras peludas. El arroz cultivado perdió esas características, parcial o completamente, siendo la no fragmentación el rasgo clave de la domesticación. Las semillas de arroz silvestre presentan una latencia prolongada, lo que aumenta las probabilidades de perpetuación en ambientes silvestres inciertos, pero es desventajoso en campos cultivados, donde el agricultor proporciona las condiciones adecuadas para la germinación en cada temporada de crecimiento. El cambio en esos rasgos puede haber resultado simplemente de la cosecha, cuando se perdió la mayoría de las semillas de las plantas trituradas, y de la siembra, cuando las plantas derivadas de semillas no latentes dominaron el campo. Las cáscaras oscuras y el pericarpio rojo también son rasgos típicos del arroz silvestre que han sido eliminados en los materiales cultivados, posiblemente por selección humana intencional de cáscaras de color pajizo y pericarpio blanco.

*O. sativa* presenta dos subespecies, indica y japonica. No está claro si cada tipo deriva de un evento de domesticación independiente o si un solo evento luego se dividió en dos subtipos.<sup>48</sup> A favor de la hipótesis de domesticación independiente está el hecho de que el nivel de divergencia observado entre esos dos grupos proyecta la separación antes que el origen. de la agricultura;<sup>49</sup> además, las poblaciones de arroz silvestre presentan cierto grado de estructura poblacional en línea con las diferencias entre el arroz indica y el japonica.<sup>50</sup> Sin embargo, el hecho de que la mutación que causa la pérdida del desgrane tanto en la indica como en la japonica sea la misma<sup>51</sup> es una fuerte evidencia a favor de un solo evento de domesticación. Vaughan et al.<sup>52</sup> trataron de conciliar esas dos pruebas contradictorias y ofrecieron una explicación interesante para la observación de una diferenciación similar en las poblaciones de arroz silvestre: los dos tipos de arroz cultivados se habrían hibridado con frecuencia con poblaciones de arroz silvestre, transfiriendo parte de la estructuración genética para

poblaciones naturales. De ser cierta esta hipótesis, lo que vemos hoy en estado salvaje sería tanto una consecuencia de los tipos cultivados como todo lo contrario. Esto implica que el fitomejoramiento remodela no solo la planta bajo cultivo sino también, hasta cierto punto, a sus parientes en la naturaleza.

Comprender la historia de domesticación de una especie es importante para estimar el potencial de los parientes silvestres en la reproducción. Los estudios de mapeo de QTL mostraron que *O. rufipogon* puede usarse para mejorar el rendimiento agronómico de *O. sativa*.<sup>53,54</sup>

Comprender la relación genética entre las accesiones de germoplasma, a través de la tecnología de marcadores de alto rendimiento, permitirá una comprensión profunda de miles de accesiones de arroz en los bancos de semillas de todo el mundo.<sup>55</sup>

Mejoramiento del ideotipo del arroz. Dado que la planta de arroz semienana, cultivada con una mayor fertilización con N, produjo un aumento espectacular en el rendimiento en el período de la Revolución Verde (década de 1960), los mejoradores de arroz buscan otras características, o un conjunto de características, que puedan promover otro salto adelante en la productividad del arroz. Aunque ha habido aumentos en el rendimiento, el mejoramiento convencional tuvo más éxito en mejorar la resistencia a las enfermedades, la calidad del grano y la precocidad que el potencial de rendimiento.<sup>56</sup> Sobre la base de estudios de simulación,<sup>57</sup> los científicos del Instituto Internacional de Investigación del Arroz (IRRI) diseñaron un ideotipo hipotético que debería empujar hacia arriba los límites del rendimiento del grano de arroz. Esta planta modelo, conocida como el "tipo de planta nueva" de arroz, tenía pocos macollos, pero todos ellos tenían una gran panoja con más de 200 granos encima de tallos gruesos resistentes al encamado. color.<sup>58</sup> Esas hojas eran con rasgos de color verde intenso, que son relativamente fáciles de seleccionar en el programa de mejoramiento, cuando se combinan deberían resultar en un mayor índice de cosecha y rendimiento (Figura 2).

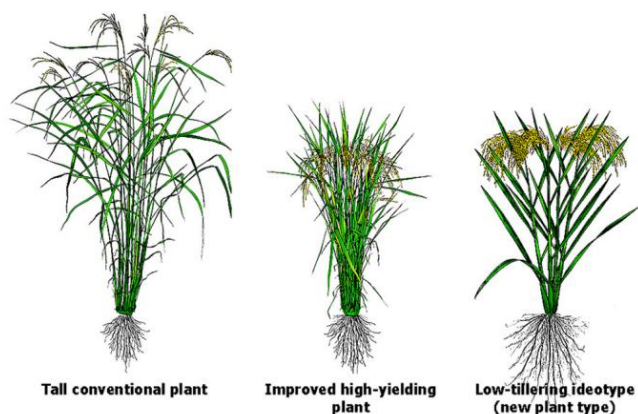


Figura 2. Comparación de plantas de arroz esquemáticas que representan variedades tradicionales típicas, cultivares semienanos modernos y el nuevo tipo de planta propuesto. Reimpreso con permiso de IRRI Images.

Aunque se basó en premisas razonables, el nuevo tipo de planta no rindió más que las mejores variedades con el tipo de planta típico y moderno. El macollamiento reducido dio como resultado una biomasa de dosel baja que, combinada con un llenado de grano incompleto, compensó la ganancia en el índice de cosecha por planta. Una segunda generación de nuevas líneas de tipos de plantas, con una mayor proporción de genotipo indica, se desempeñó mejor pero aun así no pudo vencer a los mejores controles.<sup>58</sup> El programa de mejoramiento nacional de China también persiguió un ideotipo para lograr

una productividad de arroz sin precedentes. El ideotipo chino es similar al ideotipo de IRRI, con la principal diferencia de tener las panículas más bajas en el dosel, por debajo de la altura de

las tres hojas superiores, que deben permanecer productivas hasta el período de llenado de granos. Al agregar esos rasgos clave y adoptar el enfoque de reproducción híbrida, el programa chino tuvo un mayor éxito.<sup>59</sup> La reproducción híbrida representó un atajo hacia la construcción de ideotipos mejorados, porque en lugar de tener que introducir todos los rasgos del ideotipo en una sola línea endogámica, era posible cruzar dos padres complementarios que, cuando se cruzaron, completaron el ideotipo, además de lo cual, la heterosis agregó un potencial de rendimiento adicional.<sup>60</sup>

Selección directa de genes clonados en arroz. Con los avances recientes en el conocimiento molecular de los genes y el control de rasgos, la posibilidad de hacer fitomejoramiento seleccionando genes específicos y construyendo combinaciones planificadas se está volviendo realidad gradualmente. Pronto será posible modelar ideotipos moleculares completos, que serían hipotéticamente combinaciones óptimas de alelos en muchos genes principales, de acuerdo con el entorno objetivo del cultivo.

Con un tamaño de genoma pequeño, una rica diversidad genética y otras comodidades experimentales, el arroz se convirtió en la planta modelo entre los cultivos. Se ha completado la secuenciación del genoma de referencia, tanto para los tipos japonica<sup>61</sup> como para los tipos indica<sup>62</sup>, un recurso invaluable para la clonación de genes. Sobre la base de este conjunto de información, los genes del arroz se están clonando en laboratorios de todo el mundo.<sup>63</sup> Los programas clásicos de mejoramiento se beneficiarán del conocimiento de los principales genes con un efecto significativo en rasgos importantes. Se pueden hacer cebadores específicos para detectar los alelos favorables, asegurándose de que estén presentes en las líneas élite.

Uno de los genes de gran interés para los mejoradores es *Ghd7*, que afecta simultáneamente el número de granos por panícula, la altura de la planta y la fecha de espiga.<sup>64</sup> Este locus por sí solo tiene una gran influencia en la adaptación a temporadas de crecimiento largas, con alto potencial de rendimiento, o temporadas de crecimiento corto, con menor rendimiento. El control de este locus puede ayudar a generar el uso de germoplasma exótico en programas de mejoramiento en diferentes regiones geográficas.

La tolerancia a la sumersión es un rasgo que se maneja mejor molecularmente que fenotípicamente. Como un desastre natural errático, probar plantas para tolerancia a inundaciones en el campo es difícil y costoso. Los científicos del IRRI identificaron un QTL de gran efecto para la tolerancia a inundaciones (Figura 3), en el que el alelo favorable confirió tolerancia a varios días de inmersión total.<sup>65</sup> Investigaciones posteriores condujeron al gen subyacente, llamado *Sub1A*, que jugó un papel en la respuesta de la planta a etileno.<sup>66</sup> Marcador



Figura 3. Gráficos experimentales que muestran el contraste entre líneas con y sin el alelo que confiere tolerancia a la sumersión del gen *Sub1A*. Las parcelas sin el gen de la tolerancia se han eliminado casi por completo después de 15 días de inundación. Reimpreso con permiso de IRRI Images.



La selección asistida se utilizó para desarrollar versiones tolerantes a la inmersión de importantes cultivos de arroz.<sup>67</sup> Los suelos con bajo contenido de P son comunes en los trópicos y limitan el rendimiento del arroz. Las variedades de arroz difieren significativamente en la adaptación a suelos con bajo contenido de P, y parte de esas diferencias se deben a un QTL principal en el cromosoma 12, llamado Pup1.<sup>68</sup> Varias variedades tradicionales de las tierras altas presentan el alelo favorable en este locus, mientras que las variedades modernas parecen carecer de él, probablemente porque la selección se realiza a menudo en campos experimentales bien fertilizados. Estudios adicionales identificaron el gen subyacente, llamado Pstol1, que promueve el crecimiento de las raíces.<sup>69</sup> Las raíces más grandes explican no solo la mejor absorción de P de algunas variedades tradicionales de arroz, sino también su mayor tolerancia a la sequía. La selección asistida por marcadores del locus Pup1 facilitará la reintroducción del alelo favorable en los cultivos modernos, sin penalización en el rendimiento.<sup>70</sup>

## ¿ INFORMACIÓN DEL AUTOR

Autor para correspondencia

\*Teléfono: 55-62-3533-2110. Fax: 55-62-3533-2100. Correo electrónico:

flavio.breseghehlo@embrapa.br.

## notas

Los autores declaran no tener ningún interés financiero en competencia.

## ¿ GLOSARIO

selección direccional: selección que favorece a los individuos destacados de la población; este tipo de selección opera favoreciendo a individuos con valores de rasgos en uno de los extremos de la distribución de caracteres

Híbrido F1: primera generación de plantas derivada de un cruce entre dos líneas endogámicas efecto fundador: las poblaciones que se originan a partir de un pequeño número de individuos tienden a diferir significativamente de la población de la que se originaron esos individuos, debido al error de muestreo de los alelos deriva genética: cambios no intencionales en frecuencias alélicas debido a la variación de muestreo inherente a muestras pequeñas

Equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE): condición teórica alcanzada por infinitas poblaciones panmíticas que no están bajo mutación, migración o selección; bajo HWE, las frecuencias de homocigotos y heterocigotos son las esperadas por casualidad, que son únicamente una función de las frecuencias alélicas índice de cosecha: relación entre la masa de grano y la biomasa total, en una sola planta o en el dosel grupo heterótico: grupo de genotipos que muestran similares capacidad de combinación y respuesta heterótica cuando se cruzan con genotipos de otros grupos de germoplasma efecto pleiotrópico: fenómeno relativo a un gen que afecta a más de un rasgo estructura genética de la población: diferencias en la constitución genética de subpoblaciones que forman parte de una población de referencia más grande locus de rasgo cuantitativo: posición en el genoma que contribuye a la determinación de un rasgo fenotípico con distribución continua rasgos cuantitativos: rasgos que presentan una variación continua, normalmente resultantes de la influencia simultánea de muchos genes y del ambiente selección estabilizadora: selección que favorece a los individuos típicos de la población; este tipo de selección opera contra individuos con valores de rasgos extremos

## ¿ REFERENCIAS

- (1) Harlan, JR Crops and Men, 2ª ed.; Sociedad Americana de Agronomía, Sociedad de Ciencias de Cultivos: Madison, WI, 1992; 284 págs.
- (2) Hartl, DL; Clark, AG Principios de Genética de Poblaciones, 3ra ed.; Sinauer: Sunderland, MA, 1997; 542 págs.
- (3) Falconero, DS; Mackay, TFC Introducción a la genética cuantitativa, 4ª ed.; Pearson: Londres, Reino Unido, 1996; 464 págs.
- (4) Kok, EJ; Keijer, J.; Kleter, GA; Kuiper, HA Evaluación comparativa de seguridad de alimentos derivados de plantas. Reg. Toxicol. Farmacol. 2008, 50, 98-113.
- (5) Doebley, J.; Stec, A.; Wendel, J.; Edwards, M. Análisis genético y morfológico de una población de maíz-teocintle F2: implicaciones para el origen del maíz. proc. nacional Academia ciencia EE. UU. 1990, 87, 9888-9892.
- (6) Roberts, hibridación de plantas HF antes de Mendel; Prensa de la Universidad de Princeton: Princeton, Nueva Jersey, 1929; 374 págs.
- (7) Wilks, W. Informe de la conferencia híbrida. JR Hortic. Soc. 1900, 24.
- (8) Xu, Y. Mejoramiento Molecular de Plantas; CAB Internacional, 2010; 734 págs.
- (9) Hartl, DL; Clark, AG Principios de Genética de Poblaciones; Asociados de Sinauer: Sunderland, MA, 2007; 565 págs.
- (10) Tang, H.; Sezen, U.; Paterson, AH Domesticación y genomas de plantas. actual Opinión Biol. vegetal 2010, 13, 160-166.
- (11) Zamir, D. Mejoramiento del fitomejoramiento con bibliotecas genéticas exóticas. Nat. Rev. Genet. 2001, 2, 983-989.
- (12) Zeven, AC Landraces: una revisión de definiciones y clasificaciones. Euphytica 1998, 104, 127-139.
- (13) Allard, RW Principios de fitomejoramiento, 2ª ed.; Wiley: Nueva York, 1999; 264 págs.
- (14) Rasmusson, DC; Phillips, RL Progreso del fitomejoramiento y diversidad genética a partir de la variación de novo y epistasis elevada. Ciencia de cultivos 1997, 37, 303-310.
- (15) Breseghehlo, F.; Moraes, OP; Pinheiro, PV; Silva, ACS; Castro, EM; Guimarães, EP; Castro, AP; Pereira, JA; Lopes, A. METRO.; Utumi, MM; Oliveira, JP Resultados de 25 años de mejoramiento de arroz de secano en Brasil. Ciencia de cultivos 2011, 51, 914-923.
- (16) Donald, CM El mejoramiento de ideotipos de cultivos. Euphytica 1968, 17, 385-403.
- (17) Yuan, W.; Peng, S.; Cao, C.; Virk, P.; Xing, D.; Zhang, Y.; Visperas, RM; Laza, RC Desempeño agronómico de líneas de mejoramiento de arroz seleccionadas en base a características de la planta o rendimiento de grano. Cultivos de campo Res. 2011, 121, 168-174.
- (18) Ali, AJ; Xu, JL; Ismail, AM; Fu, POR; Vijaykumar, CH M; Gao, YM; Domingo, J.; Maghirang, R.; Yu, SB; Gregorio, G.; Yanagihara, S. Diversidad oculta para tolerancias al estrés abiótico y biótico en el acervo genético primario de arroz revelado por un gran programa de retrocruzamiento. Cultivos de campo Res. 2006, 97, 66-76.
- (19) Falk, DE Generación y mantenimiento de la diversidad en el nivel de élite en el mejoramiento de cultivos. Genoma 2010, 53, 982-991.
- (20) Souza, CL, Jr.; Gerald, IO; Vencovsky, R. Respuesta a la selección recurrente bajo un tamaño de población efectivo pequeño. Gineta. mol. Biol. 2000, 23, 841-846.
- (21) Moraes, OP Tamañ o efectivo de la población. En Selección Recurrente en Arroz; Guimarães, EP, Ed.; Centro Internacional de Agricultura Tropical: Cali, Colombia, 1997; págs. 25-44.
- (22) Dudley, JW; Lambert, RJ 100 generaciones de selección para aceite y proteína en maíz. Raza vegetal. Rev. 2004, 24 (Parte 1), 79-110.
- (23) Shull, GH ¿Qué es la "heterosis"? Genética 1948, 33, 439-446.
- (24) Mol, RH; Lonnquist, JH; Vélez-Fortuño, J.; Johnson, CE La relación de la heterosis y la divergencia genética en el maíz. Genética 1965, 52, 139-144.
- (25) Reif, JC; Hallauer, AR; Melchinger, AE Heterosis y patrones heteróticos en maíz. Maydica 2005, 50, 215-223.
- (26) Melchinger, AE; Gumber, RK Descripción general de la heterosis y los grupos heteróticos en cultivos agronómicos. En Conceptos y Mejoramiento de Heterosis en Plantas de Cultivo; Larnkey, KR, Staub, JE, Eds.; Sociedad de Ciencias de Cultivos de América: Madison, WI, 1998; págs. 29-44.
- (27) McNally, KL; Childs, KL; Bohnert, R.; Davidson, RM; Zhao, K.; Ulat, VJ; Zeller, G.; Clark, RM; Hoen, RD; Oficina, T. M.; Stokowski, R.; Ballinger, DG; Frazer, KA; Cox, DR;

Padhukasahasram, B.; Bustamante, CD; Weigel, D.; Mackill, DJ; Bruskiewich, RM; Ratsch, G.; Buell, CR; Leung, H.; lixiviación, JE

La variación de SNP en todo el genoma revela relaciones entre variedades locales y variedades modernas de arroz. *proc. nacional Academia ciencia EE. UU.* 2009, 106 (30), 116.

(28) Precio, AH Lo crea o no, ¡los QTL son exactos! *Tendencias Plant Sci.* 2006, 11, 213-216.

(29) Breseghello, F.; Sorrells, ME Análisis de asociación como estrategia para la mejora de rasgos cuantitativos en plantas. *Ciencia de cultivos* 2006, 46, 1323-1330.

(30) Breseghello, F.; Sorrells, ME Mapeo de la asociación del tamaño del grano y la calidad de la molienda en cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L.). *Genética* 2006, 172, 1165-1177.

(31) Pritchard, JK; Stephens, M.; Rosenberg, NA; Donnelly, P. Mapeo de asociaciones en poblaciones estructuradas. *Soy. J. Hum. Gineta.* 2000, 67, 170-181.

(32) Huang, X.; Wei, X.; Cantó, T.; Zhao, Q.; Feng, Q.; Zhao, Y.; Li, C.; Zhu, C.; Lu, T.; Zhang, Z.; Li, M.; Fan, D.; Guo, Y.; Wang, A.; Wang, L.; Deng, L.; Li, W.; Lu, Y.; Weng, Q.; Liu, K.; Huang, T.; Zhou, T.; Jing, Y.; Li, W.; Lin, Z.; Broquel, ES; Qian, Q.; Zhang, Q.; Li, J.; Han, B. Estudios de asociación de todo el genoma de 14 rasgos agronómicos en variedades locales de arroz. *Nat. Gineta.* 2010, 42, 961-967.

(33) McCouch, S. Diversificación de la selección en fitomejoramiento. *PLoS Biol.* 2004, 2, e347.

(34) Neeraja, CN; Maghirang-Rodríguez, R.; Pamplona, A.; Heuer, S.; berza, BCY; Septiningsih, EM; Vergara, G.; Sánchez, D.; Xu, K.; Ismail, AM; Mackill, DJ Un enfoque de retrocruzamiento asistido por marcadores para desarrollar cultivares de arroz tolerantes a la inmersión. *teor. aplicación Gineta.* 2007, 115, 767-776.

(35) Frisch, M.; Melchinger, AE Teoría de la selección para el retrocruzamiento asistido por marcadores. *Genética* 2005, 170, 909-917.

(36) Ali, AL; Sánchez, PL; Yu, S.; Lorieux, M.; Eizenga, GC Líneas de sustitución de segmentos cromosómicos: una herramienta poderosa para la introgresión de genes valiosos de especies silvestres de *Oryza* en arroz cultivado (*O. sativa*). *Arroz* 2010, 3, 218-234.

(37) Hittalmani, S.; Parco, A.; Miao, televisión; Zeigler, RS; huang, n. Mapeo fino y piramidalización asistida por marcadores de ADN de los tres genes principales para la resistencia al añublo en el arroz. *teor. aplicación Gineta.* 2000, 100, 1121-1128.

(38) Thomson, M.; Zhao, K.; Wright, M.; McNally, K.; Rey, J.; Tung, C.-W.; Reynolds, A.; Scheffler, B.; Eizenga, G.; McClung, A.; Kim, H.; Ismail, A.; Ocampo, M.; Mojica, C.; Reveche, M.; Dilla-Ermita, C.; Mauleón, R.; Leung, H.; Bustamante, C.; McCouch, S. Genotipado de polimorfismo de un solo nucleótido de alto rendimiento para aplicaciones de mejoramiento en arroz usando la plataforma BeadXpress. *mol. Criar.* 2012, 29, 875-886.

(39) Bhullar, NK; Zhang, Z.; Mimbire, T.; Keller, B. Las accesiones del banco de genes de trigo como fuente de nuevos alelos del gen de resistencia al mildiú polvoroso Pm3: un proyecto de extracción de alelos a gran escala. *BMC Plant Biol.* 2010, 10, 88-100.

(40) Meuwissen, EL; Hayes, BJ; Goddard, ME Predicción del valor genético total utilizando mapas de marcadores densos de todo el genoma. *Genética* 2001, 157, 1819-1829.

(41) Bernardo, R.; Yu, J. Perspectivas para la selección de todo el genoma para rasgos cuantitativos en el maíz. *Ciencia de cultivos* 2007, 47, 1082-1090.

(42) Heffner, EL; Sorrells, ME; Jannink, J.-L. Selección genómica para la mejora de cultivos. *Ciencia de cultivos* 2009, 49, 1-12.

(43) Eatin'gton, SR; Crosbie, TM; Edwards, MD; Reiter, RS; Bull, JK Marcadores moleculares en un programa de mejoramiento comercial. *Ciencia de cultivos* 2007, 47, S154-S163.

(44) Sweeney, M.; McCouch, S. La compleja historia de la domesticación del arroz. *Ana. Bot.* 2007, 100, 951-957.

(45) Futakuchi, K.; Sie, M. Mejor explotación del arroz de África (*Oryza glaberrima* Steud.) en el desarrollo de variedades para productores de escasos recursos en África Occidental y Central. *agricola J.* 2009, 4, 96-102.

(46) Li, C.; Zhou, A.; Sang, T. Análisis genético del síndrome de domesticación del arroz con la especie anual silvestre *Oryza nivara*. *Fitol nuevo.* 2006, 170, 185-194.

(47) Vaughan, DA; Lu, BR-R.; Tomooka, N. La historia evolutiva de la evolución del arroz. *ciencia de las plantas* 2008, 174, 394-408.

(48) Kovach, MJ; Sweeney, MT; McCouch, SR Nuevos conocimientos sobre la historia de la domesticación del arroz. *Tendencias Genet.* 2007, 23, 578-587.

(49) Vitte, C.; Ishii, T.; Lamy, F.; Brar, D.; Panaud, O. La paleontología genómica proporciona evidencia de dos orígenes distintos del arroz asiático (*Oryza sativa* L.). *mol. Gen. Genomics* 2004, 272, 504-511.

(50) Londres, JP; Chiang, Y.-C.; Hung, K.-H.; Chiang, T.-Y.; Schaal, BA La filogeografía del arroz salvaje asiático, *Oryza rufipogon*, revela múltiples domesticaciones independientes del arroz cultivado, *Oryza sativa*. *proc. nacional Academia ciencia EE. UU.* 2006, 103, 9578-9583.

(51) Zhang, L.-B.; Zhu, Q.; Wu, Z.-Q.; Ross-Ibarra, J.; Gaut, BS; Ge, S.; Sang, T. Selección sobre genes que rompen granos y tasas de domesticación del arroz. *Fitol nuevo.* 2009, 184, 707-720.

(52) Vaughan, DA; Lu, BR-R.; Tomooka, N. ¿Se domesticó el arroz asiático (*Oryza sativa*) más de una vez? *Arroz* 2008, 1, 16-24.

(53) Xiao, J.; Li, J.; Grandillo, S.; Ahn, SN; Yuan, L.; tanksley, s. D.; McCouch, SR Identificación de alelos de loci de rasgos cuantitativos que mejoran los rasgos de un pariente del arroz silvestre, *Oryza rufipogon*. *Genética* 1998, 150, 899-909.

(54) Thomson, MJ; Tai, TH; McClung, AM; Lai, XH; Hinga, YO; Lobos, KB; Xu, Y.; Martínez, CP; McCouch, SR Mapeo de loci de rasgos cuantitativos para rendimiento, componentes de rendimiento y rasgos morfológicos en una población retrocruzada avanzada entre *Oryza rufipogon* y el cultivar Jefferson de *Oryza sativa*. *teor. aplicación Gineta.* 2003, 107, 479-493.

(55) McCouch, SR; McNally, KL; Wang, W.; Hamilton, RS Genómica de bancos de genes: un estudio de caso en arroz. *Soy. J.Bot.* 2012, 99, 407-423.

(56) Peng, S.; Khush, GS Cuatro décadas de mejoramiento genético para la mejora de variedades de arroz de tierras bajas irrigadas en el Instituto Internacional de Investigación del Arroz. *Producción vegetal. ciencia* 2003, 6, 157-164.

(57) Dingkhun, M.; Penning de Vries, FWT; De Datta, SD; van Laar, HH Conceptos para un nuevo tipo de planta para arroz tropical inundado de siembra directa. En *Arroz Inundado de Semilla Directa en los Trópicos*; IRRI: Los Baños, Filipinas, 1991; págs. 17-38.

(58) Peng, S.; Khush, GS; Virk, P.; Tang, Q.; Zou, Y. Progreso en el mejoramiento de ideotipos para aumentar el potencial de rendimiento del arroz. *Cultivos de campo Res.* 2008, 108, 32-38.

(59) Cheng, S.-H.; Cao, L.-Y.; Zhuang, J.-Y.; Chen, S.-G.; Zhan, X.-D.; Ventilador, Y.-Y.; Zhu, D.-F.; Min, S.-K. Mejoramiento de arroz superhíbrido en China: logros y perspectivas. *J. Integrative Plant Biol.* 2007, 49, 805-810.

(60) Wu, X. Perspectivas de desarrollo de arroz híbrido con super alto rendimiento. *Agron. J.* 2009, 101, 688-695.

(61) Goff, SA; Ricke, D.; Lan, TH; Presting, G.; Wang, R.; Dunn, M.; et al. Un borrador de secuencia del genoma del arroz (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Ciencia* 2002, 296, 92-100.

(62) Yu, J.; Hu, S.; Wang, J.; Wong, GKS; Li, S.; Liu, B.; et al. Un borrador de secuencia del genoma del arroz (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Ciencia* 2002, 296, 79-92.

(63) Tung, C.-W.; Zhao, K.; Wright, M.; Ali, M.; Jung, J.; Kimball, J.; Tyagi, W.; Thomson, M.; McNally, K.; Leung, H.; Kim, H.; Ahn, S.-N.; Reynolds, A.; Scheffler, B.; Eizenga, G.; McClung, A.; Bustamante, C.; McCouch, S. Desarrollo de una plataforma de investigación para diseccionar asociaciones fenotipo-genotipo en arroz. *Arroz* 2010, 3, 205-217.

(64) Xue, W.; Xing, Y.; Weng, X.; Zhao, Y.; Tang, W.; Wang, L.; Zhou, H.; Yu, S.; Xu, C.; Li, X.; Zhang, Q. La variación natural en *Ghd7* es un regulador importante de la fecha de partida y el potencial de rendimiento en el arroz. *Nat. Gineta.* 2008, 40, 761-767.

(65) Xu, K.; Mackill, DJ Un locus importante para la tolerancia a la sumersión mapeada en el cromosoma 9 del arroz. *Mol. Criar.* 1996, 2, 219-224.

(66) Xu, K.; Xu, X.; Fukao, T.; Canlas, P.; Maghirang-Rodríguez, R.; Heuer, S.; Ismail, AM; Bailey-Serres, J.; Ronald, ordenador personal; Mackill, DJ Sub1A es un gen similar al factor de respuesta al etileno que confiere al arroz tolerancia a la sumersión. *Naturaleza* 2006, 442, 705-708.

(67) Xu, K.; Deb, R.; Mackill, DJ Un marcador de microsatélites y un marcador basado en PCR codominante para la selección asistida por marcadores de la tolerancia a la inmersión en el arroz. *Ciencia de cultivos* 2004, 44, 248-253.

(68) Wissuwa, M.; Yano, M.; Ae, N. Mapeo de QTL para la tolerancia a la deficiencia de fósforo en arroz (*Oryza sativa* L.). *teor. aplicación Gineta*. 1998, 97, 777-783.

(69) Gamuyao, R.; Barbilla, JH; Pariasca-Tanaka, J.; Pesaresi, P.; Catausán, S.; Dalid, C.; Slamet-Loedin, I.; Tecson-Mendoza, EM; Wissuwa, M.; Heuer, S. La proteína quinasa Pstol1 del arroz tradicional confiere tolerancia a la deficiencia de fósforo. *Naturaleza* 2012, 488, 535-539.

(70) Mentón, JH; Gamuyao, R.; Dalid, C.; Bustamam, M.; Prasetyono, J.; Moeljopawiro, S.; Wissuwa, M.; Heuer, S. Desarrollo de arroz con alto rendimiento bajo deficiencia de fósforo: secuencia de Pup1 para la aplicación. *Fisiol vegetal*. 2011, 156, 1202-1216.