

# Tema 9: Variedades híbridas. Conceptos básicos y desarrollo y evaluación de líneas puras parentales

1. Depresión consanguínea y heterosis. Hipótesis explicativas
2. Aprovechamiento de la heterosis en la mejora vegetal
3. Variedades híbridas. Características
4. Tipos de híbridos
5. Fases de un programa de mejora para el desarrollo de híbridos simples
6. Obtención de líneas puras parentales de variedades híbridas.
  - 6.1. Líneas de 1ª y 2ª generación.
  - 6.2. Desarrollo de líneas puras parentales de híbridos en autógamas
  - 6.3. Desarrollo de líneas puras en alógamas mediante autofecundaciones sucesivas con manejo genealógico.
  - 6.4. Desarrollo de líneas puras en alógamas mediante autofecundaciones sucesivas con manejo de descendencia de semilla única.
  - 6.5. Desarrollo de líneas puras en alógamas mediante cultivo de anteras y de microsporas
7. Mantenimiento de líneas puras
8. Aptitud combinatoria
9. Métodos para valorar la aptitud combinatoria
10. Elección de los parentales del híbrido
11. Producción de la semilla híbrida
12. Mejora de líneas puras. Selección recurrente

## Bibliografía

### **INTRODUCCIÓN A LA MEJORA GENÉTICA DE PLANTAS**

Cubero, J.I.

Mundi-Prensa. Madrid. 2003.

Capítulo 2 , 10 y 12

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

Allard, R.W.

Omega. Barcelona. 1967.

Capítulos 18, 19, 22 y 23

### **MEJORAMIENTO GENÉTICO DE LAS COSECHAS**

Poehlman, J. M., Sleper, D. A.

Editorial Limusa. Mexico. 2003

Capítulo 11

### **GENÉTICA**

Lacadena J. R.

Agesa. Madrid. 1988.

Capítulo 22

### **GENÉTICA.**

Sanchez-Monge, E., Jouve, N.

Omega. Barcelona. 1989

## GENÉTICA

Strickberger, M. W.

Omega. Barcelona. 1988

Capítulo 34

## INTRODUCCIÓN A LA GENÉTICA CUANTITATIVA

Falconer, D. S., Mackay, T.F.C.

Editorial Acribia, S. A. Zaragoza 1996.

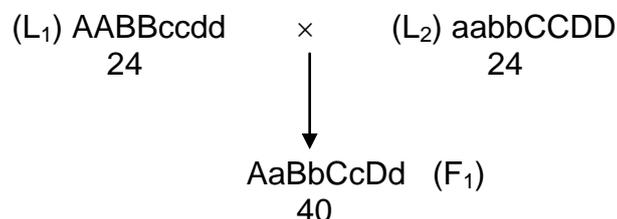
Capítulo 14

### 1.-Depresión consanguínea y heterosis. Hipótesis explicativas

En el tema 7, los puntos 4 y 5 se estudiaron los fenómenos de la depresión consanguínea y de la heterosis. Ambos fenómenos, aunque opuestos tienen la misma causa genética. La existencia en las poblaciones de genes deletéreos recesivos que cuando se expresan producen efectos desfavorables. La consanguinidad, al incrementar la homocigosis incrementa la expresión de los mismos con respecto a lo que ocurre en una población con apareamientos al azar. Por el contrario, los cruzamientos exogámicos al incrementar la heterocigosis, la rebajan, dando lugar a la heterosis. En base a esto se ha propuesto la hipótesis de la dominancia.

Según la hipótesis de la dominancia el control genético de los caracteres afectados por la depresión consanguínea y la heterosis debe ser poligénico, en cada uno de los *loci* del carácter debe existir dominancia (total o parcial), siendo los alelos recesivos los que ejercen un efecto perjudicial sobre la expresión del carácter. Entre *loci* se da una relación aditiva, es decir, el efecto final es la suma de los efectos de cada locus. Para ilustrar esta hipótesis consideremos el siguiente caso simple:

Un carácter controlado por cuatro *loci*, con dos alelos por *loci*, donde los alelos dominantes contribuyen al carácter con diez unidades de medida fenotípica mientras que los recesivos lo hacen con dos unidades. Bajo estas premisas los genotipos  $L_1$  (AABBccdd),  $L_2$  (aabbCCDD) y la  $F_1$  obtenida a partir de ambos (AaBbCcDd) expresarán unos fenotipos cuyas medidas serán 24, 24 y 40.



Vemos que según esta hipótesis se produce heterosis ya que el híbrido obtenido de dos líneas puras muestra un fenotipo más acusado que sus parentales. La magnitud de la heterosis dependerá del número de genes para los que son diferentes los materiales consanguíneos parentales. Al mismo tiempo, según esta hipótesis, en una población alógama el incremento de la consanguinidad, al favorecer la homocigosis, incrementará la frecuencia de

individuos que expresan alelos perjudiciales con respecto a una situación en la que los apareamientos son al azar, lo cual conduce a una disminución del fenotipo medio de la población, y a la presencia de individuos que, al acumular genes recesivos y perjudiciales en homocigosis, muestran una merma biológica. Estos individuos también están presentes en las poblaciones que se aparean al azar, pero con una menor frecuencia que en aquellas sometidas a consanguinidad.

Como complemento de la explicación anterior, se ha añadido el efecto de la epistasia. De acuerdo con esto se postula que algunos de los loci que gobiernan los caracteres susceptibles de experimentar depresión y heterosis, interactúan epistáticamente, de manera que es la expresión conjunta de varios alelos dominantes favorables la que potencia la eficacia biológica. Por ejemplo, al cruzar las líneas AAbb y aaBB se produce el híbrido AaBb, con la posibilidad de interacción A-B, posibilidad inexistente en los parentales.

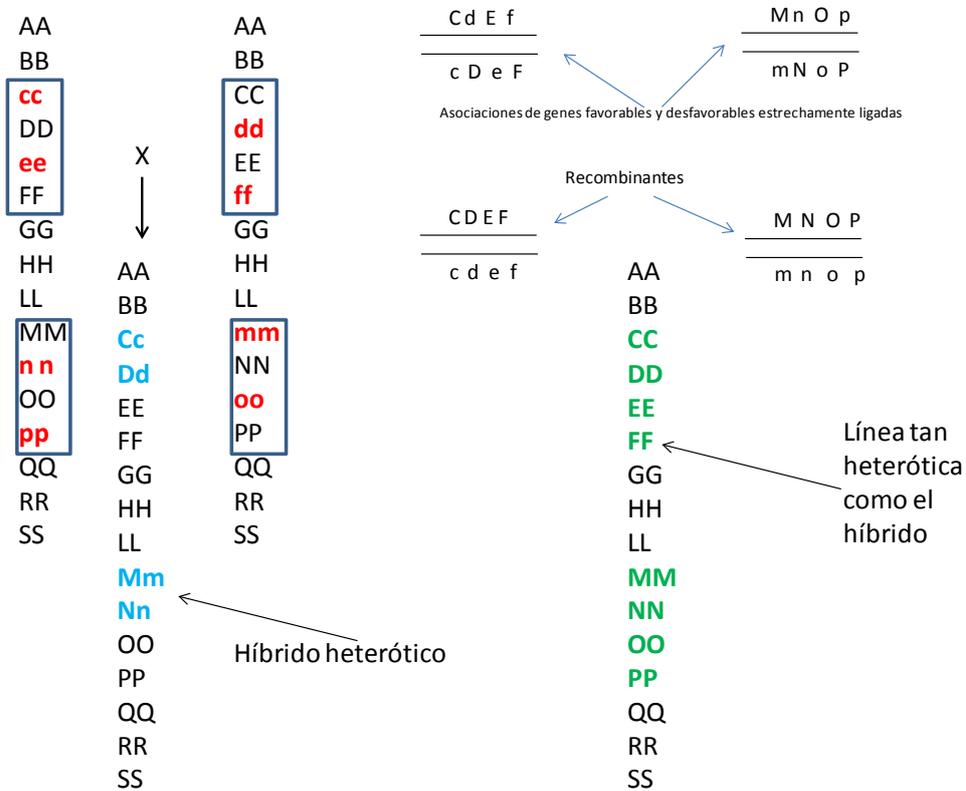
Un modelo basado en la hipótesis de la dominancia, incluso complementada con los efectos de la epistasia, implica que el mejorador no necesariamente debe obtener el híbrido, sino que una línea pura para todos los alelos dominantes constituiría un genotipo tan o incluso más vigoroso que el genotipo heterótico. Dicha línea podría ser perpetuada fácilmente, resolviendo el problema de la producción de semilla híbrida (lo que ciertamente puede no interesar a determinadas empresas). Este argumento, el de la línea tan heterótica o más que el híbrido, se utilizaba para descartar la hipótesis de la dominancia (y epistasia) como explicación, pues la experiencia demostraba que tales líneas no se obtenían. Por esto se propuso una segunda hipótesis, la hipótesis de la *superdominancia*

Esta segunda hipótesis supone la existencia en el genoma de *loci* que en heterocigosis ( $A_1A_2$ ) provocan un estímulo fisiológico respecto a cualquier combinación homocigótica ( $A_1A_1$  o  $A_2A_2$ ). La heterosis iría pues asociada a superdominancia genuina. El híbrido entre dos líneas puras que difirieran en alguno de estos loci sería superior a sus parentales porque a nivel génico el heterocigoto es superior a los homocigotos. Al mismo tiempo, el incremento de la consanguinidad, al llevar aparejado un aumento de la homocigosis, conduciría a un descenso de la actividad metabólica de ciertos procesos, provocando la depresión consanguínea o disminución de la expresión fenotípica de ciertos caracteres. Un modelo basado en la superdominancia genuina implica que para obtener el genotipo heterótico el mejorador necesariamente tiene que construir el híbrido, ya que éste es de por sí el genotipo superior.

El término superdominancia no debe ser confundido con el de heterosis. El primero es un modo de acción génica, y el segundo resulta de la comparación de un híbrido con sus padres.

Estas hipótesis, que no son necesariamente excluyentes, por sí solas o juntas no explican toda la realidad observada en torno a la heterosis o depresión consanguínea. En su forma más sencilla pueden ser consideradas burdas simplificaciones de la situación real. Pero en general, hoy día los mejoradores se inclinan por dar un mayor peso a la hipótesis de la dominancia. En la actualidad, después de haberse obtenido cientos de líneas puras, se ha podido observar que algunas tienen rendimientos si no comparables a los del híbrido, sí cas en sus límites, con lo cual la principal objeción que se ponía a la hipótesis de la dominancia pierde fuerza. En cualquier caso, se ha propuesto

que la dificultad de obtención de líneas con el mismo nivel de heterosis que el híbrido podría estribar en la existencia de de grupos de ligamiento que incluyeran varios de los loci implicados en la herosis, con asociaciones entre alelos favorables y desfavorables estrechamente ligadas. Deshacer dichas asociaciones por recombinación no sería imposible, pero se requeriría manejar descendencias de gran tamaño y amplios periodos de tiempo.

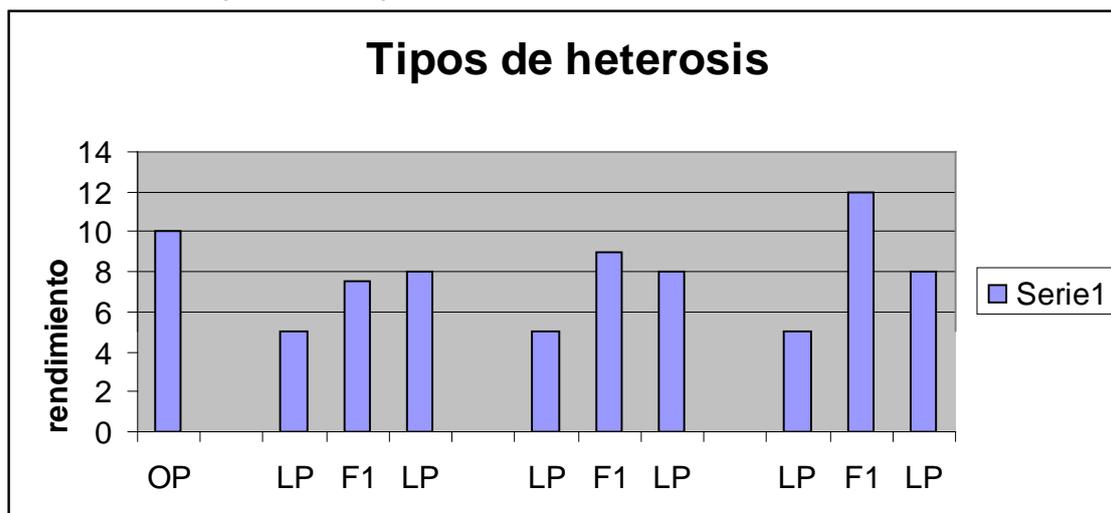


## 2.- Aprovechamiento de la heterosis en la mejora

Sea cual sea la explicación de la consanguinidad y de la heterosis lo cierto es que ambos fenómenos son reales y que pueden ser explotados por el mejorador. En efecto, si a partir de una variedad población de alógamas (variedad de polinización abierta), derivamos líneas puras consanguíneas, por ejemplo mediante autofecundaciones sucesivas, lo más probable es que todas muestren depresión consanguínea para una serie de caracteres que ya se han mencionado, lo cual conducirá a una disminución significativa del rendimiento agrícola. Es posible, que al hacer cruces entre parejas de estas líneas los híbridos de algunos cruces muestren heterosis y como consecuencia de ello se aprecie un incremento significativo del rendimiento respecto a sus dos líneas parentales. No obstante este incremento puede ser de varios tipos. Así, el híbrido puede mostrar un fenotipo superior al fenotipo medio de sus dos líneas parentales pero inferior al parental de mayor fenotipo y al fenotipo medio de la variedad de polinización abierta de donde se ha derivado las líneas puras parentales. Otras veces el híbrido supera en fenotipo a sus líneas puras parentales pero no a la variedad de donde éstas proceden. Y por último un tercer tipo de heterosis sería cuando el híbrido supera en fenotipo a sus dos líneas puras parentales y a la variedad de polinización abierta de donde éstas proceden. Este es la que le interesa explotar al mejorador, desarrollando

variedades que proceden directamente del cruzamiento entre líneas que han sido seleccionadas por producir híbridos con el tercer tipo de heterosis.

El desarrollo de variedades híbridas comerciales no es factible, generalmente por motivos económicos asociados al manejo del sistema reproductivo, en todas las especies, pero sí en muchas. En estas últimas los híbridos son las variedades de mayor potencial genético. Donde primero se desarrollaron fue en especies alógamas o parcialmente alógamas. El caso más emblemático es el maíz. Pero hoy día los híbridos están presentes en muchas otras especies (girasol, cebolla, zanahoria, repollos, coliflores, rábanos, brócolis, espinaca, espárrago, melón, sandía, pepino, calabacín, centeno, colza...) en la mayoría de ellas como tipo varietal predominante



Las líneas puras de autógamias tienen un vigor y fertilidad normales. Sin embargo, cuando se cruzan líneas, algunas combinaciones producen heterosis. Las especies autógamias pueden tener restos del sistema heterótico, procedentes de su pasado evolutivo como alógamas, cuya homocigosis, de por sí, causa depresión. Pero esta desventaja puede haber sido compensada mediante un ajuste de los componentes genéticos de modo que da lugar a un desarrollo satisfactorio de las líneas.. Al cruzar líneas que se complementen en estos loci, la expresión de alelos recesivos, que estaba compensada en las líneas, queda anulada en el híbrido, provocando heterosis. La heterosis, por tanto, también puede ser explotada en algunas especies autógamias. Es el caso del tomate, o de especies que sin serlo estrictamente lo son predominantemente: el pimiento, la berenjena y el sorgo. El arroz (autóma estricta) y el algodón (predominantemente autógama) merecen una mención especial, ya que los híbridos se ha desarrollado en China y en a India respectivamente, donde la producción de semilla híbrida ha sido posible por el bajo el coste de la mano.

### 3.- Variedades híbridas. Características.

Se define semilla híbrida como la primera generación del cruzamiento entre dos parentales, sean o no homocigotos (pueden ser líneas puras, clones, variedades de polinización abierta, etc.) con la condición de que el cruzamiento sea reproducible siempre que se precise (estabilidad: la variedad híbrida mantiene sus características siempre que se obtenga a partir de 19os mismos parentales). Si los parentales están bien elegidos, la variedad híbrida

manifestarás las tres cualidades que se esperan de ella: heterosis, uniformidad y estabilidad. Los híbridos que expresan estas cualidades en su máxima expresión son los obtenidos a partir de dos líneas puras (llamados híbridos simples o F<sub>1</sub>) por las razones que se señalan a continuación:

- Los cruzamientos entre líneas puras con buena aptitud combinatoria son los que potencialmente desarrollan una heterosis más alta con todas las ventajas que ello lleva consigo, siendo quizás esta la razón que más se ha esgrimido para justificar técnicamente la presencia de los híbridos F<sub>1</sub>.
- Al ser el producto de la hibridación entre dos líneas puras, todos los individuos tendrán el mismo genotipo (homocigoto para los loci en los que no se diferencien las líneas parentales y heterocigoto para los que si). Por tanto son más uniformes que las variedades de población de alógamas o de autógamias. Ciertamente la uniformidad genética de un híbrido no es superior a la de una variedad línea pura de autógamias. Sin embargo, a nivel fenotípico la variedad híbrida supera en uniformidad incluso a éstas últimas variedades. Esto es así debido a que los híbridos tienen mayor homeostasis que las líneas puras o las variedades de polinización abierta. Homeostasis es un término acuñado por W.B. Cannon para designar la tendencia de un sistema fisiológico a reaccionar frente a cualquier alteración externa, de tal modo que el sistema no sea desplazado de sus valores normales. Los híbridos, al tener mayor homeostasis son superiores en su capacidad para dar lugar a un fenotipo uniforme en condiciones en las que los homocigotos dan lugar a fenotipos variables. En otras palabras, el fenotipo del híbrido es más insensible a los efectos ambientales.

|    |    |    |
|----|----|----|
| AA |    | AA |
| BB |    | BB |
| cc |    | CC |
| DD |    | dd |
| ee | X  | EE |
| FF |    | ff |
| GG |    | GG |
| HH | AA | HH |
| LL | BB | LL |
| MM | Cc | mm |
| nn | Dd | NN |
| OO | EE | oo |
| pp | FF | PP |
| QQ | GG | QQ |
| RR | HH | RR |
| SS | LL | SS |
|    | Mm |    |
|    | Nn |    |
|    | OO |    |
|    | PP |    |
|    | QQ |    |
|    | RR |    |
|    | SS |    |

- La hibridación entre dos líneas puras concretas, no solo produce una descendencia de genotipo uniforme, como se ha indicado anteriormente, sino que se genera siempre el mismo genotipo cuando la hibridación se repite. Luego el híbrido puede obtenerse a partir de sus líneas parentales siempre que se quiera, con tal de disponer de dichas líneas.

Las tres características, como se ha indicado, tienen su máxima expresión cuando los híbridos son F1. Pero en cualquier caso, los otros tipos de híbridos (ver siguiente epígrafe) también deben de participar de ellas, aunque sea en menor medida, ya que si no lo hacen no tiene sentido su desarrollo

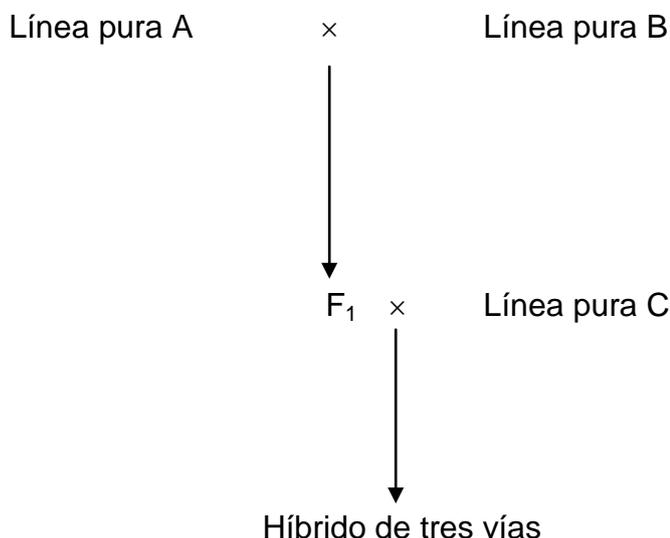
- Una última característica de los híbridos es de naturaleza comercial. El derecho a la propiedad por parte del obtentor se salvaguarda, en la práctica, más fácilmente en una variedad híbrida que en una variedad población o línea pura. En efecto, el híbrido no se reproduce así mismo, ya que al ser alta su heterocigosis, en sus progenies se produce una gran segregación, perdiéndose uniformidad y heterosis, las dos principales ventajas de los híbridos. Las características del híbrido solo se reproducen cuando cruzamos sus parentales.

#### 4.- Tipos de híbridos.

**Híbrido simple.** Se obtiene cruzando dos líneas puras. Es el que más aprovecha la heterosis y el que proporciona una mayor uniformidad. Es el que menos plasticidad o adaptabilidad presenta. Las principales dificultades que pueden existir en su desarrollo son la obtención e identificación de líneas puras parentales superiores y la obtención de la semilla híbrida ya que el genitor femenino, al ser línea pura, tendrá baja tasa reproductiva, lo que encarece el precio de la semilla híbrida.

En cualquier caso, hoy en día, y en muchas especies, la mejora de líneas puras ha conducido a la obtención de líneas puras muy productivas y con una gran adaptabilidad. Actualmente es el tipo de híbrido predominante.

**Híbrido de tres vías e híbrido de cuatro vías.** En el primer caso un híbrido simple hace de parental femenino y una línea pura de masculino.



En el segundo tanto el parental femenino como el masculino son híbridos simples.



- c) Valoración de las líneas por su aptitud combinatoria.
- d) Valoración de los híbridos resultantes de las líneas de mayor aptitud combinatoria, para seleccionar los parentales definitivos.
- e) Obtención de la semilla híbrida mediante el cruzamiento de las líneas parentales finalmente seleccionadas.

En este proceso lo importante no es conseguir líneas puras superiores “*per se*”, sino determinar cuáles combinan mejor para que el híbrido sea superior no sólo a cualquiera de sus dos parentales, sino a las variedades no híbridas que constituyen o han dado lugar al material de partida.

## **6. Desarrollo de líneas puras parentales de híbridos**

### **6.1. El material de partida. Líneas de 1ª y 2ª generación.**

La primera etapa en un programa de desarrollo de variedades híbridas es la obtención de los parentales del híbrido. Si el híbrido a desarrollar es un híbrido simple o  $F_1$ , los parentales deberán ser líneas puras. Por lo tanto, será necesario desarrollar líneas puras y posteriormente valorarlas, es decir, evaluar la aptitud de las mismas para imprimir heterosis y buenas características agronómicas a sus descendencias híbridas.

Tanto en autógamias como en alógamas, el material a partir de cual se inicia un proceso de desarrollo de líneas puras puede ser una variedad local o una variedad población. En ese caso las líneas puras finalmente obtenidas se denominan de *1ª generación*. El material de partida también puede ser una  $F_2$  derivada del cruzamiento de líneas de 1ª generación o de cualquier otro tipo, o de un híbrido  $F_1$ , o una variedad sintética. En estos casos las líneas finalmente derivadas se llaman de *2ª generación*. En alógamas, al material de partida se le denomina  $S_0$ , y a las generaciones derivadas de él  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$ ....

El desarrollo de líneas puras de 2ª generación tiene como objeto la obtención de nuevas líneas puras mejoradas. La mejora puede incidir en el manejo de las líneas o en las características de los híbridos que se formulan con ellas.

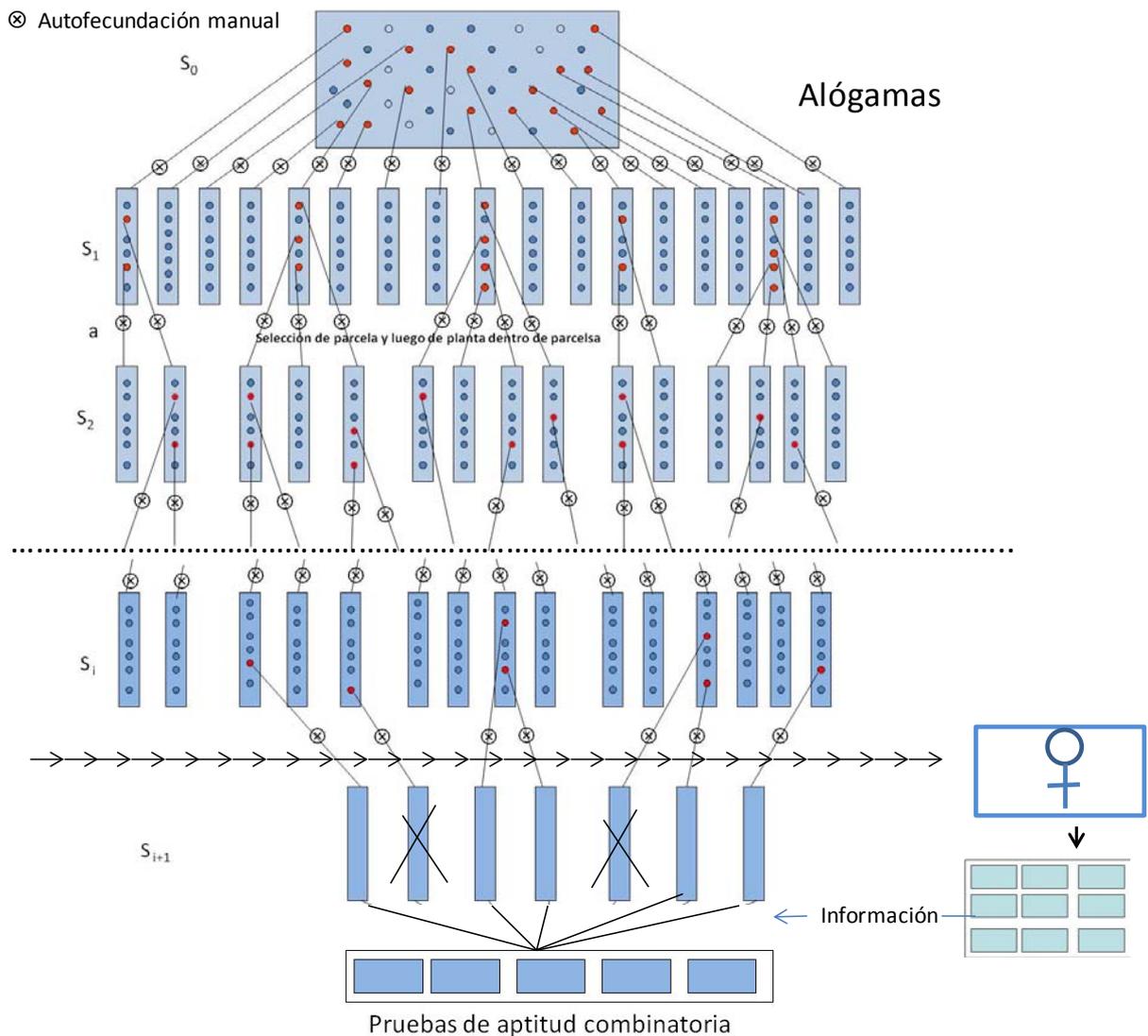
### **6.2. Desarrollo de líneas puras parentales de híbridos en autógamias**

Las líneas puras de *1ª generación* mediante el método de selección individual sin cruzamiento (descrito en el tema 5). Las de *2ª generación* se obtienen mediante el método genealógico o el de descendencia de semilla única. Estos dos métodos se describieron en el tema 6. La adaptación de estos tres métodos al objetivo propuesto (obtención de líneas puras no como producto final sino como parentales de híbrido) implicaría sólo diferencias en la etapa de valoración de los materiales una vez alcanzada la homocigosis, ya que ahora no se trata de valorar el comportamiento *per se* de dichos materiales, sino el de sus descendencias híbridas. Así pues, la última fase de estos métodos descrita en los temas 5 y 6, que consistía en la realización de ensayos durante varios años y en varias localidades para valorar las líneas como productos finales, se sustituye aquí por ensayos de evaluación de la aptitud combinatoria que se describen más adelante en este tema.

Otro método de obtención de líneas de *segunda generación* en autógamias sería el de cultivo de anteras. El fundamento del mismo se describe a continuación en un contexto de alógamas

### 6.3. Desarrollo de líneas puras en alógamas mediante autofecundaciones sucesivas con manejo genealógico.

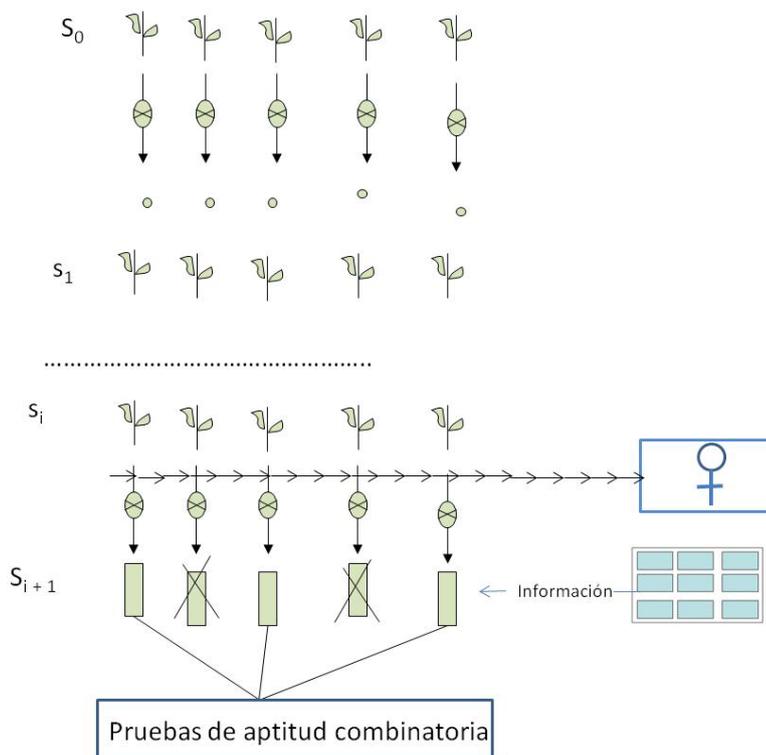
En la  $S_0$  (material de partida) se seleccionaran un gran número de plantas y se autofecundan artificialmente. La descendencia de cada planta autofecundada constituye una familia  $S_1$ . En la siguiente campaña, cada familia  $S_1$  se sembrará en su correspondiente parcela independiente. Entre las familias  $S_1$  algunas pueden ser desechadas si presentan un comportamiento general desfavorable. En las familias no desechadas, se seleccionaran entre 1 y 3 individuos (en función de la uniformidad fenotípica que presente la familia) que se autofecundarán de nuevo. La descendencia de cada planta autofecundada constituye una familia  $S_2$ . De forma análoga se obtienen en las sucesivas generaciones las familias  $S_3, S_4, S_5, \dots$ . A partir de la  $S_3$ , se suele autofecundar una sola planta de cada familia elegida. Las autofecundación no deben realizarse a ciegas sino eligiendo previamente las plantas con caracteres favorables y desechando las que los muestren desfavorables (susceptibilidad a enfermedades, etc), ya que no se desea obtener un conjunto de líneas puras que reflejen la estructura genética de la población de partida sino una serie de líneas con caracteres favorables.



A título orientativo en la  $S_0$  y  $S_1$  se autofecundan una 500 plantas, en la  $S_2$  unas 200, en la  $S_3$  unas 100....., de manera que en una generación avanzada, que puede ser la  $S_7$  o  $S_8$ , queden unas 20 o 30 familias. En estas últimas familias (familias  $S_7$  o  $S_8$ ) ya no se hace selección, sino que cada una se recolecta en bloque, asegurándose que la semilla obtenida sea el resultado de autofecundaciones o interpolinizaciones dentro de familia, obteniéndose así las correspondientes líneas. Sembradas en campo las líneas obtenidas se multiplicaran y se desecharán las que muestren un comportamiento negativo o falta de homogeneidad. Las que queden se someterán a ensayos de aptitud combinatoria, tal y como se describe más adelante.

**6.4. Desarrollo de líneas puras en alógamas mediante autofecundaciones sucesivas con manejo de descendencia de semilla única.**

Si se sigue este método se autofecundarán todas las plantas que se pueda del material de partida  $S_0$ . De cada una de estas plantas se tomará una sola semilla de autofecundación. Estas semillas se siembran amalgamadas, dando lugar a la generación  $S_1$ . Todas las planta de la  $S_1$  se autofecundarán y de cada planta se tomará una única semilla de autofecundación. Estas semillas se sembrarán amalgamadas, dando lugar a la generación  $S_2$ . A esta generación y las siguientes ( $S_3, S_4, S_5, \dots$ ) se les dará el mismo manejo dado a la  $S_1$ . En una generación avanzada, que puede ser la  $S_7$  o  $S_8$ , en la que se supone que la homocigosis es total, de cada planta autofecundada se recoge toda la semilla de autofecundación, obteniéndose así las correspondientes líneas. Sembradas en campo las líneas obtenidas se multiplicaran y se desecharán las que muestren un comportamiento negativo o falta de homogeneidad. Las que queden se someterán a ensayos de aptitud combinatoria, tal y como se describe más adelante.



En este método se trabaja a ciegas, sin seleccionar a lo largo del proceso, lo cual por una parte no es ventajoso, pero por otra se permite operar fuera de estación (en invernadero o cámara de cultivo), acortando el número de años del programa a base de varias generaciones por año, y operar en espacio reducido.

### **6.5. Desarrollo de líneas puras en alógamas mediante cultivo de anteras y de microsporas**

Un grano de polen es haploide. Si en un medio de cultivo *in vitro* colocamos las anteras que lo contienen (o colocamos directamente las microsporas) es posible regenerar plantas completas. Cada planta regenerada procederá de un solo grano, y en consecuencia será una forma haploide. Mediante técnicas citogenéticas es posible duplicar la dotación cromosómica de estas formas haploides y volver al estado diploide, obteniendo unas formas diploides llamadas dobles haploides, en referencia a como se han obtenido. Los dobles haploides son diploides homocigotos para todos sus genes, pues cada nuevo cromosoma es una duplicación exacta del único existente en el grano de polen.

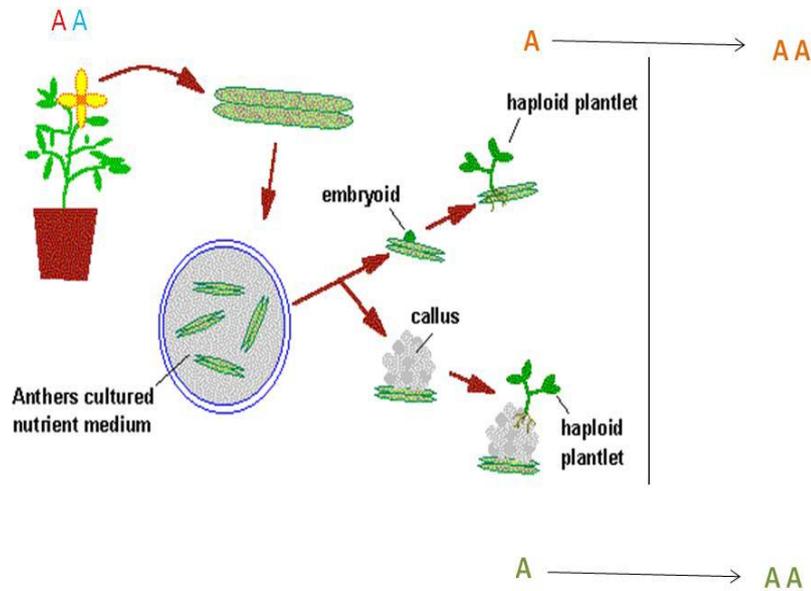
Así pues, si una planta, para una serie de genes, es de genotipo AaBbCc....., sus granos de polen, y las correspondientes formas haploides derivadas por cultivo de anteras, serán de genotipo:

ABC.....,  
ABc.....,  
AbC.....,  
aBC.....,  
Abc.....,  
aBc.....,  
abC.....  
abc.....

Si en estas formas se induce duplicación cromosómica se derivaran los correspondientes dobles haploides, cuyos genotipos serán:

AABBCC.....,  
AABBcc.....,  
AAbbCC.....,  
aaBBCC.....,  
AAbbcc.....,  
aaBBcc.....,  
aabbCC.....  
aabbcc.....

La ventaja del método es que se pueden derivar líneas puras a partir de una S<sub>0</sub> en sólo dos etapas: obtención del haploide mediante cultivo de anteras e inducción de duplicación cromosómica en el mismo. La S<sub>0</sub> puede ser cualquier material que produzca un conjunto granos de polen con diversidad genética.



## 7. Mantenimiento de líneas puras

Sea cual sea el procedimiento de obtención, las líneas puras una vez obtenidas, se multiplican autofecundando un cierto número de plantas en cada generación. En especies autóгамas el proceso es espontáneo y puede hacerse en masa (tomando unas elementales precauciones de mejora conservadora y aislamiento espacial o de otro tipo), ya que cada planta se mantiene reproductivamente aislada. En alógamas, en principio las autofecundaciones se deberán hacer artificialmente, pero también se pueden reproducir las líneas en masa, sembrándolas en parcelas aisladas. Obviamente en alógamas las medidas de aislamiento deberán de ser más drásticas.

## 8. Aptitud combinatoria

La aptitud combinatoria es la capacidad que tiene un genotipo o una población para dar una descendencia, en combinaciones híbridas, caracterizada por una elevada expresión para uno o varios caracteres dados. No se trata de que un genotipo o población posea un carácter dominante en homocigosis y lo transmita a la descendencia en los cruzamientos en los que intervenga como genitor, sino que la aptitud combinatoria mide la capacidad de producir heterosis en ciertos caracteres que suelen ser de interés económico.

La aptitud combinatoria puede ser general (ACG) o específica (ACE). La primera estima la capacidad de un genotipo de producir heterosis en los cruzamientos con una amplia gama de genotipos. La segunda se refiere a la capacidad de un genotipo de producir heterosis en los cruzamientos con una limitada gama de genotipos o con un genotipo específico.

## 9. Metodos para estimar la aptitud combinatoria

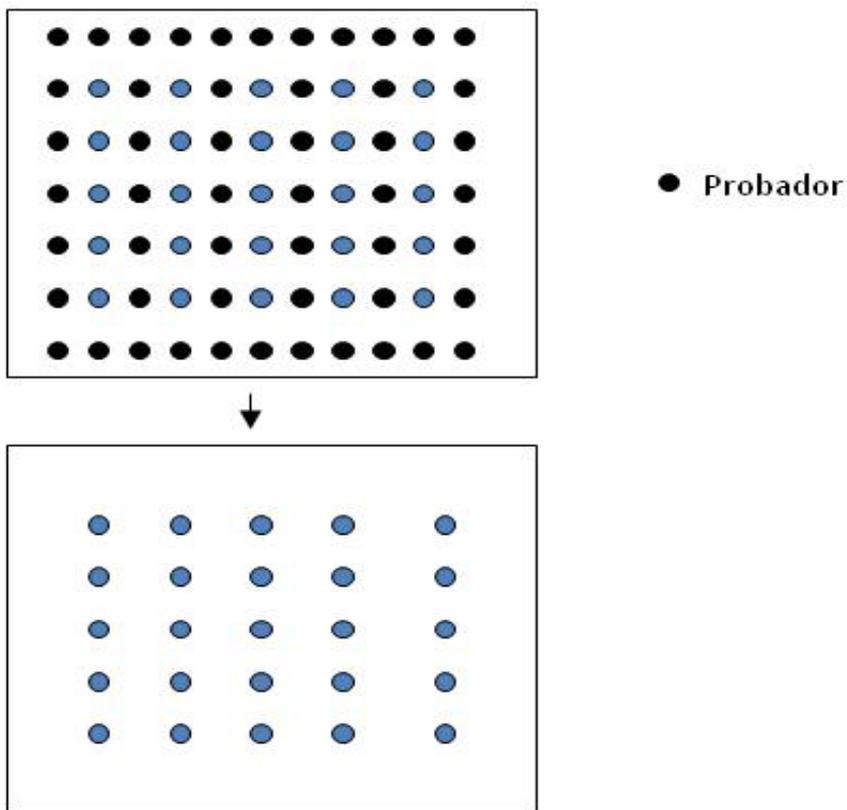
Los propuestos para la estima de la ACG son el cruzamiento con probador (*top cross*) y el policruzamiento.

Los ensayos denominados en el argot de la mejora como *top-crosses*, consisten en cruzar cada una de las líneas con un mismo mismo material probador (tester en inglés). Cada línea debe estar bien rodeada por el probador. Éste puede ser una población de amplia base genética (una

variedad población, una sintética, un híbrido o una mezcla de todo tipo de materiales). En ese caso, produce una gran cantidad de gametos distintos entre sí, consiguiéndose un efecto igual al de haber rodeado cada línea pura de gran cantidad de líneas. La semilla recogida en cada línea dará lugar al correspondiente lote. En la campaña siguiente se establece un ensayo comparativo con todos los lotes. La información obtenida se utiliza para estimar la ACG de las líneas en estudio.

Si el *tester* fuera de base genética reducida (por ejemplo una línea pura) lo que se estima son las  $ace_s$  con el probador. Esto último puede tener sentido si se dispone de una excelente línea pura, que por sus buenas características interesa que intervenga siempre como parental en la formulación de los híbridos a desarrollar.

### TOP CROSS



Mediante el *policruzamiento* la acg de las líneas a valorar se estima asegurando que cada una de ellas produzca una descendencia de semillas a partir de su polinización con una mezcla de polen del conjunto de todas las líneas. Para ello se disponen en el campo de policruzamiento varias filas con plantas de las líneas. En cada fila hay una planta de cada línea. En cada fila las plantas se disponen al azar por sorteo. El número de filas del policruzamiento debe ser el doble del número de líneas cuya acg se desea evaluar, con objeto de garantizar en lo posible que cada línea tenga a su lado, en promedio, dos individuos de cada una de las demás. Por otra parte el número de líneas debe ser elevado para obtener una buena estimación de la acg. Dada la dificultad del replanteo de un buen diseño, se prefiere este método en el caso de plantas

plurianuales, tales como la alfalfa, pues así se permite el establecimiento del campo de policruzamiento para ser utilizado durante varios años.

La semilla producida por todas las plantas pertenecientes a una misma línea se junta y formará el lote de semilla procedente de esa línea. Tendremos tantos lotes como líneas a valorar. En la campaña siguiente se establece un ensayo comparativo con todos los lotes. La información obtenida se utiliza para estimar la ACG de las líneas en estudio.

### POLICRUZAMIENTO

|    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 3  | 9  | 4  | 1  | 5  | 8  | 2  | 3  | 6  | 7  |
| 7  | 2  | 5  | 3  | 9  | 4  | 7  | 5  | 9  | 3  |
| 1  | 1  | 7  | 8  | 4  | 10 | 3  | 8  | 4  | 2  |
| 9  | 7  | 3  | 10 | 2  | 7  | 1  | 2  | 10 | 8  |
| 4  | 10 | 1  | 6  | 8  | 3  | 6  | 9  | 1  | 4  |
| 2  | 5  | 9  | 4  | 10 | 1  | 4  | 6  | 5  | 9  |
| 6  | 8  | 6  | 5  | 7  | 6  | 8  | 1  | 7  | 10 |
| 10 | 3  | 2  | 9  | 3  | 5  | 10 | 4  | 8  | 5  |
| 5  | 6  | 8  | 7  | 6  | 2  | 9  | 10 | 3  | 1  |
| 8  | 4  | 10 | 4  | 1  | 9  | 5  | 7  | 2  | 6  |



Semilla recogida mezclando todas las semillas procedentes de las plantas con el mismo número de línea (1, 2, ...)

|   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |

↓  
ACG

Para la evaluación de la ACE ya se ha propuesto el *top cross* con un *tester* de estrecha base genética. Tiene sentido cuando se dispone de una línea que por sus características se desea que intervenga como parental en cualquiera de los híbridos a desarrollar. Dicha línea se utiliza como tester para seleccionar en el grupo de líneas en estudio el otro parental del híbrido.

Si *a priori* no se tiene fijada una línea como parental, la única manera de evaluar la ACE de un par de líneas parentales es el cruzamiento directo. Si esto lo queremos hacer para un conjunto de  $n$  líneas en todas sus combinaciones no queda más remedio que establecer un ensayo comparativo con los  $n \times (n-1)$  cruzamientos, o en cualquier caso, con los  $(n \times (n-1))/2$ . Estos ensayos se llaman dialelos, y permiten estimar tanto la ACG (el efecto general de una línea en el conjunto del ensayo) como la ACE de cada pareja. Pero en la mejora práctica los dialelos generalmente no son manejables, debido a que para valores de  $n$  con cierta entidad el número de cruces que hay que hacer es elevado. Por tanto, lo más común es restringir el cálculo de las ACE a las combinaciones hechas con las líneas cuya ACG haya resultado ser más alta en ensayos previos *top cross* o por policruzamiento.

## 10. Elección de los parentales del híbrido

Una vez evaluadas las ACGs se seleccionan aquellas líneas de mayor valor. Con las elegidas se deben obtener todas las combinaciones híbridas posibles, esto es, los  $F_1$  en sentido estricto, para evaluar las ACEs de cada combinación. Con estos  $F_1$  se establecen ensayos comparativos lo más completos posible (con repeticiones, en varias localidades, durante varios años). Con la información obtenida de estos ensayos el mejorador elige la combinación más adecuada a sus necesidades.

## 11. Producción de la semilla híbrida

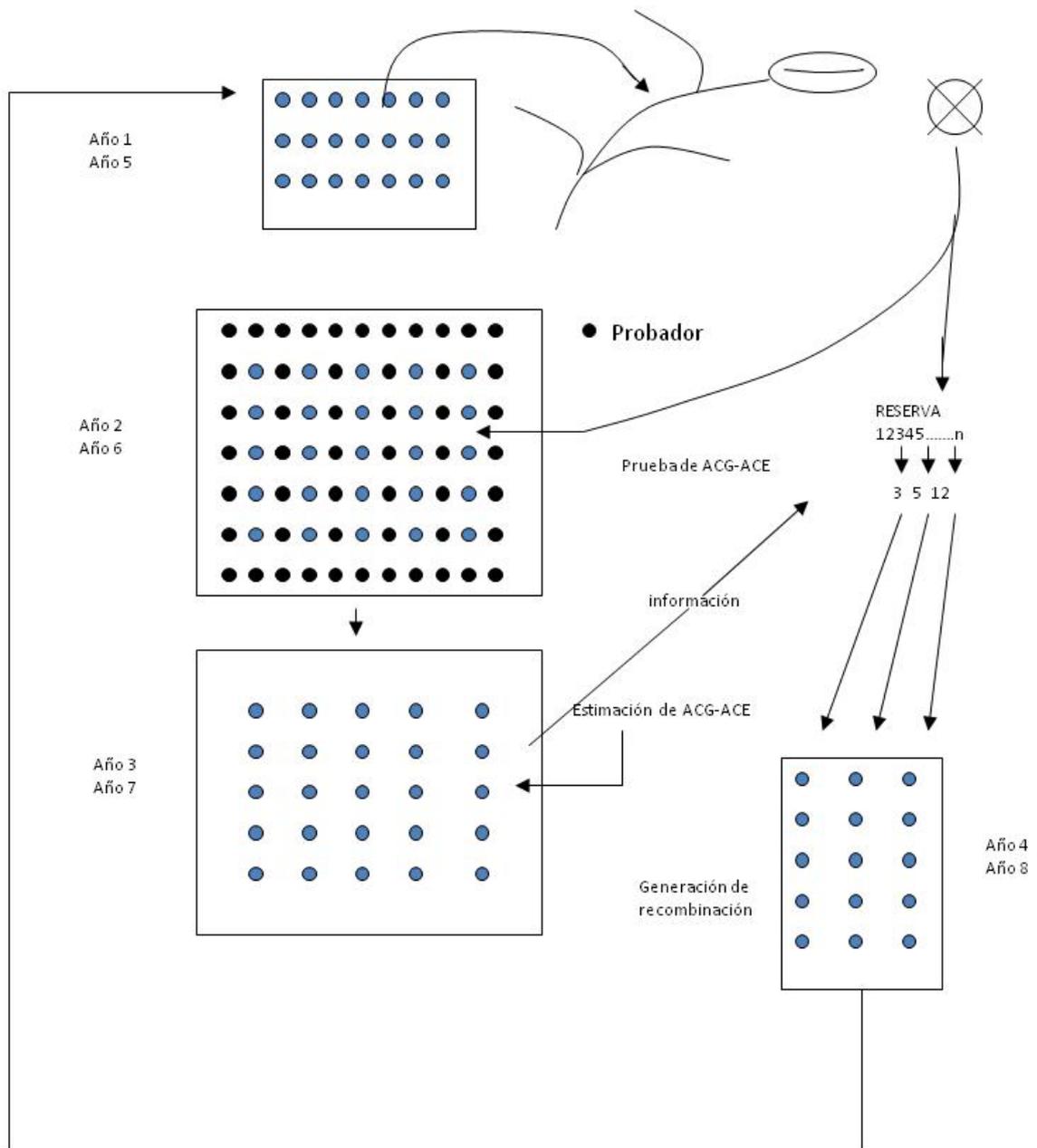
Ya solo queda por realizar la última fase del programa: con los parentales seleccionados obtener la cantidad de semilla híbrida requerida para su comercialización. **Esta última fase es muy importante y requiere una tecnología específica que se estudia en el siguiente tema.**

## 12. Mejora de líneas puras. Selección recurrente

A grandes rasgos, líneas puras se mejoran para mejorar su manejo y/o para mejorar los híbridos que se derivan de ellas. Estos son los objetivos que se persiguen cuando se desarrollan líneas puras de 2ª generación, que se pretende que combinen genes beneficiosos dispersos en los materiales de los que se deriva la  $S_0$  inicial. Cuando la mejora consiste simplemente en la corrección de un defecto puntual en el material de partida (por ejemplo androfertilidad, susceptibilidad a una enfermedad...) también se puede utilizar el método de retrocruzamiento.

Otra forma de abordar el problema de la mejora de líneas puras es la formación previa de nuevas poblaciones con altas frecuencias de genes deseables en las que iniciar un nuevo ciclo por cualquiera de los procedimientos vistos (autofecundaciones sucesivas o cultivo de anteras. Esto se consigue con los métodos de selección recurrente. Para los caracteres más frecuentes (ciclos, rendimiento, contenido en aceite, proteína, etc.) se aplican 2-3 ciclos de selección recurrente simple en la población de partida y a continuación se derivan las líneas puras mediante autofecundaciones sucesivas o cultivo de anteras. El esquema de la selección recurrente simple ya ha sido descrito anteriormente. La hemos denominado simple para diferenciarla de la selección recurrente por ACG y por ACE.

La selección recurrente por ACG y la selección recurrente por ACE están diseñadas para obtener poblaciones en las que el carácter mejorado de sus individuos es respectivamente la ACG o la ACE, y de las que posteriormente se derivaran líneas puras mediante autofecundaciones sucesivas o mediante cultivo de anteras. El esquema de estos tipos de selección recurrente es el mismo que el de la selección recurrente simple pero introduciendo una prueba de acg o ace. Las descendencias obtenidas de autofecundación se evalúan tras su cruzamiento (incluso a mano) con un probador de amplia base genética (en la selección recurrente por ACG) o de estrecha base genética (en la selección recurrente por ACE).



La selección recurrente por ACE tiene el sentido ya indicado anteriormente: tenemos fijado ya uno de los parentales del híbrido, que es el que utilizaremos como probador.

Otro tipo de selección recurrente es la selección recurrente recíproca. Se realiza simultáneamente con dos poblaciones que tienen caracteres complementarios (adaptación y productividad, p. ej.). Una sirve de probador de la otra con lo que se obtienen líneas puras con buenas ACG (pues el probador es una población de polinización abierta y, por tanto, de amplia base genética) y de buenas ACE (pues cada población está caracterizada por un conjunto propio de genes). Es el método de máxima respuesta.

