

Reg. 19127

14. MEJORAMIENTO GENETICO DE HORTALIZAS

Juan Jaramillo V.*

14.1. INTRODUCCION

En Colombia se cultivan cerca de 50 especies hortícolas en forma intensiva, en huerta casera o espontánea. Sin embargo, un grupo de 9 especies de hortalizas ocupan más del 90% del área bajo cultivo y de los rendimientos. Ellas son: tomate, alverja, cebolla de bulbo y rama, zanahoria, repollo, lechuga, habichuela, habas y remolacha.

Todas las hortalizas mencionadas han sido introducidas, algunas de ellas desde el inicio de la colonia en 1540 (18). Esto originó un cambio en los hábitos alimenticios de las poblaciones indígenas, las cuales consumían diversos tipos de hortalizas, entre ellas el ají (*Capsicum* spp.) y las cucúrbitas de éstas poco uso se hace hoy en día (14). Esto significó una dependencia de la semilla que debió ser traída desde entonces del exterior para suplir las necesidades de siembra. Por otra parte significó el desarrollo de sistemas de cultivo propios para la propagación y utilización de especies como la cebolla larga (*A. fistulosum*) y la cebolla Ocañera principalmente. Ha sido en los últimos decenios sin que pueda determinarse aún una fecha precisa, que el desarrollo de las hortalizas ha tenido un gran auge ocasionado posiblemente por el acelerado proceso de urbanización del país y cambios en los salarios así como por el crecimiento de la industria agroalimentaria. Es en este momento entonces donde comienzan a darse las condiciones bajo las cuales el mejoramiento genético de las hortalizas pasa a ser una posibilidad valiosa para resolver los problemas de la expansión de los cultivos y de una demanda más amplia y exigente.

Por otra parte, se ha llegado a una situación coyuntural donde los estudios y experiencias sobre producción de semilla han comprobado que se puede hacer de ésta una actividad económica rentable siempre y cuando el producto ofrecido (variedad) sea excelente. Con los problemas propios de la región tropical en cuanto a clima, suelo, enfermedades y plagas, el mejoramiento ofrece las herramientas para superarlos.

14.2. BASES GENETICAS DEL MEJORAMIENTO

La mayoría de las especies, con excepción de alverja, cebolla de rama, cebolla Ocañera y habas, se siembran con semilla vegetativa y sexual nacionales, el resto se siembra con semilla importada. La mitad de las especies mencionadas pertenece a cultivos anuales y la otra mitad a las denominadas bienales. Todas con excepción de tomate y la alverja son del grupo de polinización cruzada. En todas también las flores son hermafroditas.

* I.A., Ph. D. Sección de Hortalizas. CI-Palmira. A.A. 233, Palmira.

En cebolla y zanahoria la polinización cruzada se facilita por la protandria de las flores.

El mejoramiento se inicia desde el momento en que forma consciente y sistemática se seleccionan plantas adaptadas genéticamente a nuestras necesidades. El mejoramiento comprende la investigación fundamental diseñada para mejorar los métodos y la producción de mejores variedades en si

La necesidad del mejoramiento se origina en el deseo de cambiar las cualidades genéticas de un cultivo debido a rendimiento, enfermedades, etc. En general los objetivos del mejoramiento se concentran en unas pocas categorías (6).

1. Elevar el rendimiento.
2. Dar resistencia a factores bióticos y abióticos para elevar los rendimientos.
3. Adaptar una especie a nuevos ambientes (frontera agrícola).
4. Mejorar la calidad física y nutricional del producto
5. Disminuir costos de producción.

Para alcanzar estos objetivos el mejorador debe disponer de:

1. Un buen conocimiento de la especie en cuestión, sus variedades y líneas tanto a nivel genético como de manejo.
2. Criterios de selección de los padres.
3. La escogencia del método.

El proceso general del mejoramiento comprende las siguientes etapas (15):

1. Adquisición y estudio de la variación genética Objetivos:

- Búsqueda entre las variedades existentes
- Búsqueda de nuevos materiales

2. Métodos de Selección

- Escogencia del material básico
- Combinación y selección para la producción del nuevo cultivar.

3. Mantenimiento

- Mantenimiento y multiplicación de los cultivares nuevos.

Fuentes de variación genética:

- = Cultivares existentes
- Variedades nativas o cultivares primitivos, materiales semisilvestres o silvestres.
- Mutación espontánea
- Variación somaclonal
- Cruzamiento y endocria en autógamas y alógamas respectivamente.
- = Cruzamientos interespecíficos.

En general la variación genética de una población está descrita por el promedio y la desviación estandar de la población (15).

El método de mejoramiento de un cultivo depende de su sistema de propagación y de la arquitectura genética que ha resultado de la selección natural y humana (13, 20).

La manera como un cultivo se multiplica y reproduce determina el método de selección que va a ser aplicado. Los métodos cambian dependiendo de que las especies se reproduzcan sexual o asexualmente y sean autógamas o alógamas y dentro de éstas, si hay autocompatibilidad, dioecia o monoecia y hábito perenne o bianual (20).

Las especies autógamas son altamente homocigotas y cuando se cruzan conducen rápidamente a homocigidad.

Las especies alógamas son más comunes que las autógamas, la endocria en estas especies conduce a lo que se conoce como depresión por endocria (10) Tabla 1.

Las especies de polinización cruzada muestran un cruzamiento aleatorio. Los diversos mecanismos envueltos como dioecia, incompatibilidad, etc, muestran desviaciones pero por el apareamiento al azar las poblaciones se mantienen en equilibrio (equilibrio Hardy- Weinberg). Una de las consecuencias de esto es que alelos con bajas 346 frecuencias se mantienen en condición heterocigótica, de esa forma hay una variabilidad grande aún cuando los alelos no sean aptos para la población. Estos aspectos de equilibrio tienen efectos de importancia en un programa de selección y en relación con el tamaño de la población (15, 20).

TABLA 1. Sistema de reproducción, forma sexual y hábito de floración en algunas hortalizas.

Especie	Sistema reproductivo	Forma flor	Floración
Tomate	Autógamo	Hermafrodita	Anual
Habichuela	Autógamo	Hermafrodita	Anual
Alverja	Autógamo	Hermafrodita	Bienal
Zanahoria	Alógamo	Hermafrodita	Bienal
Cebolla	Alógamo	Hermafrodita	Bienal
Remolacha	Alógamo	Hermafrodita	Bienal
Repollo	Alógamo	Hermafrodita	Incompatible
Haba	A veces alógamo	Hermafrodita	Anual
Pimentón	A veces alógamo	Hermafrodita	Anual

Adaptado de Swarup, 1977.

- **Arquitectura genética.** La arquitectura genética y el patrón de la herencia de los caracteres son consideraciones importantes para determinar los procedimientos de mejoramiento más adecuados a una especie en particular.

La herencia puede ser simple (monogénica) gobernada por unos pocos genes, ó (poligénica) o controlada por muchos genes.

La primera define características cualitativas poco influenciadas por el ambiente y la segunda define rasgos cuantitativos que tienen variación continua (métricas) y se refieren generalmente a rendimiento. Debido al gran número de genes envueltos el ligamiento es común. Los caracteres poligénicos o cuantitativos son influenciados grandemente por el medio ambiente y por lo tanto el fenotipo no es a veces un buen indicador del genotipo.

El valor fenotípico (F) de un individuo consiste del valor genotípico (G) del individuo y de la desviación por el efecto ambiental (E) (8).

$$F = G + E$$

La varianza total es igual a la varianza de los valores fenotípicos.

$$\sigma^2 F = \sigma^2 G + \sigma^2 E$$

Los padres pasan a su descendencia no el valor genotípico sino sólo los genes que componen el genotipo.

- **Acción génica.** Es un carácter cuantitativo, determinado por los efectos acumulados de los genes 347 individuales y sus interacciones. La dominancia y la epístasis o interacciones alélicas y no alélicas, las cuales determinan el valor genotípico.

Un parámetro para determinar la relación entre fenotipo y genotipo es la heredabilidad. Con esto se conoce qué porción de la varianza genotípica pasa a la generación siguiente (10, 15).

$$H = \frac{VG}{VF} = \frac{\text{Varianza Genética}}{\text{Varianza total}} \quad (\text{sentido "amplio"})$$

La varianza total es igual a la varianza fenotípica.

$$h = \frac{VA}{VF} = \frac{\text{Varianza Aditiva}}{\text{Varianza Total}} \quad (\text{sentido "estrecho"})$$

La varianza fenotípica puede expresarse como:

$$VF = VG + VE + VGE$$

La varianza genotípica puede ser dividida en un sistema poligénico en efectos aditivos, de dominancia y de interacción:

$$VG = VD + VA + VI$$

De donde:

$$VF = VD + VA + VI + VE + VG \times E + VE$$

VD = Varianza de la dominancia

VA = Varianza aditiva

VI = Varianza epistática

VE = Varianza ambiental o del error experimental

VGE = Varianza de la interacción Genotipo-Ambiente

VI = V(A x A) + V(A x D) + V(D x D)

Estimados altos de la heredabilidad indican estrecha relación entre fenotipo y genotipo.

La magnitud de la varianza aditiva (VA) determina la posibilidad de que un carácter dado sea fijable a través de selección, y es lo que interesa desde el punto de vista del mejoramiento. Por otra parte sólo el componente aditivo de la varianza pasa a la generación siguiente, lo cual no sucede con la dominancia y la epistasis. Los efectos genéticos aditivos definen el valor de mejoramiento de un individuo (15).

Los conceptos de heredabilidad y valor de mejoramiento (B.V.) son útiles especialmente en plantas alógamas. En especies autógamas los conceptos se usan en forma más limitada. En un cultivar compuesto de líneas casi puras la varianza fenotípica consiste de dos componentes: La VG y la VE. La varianza fenotípica no necesita ser subdividida pues es fácil seleccionar los genotipos superiores de la población y mantenerlos sin dificultad (15).

Los valores de la heredabilidad (H) junto con la intensidad de selección (K) expresada en unidades estandarizadas y la desviación standar fenotípica (VF) dan la ganancia genética esperada, la cual mide la diferencia entre el valor genotípico promedio de una línea o población seleccionada con el valor genotípico promedio de la línea original (8, 20).

De esta manera la ecuación para ganancia genética por ciclo de selección puede expresarse como:

$$G_n = K \times V_A / V_F \text{ ó } \sigma^2 A / \sigma^2 F$$

La desviación standar fenotípica a su vez incluye la variación debida al error experimental, la interacción genotipo x ambiente y la variación genética.

$$\sigma F = \sqrt{\sigma^2 G + \sigma^2 GE / E + \sigma^2 E / RE}$$

donde R: Número de repeticiones

E: Número de ambientes (sitios y años)

La intensidad de selección es el porcentaje de plantas o familias que son seleccionadas para recombinación (Tabla 2).

Varios métodos se han desarrollado para medir la variabilidad, entre ellos están:

Relación entre padres y su progenie. Hay dos situaciones; en la primera las plantas se cruzan en parejas o un número de plantas es fertilizada por una muestra de polen tomado de la población al azar (top cross), donde el padre es el mismo para todos los cruces y los valores de la progenie se comparan con los respectivos valores de las madres. En el primer caso los valores promedio de los padres (Eje X) se comparan con los valores de la progenie (Eje Y) (15, 20).

La heredabilidad es una característica que se refiere a una población. El valor de mejoramiento (B.V) se refiere a un individuo. Esta se mide polinizando cada planta con una mezcla del polen de las otras plantas (policross). Si la población es muy grande un número selecto de plantas se cruza con una mezcla al azar de polen de la población (top cross). El valor para mejoramiento de cada madre es el doble de la desviación de la progenie con relación al promedio de la población (15).

El valor genotípico de una planta individual se obtiene propagándose asexualmente para reducir al mínimo el componente ambiental.

La acción génica y su magnitud se estudia y conoce a través de técnicas biométricas. El análisis de varianza y de regresión son técnicas básicas para éstos análisis.

De ésta forma se determinan las varianzas aditivas de dominancia y epistática. Así mismo se conocen las elaciones entre éstas varianzas y las correlaciones genotípicas entre los caracteres cuantitativos y la ganancia esperada bajo la selección. Estos parámetros sirven para planear un programa de mejoramiento. La escogencia del método de mejoramiento dependerá de la naturaleza de la acción génica y sus magnitudes relativas (15).

TABLA 2. Valores de K para porcentaje de selección.

Intensidad de selección (%)	K
1	2,64
2	2,42
5	2,02
10	1,76
15	1,55
20	1,40

$$\text{Intensidad} = \frac{\text{No. de líneas seleccionadas} \times 100}{\text{No. de líneas evaluadas}}$$

La estimación de los parámetros genéticos se hace a través de los análisis de varianza y covarianza y las regresiones padres - progenie. Un método eficiente será efectivo en la manipulación y selección de recombinación de genes favorables, concentración de la varianza aditiva, explotación de la dominancia y la epistasia en una población mejorada. No debe olvidarse que los parámetros son también propiedades de la población. No son constantes sino que varían con los efectos ambientales y con la frecuencia de los genes después de la selección.

En cultivos asexuales propagados como cebolla larga, ajo y cebolla Ocañera cualquier genotipo superior puede ser mantenido fácilmente (20).

14.3. METODOS DE MEJORAMIENTO

1. Introducción de especies-variedades.

Es útil en las etapas iniciales de los programas de mejoramiento además de que provee continuamente una valiosa fuente de germoplasma. En la lista inicial de especies importantes en Colombia, todas, incluso el tomate, fueron introducidas a pesar de que en tiempos precolombinos los pobladores utilizaban un buen número de especies nativas. Por lo tanto la introducción ha sido un proceso bastante utilizado desde casi la Conquista cuando Jerónimo Lebrón 1540 trajo semillas de hortalizas (18) (cebollas, ajo, alverja y habas, posiblemente). El programa de Hortalizas desde su inicio en 1958 ha venido evaluando materiales en 25 especies, lo cual le ha permitido recomendar cerca de 300 variedades, así mismo, los importadores de semillas y los horticultores han traído semillas de manera continua. Para la producción de variedades, aquellas bien adaptadas traídas de otros países pueden ser utilizadas como una nueva variedad o introducidas en un programa de hibridación siempre y cuando existan programas de producción de sus semillas.

Un material heterocigótico o híbrido puede ser valioso para la producción de genotipos mejorados. La posibilidad de conseguir una buena introducción depende en gran parte de la relación entre las condiciones climáticas (temperatura, longitud del día y humedad relativa) del área productora en el extranjero y el área receptora. A este respecto las variedades producidas en condiciones de invernadero no funcionan muy bien para cultivo en campo abierto (16, 20).

En especies de polinización cruzada las mejores variedades pueden seleccionarse. Estas variedades élites se llevan a cruzamiento dialélicos para evaluar su habilidad combinatoria general. Los mejores híbridos o las F₁ o F₂ de los Top Crosses pueden evaluarse en varios sitios. Los mejores materiales con alta habilidad combinatoria general puede ser útiles para producir sintéticos y compuestos.

-Evaluación y selección. Como se mencionó la mayoría de especies hortícolas cultivadas es importada. Esto obliga a una evaluación constante de las mismas al menos de aquellas más importantes que es lo que se ha venido haciendo por parte del Programa de Hortalizas. Son varios los factores que influyen la escogencia de una variedad (5):

Medio ambiente:
Métodos de producción;

Clima y suelo
Prácticas culturales

Mercadeo:

Mecanización
Campo o invernadero
Local, exportación
Procesamiento o consumo fresco

Desde éste punto de vista la variedad debe estar adaptada óptimamente a las condiciones específicas de medio ambiente, sistema de producción y mercados (5).

Las pruebas de variedades deben garantizar:

1. Objetividad
2. Continuidad
3. Calidad de los resultados
4. Seguimiento.

Para una evaluación del potencial, las introducciones se cultivan mínimo por 2 semestres en surcos de observación sin replicaciones si son muchos (>30) o con 2-3 repeticiones si son pocos, en parcelas a las densidades de siembra más usadas en eras de 2-3 m para cebolla y zanahoria y 4-6 m para tomate y pimentón. En nuestro caso los mejores materiales se llevan hasta 4 semestres para pruebas de estabilidad para los principales caracteres. De esta manera se recomiendan o no a los agricultores a través de una lista enviada a los importadores de semilla. Con el número de repeticiones usado se detectan diferencias en rendimiento superiores al 20% solamente.

- Estabilidad genotípica y significado de la interacción genotipo-ambiente. Tanto para los materiales introducidos como para las líneas generadas por programas propios de mejoramiento, la estimación de la interacción genotipo-ambiente es de mucha importancia. Esto porque no sólo permite obtener estimados por prejuiciados (unbiased) de la varianza genética sino obtener estimados de la estabilidad de los materiales probados (20). Por ello las evaluaciones en el tiempo y en el espacio son útiles. Muchos caracteres poligénicos como rendimiento, altura de la planta y tamaño de frutos, contenido de carótenos, ácido ascórbico, etc., son muy influenciados por el medio ambiente. La estabilidad fenotípica de una variedad bajo diferentes ambientes es una importante consideración para su recomendación o su mejoramiento genético. Una variedad estable debe exhibir comportamiento estable en condiciones adversas y altos rendimientos en condiciones favorables. La definición de estrés o condición adversa es importante para definir métodos (12). Existe un número grande de procedimientos estadísticos para facilitar la comprensión de la interacción genotipo-ambiente y su relación con estabilidad. Entre ellos están el análisis de varianza, análisis de varianza por parejas, análisis geométrico, de grupo y análisis de regresión. El más utilizado es éste último para el cual existen diversas interpretaciones.

En el análisis de regresión de Finlay y Wilkinson (9) se debe:

1. Transformar los datos de campo a escala logarítmica.
2. Describir el ambiente en términos del promedio de todas las variedades en cada lugar (promedio por sitio).
3. Calcular el coeficiente de regresión para cada variedad y el promedio de todas las variedades para cada sitio y semestre.

Para éstos autores un coeficiente de regresión $B = 0$ y el promedio de rendimiento de las variedades en todos los ambientes son los elementos de análisis (Figura 1). Eberhart y Rusell (7) modificaron la técnica de Finlay y Wilkinson haciendo uso de tres parámetros: el promedio de la variedad, el coeficiente de regresión entre el rendimiento promedio de cada variedad y un índice ambiental y las desviaciones de la regresión. Para el análisis un grupo de genotipos se cultiva en diferentes ambientes. El comportamiento promedio de los genotipos en cada ambiente describe el índice ambiental. El comportamiento de cada genotipo se regresa sobre el índice ambiental para obtener su comportamiento promedio sobre los ambientes.

Variedad deseables son las que presentan un coeficiente de regresión igual a la unidad y desviaciones de la regresión cercanas o iguales a cero. En general genotipos con $b > 1$ y promedio superior al general o son inestables y adaptados a ambientes favorables y genotipos con promedios por debajo del general y $b < 1$ se consideran estables pero con bajos rendimientos (11).

En la Tabla 3 se presentan las posibles interpretaciones y relaciones entre los valores.

Las implicaciones de la interacción genotipo por año son diferentes a las de genotipo por ambiente dada la aleatoriedad de los años. En un ensayo con 15 cultivares de tomate y 20 localidades de América Latina, incluida Colombia, Izquierdo encontró que tanto híbridos como variedades eran estables para rendimiento y peso promedio de fruto. Otros ensayos han indicado que los híbridos de tomate son más estables que las variedades (17). Un modelo de regresión múltiple explicó el 87% de la variación para rendimiento comercial con base en el ambiente (T° promedio diaria, T° máxima y mínima promedio y precipitación). La variación existente para peso de fruto se debió en un 70% a T° C mínima máxima, riego y fertilización con K. En general las mayores variables climáticas que influyen en la productividad son temperatura y disponibilidad de agua. Se ha estimado que el 60 - 80 % de la variación estacional en la productividad de los cultivos se debe a las fluctuaciones del clima, especialmente temperatura y disponibilidad de agua (12).

En ensayos con cebada, Rasmussen y Lambert, citados por Allard y Bradshaw (1), encontraron que el componente variedad x año fue 4 veces mayor que el componente variedad por sitio.

La decisión entonces para seleccionar por altos rendimientos promedios con altas y bajas regresiones depende de las circunstancias. La aproximación más recomendable es escoger los sitios de evaluación, de tal manera que sean representativos de las condiciones de producción para los cuales un mejorador desea aumentar los rendimientos (19).

2. Selección masal. En plantas alógamas se usa tanto para obtener poblaciones superiores como para mantenimiento. Las mejores plantas se seleccionan y las semillas se mezclan para pasar a la siguiente generación. La selección se hace por la apariencia de la madre (fenotipo sin prueba de progenie) por lo que el éxito de la selección depende de la heredabilidad de carácter bajo selección (correlación entre el genotipo y el fenotipo).

Debe tenerse en cuenta el número de plantas seleccionadas y la intensidad de la selección. Es importante por el efecto de depresión por endocria. Debe existir un balance entre la intensidad de selección y el tamaño de la población (16, 20).

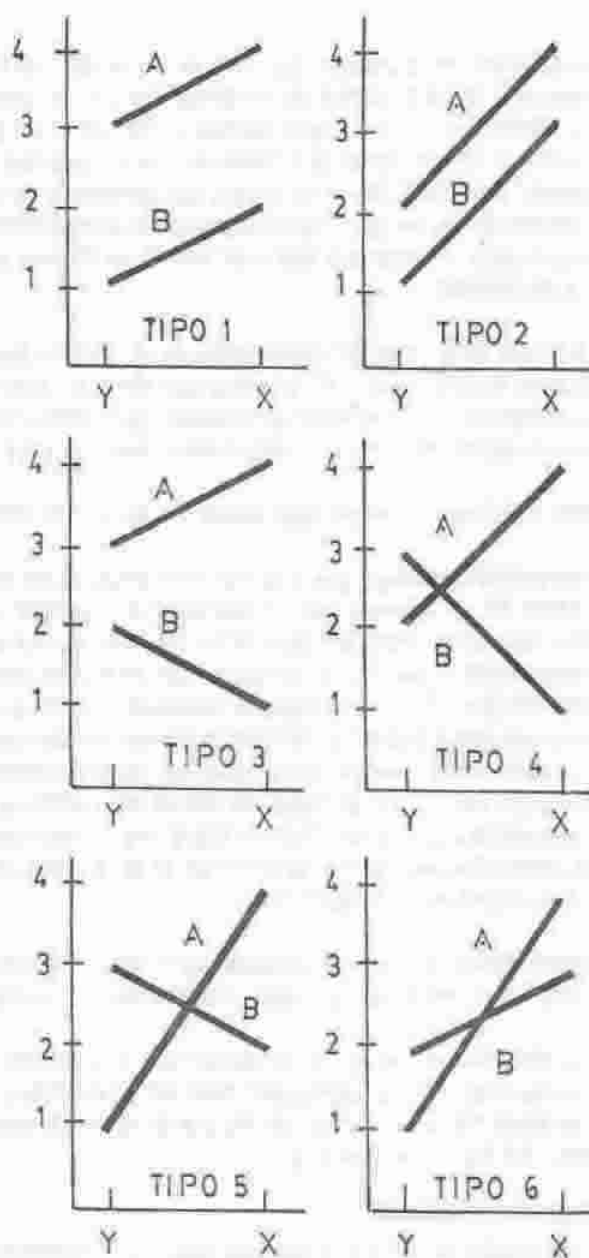


FIGURA 1. Representación gráfica de algunas interacciones genotipo ambiente (Allard y Bradshaw 1964).

Con poblaciones pequeñas hay pérdida al azar de alelos, lo que se conoce como deriva genética (Drift), la cual puede ser una fuerza de erosión genética superior a la selección artificial (Shift). El tamaño efectivo (N_e) de una población depende del número de individuos que contribuyen igualmente

TABLA 3. Relaciones entre los valores de la media del rendimiento, el coeficiente de regresión y la estabilidad de variedades.

Rendimiento	b	Ad	Descripción
Alto	= 1	0	Sensible, consistente o predecible
Intermedio	= 1	0	
Bajo	= 1	0	
Alto	= 1	0	Sensible, inconsistente, poco predecible
Intermedio	= 1	0	
Bajo	= 1	0	
Alto	> 1	0	Muy sensible, inconsistente, predecible
Intermedio	> 1	0	
Bajo	> 1	0	
Alto	> 1	0	Muy sensible, inconsistente, poco predecible
Intermedio	> 1	0	
Bajo	> 1	0	
Alto	< 1	0	Poco sensible, consistente o predecible
Intermedio	< 1	0	
Bajo	< 1	0	
Alto	< 1	0	Poco sensible, inconsistente, poco predecible
Intermedio	< 1	0	
Bajo	< 1	0	

a la próxima generación. En pequeñas poblaciones la disminución de heterocigotes debido a endocria está correlacionada con la pérdida de alelos en una producción de $1/2 N_e$ por generación. Una medida de la heterocigocidad y la heterogeneidad genética está dado por el término $(2) (1-1/2 N_e)$ donde t = número de generaciones. Se observa en la Tabla 4, que la pérdida de variación genética puede controlarse con poblaciones mínimas.

La selección masal es efectiva cuando la variabilidad es alta y en caracteres cualitativos o altamente heredables como color, forma, carótenos, azúcar en melones ($h > 0,4$) y resistencia a enfermedades (8,20). Hay que tener en cuenta que en especies alogamas no es posible seleccionar genotipos porque los genes se recombinan en cada generación (16).

Cuando las heredabilidades son bajas es necesario recurrir a otros métodos de selección como las pruebas de pro genie para tener así una evaluación mas definida. Refinamientos como la estratificación o "grid" permiten eliminar diferencias debidas a la interacción genotipo- ambiente (suelos) al dividir el lote bajo selección en áreas con igual número de plantas para aplicar selección dentro de cada una. El ICA en el caso del maíz ha usado con éxito este procedimiento y en tomate se usó para seleccionar la variedad Licato entregada en 1978.

TABLA 4. Número efectivo de individuos para retención de variabilidad genética en poblaciones con retrocruzamiento al azar.

No. de Individuos	Generaciones			
	1	3	5	100
10	95	86	77	60
25	98	94	90	81
50	99	97	95	90
100	99.5	99	97.5	95

Según Breese, 1989.

En cebolla de bulbo amarilla un sólo ciclo de selección masal estratificada en campos de agricultores ha producido incrementos en rendimientos del 50% y de tamaño del bulbo del 24% en la variedad Texas Grano 502 PRR.

El mantenimiento de la variedad masal es necesario por cuanto una vez se deja de seleccionar la población volvería a su nivel anterior por selección natural (16).

En especies autógamas, la selección masal se usa en poblaciones viejas donde se remueven (Sel. masal negativa) o seleccionan parte de las líneas.

3. Línea pura. Se aplica en poblaciones heterógenas de líneas homocigóticas. Es apto para variedades viejas bien adaptadas de especies autógamas. De esta manera se obtuvo la variedad de tomate Licapal por el Programa de Hortalizas del ICA (4).

4. Método del pedigree. Uno de los más utilizados para tomate y en general en especies autógamas. Se inicia con el desdoblamiento de un híbrido que reúne buenas características. Los híbridos pueden ser simples, de tres vías, dobles o aún más complicados como en el caso de cruces convergentes. Se inicia en cualquier generación, generalmente una F_2 seleccionando líneas por los caracteres deseados, al inicio por caracteres cualitativos y en generaciones más avanzadas F_4 - F_5 por caracteres cuantitativos. En este método se conoce el origen de cada familia pero es costoso y por las presiones de selección al inicio del proceso pueden perderse líneas valiosas (20).

En plantas alógamas se usa en el caso de autopolinizaciones para obtener líneas F_2 - F_3 . Existe un método llamado de Pedigree masal utilizado en Brásicas y en general en especies con autoincompatibilidad y que equivale al método de selección recurrente mazorca x surco, donde con base en selección fenotípica se colectan las semillas de las plantas escogidas y se avalúan. Las mejores madres se siembran para que se polinicen entre sí (población panmictica) la semilla se mezcla en iguales cantidades. De esta forma se continúa hasta agotar las posibilidades cada ciclo (20).

5. Selección por familias. Se usa generalmente en plantas alógamas. Una familia es un grupo de individuos relacionados directamente por ascendencia o un ancestro común donde los individuos no son idénticos. Para su implementación se seleccionan plantas individuales, las cuales son polinizadas por el resto de la población. Las progenies de las plantas seleccionadas se llaman familias y se hace selección entre ellas. Sólo las mejores plantas son escogidas dentro de cada familia superior, cuando los dos padres son seleccionados (20).

Las plantas dentro de la familia obtenida se denominan hermanas completas y la selección entre ellas se denomina selección de hermanas completas.

Cuando el padre no se ha seleccionado o es la selección del resto de la población (policruce y top cross respectivamente) es la selección de medios núcleos hermanos. En ambos casos se puede seleccionar antes o después de floración. Este métodos se recomienda para el caso del repollo y remolacha (20).

El procedimiento tiene 4 etapas:

1. Selección de los padres individuales sobre la base de características fenotípicas.
2. Producción de semilla de los individuos seleccionados para obtener progenies por:
 - Libre polinización
 - Autopolinización (Selfing)
 - Cruces por parejas
 - Cruces dialécticos
 - Top cross
 - Policross
3. Evaluación de la progenie y selección de las mejores
4. Desarrollo de híbrido o sintéticos
6. Retrocruzamiento. Es uno de los métodos más usados en hortalizas especialmente autógamias. Se usa para el caso de mejoramiento para unos pocos genes. En hortalizas se ha usado para transferir resistencia y esterilidad masculina. En el caso de un sólo gen se encuentran 4 posibilidades dependiendo de la dominancia y de que la selección se haga antes o después de la floración Tabla 5.

TABLA 5. Situaciones de selección por el método de Pedigree.

Tipo de carater		Floración
Dominante	x	Antes
Dominante	x	Después
Recesivo	x	Antes
Recesivo	x	Después

El método sirve para especies autógamas y alógamas aunque en este último se requiere manejar muchos individuos. También es más práctico para genes cualitativos aunque se adapta a herencia cuantitativa. El tamaño es más práctico para genes cualitativos aunque se adapta a herencia cuantitativa. El tamaño de la población depende del número de genes a ser transferidos y de su dominancia o recesividad (16).

Existen varias fórmulas para el cálculo del número de plantas necesarias para recuperar el carácter buscado; una de ellas se basa en la frecuencia o probabilidad de la combinación donde:

$$(q)^n = 1/p$$

n = número de plantas

q = frecuencia del gene buscado

p = probabilidad de obtener la planta con el gene buscado (95 o 99)

En el método de retrocruzamiento la homocigocidad es obtenida a la misma velocidad de la autopolinización.

El retrocruzamiento tiene problemas por:

1. Introducción de ligamientos desfavorables
2. Muy conservador
3. Cantidades bajas de progreso

En el Programa de Hortalizas se han obtenido líneas de tomate Chonto y procesamiento con resistencia al virus del mosaico del tabaco, usando el Gene TM_2 en 2 retrocruzamientos para un 87,5% de germoplasma del receptor. Otro gene que se trabaja en la actualidad es el gene Mi que confiere resistencia a nemátodos en tomate; ambos genes son dominantes (3, 4).

Como padre en los cruces se escoge la variedad que más polen produzca o donde no haya herencia materna.

En especies de polinización cruzada se requieren unas 50 plantas como mínimo para no sufrir efectos de pérdida de vigor (15).

7. Selección recurrente. Este método concentra en cada ciclo de selección los genes favorables, generalmente la varianza genética aditiva. Las fuentes para el uso de método son variedades de polinización abierta, híbridos simples o dobles, variedades compuestas o sintéticas.

Se usa también cuando los rendimientos de los híbridos o sintéticos han llegado a un "plateau". Las poblaciones recurrentes pueden ser usadas para obtener líneas endocriadas para la producción de híbridos y para la producción de sintéticos. Existen muchos tipos pero los más usados son:

- Selección recurrente simple: Es un sistema masal con control de los padres. Selección de individuos autopolinizados.

- Selección recurrente por habilidad combinatoria general. En este caso se utiliza un material "probador" con el que se polinizan las familias seleccionadas (mejores plantas autopolinizadas) para con base en los resultados escoger las mejores para cruzar entre ellas.
- Selección recurrente recíproca. Sirve para seleccionar por la Habilidad Combinatoria General y por Habilidad Combinatoria Específica, usando para ello 2 poblaciones heterocigóticas no relacionadas. Se seleccionan plantas en una de ellas que se autopolinizan y se cruzan con líneas al azar de la otra población. El procedimiento se hace a la inversa. Las progenies de estos cruces se evalúan por aparte.

La selección recurrente ha sido utilizada ampliamente en cebolla, remolacha, zanahoria, repollo, repollitas, brócoli, coliflor, para incrementar las frecuencias de genes favorables.

8. Selección Disruptiva. Se seleccionan las clases extremas de individuos descartando los intermedios. Los objetivos son aumentar la diversidad genética y el polimorfismo, romper ligamientos y autoincompatibilidad como en *Brassica campestris*. Se recomienda en repollo y coliflor para selección por madurez de la cabeza y época de floración en el caso de zanahoria. No es un procedimiento útil para rendimiento.
9. Selección por semilla única. SSD por sus iniciales en inglés. Este método mantiene la variabilidad total hasta la homocigosis y permite aumentar la varianza aditiva. La variabilidad genética aditiva entre individuos en la población se incrementa en la proporción de $(1 + F) \sigma A^2$ donde F es el coeficiente de endocria (F = 0 en F_1 , 1/2 en F_2 , etc.).
10. Método de haploides. La producción de líneas homocigóticas es un método alternativo. Su mérito estriba en el rápido proceso de homocigosis que se cumple en una generación. Los haploides pueden obtenerse "en vivo" como en tomate o "in vitro" usado en bráscas y espárragos principalmente. En el último caso se utilizan el cultivo de microsporas heterocigóticas producidos a través de cruces o de cultivo de anteras en medios apropiados.
11. Selección por heterosis: producción de híbridos. En especies alógamas la heterocigocidad es la norma. la homocigosis representa pérdida de vigor. En Cucúrbitas se da la excepción una vez que líneas débiles por endocria se cruzan, se restaura el vigor y en muchos casos se obtienen combinaciones superiores a los promedios de los padres originales, esto se llama heterosis, o vigor híbrido y se utiliza principalmente la varianza de dominancia. Sólo en su ausencia no se observa heterosis. Los mejores efectos heteróticos se observan en cruces de líneas endocriadas derivadas de poblaciones diferentes o distantes (10). Esto implica no sólo la dominancia direccional sino la diferencia promedia en las frecuencias de genes, descritas por la fórmula:

$$HF_1 = DY^2$$

Donde: D = Dominancia

Y = Diferencia en frecuencia de genes

Es claro que la diversidad genética entre los padres (origen geográfico) es una importante consideración en su escogencia.

Curso Nacional de Hortalizas de Clima Frio

La sobredominancia se ha relacionado con los efectos heteróticos pero no parece serlo hoy en día (16).

La heterosis se manifiesta en las formas siguientes (20):

1. Altos rendimientos debido a mayor tamaño o mayor número de frutos.
2. Uniformidad en tamaño (cebolla, coliflor y repollo)
3. Uniformidad en madurez (cebolla y coliflor)
4. Precocidad (repollo, sandía, melón, cebolla, tomate, berenjena).
5. Incrementa el rendimiento comercial (repollo y cebolla)
6. Mayor resistencia a enfermedades (espinaca, tomate, melón) y a insectos (cebolla).
7. Mayor resistencia a sequía (sandía)
8. Mejor calidad como en tomate y melón
9. Mayor adaptación a condiciones ambientales

Para producir variedades híbridas el procedimiento incluye (10, 15):

1. Selección de plantas deseables
2. Endocria de esas plantas y selección de las mejores líneas por el método del pedigree.
3. Cruzamiento de las líneas selectas para habilidad combinatoria o cruzamientos dialélicos.
4. Producción de semilla.

1. La escogencia de los padres depende del objetivo. Para el caso de heterosis, existen diversos sistemas dado que no siempre las líneas endocriadas combinan bien. Estas pruebas especialmente en alógamas pueden hacerse a través de (15, 20):

- Comportamiento en cruces sencillo y dobles.
- Top cross; todas las líneas se cruzan con una variedad escogida (índice de habilidad combinatoria general).
- Cruces dialélicos; cruces de las líneas en todos los sentidos mide ambas habilidades combinatorias.
- Lo mejor con lo mejor; cruzamiento de los materiales élites.

2. Los usos en la endocria en hortalizas alógamas son los siguientes (20):

- Obtener uniformidad de caracteres
- Mejorar el rendimiento como en Cucúrbitas
- Recombinar líneas endocriadas aptas para híbridos y sintéticos (20).

3. Evaluación de la habilidad combinatoria de las líneas parentales para usar en la formación de híbridos. Se usan diferentes métodos (10, 15, 20).

Para la H.C. General, se usan el Top cross, el grupo de líneas selectas se poliniza con un padre generalmente una variedad de amplia adaptación.

Policross; las líneas selectas se polinizan entre sí o con una mezcla al azar del polen de la población.

- Los cruces simples o pares se usan para evaluar la H.C. específica.
 - Dialélicos; incluyen a todas las posibles combinaciones, no son tan eficientes pero pueden determinar ambas habilidades. Sin embargo, los cruces dialélicos son una aproximación para evaluar y seleccionar padres de tal manera que puedan combinarse para formar una población genéticamente variable. Produce además información sobre el control genético de rasgos cuantitativos, lo cual sirve para escoger los prodimientos para obtener las metas fijadas. El dialélico sirve para dar información sobre heredabilidad y heterosis y los resultados pueden usarse para producir el comportamiento de poblaciones sintéticas que pueden formarse a partir de ciertas combinaciones parentales (10A).
4. Mecanismos para producción de semilla. En hortalizas se utilizan los diversos mecanismos al alcance del mejoramiento para producir la semilla en la forma más eficiente. Los tres principales son (20):
1. Dioecia como en espinaca y espárrago y monoecia en cucúrbitas.
 2. Autoincompatibilidad en brásicas
 3. Esterilidad genética masculina y citoplasmática como en berenjena, pimentón, cebolla, calabaza, zapallo, triploidia como en sandía.

La endocria produce depresión fuerte en las hortalizas alógamas, pero variable según la especie. En zanahoria no es aconsejable la endocria por más de 2 generaciones, lo mismo en cebolla. En repollo 3-4 son suficientes. En coliflor la pérdida de vigor depende de las variedades, lo cual es función del grado de autocompatibilidad, aunque en Cucúrbitas no hay pérdida de vigor por endocria, ésta precede a la selección porque sólo el 1er y 2do. fruto "prende", los demás son difíciles de obtener (20).

En hortalizas el vigor híbrido se ha visto en diferentes especies y desde 1916 se obtuvieron los primeros cruces en pepino (12). Hoy en día su uso se incrementa a pesar de los altos costos. El rendimiento sin embargo, no es importante dado que es el producto mercadeable el que importa y no el total de la cosecha o potencial biológico. En este sentido los híbridos tienen valor comercial sólo si son mejores que la mejor variedad disponible en el mercado. Por esto en hortalizas las ventajas de los híbridos se dan más por el aumento en uniformidad y calidad, aspecto que puede no ser tan importante en el trópico (17).

En tomate el análisis de la heterosis hecho por Yordanov (21), no revela incrementos en rendimientos pero sí en precocidad y adaptación a ambientes no favorables. Es posiblemente en aspectos de calidad donde sí aparecen los aspectos positivos de la hibridación. En este sentido las consideraciones de calidad en términos de tamaño y forma pueden necesitar sacrificios en términos de rendimiento (17).

12. Variedades sintéticas. Este sistema está diseñado para aprovechar el efecto heterótico en especies alógamas cuando la morfología floral no permite producción comercial de semilla híbrida. La variedad sintética aprovecha la explotación de la varianza aditiva. El método es útil porque permite que el horticultor obtenga su propia semilla a libre polinización. 2. Es útil en un lugar donde no hay industria de semilla y 3. Es un material flexible que se adapta bien a cambios de cultivo y ambiente. Para la constitución del sintético se seleccionan las mejores líneas, las cuales se evalúan por habilidad combinatoria general. Las líneas usadas pueden ser endocriadas, clones, variedades masales o recurrentes.

El método ha sido útil en repollo, coliflor, y remolacha, (8, 20).

14.4. PRODUCCION DE SEMILLA

Para la producción de híbridos se usan diversos tipos de cruzamientos (20);

1. Emasculación y polinización manual en tomate, berenjena, pimentón y melón.
2. Polinización artificial. En Cucúrbitas en general
3. Emasculación y viento. En espinaca.
4. Emasculación e insectos. Cucúrbitas
5. Polinización por insectos. Autoincompatibilidad, repollo, y brásicas en general.

Esterilidad masculina; cebolla

El mecanismo más importante es el de la esterilidad citoplasmática en cebolla. Más del 50% de la semilla comercial es híbrida.

Para la obtención de semilla se usan combinaciones del factor citoplasmático N o S (estéril) y del gene nuclear Ms (fértil). Para ello y dado que la madre es un macho estéril (S msms) se construye una línea fértil restauradora (N msms), la cual se mantiene por endocria. A través de back- crosses es posible desarrollar una línea macho estéril del cultivar deseado (20). El otro padre o línea C se desarrolla a través de selección masal y endocria tal como se recomienda para estos casos y debe tener buena capacidad combinatoria. En Colombia en la cebolla Ocañera se ha encontrado esterilidad masculina del tipo msms (antera café) (3), la cual eventualmente puede servir para la producción de híbridos para propagación vegetativa.

RESUMEN

En mejoramiento de plantas se busca tanto mejorar las plantas como los métodos que se usan para lograrlo. Los fundamentos de la mejora genética hacen uso tanto de la herencia simple como la cuantitativa. Diseños de campo y de cruzamientos ayudan a conocer los componentes genéticos envueltos en determinados rasgos y consecuentemente sirven para seleccionar el método que explote al máximo el tipo de herencia envuelta. El uso de las técnicas de mejoramiento de hortalizas es de vieja data y ha logrado éxitos a nivel de variedades, híbridos, resistencias a plagas y enfermedades y otros. De acuerdo con el modo de reproducción y la arquitectura genética se dan variaciones en los métodos y técnicas.

BIBLIOGRAFIA

1. ALLARD, R.W. and A.D. BRADSHAW. 1964. Implications of Genotype - Environmental Interactions in applied plant breeding.

2. BREESE, E.L. 1989. Regeneration and multiplication of germplasm resources in seed genebanks. IBPGR. 69 p.
3. COLOMBIA. 1983. Informe Anual de Progreso 1981B- 1982A. Programa Nacional de Hortalizas. ICA. CNI Palmira. 141 p.
4. COLOMBIA. 1984. Informe Anual de Progreso 1982B- 1983A. Programa de Hortalizas. CNI Palmira.
5. DORSMAN, C. *et al.* Technical points in variety testing. International course on vegetable growing. I.A.C. Wageningen.
6. DORSMAN, C. *et al.* Vegetable growing and plant breeding.
7. EBERHART S.A. and W.A. RUSSELL. 1966. Stability parameters for comparison of varieties. *Crop Sci.* 6:36-40.
8. FEHR, W.R. 1987. Principles of cultivar development. Vol. 1 McMillan Publishing Co. New York. 536 p.
9. FINLAY, K.W. and C.N. WILKINSON. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Australian J. Agric. Res.* 14 (6):742-754.
10. HALLAUER, A.R. and J.B. MIRANDA. 1981. Quantitative genetics in Maize breeding. Iowa State University Press. 468.
- 10A. GREENLEAF, W. 1986. Pepper breeding. pp. 69-127. In: *Breeding Vegetable Crops*. M.J. Bassett. Ed. AVI. Westport.
11. IZQUIERDO, J. 1989. Mejoramiento de Hortalizas a través de intercambio de germoplasma y pruebas regionales de cultivares de tomate. pp. 111-139. En: *Curso Internacional en investigación y producción de semilla de hortalizas*. FAO. Santiago.
12. JONES, R.A. and C.O. Qualset. 1984. Breeding crops for environmental stress tolerance. pp. 305-335. In *applications of genetic engineering to crop improvement*. Ed. by G.B. Collins and J.C. Pitelino. M. Nijhoff. Holland.
13. NORTH, C. 1979. *Plant Breeding and Genetics in horticulture*. Unwin Bro. Lt. 150p.
14. PATIÑO, V.M. 1964. *Plantas cultivadas y animales domésticos en América Equinoccional*. Tomo II. Plantas alimenticias. 1a. Edición. Imprenta Departamental. Cali. 364p.
15. PARLEVLIET, J.D. *Fundamentals of Plant Breeding*. International Course on plant breeding. IAC. Wageningen. 53 p.
16. PARLEVLIET, J.D. *Selection methods in plant breeding*. International Course on plant breeding. IAC. Wageningen. 53 p.
17. RIGGS, T.J. 1988. Breeding F₁ hybrid varieties of vegetables. *J. Hort. Sci.* 63(3):369-382.
18. RODRIGUEZ, J. 1986. *Conquista y descubrimiento del Nuevo Reino de Granada*. 1a. Edición. Historia 18. Madrid. 322 p.
19. ROSIELLE, A.A. and J. HAMBLIN. 1981. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non stress environments. *Crop Sci.* 21: 943- 946.
20. SWARUP, V. 1977. *Breeding Procedures for cross pollinated vegetable crops*. Indian Council of Agricultural Res. New Delhi.
21. YORDANOV, M. 1983. Heterosis in the tomato. pp: 189-219. In: *Heterosis; Reappraisal of theory and practice*. R. Frankel Ed. Springer Verlag Berlin.