

## **Tema 5. Estructura genética de las poblaciones de plantas autóгамas. Métodos de selección simple sin cruzamiento**

Bibliografía

**PRINCIPIOS DE LA MEJORA GENÉTICA DE PLANTAS.**

**Capítulo 5**

Allard, R.W.

Omega. Barcelona. 1967.

**INTRODUCCIÓN A LA MEJORA GENÉTICA DE PLANTAS**

**Capítulos 2 y 8**

Cubero, J.I.

Mundi-Prensa. Madrid. 2003.

### **1. Frecuencias génicas y frecuencias genotípicas**

Una población es un conjunto de individuos de la misma especie que conviven en el mismo nicho ecológico.

Sea una población diploide en la que hay  $N$  individuos. Supongamos para un gen con dos alelos ( $A_1$  y  $A_2$ ) el número de individuos de genotipos  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$ ,  $A_2A_2$  es respectivamente  $f_{11}$ ,  $f_{12}$  y  $f_{22}$ . Llamamos frecuencias genotípicas a las frecuencias relativas de los genotipos en la población. Las frecuencias genotípicas de los tres genotipos mencionados serán respectivamente:

$$P_{11} = f_{11}/N$$

$$P_{12} = f_{12}/N$$

$$P_{22} = f_{22}/N$$

Llamamos frecuencias génicas a la frecuencia de los genes (alelos) en la población. Las frecuencias génicas de los genes  $A_1$  y  $A_2$  de la población que se está contemplando son respectivamente:

$$p = \frac{2f_{11} + f_{12}}{2N} = P_{11} + \frac{1}{2}P_{12}$$

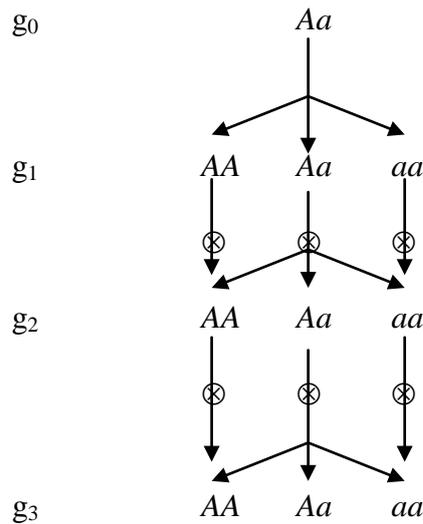
$$q = \frac{2f_{22} + f_{12}}{2N} = P_{22} + \frac{1}{2}P_{12}$$

Por tanto, en cualquier población, las frecuencias génicas son conocidas si se conocen las genotípicas.

### **2. Estructura genética de las plantas autóгамas.**

#### **2.1 Una pareja génica**

En una población de autóгамas, si consideramos un gen con dos alelos ( $A, a$ ), la frecuencia de heterocigotos se reduce a la mitad de generación en generación. En efecto, consideremos una población hipotética, en la que el 100% de individuos son heterocigotos ( $Aa$ ). Después de 1,2,3,...n generaciones de autofecundación los genotipos se irán generando de acuerdo con el siguiente esquema:



Las frecuencias genotípicas en estas generaciones serán:

Generación	AA	Aa	aa	% de homocigotos
g <sub>0</sub>	0	1	0	0
g <sub>1</sub>	1/4	1/2	1/4	50
g <sub>2</sub>	3/8	1/4	3/8	75
g <sub>3</sub>	7/16	1/8	7/16	87,5
g <sub>4</sub>	15/32	1/16	15/32	93,8
.....				
g <sub>10</sub>	1023/2048	1/1024	1023/2048	99,9
.....				
g <sub>g</sub>	$(2^g - 1)/2^{g+1}$	$1/2^g$	$(2^g - 1)/2^{g+1}$	$(1 - (1/2)^g) \times 100$

En cualquiera de la generaciones anteriores las frecuencias génicas p y q se mantienen constantes e iguales a 0,5. Teóricamente, Las frecuencias genotípicas de una generación a otra cambian de acuerdo a las siguientes relaciones:

$$P_{11}^{g+1} = P_{11}^g + \frac{1}{4} P_{12}^g$$

$$P_{12}^{g+1} = \frac{1}{2} P_{12}^g$$

$$P_{22}^{g+1} = P_{22}^g + \frac{1}{4} P_{12}^g$$

De la expresiones anteriores se deduce claramente que de generación en generación la frecuencia de heterocigotos se reduce a la mitad, por tanto tiende a cero. Los heterocigotos tienden a desaparecer. Cuando esto suceda la población habrá entrado en

equilibrio ya que las frecuencias genotípicas se mantendrán constantes en las próximas generaciones e iguales a:

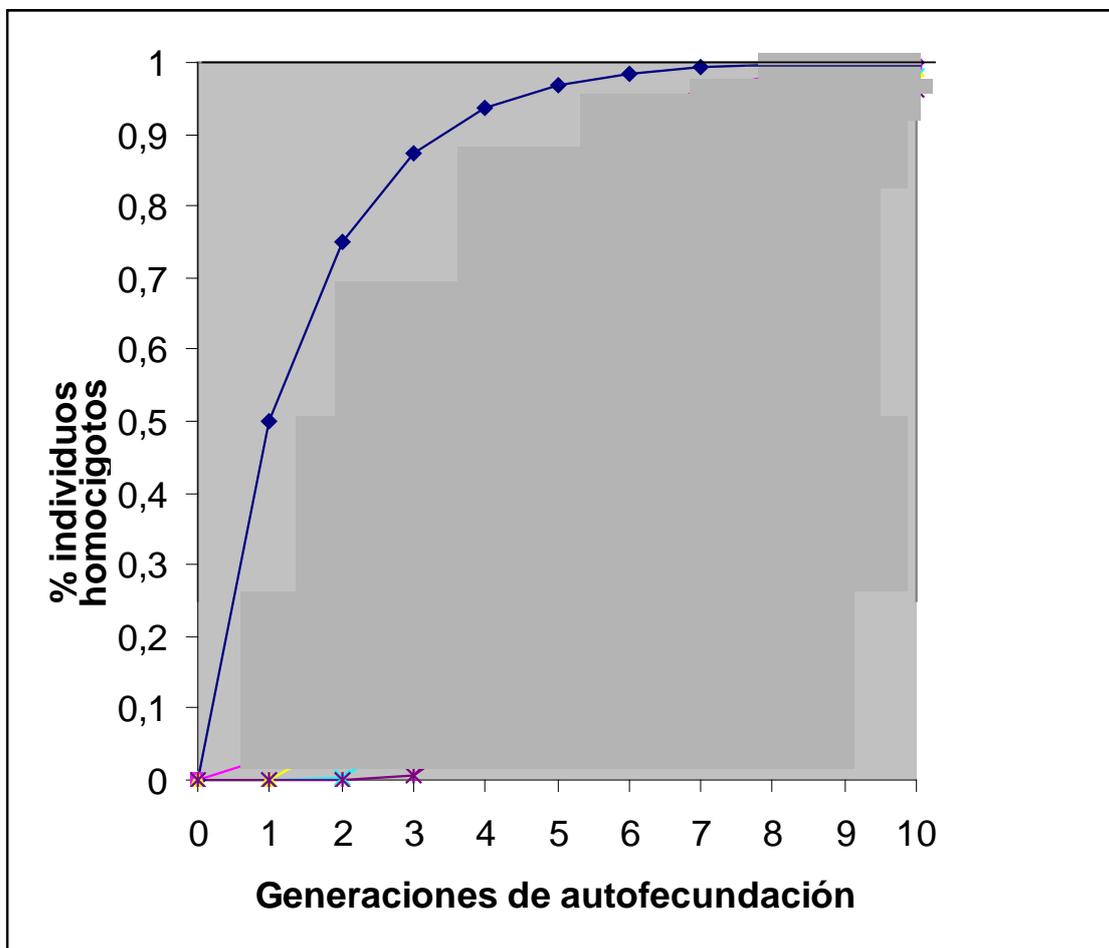
$$P_{11} = p = 0,5$$

$$P_{12} = 0$$

$$P_{22} = q = 0,5$$

A la larga una población de autógamas estará formada solamente por homocigotos, y los heterocigotos desaparecerán. Para un solo locus con dos alelos la población en el equilibrio estará formada por dos líneas puras, *AA* y *aa*.

¿Con que rapidez se alcanza el equilibrio? Si consideramos un solo locus con dos alelos, partiendo de un 100% de heterocigotos, en la 5<sup>o</sup> generación de autofecundación ya tendremos el 97% de homocigotos y en la 10<sup>o</sup> generación un 99,9%. Por tanto, la aproximación al equilibrio es muy rápida.



## 2.2 Varias parejas génicas independientes.

Si partimos de una situación inicial donde el 100% de los individuos son heterocigotos para dos parejas génicas, se llegará a una situación de equilibrio donde todos los individuos serán homocigotos para ambos loci, pero en este caso el número de líneas puras en el equilibrio será de 4 (*AABB*, *aaBB*, *AAbb*, *aabb*), con una frecuencia esperada del 25% para cada una de ellas.

Si en la situación inicial el 100% de la población es heterocigota para tres loci (*AaBbCc*), en el equilibrio la población estará compuesta por 8 líneas puras (*AABBCC*, *AABBcc*, *AAbbCC*, *aaBBCC*, *Aabbcc*, *aaBBcc*, *aabbCC*, *aabbcc*) con una frecuencia

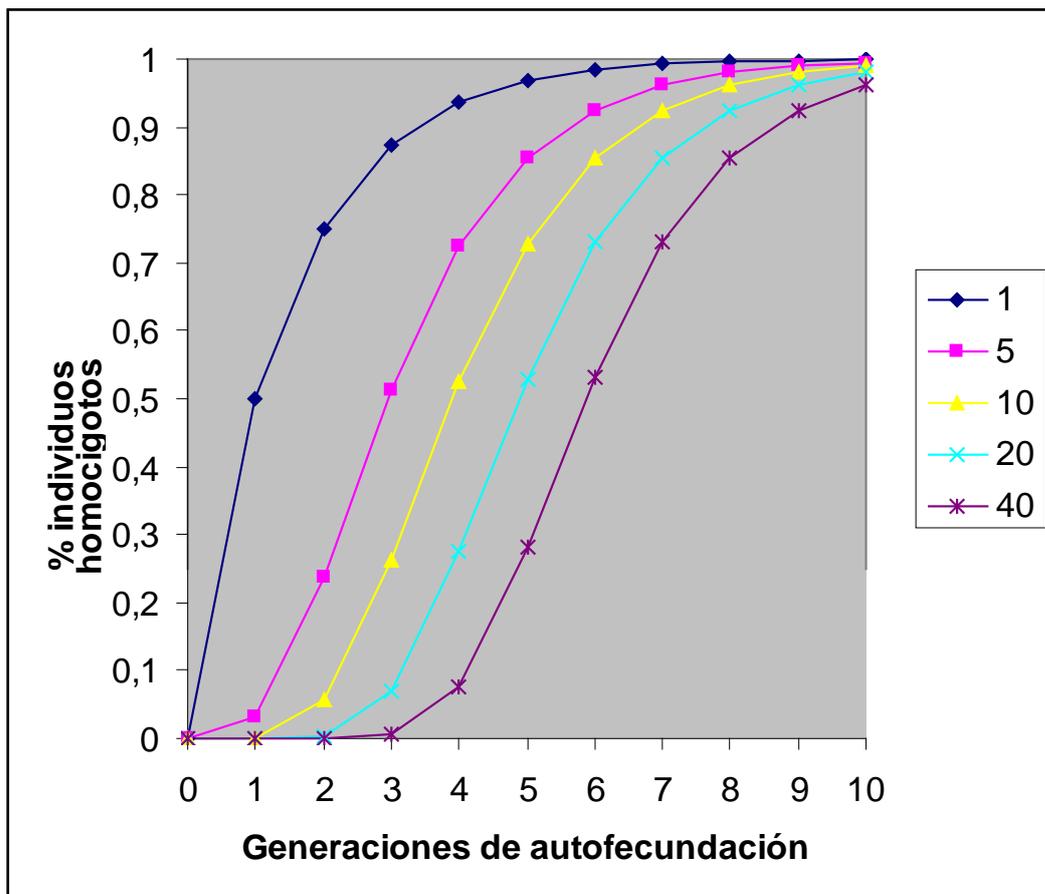
esperada para todos ellos de  $1/8$  (12,5%). En general, si en la situación inicial el 100% de la población es n-heterocigota, en el equilibrio la población estará formada por  $2^n$  líneas puras, todas ellas en la misma proporción.

Evidentemente el equilibrio se alcanzará tanto más lentamente cuanto mayor sea el número de loci que contemplamos simultáneamente. Pero aun así, si consideramos 100 parejas génicas independientes, después de 7 generaciones de autofecundación el 50 % de los individuos serán homocigotos para las 100 parejas.

El porcentaje de homocigotos, si partimos de una población 100% n-híbrida, después de g generaciones de autofecundación será:

$$h_0 = [1-(1/2)^g]^n$$

Por ejemplo, para valores de n iguales a 1, 5, 10, 20 y 40 loci independientes, los porcentajes de homocigotos en la 10ª generación de autofecundación serán respectivamente 99.9, 99.5, 99.0, 98 y 96. Según vemos en la figura las diferencias en cuanto a la frecuencia de homocigosis total (para todas las parejas génicas consideradas) son irrelevantes a partir de la 10ª generación de autofecundación. Por tanto, la autofecundación conduce rápidamente a la homocigosis, con independencia del número de loci que estemos contemplando en la situación inicial. Así pues, las poblaciones de plantas que vienen reproduciéndose durante varias generaciones por autofecundación están formadas por un conjunto de homocigotos. Todas las plantas son homocigotas para todos los loci, aunque no todas las plantas tienen el mismo genotipo. Podrá haber hasta  $2^n$  genotipos distintos para n loci con dos alelos en cada uno.



### 2.3 Varios loci ligados.

En los anteriores ejemplos hemos examinado las consecuencias de la autofecundación continuada partiendo de situaciones iniciales donde la población es del 100% heterocigota para  $n$  loci independientes. Pero si contemplamos varios loci, lo probable es que algunos de ellos estén ligados. Se deben tener en cuenta los efectos de ligamiento y la recombinación. Debe quedar bien entendido que el ligamiento no altera el % de los homocigotos por generación de autofecundación definido en las relaciones anteriores, sino en la frecuencia de las diversas combinaciones de genes posibles. Con herencia independiente la distribución de los genes se realiza libremente y en el equilibrio todas las combinaciones se dan con la misma frecuencia. En consecuencia, habrá tantas líneas puras como combinaciones posibles, y se darán todas con la misma frecuencia. El efecto del ligamiento es alterar esta igualdad y causar una superabundancia de las líneas puras formadas por combinaciones parentales y una deficiencia de las recombinantes. Esta desigualdad será tanto mayor cuanto menor sea la fracción de recombinación entre loci ligados.

Por ejemplo, si en la situación inicial el 100% de los individuos son dobles heterocigotos  $AaBb$ , en el equilibrio la frecuencia esperada de los genotipos  $AABB$ ,  $AAbb$ ,  $aaBB$  y  $aabb$  será del 25 % si ambos loci son independientes. Pero si ambos loci están ligados en fase de repulsión la frecuencia de las líneas  $AAbb$  y  $aaBB$  será superior al 25 % y la de las líneas  $AABB$  y  $aabb$ , será inferior al 25%. Las diferencias que se producen en las frecuencias serán más acusadas cuanto menor sea la fracción de recombinación.

### 3. Las variedades locales.

Las antiguas variedades cultivadas adaptadas de forma natural a una región determinada se las denomina razas o variedades locales. Son la última instancia del proceso de domesticación a partir de formas silvestres. Son el producto de la selección natural y artificial (esta última realizada por los agricultores de todos los tiempos y de forma intuitiva) en un ambiente creado por el hombre: el medio agrícola.

En el caso de las especies autógamas las variedades locales están formadas, a la vista del análisis realizado en epígrafes anteriores, por una mezcla de homocigotos o líneas puras. Éstas se reproducen a sí mismas con gran precisión, ya que al ser homocigotos y autofecundarse todos sus descendientes heredan su genotipo:

AABBccDDeeff.....

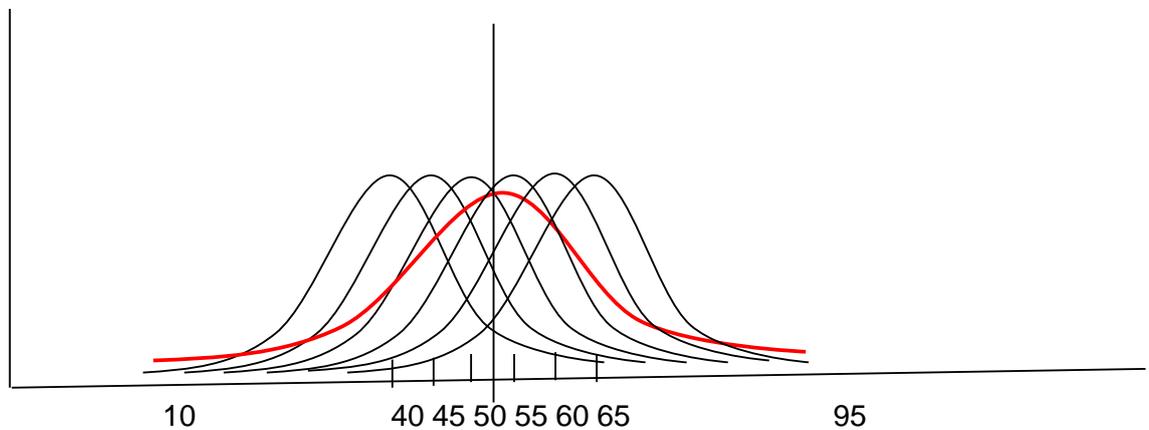


AABBccDDeeff.....

Si, por ejemplo, un carácter está regido genéticamente por tres genes con dos alelos cada uno, la siguiente sopa de letras podría ser un reflejo de la composición de la estructura genética de la población.

**AABBCC** **aaBBCC** **AAbbCC** **AABBcc** **aabbCC** **aaBBcc** **AAbbcc** **aabbcc**  
**AAbbcc** **aaBBcc** **aabbCC** **aabbcc** **AABBCC** **AABBcc** **AAbbCC** **aaBBCC**  
**aabbCC** **aabbcc** **AABBCC** **AABBcc** **AAbbCC** **aaBBCC** **AAbbcc** **aaBBcc**  
**AAbbCC** **aaBBCC** **AAbbcc** **aaBBcc** **aabbCC** **aabbcc** **AABBCC** **AABBcc**

Imaginemos una población constituida por 6 de las anteriores líneas (dos se han perdido) en proporciones similares. Si para cada una de ellas el ambiente produce perturbaciones similares y los valores medios para un carácter dado son respectivamente 40, 45, 50, 55, 60 y 65, la siguiente gráfica representa la variación de cada línea y la de la población resultante del amalgamamiento de las seis.

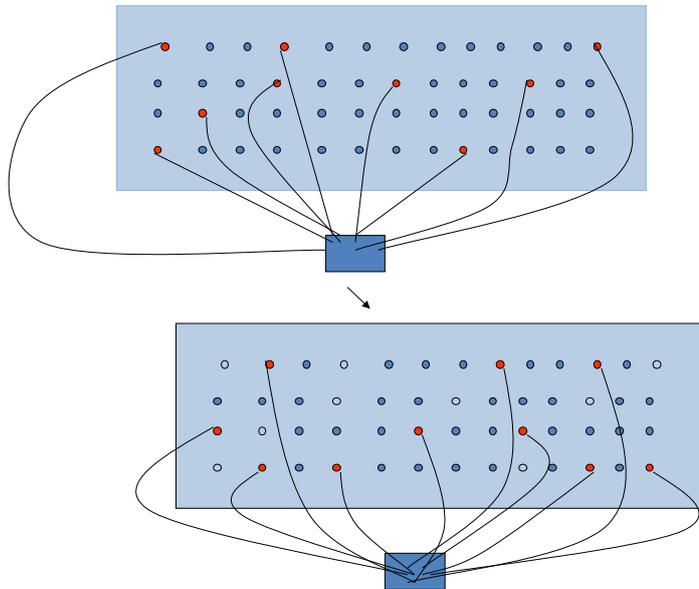


En esta población la media del carácter es 52,5 y los valores extremos son más o menos 10 y 95

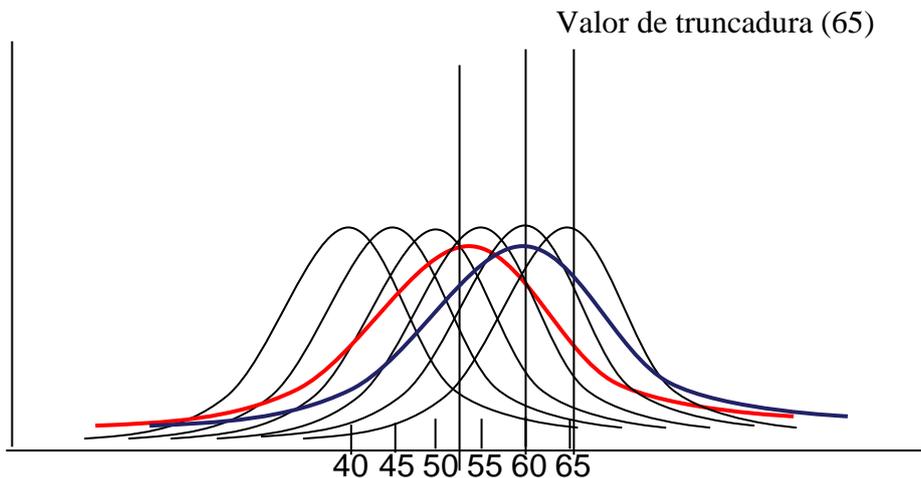
La variación incluida en una estructura genética como ésta puede explotarse directamente por la selección por dos caminos: la selección masal y la selección individual.

#### 4. La Selección masal

La selección masal consiste en la formación de un lote de semillas que se origina a partir de la cosecha conjunta de las plantas que presentan los fenotipos más favorables. El método puede desarrollarse por selección de las plantas más favorables, que serán las únicas que se cosecharán, mezclando la semilla de las mismas (selección positiva) o más comúnmente eliminando las plantas más desfavorables, siendo cosechadas en masa el resto (selección negativa). Obviamente este método se ha practicado intuitiva e inconscientemente en épocas premendelianas y es tan antiguo como la agricultura misma. Se entiende que como resultado del mismo la semilla obtenida se incluirá sólo las mejores líneas (selección positiva) de la población original o habrá eliminado las peores (selección negativa). Esto será tanto más así cuanto más fiable sea el fenotipo como estimador del genotipo, es decir, cuanto mayor sea la heredabilidad del carácter para el cual estamos haciendo selección.



Supongamos que en el supuesto antes propuesto, seleccionamos con un valor de truncadura de 65, es decir, seleccionamos las plantas con una expresión del carácter superior a 65, (sólo a éstas les recogemos la semilla). De la gráfica siguiente se puede deducir que de la línea cuyo fenotipo medio es 65 estamos recogiendo semilla de aproximadamente el 50% de las plantas, y de las restantes podría ser respectivamente un 25%, 12%, 6 %, 3% y 0%. Teniendo en cuenta que cada individuo transmite con precisión su genotipo a sus descendientes (por ser homocigoto y autogamo) estos porcentajes representan la composición de líneas en la próxima generación (en aproximación y por defecto) la cual presentará un fenotipo medio en torno a 60. De ser realmente así, la respuesta a la selección habría sido en ese caso de una ganancia de 7,5 unidades.



Mediante la selección masal generalmente no se busca una transformación profunda de la identidad de la variedad original, sino mejorar, a veces solo conservar, la adaptación general y el rendimiento mediante la eliminación de las líneas más improductivas e indeseables. Por ello debe ser aplicada con criterio conservador, no desechando muchas líneas, con el fin de que la base genética de la población mejorada siga siendo amplia para que su adaptabilidad no corra peligro. Esto hace innecesario realizar ensayos con la nueva variedad, con el consiguiente ahorro de esfuerzo y tiempo,

lo que permite la rápida entrega al agricultor de un material mejorado. El corto proceso de la selección masal puede repetirse cuantas veces se estime oportuno hasta que la respuesta a la selección sea nula o pequeña.

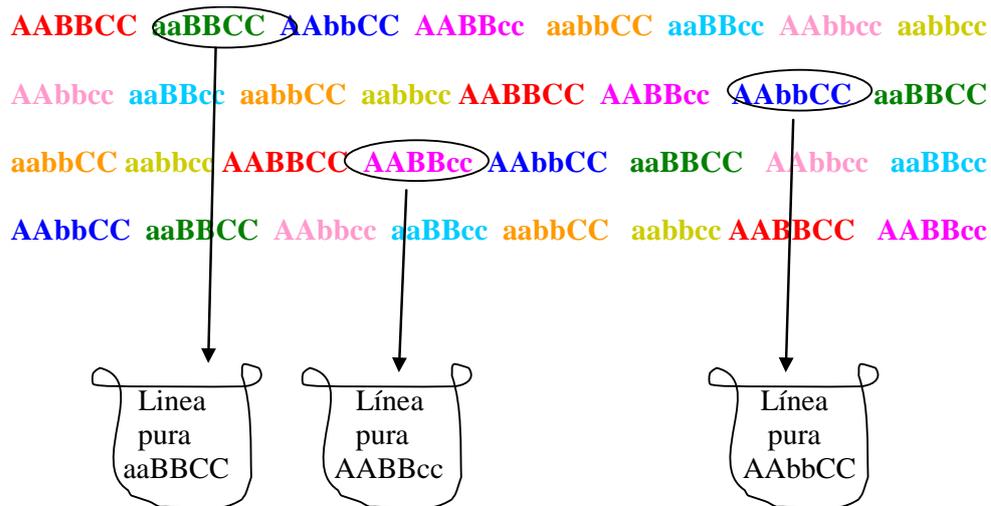
La selección masal se utiliza cuando es esencial la rapidez del proceso, como por ejemplo la entrega rápida a los agricultores de una región subdesarrollada de algo mejor de lo que tienen, o bien en el caso de una especie cuya mejora se está iniciando, ya sea porque su cultivo ha sido introducido recientemente o porque los mejoradores no le hayan prestado atención hasta el momento. En los países desarrollados y para los cultivos más comunes es difícil encontrar poblaciones cuya mejora sea todavía explotable mediante selección masal.

En cualquier caso, si el punto de partida es una variedad local y un mejorador profesional practica selección masal, el resultado se llama **variedad población**. La variedad población habrá modificado su estructura genética cuantitativamente, ya que la composición de líneas será distinta, pero no cualitativamente, ya que sigue siendo una mezcla de líneas puras. Si la variedad población es sometida de nuevo a selección masal, el resultado sigue siendo una **variedad población**. Por tanto, una **variedad población es el resultado de la selección masal realizada por mejoradores, de forma consciente, no intuitivamente.**



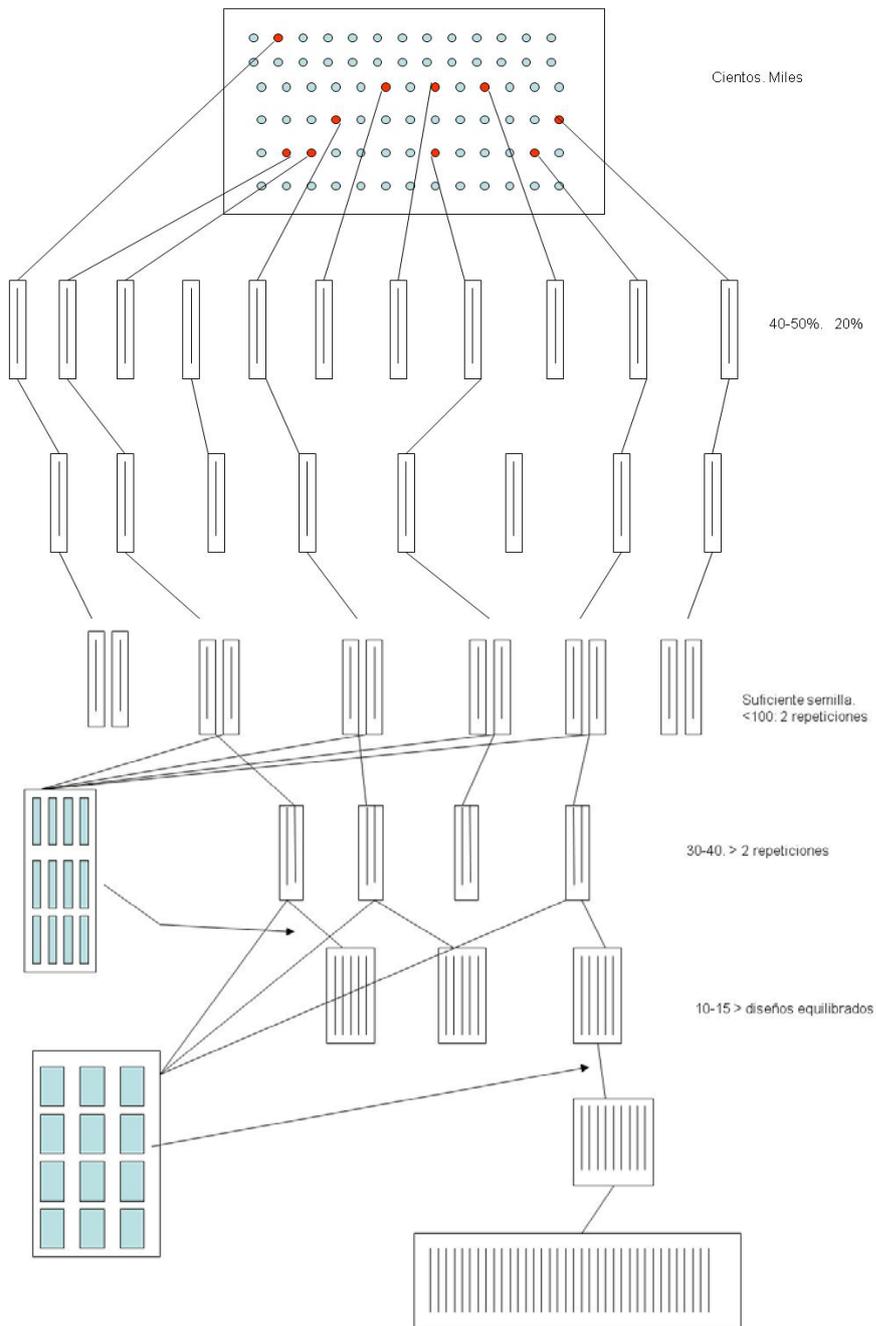
##### 5. Selección individual sin cruzamiento previo en autogamas (pure line selection)

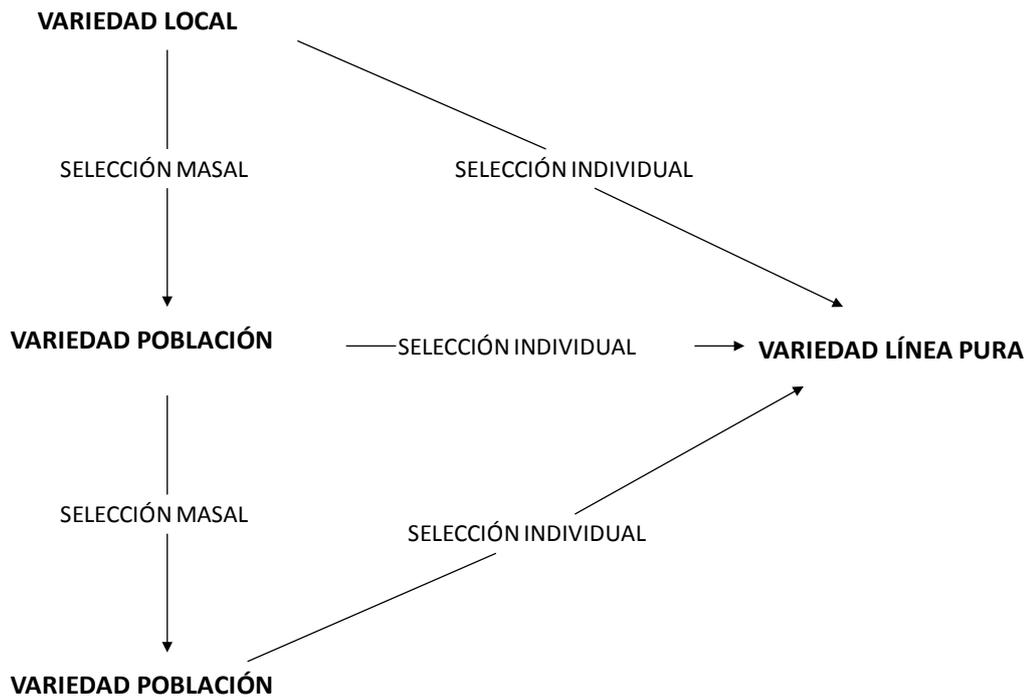
Es fácil comprender que a partir de aislamientos de plantas individuales (manteniendo separada la semilla recogida en cada individuo) podemos descomponer una variedad local de autógamias o una variedad población de estas especies en sus líneas puras. En efecto, cualquier planta de la población es homocigota para todos sus *loci* y da lugar a una línea pura capaz de reproducirse a sí misma con gran precisión.



En la población original se eligen unos cuantos individuos que presenten el fenotipo buscado por el mejorador. Si la heredabilidad es alta bastarán unos cientos o incluso menos. Si es baja la heredabilidad deberán elegirse varios miles. Los descendientes de los individuos elegidos se siembran en la siguiente campaña en parcelas separadas. Habrá tantas parcelas como individuos hayan sido seleccionados en la generación anterior. Los individuos de una misma parcela tienen el mismo genotipo homocigoto ya que descienden de una sola planta homocigota por autofecundación. Es por tanto inútil seleccionar dentro de una parcela o línea. Se eligen las mejores parcelas o líneas (un 40 o 50% si hemos partido solo de unos cientos de plantas y no más del 20% si hemos partido de unos miles). Las líneas seleccionadas se siembran al año siguiente en surcos o pequeñas parcelas y vuelve a repetirse la selección de las mejores líneas. Así se prosigue durante varias generaciones. Después de dos o tres generaciones de selección, cuando haya semilla suficiente de cada línea y menos de 100 líneas, en el campo de selección se establecen dos repeticiones de cada línea, lo cual permitirá aumentar la objetividad de la selección, y cuando queden 30 o 40 líneas y con más semilla de cada una se establecerán más de dos repeticiones por línea. Finalmente, con un número de líneas de 10 o 15, los ensayos deben hacerse utilizando diseños equilibrados (el típico es el de bloques al azar y en distintos ambientes) para decidir con cuál de ellas debe iniciarse el proceso de registro. Estos últimos ensayos, y la extensión de los mismos, son muy importantes ya que la base genética del nuevo material queda profundamente alterada con respecto al material original y en consecuencia su adaptabilidad no está garantizada.

Cuando a partir de una variedad local o de una variedad población se practica selección individual lo que se obtiene es una **variedad línea pura**, cuya estructura genética está constituida por una sola línea pura.





## 6. Especies consideradas autógamas estrictas

### Cereales

Trigo panadero  
 Trigo duro  
 Cebada  
 Avena  
 Triticale  
 Arroz  
 Mijo (*Panicum*)

### Pratenses

*Eragrostis*  
*Poa*

### Leguminosas

Garbanzo  
 Guisante  
 Lentejas  
 Judía común  
 Judía de Lima  
 Soja  
 Cacahuete  
 Veza común (*Vicia sativa*)  
 Algarrobos (*Vicia monanthos*)  
 Yeros (*Vicia ervilia*)  
 Almortas (*Lathyrus sativus*)

### Hortalizas

Lechuga  
 Escarola  
 Tomate