

2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

SELECCION
RECURRENTE
EN **ARROZ**

Editor: Elcio P. Guimarães

CNPAF

El Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAF) es uno de los 39 centros de productos agropecuarios de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA). Es responsable de la investigación sobre arroz y frijol (incluyendo el *caupi*) en Brasil y de la coordinación de los Programas Nacionales que investigan en esos productos. Estos Programas están constituidos por proyectos presentados a EMBRAPA por diversas instituciones nacionales según las prioridades regionales o nacionales definidas por consulta. El CNPAF presta ayuda técnica a las Unidades ejecutoras en el desarrollo de la investigación mediante un enfoque multidisciplinario.

El CNPAF genera tecnología de amplia adaptación para agricultores pequeños, medianos y grandes, catalizando la interacción establecida entre investigadores, extensionistas y productores, y logrando retornos económicos y sociales importantes mediante la transferencia rápida y fácil de esa tecnología. Presta además servicios científicos a las instituciones nacionales en la obtención de germoplasma resistente a enfermedades y plagas y tolerante de las limitaciones ambientales, y en la producción de poblaciones segregantes y de líneas ya fijadas. El CNPAF investiga también algunas fuentes alternas de energía (alcohol, carbón vegetal, gas metano, energía solar), sus subproductos (biofertilizantes) y el impacto económico y social de esas fuentes.

Fundación Polar

La Fundación Polar es una institución privada sin fines de lucro. Fue creada en 1977 por un grupo de organizaciones pertenecientes a Empresas Polar de Venezuela, con la misión de contribuir al estudio de problemas prioritarios cuya solución sirva efectivamente al progreso del país. Maneja, por tanto, un patrimonio propio en concordancia con sus planes de acción social.

La Fundación Polar lleva a cabo proyectos en nueve áreas cuyas mutuas relaciones son aprovechadas para comprender mejor el complejo tejido de la sociedad venezolana. Tales áreas se denominan así: Agrícola, Ambiente, Ciencia, Economía Agroalimentaria, Educación y Desarrollo Comunitario, Salud y Bienestar Social, Cultura, Historia de Venezuela, y Donaciones. La labor desarrollada en todas ellas se apoya en recursos, ideas y conocimientos que propician la equidad.

En el Área Agrícola, específicamente, se llevan a cabo las siguientes actividades: caracterizar la dinámica organizativa de las instituciones dedicadas a la investigación y a la innovación tecnológica para comprenderla mejor; fomentar la conformación de redes que faciliten la comunicación interinstitucional y la apertura a este tipo de relaciones; hacer estudios que permitan contribuir con nuevos enfoques y contenidos a la formación técnica de los agricultores y profesionales del agro; y fortalecer las iniciativas que surjan en el campo de la documentación y la información.

CIRAD-CA

El Centro de Cooperación Internacional en Investigación Agronómica para el Desarrollo (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, CIRAD) es una organización francesa de investigación, especializada en la agricultura de los trópicos y subtropicos. Fue establecido como entidad estatal en 1984 para consolidar varias organizaciones francesas que investigaban en agricultura, veterinaria, silvicultura y tecnología alimentaria en las regiones tropical y subtropical.

La misión del CIRAD es contribuir al desarrollo económico de esas regiones mediante la investigación, la experimentación, la capacitación y la diseminación de la información técnica y científica. El Centro emplea 1800 funcionarios cuya labor se realiza en 50 países; de ellos, 900 pertenecen al personal principal. El presupuesto del Centro llega, aproximadamente, a 1000 millones de francos franceses (aproximadamente, US\$195 millones), de los cuales más de la mitad proviene de fondos públicos.

CIRAD está compuesto por siete departamentos: CIRAD-CA (cultivos anuales), CIRAD-CP (cultivos de especies arbóreas), CIRAD-FLHOR (frutales y cultivos hortícolas), CIRAD-EMVT (producción pecuaria y medicina veterinaria), CIRAD-Forêt (manejo de bosques), CIRAD-SAR (tecnología alimentaria y sistemas rurales de producción agrícola), y CIRAD-GERDAT (administración, servicios y laboratorios comunes, documentación). El CIRAD emplea, para realizar su trabajo, sus propios centros de investigación, los sistemas nacionales de investigación agropecuaria o los proyectos de desarrollo.

CIAT

El Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) se dedica al alivio del hambre y de la pobreza en los países tropicales en desarrollo, mediante la aplicación de la ciencia al aumento de la producción agrícola, conservando, a la vez, los recursos naturales.

El CIAT es uno de los 16 centros internacionales de investigación agropecuaria auspiciados por el Grupo Consultivo para la Investigación Agropecuaria Internacional (GCIAT).

El presupuesto básico del CIAT es financiado por 25 donantes, entre los que figuran gobiernos de países, organizaciones para el desarrollo regional e institucional y fundaciones privadas. En 1997, los siguientes países son donantes del CIAT: Alemania, Australia, Bélgica, Canadá, China, Colombia, Dinamarca, España, los Estados Unidos de América, Francia, Holanda, Japón, Noruega, el Reino Unido, Suecia y Suiza. Las entidades donantes son el Banco Interamericano de Desarrollo (BID), el Banco Mundial, el Centro Internacional de Investigaciones para el Desarrollo (CIID), el Fondo Internacional para el Desarrollo Agrícola (IFAD), la Fundación Ford, la Fundación Nippon, la Fundación Rockefeller, el Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD), y la Unión Europea (UE).

La información y las conclusiones contenidas en esta publicación no reflejan necesariamente los puntos de vista de los donantes.

SELECCION
RECURRENTE
EN **ARROZ**

This One



WF8Y-5DC-FNN6

Esta obra se publica gracias al apoyo de las siguientes instituciones:

- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão, EMBRAPA-CNPAP, de Brasil
- Fundación Polar, de Venezuela
- Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement - Département des cultures annuelles, CIRAD-CA, de Francia (Centro de Cooperación Internacional en Investigación Agronómica para el Desarrollo - Departamento de Cultivos Anuales)

ISBN 958-9439-56-X

SELECCION
RECURRENTE
EN **ARROZ**
Editor: Elcio P. Guimarães



Centre
de coopération
internationale
en recherche
agronomique
pour le
développement
Département
des cultures
annuelles
CIRAD-CA



Centro Internacional de Agricultura Tropical
Apartado Aéreo 6713
Cali, Colombia

Publicación CIAT No. 267
ISBN 958-9439-56-X
Tiraje: 800 ejemplares
Impreso en Colombia
Marzo 1997

Selección recurrente en arroz / editor, Elcio P. Guimarães. -- Cali,
Colombia : Centro Internacional de Agricultura Tropical, 1997.
240 p. -- (Publicación CIAT ; no. 267)
ISBN 958-9439-56-X

Elcio P. Guimarães es fitomejorador del Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão
(EMBRAPA- CNPAF), Caixa Postal 179, 74001-970 Goiânia, Goiás, Brasil.
Fax: (062) 212-2960; E-mail: eguimara@cnpaf.embrapa.br
Anteriormente, fitomejorador del Programa de Arroz del CIAT.

Contenido

		Página
Prefacio		vii
PARTE 1		
Base Teórica de la Selección Recurrente		
Capítulo		
1	Selección Recurrente en el Mejoramiento de Plantas <i>Isaias O. Geraldí</i>	3
2	Criterios para Escoger Progenitores para un Programa de Selección Recurrente <i>Lázaro José Chaves</i>	13
3	Tamaño Efectivo de la Población <i>Orlando P. de Morais</i>	25
4	Ciclos de Intercruzamiento y Variabilidad Genética en Poblaciones de Arroz <i>Yolima Ospina, Jaime Borrero, Elcio P. Guimarães y Marc Chatel</i>	45
5	Ampliación de la Base Genética de los Acervos de Arroz, mediante la Introducción de Variabilidad <i>Jaime Borrero, Yolima Ospina, Elcio P. Guimarães y Marc Chatel</i>	55
6	Estadística Aplicada a la Selección Recurrente <i>Francisco J. P. Zimmermann</i>	67
PARTE 2		
Utilización de la Selección Recurrente en Arroz		
7	Selección Recurrente Aplicada al Arroz de Riego en Brasil <i>Paulo Hideo N. Rangel y Péricles C. F. Neves</i>	79
8	Selección Recurrente en Arroz de Secano en Brasil <i>Orlando P. de Morais, Emílio da M. de Castro y Evaldo P. de Sant'Ana</i>	99
9	Mejoramiento de Arroz en Chile y Utilización de la Selección Recurrente <i>José Roberto Alvarado A.</i>	117
10	Utilización de Acervos Genéticos y Poblaciones de Arroz de Secano que Segregan para un Gen de Androesterilidad <i>Marc Chatel, Elcio P. Guimarães, Yolima Ospina y Jaime Borrero</i>	125

Capítulo

- 11 Uso de Selección Recurrente en Combinación con Cultivo de Anteras en el Programa de Arroz de Riego del CIAT
César P. Martínez, Zaida Lentini, Marc Chatel, Daniel González y Daniel Mojica 139
- 12 Selección Recurrente en Arroz en Africa y Madagascar: Estado Actual y Progreso
Marc Chatel y Elcio P. Guimarães 151

PARTE 3**Selección Recurrente para Obtener Resistencia a *Pyricularia grisea* Sacc.**

- 13 Utilización de la Selección Recurrente para Desarrollar Resistencia a *Pyricularia grisea* Sacc. en Arroz
Elcio P. Guimarães y Fernando Correa-Victoria 165
- 14 Selección Recurrente para Resistencia Parcial a *Pyricularia grisea* Sacc. en Arroz, en Brasil
Marta Cristina Filippi y Anne Sitarama Prabhu 177
- 15 Creación de un Acervo Genético para Mejorar la Resistencia Parcial a *Pyricularia* en el Arroz de Secano, mediante Selección Recurrente
Brigitte Courtois, Rebecca Nelson y Edouard Roumen 189
- 16 Caracterización de la Estructura Genética y la Virulencia de *Pyricularia grisea* Sacc. para Desarrollar Variedades Resistentes al Anublo del Arroz
Fernando J. Correa-Victoria, Elcio P. Guimarães y César P. Martínez 203
- 17 Vivero Nacional de *Pyricularia*: Progreso, Perspectivas y Utilización como Fuente de Progenitores para la Selección Recurrente
Anne S. Prabhu, Alceu S. Ribeiro, Jaciro Soave, Napoleão S. Souza, Dittier Kempf, Marta C. Filippi, Paulo Hideo N. Rangel y Francisco J. P. Zimmermann 217

PARTE 4**Selección Recurrente para Producción de Híbridos**

- 18 Selección Recurrente para la Producción de Arroz Híbrido
Péricles C. F. Neves, Paulo Hideo N. Rangel y Veridiano dos A. Cutrim 229

Prefacio

La mayor parte del arroz que se cosecha en el mundo se cultiva y se consume en Asia. Pues bien, en América Latina este cultivo es también un alimento básico de importancia vital, especialmente para la población urbana —cuyo crecimiento se ha acelerado— de esa región del continente.

En las últimas dos décadas se ha incrementado sustancialmente la producción de arroz en América Latina; la causa, en gran parte, ha sido el arroz de riego genéticamente mejorado, cuyo rendimiento, en promedio, pasó de 3.5 t/ha en 1970 hasta 5.0 t/ha en 1995. Es el efecto de la denominada “revolución verde”, que implicó la introducción masiva de variedades cuyo tipo de planta, que era nuevo, se caracterizaba por tener un tallo más corto y responder mejor a insumos como los fertilizantes.

El aumento en la producción de arroz ha beneficiado a millones de personas en América Latina: el precio de este alimento básico se rebajó a la mitad en términos de dólares constantes. Los beneficios totales para los consumidores de la región ascienden a US\$518 millones por año, aproximadamente.

A pesar de esta demostración del poder de la investigación para aumentar la producción y la productividad, la oferta de arroz del futuro no está en absoluto asegurada. El rápido crecimiento demográfico y la intensa urbanización que presenta América Latina reclaman un nuevo incremento en el suministro del grano. Se ha estimado que, durante los próximos 25 años, la producción anual de arroz de la región latinoamericana —si se espera que le siga el paso a la demanda creciente—

tendrá que incrementarse en un 60%, es decir, pasar de los 20 millones de toneladas que se producen actualmente a 32 millones de toneladas.

La abundancia relativa de recursos de tierra y agua de América Latina confieren a esta región el potencial necesario para satisfacer esa demanda. No obstante, habrá que superar muchos obstáculos mediante la investigación. La planta de arroz se desarrolla en un ambiente dinámico que incluye agua, nutrientes y otras ayudas, además de malezas, plagas y enfermedades. Estos organismos se hallan en constante proceso de evolución para asegurar su supervivencia. Las plagas y los agentes patógenos desarrollan biotipos nuevos que derrumban la resistencia de las variedades comerciales. Las malezas, por su parte, desarrollan resistencia a los herbicidas. Otros retos son la contaminación causada por los insumos agroquímicos y la competencia por el agua que se establece con los usuarios no agrícolas de este recurso.

La óptima estrategia de mejoramiento que responde a muchos de estos retos es la selección recurrente. Su etapa inicial consiste en la creación de una población de base genética amplia, para desarrollar luego en ella el proceso mejorador en que se entrecruza —y se selecciona de nuevo— un germoplasma de características superiores. La selección recurrente permite así al fitomejorador concentrar genes favorables para extraer líneas o progenitores de extraordinario desempeño. La base genética amplia de la población obtenida es de

especial importancia para América Latina, donde las variedades de arroz que se cultivan actualmente tienen una base genética estrecha.

Aunque la selección recurrente se ha utilizado ampliamente y con éxito en el mejoramiento del maíz, sólo en años recientes se aplicó la técnica al arroz, es decir, cuando se desarrolló una nueva metodología que generaba numerosos cruzamientos mediante la androesterilidad.

Esta publicación es sin duda oportuna, puesto que el método de selección recurrente en arroz es muy novedoso y trae consigo la promesa de contribuir al aumento de la producción del grano en las próximas décadas. La obra contiene 18 capítulos escritos por expertos de programas nacionales e internacionales, quienes se basaron en las presentaciones hechas por ellos mismos en un taller celebrado en Brasil en 1995. Estos autores han construido una rica base de información actualizada y documentan la experiencia obtenida

con la selección recurrente practicada a nivel mundial. Se presentan en el libro diversos enfoques para expandir la base genética del arroz en América Latina y para desarrollar poblaciones con alto potencial de rendimiento y con resistencia tanto a la piricularia del arroz como a otros tipos de estrés biótico. Se describen en él, además, varios métodos para eliminar sistemáticamente las líneas de desempeño inferior y para dar buen uso al material genético selecto.

Tanto el taller sobre selección recurrente como la producción de esta publicación fueron financiados por EMBRAPA-CNPAP de Brasil, por CIRAD-CA de Francia, por la Fundación Polar de Venezuela y por el CIAT. La visión del futuro que manifiestan aquí nuestros copublicadores es, en verdad, meritoria.

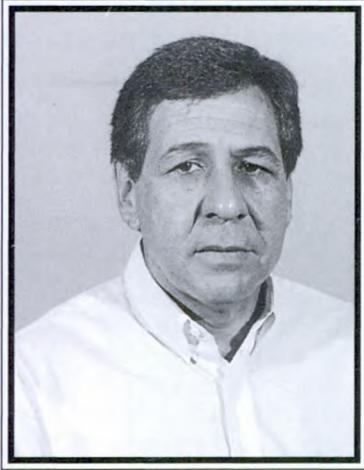
A. van Schoonhoven
Director, Recursos Genéticos

Parte 1

Base Teórica de la Selección Recurrente

Capítulo 1

Selección Recurrente en el Mejoramiento de Plantas



Isaias O. Geraldi

Isaias O. Geraldi

Profesor Doctor del Instituto de Genética, Escola Superior de Agricultura 'Luiz de Queiroz' (ESALQ), Universidade de São Paulo (USP), Caixa Postal 83, 13401-970 Piracicaba-SP, Brasil

Contenido

Introducción

Cómo Funciona la Selección Recurrente

Ejemplo 1. Dos genes favorables no ligados

Ejemplo 2. Genes ligados en repulsión

Ejemplo 3. Dos genes fijados, uno con un alelo favorable y otro con un alelo desfavorable

Ejemplo 4. El carácter es controlado por 20 pares de genes

Ejemplo 5. El incremento en las frecuencias génicas decrece con los ciclos

La Selección Recurrente en el Mejoramiento de Plantas Alógamas y Autógamas

Observaciones Generales

Bibliografía

Introducción

La selección recurrente es un proceso sistemático de selección de individuos dentro de una población genéticamente heterogénea, seguido de la recombinación de los individuos seleccionados para formar una nueva población; ésta, a su vez, se puede utilizar para iniciar un nuevo ciclo de selección. Por lo tanto, la selección recurrente es un proceso dinámico y continuo, y se puede representar de manera esquemática como aparece en la Figura 1, donde C1, C2,... Cn son los ciclos sucesivos de selección a partir de una población inicial (C0).

Evidentemente, el límite para la selección es impuesto por el agotamiento de la variabilidad genética.

Las principales ventajas de la selección recurrente son:

- Obtención de mayor variabilidad genética por el intercruzamiento de múltiples progenitores.
- Mayor oportunidad para la recombinación, debido a los cruzamientos sucesivos.

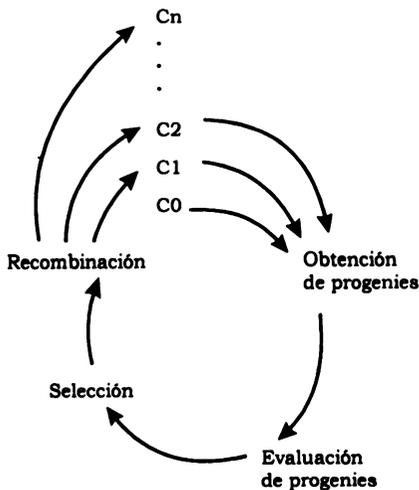


Figura 1. Representación esquemática de la selección recurrente.

- Mayor eficiencia en el aumento de la frecuencia de genes favorables, debido al proceso repetitivo y acumulativo de selección.
- Mayor facilidad para incorporar germoplasma exótico en la población.

Cómo Funciona la Selección Recurrente

Los ejemplos que se presentan a continuación ilustran lo que ocurre genéticamente con las poblaciones sometidas a la selección recurrente.

Ejemplo 1. Dos genes favorables no ligados

Se tiene el caso de dos progenitores, P1 y P2, donde uno de ellos (P1) contiene uno de los alelos favorables (A) y el otro (P2) contiene otro alelo favorable (B). Los genes segregan independientemente (no están ligados).

Por convención, la frecuencia del alelo favorable se designa como p y la del alelo desfavorable como q . La suma de las dos es igual a la unidad:

$$p + q = 1$$

Los resultados de este primer caso se presentan en el Cuadro 1. Se observa que en la homocigosis completa, representada por la generación F_6 , se forman cuatro genotipos homocigotos (líneas puras), con frecuencias iguales. Además se observa que no hay alteración de las frecuencias génicas, ya que en F_2 y en F_6 la $f(A) = f(a) = 0.50$. La endogamia, por lo tanto, conduce a la homocigosis, sin alterar las frecuencias génicas.

Si antes de la endogamia se seleccionan e intercrusan los genotipos superiores, y considerando que hay dominancia completa, todos los genotipos A-B- resultarían seleccionados, puesto que todos son

fenotípicamente iguales. Los cuatro genotipos que se presentan a continuación con sus frecuencias genotípicas son el resultado de dicha selección: AABB (1/9), AABb (2/9), AaBB (2/9) y AaBb (4/9).

El inter cruzamiento de estos genotipos produce una nueva población, nombrada S_0 , cuyas frecuencias genotípicas se presentan en el Cuadro 2, juntamente con las frecuencias genotípicas en la homocigosis completa (S_n).

Cuadro 1. Genotipos y frecuencias genotípicas de las generaciones F_2 y F_6 de los progenitores AAbb y aaBB, cuyos genes favorables A y B segregan independientemente.

(P1) AAbb x (P2)aaBB		
F_1	F_2	F_6
AaBb ^a	AABB: 1/16	AABB: 1/4
	AABb: 2/16	
	AAbb: 1/16	AAbb: 1/4
	AaBB: 2/16	
	AaBb: 4/16	
	Aabb: 2/16	
	aaBB: 1/16	aaBB: 1/4
	aaBb: 2/16	
	aabb: 1/16	aabb: 1/4
	$f(A) = f(B) = 0.50$	

a. AaBb se autofecunda para continuar el proceso.

Cuadro 2. Genotipos y frecuencias genotípicas de las generaciones S_0 (del inter cruzamiento de genotipos seleccionados de la F_2 del Cuadro 1) y S_n (en homocigosis completa), en selección recurrente.

S_0^a	S_n
AABB: 16/81	AABB: 0.45
AABb: 16/81	
AaBB: 16/81	
AaBb: 16/81	
AAbb: 4/81	AAbb: 0.22
aaBB: 4/81	aaBB: 0.22
Aabb: 4/81	
aaBb: 4/81	
aabb: 1/81	aabb: 0.11
$f(A) = f(B) = 0.67$	

a. La población S_0 se autofecunda para continuar el proceso.

Se observa que las frecuencias de los alelos favorables A y B, o sea, $f(A)$ y $f(B)$, que inicialmente tenían el valor 0.50, se cambiaron a 0.67, produciendo un incremento en la frecuencia del genotipo favorable (AABB), así como una disminución significativa del genotipo desfavorable (aabb). La determinación del progreso con la selección se indica mediante la alteración en la frecuencia génica de los alelos favorables, esto es:

$$\Delta(A) = \Delta(B) = 0.67 - 0.50 = 0.17$$

Evidentemente, éste es un modelo bien sencillo, ya que considera solamente dos pares de genes y, como se sabe, una característica cuantitativa es controlada por un número grande de genes, lo que haría difícil considerarlos al mismo tiempo. Sin embargo, el ejemplo, aunque sencillo, sirve para demostrar los efectos de la selección recurrente, ya que lo que ocurre para un par de genes es lo que debe ocurrir para muchos pares de genes que segregan al mismo tiempo. La principal diferencia es que con muchos genes los cambios en las frecuencias de cada gen serán muy pequeños en cada ciclo.

Ejemplo 2. Genes ligados en repulsión

En el ejemplo anterior se consideró que los genes son independientes. Ahora se va a considerar la ocurrencia de ligación en repulsión, esto es, un enlace del tipo Ab y aB. Además, se va a considerar un valor de recombinación (c) igual a 0.20. Vale la pena recordar que $c = 0.50$ significa segregación independiente. En el presente caso, si $P1 = Ab/Ab$ y $P2 = aB/aB$, el cruzamiento se puede representar de la siguiente manera:

$$F_1 = Ab/Ab \times aB/aB = Ab/aB$$

La generación F_2 de este cruzamiento se muestra en el lado

derecho del Cuadro 3 donde, para fines de comparación, se repite (a la izquierda) la segregación independiente presentada en el caso anterior.

En este ejemplo se tienen las frecuencias genotípicas de la generación F_2 sin recombinar (0 R), de la generación F_2 recombinada (1 R) y de la generación F_2 con n generaciones de recombinación (n R). Comparando con la segregación independiente se observa que la frecuencia del genotipo más favorable (AB/AB) es de solamente 1.0% en F_2 . (Obviamente, en la medida en que se incrementa el número de genes esa frecuencia es aún más baja.) Se observa también que una recombinación incrementa la frecuencia de ese genotipo hasta 1.69%, al mismo tiempo que reduce las frecuencias de los genotipos que cargan los genes en las combinaciones que estaban en los progenitores. Más generaciones de recombinación ocasionan nuevas alteraciones en la misma dirección, hasta el límite (n R) cuando la segregación queda igual a la de la segregación independiente.

Obviamente ese es un fenómeno genético resultante de la permuta ('crossing-over') que ocurre entre los genes ligados. Se evidencia así fácilmente otra ventaja de la selección recurrente, que es la mayor ruptura de los bloques génicos; esto permite incrementar la frecuencia de algunas combinaciones génicas que producen un incremento de la variabilidad genética. Es oportuno recordar que la autofecundación a partir de la F_2 permite una recombinación muy limitada, y que algunas combinaciones se mantienen con frecuencias muy bajas, que imposibilitan la selección de combinaciones génicas favorables.

Ejemplo 3. Dos genes fijados, uno con un alelo favorable y otro con un alelo desfavorable

Ahora se considera otra situación, en la cual se involucran cuatro líneas y seis pares de genes independientes. De estos genes, uno está fijado con el alelo favorable (A) y otro con el alelo desfavorable (f); los cuatro restantes varían entre las diferentes líneas. Una manera de agrupar los genes de esas líneas es mediante la formación

Cuadro 3. Genotipos y frecuencias genotípicas en la generación F_2 y después de diversas generaciones de recombinación.

Sin ligación (%)	Con ligación ^a para 0, 1 y n recombinaciones (%)			
	0 R	1 R	...	n R
AABB: 6.25	AB/AB: 1.00	1.69	6.25
AABb: 12.50	AB/Ab: 8.00	9.62	12.50
AAbb: 6.25	Ab/Ab: 16.00	13.69	6.25
AaBB: 12.50	AB/aB: 8.00	9.62	12.50
AaBb: 12.50	AB/ab: 2.00	3.38	12.50
AaBb: 12.50	Ab/aB: 32.00	27.38	12.50
Aabb: 12.50	Ab/ab: 8.00	9.62	12.50
aaBB: 6.25	aB/aB: 16.00	13.69	6.25
aaBB: 12.50	aB/ab: 8.00	9.62	12.5
aabb: 6.25	ab/ab: 1.00	1.69	6.25

$f(A) = f(B) = 0.50$

a. Valor de recombinación $c = 0.20$.

de un híbrido doble, según lo esquematizado en el Cuadro 4.

En este caso se observa que las frecuencias génicas varían con mayor amplitud que en los ejemplos anteriores (entre 1 y 0). De esa manera se tienen dos genes fijos (A y f) y otros con frecuencias variables en la población. En el caso de que esa población sea conducida a la homocigosis, la combinación BB se presentará con frecuencia elevada, en tanto que la combinación ee presentará una frecuencia muy baja. En realidad, la frecuencia de BB en la homocigosis será $(0.75)^2$ ó 56.3%, mientras que la frecuencia de ee será de $(0.25)^2$ ó 6.25% (Cuadro 4). Combinaciones con frecuencias bajas son las más difíciles de seleccionar, e incluso se presenta la posibilidad de pérdidas de estos genotipos por deriva genética.

La Figura 2 muestra la distribución de los genotipos en la homocigosis, en ausencia de selección. Se observa que los tipos más favorables (cinco alelos favorables) presentan las frecuencias más bajas. Las frecuencias más altas

son las correspondientes a los tipos intermedios (tres alelos favorables), lo cual vuelve a resaltar la importancia de la selección recurrente. En el caso de que antes de la endogamia se practiquen algunos ciclos de selección recurrente, esa distribución de genotipos en la homocigosis será alterada y se incrementarán las frecuencias de los tipos que están más a la derecha en la figura (tipos con mayor concentración de genes favorables).

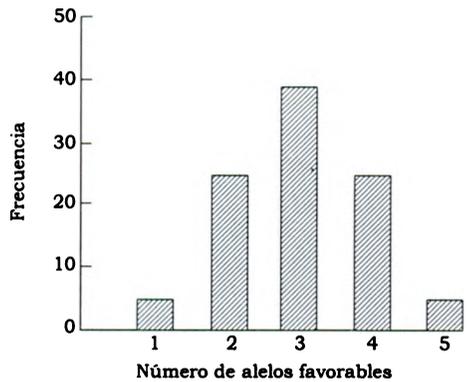


Figura 2. Distribución de los genotipos en la homocigosis completa, basada en los genotipos del Cuadro 4.

Cuadro 4. Genotipos y frecuencias genotípicas de un cruzamiento que involucra cuatro progenitores con dos genes fijados: el favorable A y el desfavorable f.

Progenitores y cruzamientos	Genotipos y sus frecuencias	
Progenitores	P1 = AABCCDDEeff	P2 = AABCCddeeff
	P3 = AABbCcDDeeff	P4 = AAbbccddeeff
P1 x P2	AABCCDdEeff	
P3 x P4	AABbCcDdeeff	
(P1xP2) x (P3xP4)	AABBCcDDEeff: 1/16	
	AABbCcDDEeff: 1/16	AABBCcDdEeff: 1/8
	AABbCcDdEeff: 1/8	
	AABBCcddEeff: 1/16	
	AABbCcddEeff: 1/16	AABBCcDDeeff: 1/16
	AABbCcDDeeff: 1/16	
	AABBCcDdeeff: 1/8	AABbCcDdeeff: 1/8
	AABBCcdddeeff: 1/16	AABbCcdddeeff: 1/16
	f(A) = 1.00; f(B) = 0.75; f(C) = 0.50;	
	f(D) = 0.50; f(E) = 0.25; f(F) = 0	

Ejemplo 4. El carácter es controlado por 20 pares de genes

Se tiene el caso de un carácter controlado por 20 pares de genes ($n = 20$) y cinco poblaciones diferentes en relación con la frecuencia génica de los alelos. Considerando que p es la frecuencia de los alelos favorables (A, B, ...T), el caso se puede representar así:

- Población 1: $p = 0.3$
- Población 2: $p = 0.4$
- Población 3: $p = 0.5$
- Población 4: $p = 0.6$
- Población 5: $p = 0.7$

Aquí hay poblaciones malas ($p = 0.3$), intermedias ($p = 0.5$) y mejoradas ($p = 0.7$). Suponiendo que una línea mejorada deba tener por lo menos 80% de alelos favorables (16 en este ejemplo), para cada caso se deben calcular las frecuencias de las líneas con 16, 17, 18, 19 y 20 alelos favorables, y sumar esos valores. En la homocigosis, tales frecuencias se pueden calcular por el desarrollo de la siguiente expresión:

$$[p+q]^n = [p]^n + [1]^n[p]^{n-1}[q]^1 + \dots + [4][p]^{n-4}[q]^4$$

El primer término de la expresión se refiere al número de líneas con 20 loci con alelos favorables, el segundo al número de líneas con 19 loci con alelos favorables y uno desfavorable, y así en adelante; el último se refiere al número de líneas con 16 loci con alelos favorables y cuatro desfavorables.

Cuando la expresión anterior se aplica a las cinco poblaciones mencionadas anteriormente, se obtienen los resultados que se presentan en el Cuadro 5. Aquí se observa una gran diferencia entre las poblaciones en cuanto a la frecuencia de líneas favorables en cada caso. Con $p = 0.3$, esa frecuencia es de cerca de 1 en 180,000, lo que hace

Cuadro 5. Probabilidad aproximada de obtención de líneas superiores, suponiendo varias frecuencias génicas.

p	p (en un mínimo de 16 loci favorables)
0.3	0.00055% ó 1 en 180,000
0.4	0.032% ó 1 en 3,150
0.4	0.59% ó 1 en 170
0.6	5.09% ó 1 en 20
0.7	23.75% ó 1 en 5

prácticamente imposible recuperar una línea del tipo favorable. Con $p = 0.5$, esa frecuencia es de cerca de 1 en 170, y con $p = 0.7$, esa frecuencia es de 1 en 5. Esto indica que en poblaciones muy malas es muy difícil obtener líneas con alta concentración de genes favorables por los procesos clásicos de endogamia y selección.

En casos como el anterior se ve claramente la importancia de la selección recurrente. Si antes de hacer la selección de las líneas se practican algunos ciclos de selección recurrente, la frecuencia génica de los alelos favorables se puede incrementar y, consecuentemente, la probabilidad de obtener líneas superiores. En el presente ejemplo la alteración de $p = 0.3$ hacia $p = 0.4$ incrementa esa probabilidad en aproximadamente 50 veces (de 1 en 180,000 a 1 en 3,150). De esta manera queda demostrado que poblaciones malas deben ser sometidas a selección recurrente antes de iniciar con ellas un proceso de obtención de líneas superiores.

Ejemplo 5. El incremento en las frecuencias génicas decrece con los ciclos

Es importante tener en cuenta que los incrementos en las frecuencias génicas (Δp) no son constantes con los ciclos de selección. Esos incrementos tienden a disminuir a medida que se mejoran las poblaciones. El ejemplo que se presenta a continuación ilustra ese proceso.

Se considera en este caso solamente un par de genes con frecuencias $p = 0.3$ y $q = 0.7$; el alelo favorable (A) tiene frecuencia más baja, hay dominancia completa y se practica la selección contra el alelo a. Eso quiere decir que en cada generación se seleccionan e inter cruzan los genotipos AA y Aa, puesto que ellos no son distinguibles fenotípicamente. Los resultados de 10 ciclos de selección recurrente se presentan en el Cuadro 6.

Se observa de manera clara que la selección recurrente es eficiente para incrementar la frecuencia del alelo favorable y, consecuentemente, la frecuencia del genotipo AA. En 10 ciclos, $f(A)$ pasó de 0.30 a 0.91, o sea, que el alelo está casi fijado en la población. El progreso con la selección se mide por:

$$\Delta p = p_1 - p_0$$

El mismo procedimiento se utiliza para los demás ciclos. Sin embargo, se observa que ese progreso disminuye con los ciclos de selección. El primer ciclo de selección produce un incremento de 0.29, los dos ciclos siguientes producen un incremento de 0.18 y los dos siguientes solamente incrementan 0.07. A partir del cuarto o el quinto ciclo, el progreso es muy bajo y no compensa el trabajo y el tiempo adicionales necesarios para completarlos. Esos resultados indican

que en este caso no sería ventajoso utilizar más de tres ciclos de selección recurrente, antes de iniciar el proceso de endogamia y selección de líneas.

La selección recurrente se podría representar esquemáticamente como lo muestra la Figura 3. Se trata de un proceso dinámico, puesto que en cada ciclo se pueden producir genotipos superiores para iniciar un nuevo ciclo de selección. Un proceso de este tipo hace que la producción de genotipos superiores a los existentes sea frecuente y continua. Es importante recordar que en algunas especies

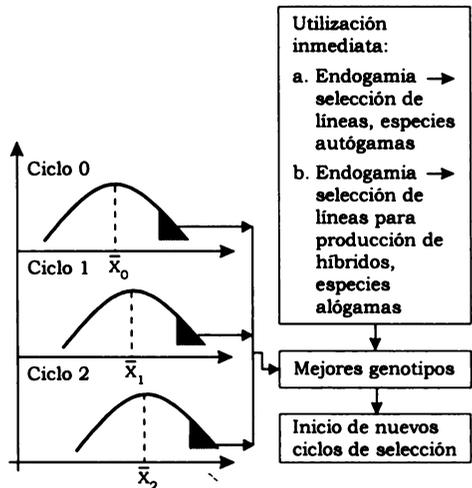


Figura 3. Representación esquemática de la selección recurrente, suponiendo tres ciclos de selección.

Cuadro 6. Frecuencia genotípica y génica en 10 ciclos de selección recurrente, considerando un locus con dos alelos.

Genotipo y genes	Frecuencias por ciclo (C) de selección						
	C0	C1	C3	C5	C7	C9	C10
AA	0.09	0.35	0.59	0.70	0.77	0.81	0.83
Aa	0.42	0.48	0.35	0.27	0.21	0.18	0.16
aa	0.49	0.17	0.06	0.03	0.02	0.01	0.01
$f(A)$	0.30	0.59	0.77	0.84	0.88	0.90	0.91
$f(a)$	0.70	0.41	0.23	0.16	0.12	0.10	0.09
Δp	0.29	0.18	0.07	0.04	0.02	0.01	

autógamas los programas de obtención de líneas buscan también la producción de híbridos.

La Selección Recurrente en el Mejoramiento de Plantas Alógamas y Autógamas

Para ilustrar el desarrollo de la selección recurrente en especies **alógamas** se propone como ejemplo el maíz, una de las especies vegetales más estudiadas y que, además, se utilizó como material básico en la mayoría de los trabajos de genética cuantitativa. Estos trabajos tuvieron grandes implicaciones en los métodos de mejoramiento de las especies vegetales.

Desde el inicio de la producción de híbridos dobles en maíz, en la década de 1920, se hizo gran énfasis en la obtención de líneas mediante autofecundaciones consecutivas en las poblaciones existentes. Como al principio el progreso en la selección de híbridos fue muy grande, hubo poco interés en programas de selección recurrente o en el mejoramiento de poblaciones. Sin embargo, con los años hubo un estancamiento, y los fitomejoradores empezaron a tener dificultades para encontrar híbridos superiores a los ya existentes.

Los trabajos de genética cuantitativa que se realizaron posteriormente mostraron un agotamiento de la variabilidad genética, de tal manera que los fitomejoradores estaban obteniendo continuamente líneas de las mismas poblaciones y, teóricamente, seleccionando líneas similares a las ya existentes. Eso demostró la importancia de usar la selección recurrente con el objetivo de mejorar las poblaciones y, consecuentemente, incrementar las oportunidades de seleccionar líneas superiores.

En la actualidad, ésta es la técnica que se utiliza. Un programa bien estructurado de producción de híbridos mediante endogamia/hibridación debe contemplar, en general, el mejoramiento de poblaciones por medio de la selección recurrente.

El ejemplo del maíz sirve como base para el mejoramiento de otras especies alógamas. En resumen, un programa de mejoramiento de estas especies se puede caracterizar, en la actualidad, por las siguientes etapas:

- Formación de poblaciones básicas
- Selección recurrente
- Obtención de líneas mediante autofecundación
- Fijación de genotipos superiores en los híbridos

En especies **autógamas**, el mejoramiento siempre fue más estático que en las alógamas, probablemente debido a la mayor dificultad para realizar los cruzamientos. En ese grupo de especies, el mejoramiento empezó por la selección de líneas puras, basada en la variabilidad natural existente; posteriormente evolucionó hacia los cruzamientos, en su mayoría biparentales. A partir de la generación F_2 , las poblaciones se llevan a la homocigosis de donde se seleccionan las líneas puras.

Para las especies autógamas no hubo una evolución paralela de trabajos de genética cuantitativa como en el maíz, debido a dificultades para los intercruzamientos y, consecuentemente, la dificultad para obtener poblaciones en equilibrio. Además, con el transcurso de los años hubo un estancamiento y, debido a eso, los fitomejoradores empezaron a proponer, principalmente a partir de la década

de 1970, el uso de la selección recurrente. Ellos contribuyeron a la utilización de esta metodología en las especies alógamas y a la observación del hecho de que en muchas especies los materiales genéticamente superiores estaban muy emparentados, o sea, que la base genética era muy estrecha. Eso se verificó en especies como la soya y el trigo, entre otras.

Los resultados promisorios en sorgo, tabaco, etc. (especies autógamas donde el cruzamiento es fácil) fueron un motivo más para pensar en la selección recurrente como una alternativa para superar los límites impuestos por la reducción en la variabilidad genética. De esa manera, en la actualidad el énfasis en el mejoramiento de especies autógamas se coloca en la ampliación de la base genética. Un programa moderno de mejoramiento de especies autógamas se puede resumir en las siguientes etapas:

- Cruzamiento entre múltiples progenitores, que incluya materiales exóticos
- Selección recurrente
- Obtención de líneas mediante endogamia
- Selección de genotipos superiores

De esa manera, los métodos de mejoramiento, anteriormente bien distintos entre las especies autógamas y alógamas, hoy son muy semejantes. La mayor limitación en algunas especies autógamas es la dificultad para realizar intercruzamientos, como ocurre con el frijol, la soya y otras. Los beneficios de la selección recurrente compensan los esfuerzos hechos para tornar viable ese proceso. En algunos casos se está evolucionando en la dirección de la producción de híbridos, como ocurre con el arroz. Consecuentemente, los

métodos de mejoramiento de especies autógamas y alógamas, antes completamente distintos, hoy son cada vez más similares.

Observaciones Generales

Los ejemplos presentados en este capítulo, muchas veces utilizando modelos simples, sirven para mostrar lo que ocurre genéticamente cuando se practica la selección recurrente en poblaciones. Como se sabe, la mayoría de los caracteres de importancia económica son de naturaleza cuantitativa, y están controlados por un gran número de genes e influenciados por el ambiente de manera marcada, de tal forma que los fenotipos siguen una distribución normal.

Bibliografía

- Falconer, D. S. 1989. Introduction to quantitative genetics. 3a. ed. Longman, Londres. 438 p.
- Kempthorne, O. 1957. An introduction to genetic statistics. Wiley, Nueva York. 545 p.
- Souza Jr., C. L. 1989. Componentes da variância genética e suas implicações no melhoramento vegetal. Publicação didática. Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz (FEALQ), Piracicaba, São Paulo, Brasil. 134 p.
- Wricke, G. y Weber, W. E. 1986. Quantitative genetics and selection in plant breeding. Walter de Gruyter, Berlín. 491 p.

Capítulo 2

Criterios para Escoger Progenitores para un Programa de Selección Recurrente



Lázaro José Chaves

Lázaro José Chaves

Profesor Titular del Departamento
de Agricultura, Escola de Agronomia,
Universidade Federal de Goiás, Caixa
Postal 131, 74001-970 Goiânia-GO,
Brasil

Contenido

Introducción

Propiedades Requeridas en la Población Base

Selección intrapoblacional

Selección interpoblacional

Promedios y Varianzas de Poblaciones Sintéticas

Predicción de promedios de sintéticos o compuestos

Predicción de promedios de cruzamientos entre sintéticos o compuestos

Divergencia genética

Consideraciones Finales

Referencias

Introducción

El método de selección recurrente se puede definir como el proceso de seleccionar, a partir de una población base genéticamente variable, los mejores individuos o progenies, para recombinarlos posteriormente y formar así la población mejorada (Fehr, 1987; Paterniani y Miranda-Filho, 1987). El nuevo germoplasma obtenido de esa manera se utiliza como población base para un nuevo ciclo de selección, y así se sigue utilizando sucesivamente por cuantos ciclos se desee.

En el caso de la selección recurrente fenotípica o masal, los individuos se seleccionan, en general, sobre la base de características agronómicas que se pueden identificar visualmente. Las semillas cosechadas de estos individuos constituyen la población mejorada, siempre que se asegure la reproducción y el cruzamiento al azar entre ellos. En el caso de la selección recurrente basada en la evaluación de progenies, el proceso involucra tres fases: a) obtención de las progenies (medio hermanos, hermanos completos, S_1 , S_2 , etc); b) evaluación experimental de las progenies y selección de las superiores, y c) recombinación de las progenies seleccionadas. En cualquiera de los casos, lo que caracteriza la selección recurrente y la distingue de los métodos tradicionalmente utilizados en plantas autógamias es la recombinación de los mejores genotipos para formar una población mejorada que mantenga alta variabilidad genética. De esta forma, la selección recurrente se puede considerar como una filosofía o una estrategia de mejoramiento, más que un método particular.

Tal estrategia consiste en mantener poblaciones altamente variables, con el máximo de oportunidad de recombinación alélica.

Sin duda, esa estrategia está relacionada con la disminución de la vulnerabilidad genética de los cultivos.

Siendo la selección recurrente un proceso dependiente de la alogamia en la fase de recombinación, su aplicación al mejoramiento de especies autógamias depende más de la adaptación de la especie a la alogamia que, propiamente, de una adaptación del sistema a las especies autógamias. Una vez resuelto el problema de tener un mecanismo viable de cruzamientos al azar, la especie autógama se puede considerar como una alógama, con todas las nuevas posibilidades de selección de ahí resultantes. Además de eso, presenta la ventaja de que se pueden utilizar líneas puras como cultivares, lo que en general no es posible en las especies originalmente alógamas.

Al iniciar un programa de selección recurrente, se debe tener bien claro cuál es el tipo de cultivar que se va a utilizar, así como el ideotipo deseado. El establecimiento del ideotipo define, en líneas generales, el tipo de progenitores que será utilizado. En el arroz, difícilmente será posible utilizar como cultivar la propia población resultante de los ciclos de selección, debido a la variabilidad de esas poblaciones y a la dificultad de producción de semillas a nivel comercial. De esta manera, la alternativa más inmediata será el uso de líneas puras derivadas de poblaciones mejoradas. Otra posibilidad será la utilización de híbridos de líneas, vencidas las dificultades actuales en el manejo de los mecanismos para la producción de semillas comerciales F_1 . Estas alternativas, línea pura o híbrido, pueden determinar el tipo de selección que se ha de practicar.

De acuerdo con lo anterior, lo más adecuado para el desarrollo de líneas puras será el uso de los métodos

intrapoblacionales de selección, mientras para los híbridos serán los métodos interpoblacionales o recíprocos. Esta definición puede influenciar sobremedida la selección de los progenitores que serán intercruzados para la formación de la(s) población(es) base para el inicio de la selección.

El éxito de un programa de selección recurrente depende de dos factores: las propiedades de la población base y la forma como se maneje el proceso de selección. Todas las características de la población base dependen, exclusivamente, de la selección de las líneas progenitoras, garantizada una eficiente recombinación de las mismas. Así, se puede afirmar que la primera etapa para el éxito del proyecto está en la escogencia apropiada de los progenitores para la formación de la(s) población(es) base.

Propiedades Requeridas en la Población Base

Selección intrapoblacional

Los métodos intrapoblacionales de selección se usan cuando el objetivo del programa es mejorar la población per se, ya sea para uso directo como cultivar (caso del maíz) o como fuente de líneas puras que serán utilizadas como variedades (casos del arroz, la soya, el trigo, etc.). En la utilización de este método, todo el proceso se orienta a aumentar, en la población, la frecuencia de los alelos favorables para los caracteres bajo selección. Eso aumenta, como consecuencia, la probabilidad de extracción de líneas puras superiores.

Para ilustrar esto, a continuación se presenta un ejemplo utilizando la característica rendimiento de granos de una población. Considerando como X_0 el rendimiento medio de granos de la población base, al final

de cada ciclo de selección se espera un incremento en dicho rendimiento. De esta manera, el rendimiento medio de la población del primer ciclo será:

$$X_1 = X_0 + gs_1$$

donde gs_1 es la ganancia de la selección en el ciclo de selección. Del mismo modo,

$$X_2 = X_1 + gs_2$$

$$\text{y } X_2 = X_0 + gs_1 + gs_2$$

y así sucesivamente. De manera general, es posible decir que el promedio de la población después de n ciclos de selección será:

$$X_n = X_0 + \sum_{i=1}^n gs_i$$

Como se observa, el promedio de la población base (X_0) es un factor importante en la determinación del resultado final (promedio de rendimiento) del proceso, ya que X_n depende directamente de ese valor. Hay que resaltar que el promedio de X_0 se define totalmente en la escogencia de las líneas progenitoras y, por lo tanto, no depende del método de selección que será utilizado.

La ganancia de la selección, en un determinado ciclo, se puede definir por:

$$gs = i \frac{\text{COV}_{x, x'}}{\sigma_{F_x}}$$

En esta fórmula, i corresponde a la intensidad de selección y depende de la proporción de individuos o progenies seleccionados; $\text{COV}_{x, x'}$ corresponde a la covarianza entre la unidad de selección y sus progenitores, medida en la población mejorada, y σ_{F_x} corresponde a la desviación fenotípica estándar entre las unidades de selección (Vencovsky y Barriga, 1992).

La intensidad de selección (i) corresponde al diferencial de selección, medido en unidades de

desviación fenotípica estándar. Con la selección truncada y considerando que el carácter bajo selección posee distribución normal en la población, el valor de i se puede determinar a partir de la proporción de individuos o progenies seleccionados. Tablas con valores de i para diferentes porcentajes de selección se pueden encontrar en la literatura (Hallauer y Miranda-Filho, 1988; Vencovsky, 1987).

El componente $COV_{x,x}$ es, en la mayoría de las situaciones, una función directa de la varianza genética aditiva de la población base y del coeficiente del parentesco entre los individuos en la unidad de selección y en la población mejorada. Cuando se utilizan progenies endogámicas en el proceso de selección, otros componentes pueden estar involucrados (Morais, 1995; Pereira, 1990; Cockerham y Weir, 1984). Asimismo, la varianza aditiva sigue siendo, en general, el componente más importante. El coeficiente de parentesco depende del tipo de la progenie utilizada para la evaluación y para la recombinación. En el caso de la selección individual o masal, ese coeficiente es igual a 0.5 para la selección en un solo sexo.

El componente $\sigma_{F_x}^2$, que corresponde a la raíz cuadrada de la varianza fenotípica de la unidad de selección, contiene porciones de naturaleza genética y ambiental. Cuando la selección se realiza a nivel de promedios de las progenies evaluadas en un ensayo con repeticiones, la varianza fenotípica puede ser determinada por:

$$\sigma_{F_x}^2 = \sigma_p^2 + \frac{\sigma_e^2}{r} + \frac{\sigma_d^2}{nr}$$

donde: σ_p^2 es la varianza genética entre progenies; σ_e^2 es la varianza ambiental entre parcelas experimentales, y σ_d^2 es la varianza total dentro de parcelas, en un ensayo

con r repeticiones y n plantas evaluadas por parcela. Los componentes ambientales de esta varianza fenotípica se pueden reducir mediante el uso de técnicas experimentales apropiadas durante el proceso de evaluación, lo que permite mayores ganancias por selección.

Por las fórmulas presentadas, se puede afirmar que una población base ideal es aquella que posee promedios adecuados para los caracteres de importancia agronómica, y alta variabilidad genética aditiva para los caracteres que se pretenden seleccionar. Para las características que se desean conservar en la población es preferible que no haya gran variabilidad genética, ya que ésta puede ocasionar pérdidas de eficiencia en la selección de los caracteres que se está buscando.

Cuando la población mejorada se va a utilizar para la extracción de líneas puras, otro factor que se debe considerar es la depresión por endogamia de la población. Gardner y Eberhart (1966) muestran que el promedio de un carácter cuantitativo en una población en equilibrio de Hardy-Weinberg, en relación con un conjunto fijo de poblaciones, se puede definir así:

$$V_j = \mu + a_j + d_j$$

donde μ es el promedio de las posibles líneas homocigotas del conjunto de poblaciones, y a_j y d_j son la contribución de los loci homocigotos y heterocigotos, respectivamente, para el promedio de la población j .

La depresión endogámica se puede definir como la diferencia entre los promedios de un carácter en la población en equilibrio (S_0) y en la población con una generación de autofecundación (S_1). Por el modelo de Gardner y Eberhart (1966), el promedio de la población S_1 es determinado por:

$$V_{j(1)} = \mu + a_j + \frac{1}{2}d_j$$

La depresión endogámica corresponde, por lo tanto, a $\frac{1}{2}d_j$, siendo función directa de los efectos de dominancia alélica. Cuando la dominancia posee el mismo sentido en los diferentes loci, favorable al alelo que contribuye para el aumento de la expresión del carácter, el grado medio de dominancia se define por:

$$gmd = \sqrt{\frac{2\sigma_D^2}{\sigma_A^2}}$$

Esta fórmula se puede utilizar para inferir sobre la depresión endogámica. En la fórmula del grado medio de dominancia, σ_D^2 y σ_A^2 se refieren a las varianzas dominante y aditiva del carácter en la población, respectivamente.

Para el modelo presentado, el promedio de las posibles líneas puras extraídas de una población se expresa por:

$$V_{j(\infty)} = \mu + a_j$$

Este valor se puede estimar cuando se dispone de datos de las poblaciones S_0 y S_1 , así:

$$V_{j(\infty)} = 2V_{j(1)} - V_{j(0)}$$

Aunque la depresión endogámica en las especies autógamas sea pequeña, cuando se compara con las especies alógamas pueden existir diferencias importantes entre poblaciones. Así, en ausencia de mediciones directas de la depresión endogámica, se deben preferir poblaciones con bajos valores de varianza dominante, cuando el objetivo es utilizar la población mejorada para la extracción de líneas puras.

Se debe resaltar que el modelo de Gardner y Eberhart (1966) no considera los efectos epistáticos en la determinación del promedio de un carácter. Estos efectos pueden constituirse en importantes fuentes de

depresión endogámica, principalmente cuando en la población hay alelos recesivos deletéreos, los cuales interfieren en la expresión de otros genes de la planta. En poblaciones que se mantienen por mucho tiempo mediante cruzamientos, los alelos de este tipo pueden mantenerse en la población en bajas frecuencias, 'escondidos' en la condición heterocigota.

Selección interpoblacional

Los métodos interpoblacionales o recíprocos tienen por finalidad mejorar la capacidad de combinación de una población o la heterosis entre dos poblaciones específicas. Su utilización está vinculada al uso de cultivares híbridos, sean híbridos intervarietales o de líneas puras. De los métodos interpoblacionales disponibles, el más utilizado en plantas alógamas es la selección recurrente recíproca, propuesto por Comstock et al. (1949), o una de sus modificaciones. Detalles del método se pueden encontrar en las publicaciones sobre mejoramiento de plantas (Hallauer y Miranda-Filho, 1988; Fehr, 1987; Paterniani y Miranda-Filho, 1987). En este caso, se inicia a partir de dos poblaciones pertenecientes a grupos heteróticos distintos, teniendo como objetivo el aumento del promedio del híbrido intervarietal entre ellos y no el de cada población por se.

La selección recurrente recíproca consiste, básicamente, en la obtención de familias interpoblacionales, la evaluación experimental con selección de las mejores familias y la recombinación de familias intrapoblacionales relacionadas. La ganancia de la selección, en este caso, está en la dependencia de las varianzas aditivas de las poblaciones, definidas al nivel interpoblacional (Vencovsky y Barriga, 1992; Hallauer y Miranda-Filho, 1988).

Por lo tanto, la formación de poblaciones base para programas interpopulacionales obedece a criterios distintos de aquellos utilizados para la selección intrapoblacional. Además de las propiedades generales de las poblaciones per se, son importantes la capacidad de combinación o heterosis en cruzamientos, y características vinculadas con la utilización de las mismas como progenitores masculinos o femeninos en el proceso de obtención del híbrido.

Promedios y Varianzas de Poblaciones Sintéticas

Predicción de promedios de sintéticos o compuestos

Una nueva población base para selección recurrente se puede obtener por el intercrucamiento de otras poblaciones variables (compuestos), por el intercrucamiento de líneas puras (sintéticos), o por la introgresión de nuevos materiales en una población existente. En el caso del arroz, los sintéticos constituyen el tipo de población preferido, por la disponibilidad de centenares de líneas puras que se pueden utilizar como progenitores.

En el proceso de escogencia de los progenitores para una población sintética, se pueden hacer algunas definiciones a priori. Por ejemplo, se debe evitar utilizar líneas no adaptadas a la región, a no ser que posean características específicas de importancia. En el arroz, una de esas características puede ser la androesterilidad genética, que no siempre está disponible en materiales adaptados. En la mayoría de los casos, es de interés clasificar las líneas según algunas características comunes. Como ejemplo se puede

citar el ciclo de la planta; progenitores con ciclos muy diferentes, además de generar una variabilidad no siempre deseable, pueden traer complicaciones en el proceso de recombinación, por falta de coincidencia en la floración, lo cual puede hacer necesario sembrar en varias épocas.

Una vez escogidas las líneas más importantes, resta definir cuántas y cuáles utilizar como progenitoras. Si se dispone de n líneas que se pueden usar como progenitoras, es posible obtener un total de $2^n - (n + 1)$ sintéticos diferentes, formados por diferentes combinaciones de estas líneas (Vencovsky y Miranda-Filho, 1972). Así, con $n = 10$ son posibles 1013 sintéticos diferentes, mientras que con $n = 20$ este número se eleva a más de un millón de sintéticos. Este elevado número de poblaciones diferentes que se puede formar dificulta, por un lado, la selección de los progenitores y, por otro, crea enormes posibilidades de preparar excelentes poblaciones base, siempre que se haga una selección con criterio.

El promedio de un carácter cuantitativo en una población sintética formada por k progenitores que participan en la misma proporción, se puede obtener por:

$$MS = P + \frac{(k-1)}{k} (H - P)$$

MS es el promedio previsto del sintético, **P** el promedio de los k progenitores y **H** el promedio de los $k(k-1)/2$ híbridos simples posibles entre los progenitores (Eberhart et al., 1967). Como alternativa, la misma fórmula se puede escribir así:

$$MS = \frac{1}{k^2} \left(\sum_{j=1}^k P_j + 2 \sum_{j < j'}^k C_{jj'} \right)$$

P_j representa el promedio de cada progenitor del sintético, y $C_{jj'}$

representa el promedio del cruzamiento biparental entre los progenitores j y j' , respectivamente (Vencovsky y Barriga, 1992).

El promedio del sintético se puede prever, por lo tanto, desde que se disponga de los datos de un cruzamiento dialélico que incluya progenitores y F_1 's. A partir de una tabla dialélica que involucre n líneas, se pueden prever los $2^n - (n+1)$ promedios de los sintéticos posibles entre ellos. Se escogen aquellos con mejores promedios para los caracteres bajo evaluación.

La diferencia ($H - P$) de la fórmula de predicción corresponde a la heterosis media de los cruces que involucran las k líneas progenitoras. Como se observa, la proporción $(k - 1)/k$ de esta heterosis media se mantiene en la población en equilibrio, y es tanto mayor cuanto más alto sea el número de poblaciones progenitoras. Esta heterosis media, aunque puede contribuir sobremanera para el promedio del sintético, posee menor importancia cuando el objetivo

es el uso de líneas puras como cultivares, como es el caso del arroz. Esto ocurre porque la dominancia alélica, principal causa de la heterosis, no se manifiesta en los materiales homocigotos. Todavía se debe resaltar que las combinaciones epistáticas también pueden contribuir para la manifestación de la heterosis (MacKey, 1976), y que aquellas del tipo aditivo por aditivo se pueden fijar en líneas puras.

En caso de que los progenitores participen en proporciones desiguales en la formación del sintético, se deben hacer ponderaciones apropiadas. Vencovsky y Barriga (1992) presentan fórmulas para la predicción, en esta situación.

La varianza entre promedios previstos de los sintéticos de un grupo del mismo tamaño k se puede calcular por fórmulas apropiadas (Miranda-Filho y Chaves, 1991; Cardoso, 1976). En la Figura 1 están las distribuciones de referencia para los promedios estimados de compuestos de maíz, con diferentes

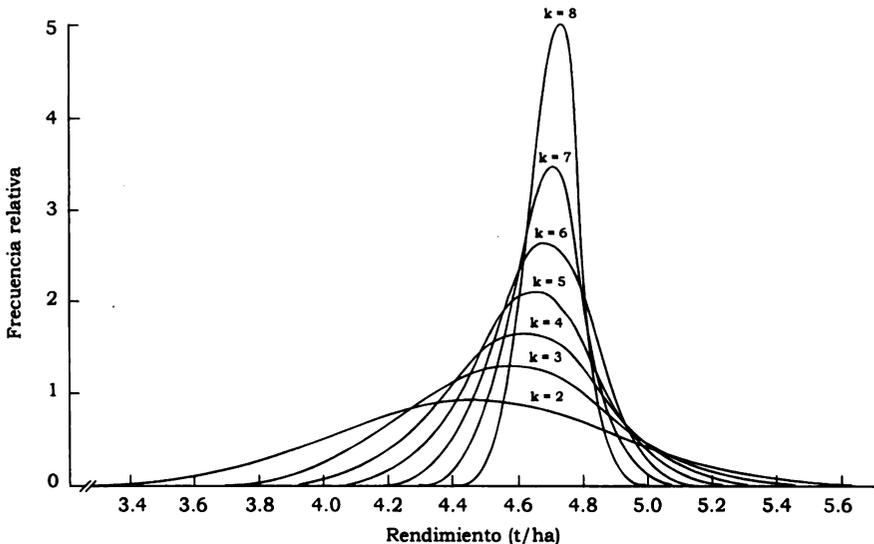


Figura 1. Distribuciones normales de referencia para grupos de compuestos de maíz de tamaño $k = 2$ hasta $k = 8$.

FUENTE: Miranda-Filho y Chaves (1991).

tamaños, construidas a partir de datos de rendimiento de una tabla dialélica con nueve progenitores. Obsérvese que la varianza entre promedios de sintéticos es mayor para grupos con menor número de progenitores, lo cual incrementa la probabilidad de que en estos grupos se encuentren los mejores sintéticos, a pesar del mayor promedio general de los grupos de mayores tamaños.

La formación de poblaciones base (compuestas o sintéticas) con gran número de progenitores puede, por lo tanto, comprometer el promedio de estas poblaciones; dicha formación se debe restringir a proyectos a más largo plazo, en los cuales la amplia base genética de la población es importante. Para proyectos a corto plazo, las poblaciones con menor número de progenitores permiten mejorar el uso del desempeño inicial de la población. Se destaca que las dos estrategias no son mutuamente excluyentes sino que, por el contrario, se complementan en un programa amplio de selección recurrente.

Otra alternativa para la predicción de los promedios, sin necesidad de cruzamientos dialélicos, es el uso de cruzamientos en esquema 'top-cross', en el que cada línea se cruza con una mezcla de las demás como probador (Chaves y Miranda-Filho, 1993). De esta forma se evalúan en el campo $2n$ tratamientos, correspondientes a las líneas progenitoras y sus 'top-cross' en lugar de los $n(n + 1)/2$ tratamientos, en el caso de un esquema dialélico con padres y F_1 's. Por esta metodología, el promedio previsto de cada sintético de tamaño k es determinado por:

$$MS = \frac{1}{k(n-2)} \left[\frac{n-2k}{k} \sum_{j=1}^k P_j + \frac{2n(k-1)}{k} \sum_{j=1}^k T_j + \frac{n(k-1)}{n-1} (\bar{P} - n\bar{T}) \right]$$

en donde:

$$\bar{P} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n P_j \quad \text{y} \quad \bar{T} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n T_j$$

P_j y T_j se refieren, respectivamente, a los promedios de los progenitores y de los 'top-cross'.

La economía de esfuerzo experimental, en este esquema, es tanto mayor cuanto más alto sea el valor de n . Con $n = 20$, por ejemplo, se evalúan en el campo 40 tratamientos, mientras que en el esquema dialélico sería necesaria la evaluación de 105 tratamientos. Esta reducción es posible a expensas de la pérdida de información sobre la contribución de la heterosis específica para el promedio del sintético. Sin embargo, esta contribución tiende a ser baja, conforme a lo demostrado por los autores.

Otra manera de garantizar un buen promedio para la población sintética sería la selección de los progenitores con base en componentes de la heterosis o en la capacidad general de combinación, como lo demostraron Miranda-Filho y Chaves (1991). Tales parámetros se pueden conocer mediante el análisis de datos obtenidos de cruces dialélicos por las metodologías de Gardner y Eberhart (1966) y Griffing (1956). Cuando los progenitores se incluyen en el estudio, se debe preferir la última metodología por ser más informativa.

Para el análisis de una tabla dialélica que contenga progenitores y F_1 's, por la metodología de Gardner y Eberhart (1966), se utiliza este modelo:

$$Y_{ij} = \mu + \frac{1}{2} (v_j + v_j') + \theta(\bar{h} + h_j + h_j' + s_{ij}) + \bar{\epsilon}_{ij}$$

donde:

- Y_{ij} = promedio del progenitor j ($j=j'$) o del cruzamiento entre los progenitores j y j' (ij);
- μ = promedio de los n progenitores;
- v_j y $v_{j'}$ = efecto de los progenitores j y j' , respectivamente;
- h = heterosis media de todos los cruces;
- h_j y $h_{j'}$ = contribución general de los progenitores j y j' , respectivamente, para la heterosis;
- s_{ij} = heterosis específica del cruzamiento ij ;
- θ = valor 0 para los progenitores ($j=j'$) y $\theta =$ valor 1 para cruces (ij);
- ϵ_{ij} = error experimental medio.

El análisis de varianza, hecho según el esquema del Cuadro 1, posibilita conocer la contribución de los efectos del modelo sobre la variación de los datos e inferir sobre los efectos génicos predominantes. Las sumas de cuadrados de las diversas fuentes de variación, así como las estimaciones de los efectos del modelo se pueden obtener por fórmulas apropiadas (Cruz y Regazzi, 1994; Vencovsky y Barriga, 1992; Gardner, 1967).

Cuadro 1. Modelo de análisis de varianza de la tabla dialélica con progenitores y F_1 's, utilizando el modelo de Gardner y Eberhart (1966).

Fuente de variación	Grados de libertad
Tratamiento	$[n(n + 1)/2] - 1$
Progenitores	$n - 1$
Heterosis	$n(n - 1)/2$
Heterosis media	1
Heterosis de los progenitores	$n - 1$
Heterosis específica	$n(n - 3)/3$
Residuo medio	f^a

a. Obtenido del análisis de varianza del experimento.

Cuando no se dispone de estudios a partir de cruces dialélicos, la selección de los progenitores con base en sus propios atributos representa la mejor opción para garantizar un sintético con promedio adecuado, principalmente cuando el grado de heterosis entre las poblaciones es bajo. La frecuencia inicial de un alelo favorable en una población sintética corresponde a la proporción de progenitores portadores de este alelo. Esto refuerza la recomendación de evitar el uso de progenitores no adaptados, como se destacó anteriormente.

Predicción de promedios de cruzamientos entre sintéticos o compuestos

En el caso de la formación de un par de sintéticos para la posterior selección recurrente recíproca, el promedio de cada población per se tiene menos importancia. En este caso, todo el enfoque debe buscar que las poblaciones posean alta heterosis cuando se crucen, y presenten valores elevados de las varianzas aditivas interpopulacionales o recíprocas. Además, debe ser prioritario el uso de patrones heteróticos definidos, al igual que las características facilitadoras de la fecundación cruzada y la producción de semillas.

Vencovsky y Barriga (1992) presentan las fórmulas para la predicción del promedio de un híbrido proveniente de un cruzamiento entre dos sintéticos o compuestos, utilizando los promedios de los híbridos biparentales entre los progenitores de las poblaciones en cuestión. Considerando un híbrido entre dos sintéticos A y B, formados a partir de k_1 y k_2 progenitores respectivamente, en la misma proporción, el promedio previsto del cruzamiento será:

$$H_{(A \times B)} = \frac{1}{k_1 \cdot k_2} (\sum_{ij} C_{ij})$$

En la fórmula, C_y corresponde a cada uno de los cruzamientos biparentales posibles entre los progenitores de los dos sintéticos. Obsérvese que los promedios de las poblaciones parentales per se no influyen en el promedio del híbrido entre sintéticos y no son indispensables en el proceso de estimación. Cuando se definen a priori grupos heteróticos para las líneas parentales, solamente es necesario que se disponga de los híbridos entre grupos para la predicción del promedio de los cruzamientos entre sintéticos contrastantes. De forma similar a la selección de sintéticos basada en el promedio previsto de los mismos, cuando el objetivo es practicar la selección interpoblacional o recíproca, se puede, a partir de los promedios de los posibles híbridos entre sintéticos, seleccionar aquellos con mayor potencial para producir buenos híbridos. Miranda-Filho y Geraldi (1984) presentan la metodología del análisis de dialélicos intergrupos a partir de la adaptación del modelo de Gardner y Eberhart (1966).

Divergencia genética

La variabilidad genética de una población sintética es función directa del número de líneas progenitoras y de la divergencia genética entre ellas. Esta variabilidad aparece por la formación de heterocigotos y la posterior segregación alélica durante el proceso de síntesis de la población. Así, la variabilidad es tanto más amplia cuanto mayor sea la diferencia de frecuencias alélicas, en cada locus, en los progenitores. Cuando éstos son líneas puras, los alelos están fijados (frecuencias 0 ó 1 en cada locus) y, por lo tanto, se deben buscar progenitores divergentes en cuanto a los alelos que cargan en los loci que determinan los caracteres que se buscan.

El aumento de la variabilidad con el incremento del número de progenitores no ocurre de forma lineal, de modo que por encima de ciertos límites, poco se gana en variabilidad. Esto porque, aun en la presencia de alelos múltiples, el uso de un gran número de progenitores aumenta la probabilidad de que algunos de ellos carguen alelos idénticos en sus loci. Por otro lado, el uso de pocas líneas progenitoras puede disminuir las posibilidades de combinaciones alélicas en la población. La elección del número de progenitores debe, por lo tanto, satisfacer la necesidad de crear alta variabilidad genética, sin comprometer el promedio de la población base. Este balance depende del plazo establecido para el programa, conforme a lo destacado anteriormente. Todavía se debe resaltar que cuanto más alto es el número de progenitores, mayor es el número de generaciones de recombinación necesarias para permitir la combinación de genes provenientes de todos los progenitores en una misma planta (Fehr, 1987).

Varias son las formas conocidas para medir la divergencia genética entre poblaciones. Cuando se dispone de resultados obtenidos de cruzamientos dialélicos, los estudios de los componentes de heterosis o de la capacidad de combinación aportan informaciones importantes en cuanto a la divergencia de los progenitores usados en el estudio. Esto ocurre porque la heterosis se constituye en la manifestación de la heterocigosis a nivel fenotípico, y es, por lo tanto, una medida de esta heterocigosis. Por el modelo de Gardner y Eberhart (1966), comentado anteriormente, el parámetro heterosis de variedades (h_j) aporta una medida de la divergencia de cada progenitor en relación con el promedio de los demás. El parámetro heterosis específica (s_{jy}) mide la divergencia entre los progenitores j y j' , específicamente.

La selección de progenitores por el promedio previsto de los sintéticos posibles contempla indirectamente aquellos más divergentes genéticamente, toda vez que la heterosis media de los cruzamientos está contenida en la fórmula de predicción. Esto, una vez más, viene a resaltar la importancia de los cruzamientos dialélicos (o en 'top-cross') como herramientas muy útiles en estudios relacionados con la selección de progenitores para cruzamientos, en general, y para la formación de poblaciones base para selección recurrente, en particular.

Cuando no se dispone de datos originados en cruzamientos dialélicos, la divergencia genética entre las líneas parentales se puede medir usando marcadores moleculares, bioquímicos, morfológicos o agronómicos. Cuando se dispone de datos de este tipo, la divergencia genética se puede estimar a partir de medidas de similitud (o disimilitud) entre progenitores.

En la mayoría de las situaciones prácticas, se conocen datos cuantitativos de uno o más caracteres de las líneas progenitoras, obtenidos de experimentos de campo o, simplemente, de observaciones colectadas sin un esquema experimental específico. Las medidas de disimilitud más empleadas, en esta situación, son la Distancia Euclidiana Media y la Distancia Generalizada de Mahalanobis. Para el empleo de esta última, es necesario que los datos sean originarios de experimentos con repeticiones. Cruz y Regazzi (1994) muestran detalles sobre el cálculo de estas estadísticas, con ejemplos numéricos, además de otras metodologías de determinación de la divergencia genética entre poblaciones.

La divergencia genética entre las líneas progenitoras se puede inferir indirectamente por el origen de las mismas. Progenitores con origen

distinto en cuanto al germoplasma básico, probablemente presentarán mayor divergencia genética entre sí que aquellos con origen común.

Además de propiciar promedios adecuados y alta variabilidad genética en la población sintética, para cada carácter en particular, la selección de progenitores debe contemplar la complementariedad de diferentes caracteres de importancia agronómica. De esta forma se podrían seleccionar determinados progenitores por poseer características particularmente importantes, como resistencia a enfermedades, porte, ciclo, etc.

Consideraciones Finales

En resumen, los criterios generales para la selección de progenitores en la formación de una población base para la selección recurrente intrapoblacional pueden ser:

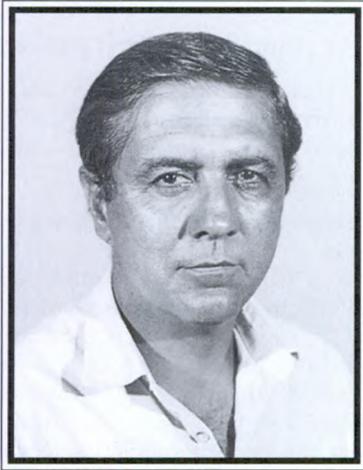
1. Determinación precisa del tipo de cultivar que se va a utilizar y del ideotipo deseado, lo cual exige un profundo conocimiento de la especie en cuestión y de las condiciones ambientales, tecnológicas y socioeconómicas de la región a que se destina el cultivar.
2. Selección de progenitores cuya adaptación a la región sea la más alta, en cuanto sea posible, y que tengan atributos favorables para los caracteres más importantes.
3. Selección de progenitores con alta divergencia genética para los caracteres que se pretende seleccionar en la población sintética, y con baja divergencia genética para los caracteres que se desean conservar en la población.
4. Selección de progenitores que se complementen en características importantes para la formación del ideotipo establecido.

Para la selección recurrente interpoblacional o recíproca, además de considerar las características de cada población en particular, se debe dar prioridad a la divergencia genética entre las poblaciones base formadas, para garantizar un buen desempeño del híbrido interpoblacional entre ellas y, consecuentemente, entre las líneas extraídas de estas poblaciones.

Referencias

- Cardoso, A. A. 1976. Variação entre compostos e sua utilização no melhoramento do milho. Tesis, Doct. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/Universidade de São Paulo (ESALQ/USP), Piracicaba, Brasil. 48 p.
- Cockerham, C. C. y Weir, B. S. 1984. Covariances of relatives stemming from a population undergoing mixed self and random mating. *Biometrics* 40:157-164.
- Comstock, R. E.; Robinson, H. F.; y Harvey, P. H. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.* 41:360-367.
- Cruz, C. D. y Regazzi, A. J. 1994. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Universidade Federal de Viçosa (UFV), Imprensa Universitária, Viçosa, Brasil. 390 p.
- Chaves, L. J. y Miranda-Filho, J. B. 1993. Predicting variety composite means without diallel crossing. En: 17th International Congress of Genetics, Birmingham, Inglaterra. p. 227.
- Eberhart, S. A.; Harrison, M. N.; y Ogada, F. 1967. A comprehensive breeding system. *Der Zucht* 37:169-174.
- Fehr, W. R. 1987. Principles of cultivar development. Vol. 1. Macmillan Publishing, Nueva York. 536 p.
- Gardner, C. O. 1967. Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis. *Fitotec. Latinoam.* 4:1-12.
- _____ y Eberhart, S. A. 1966. Analysis and interpretation of the cross diallel and related populations. *Biometrics* 22:439-452.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Austr. J. Biol. Sci.* 9:463-493.
- Hallauer, A. R. y Miranda-Filho, J. B. 1988. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State Univ. Press, Ames, E.U. 468 p.
- MacKey, J. 1976. Genetic and evolutionary principles of heterosis. En: Janossy, A. y Lupton, F. G. H. Heterosis in plant breeding. Eucarpia, Wageningen, Holanda.
- Miranda-Filho, J. B. y Geraldi, I. O. 1984. An adapted model for the analysis of partial diallel crosses. *Rev. Bras. Genet.* 7(4):677-688.
- _____ y Chaves, L. J. 1991. Procedures for selecting composites based on prediction methods. *Theor. Appl. Genet.* 81:265-271.
- Morais, O. P. 1995. Tamanho efetivo populacional. En: I Taller Internacional sobre Seleção Recorrente em Arroz. Centro Nacional de Pesquisa em Arroz e Feijão/ Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária y Centro Internacional de Agricultura Tropical (CNPAP/ EMBRAPA y CIAT-CIRAD/CA-INGER), Goiânia, Brasil. p. 31-58.
- Paterniani, E. y Miranda-Filho, J. B. 1987. Melhoramento de populações. En: Paterniani, E. y Viegas, G. P. (eds.). Melhoramento e produção do milho. Fundação Cargill, Campinas, Brasil. p. 217-274.
- Pereira, M. B. 1990. Comparação de métodos de seleção em populações parcialmente autógamas. Tesis, Doct. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/Universidade de São Paulo (ESALQ/USP), Piracicaba, Brasil. 146 p.
- Vencovsky, R. 1987. Herança quantitativa. En: Paterniani, E. y Viegas, G. P. (eds.). Melhoramento e produção de milho. Fundação Cargill, Campinas, Brasil. p. 137-214.
- _____ y Miranda-Filho, J. B. 1972. Determinação do número de possíveis compostos e pares de compostos. *Rel. Cient. Inst. Genet.* 6:120-123.
- _____ y Barriga, P. 1992. Genética biométrica no fitomelhoramento. Ribeirão Preto, Brasil. 496 p.

Tamaño Efectivo de la Población



Orlando P. de Moraes

Orlando P. de Moraes

Investigador del Centro Nacional de
Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP) de
la Empresa Brasileira de Pesquisa
Agropecuária (EMBRAPA), Caixa
Postal 179, 74001-970 Goiânia,
Goiás, Brasil

Contenido

Introducción

Muestreo y Frecuencia Génica

Nivel de Endogamia como Función del Tamaño de la Población

Estimación del Tamaño Efectivo

Tamaños Efectivos Adecuados

Patrones de Tamaños Efectivos para Comparar Métodos de
Mejoramiento

Selección del Número de Plantas por Familia y Tamaño Efectivo

Referencias

Introducción

La selección recurrente es un proceso dinámico y continuo de incremento en las frecuencias de los genes favorables de una población bajo mejoramiento. El límite teórico está representado por la fijación de los alelos favorables, lo cual difícilmente se obtiene en la práctica (Paterniani y Miranda Filho, 1987). En este método de selección se utiliza una muestra identificada como de mayor valor genético que la media de la respectiva población, en relación con los objetivos buscados, para reproducir y formar la población mejorada, base para el nuevo ciclo.

La escogencia de los reproductores de la nueva población (mejorada) es la fase más crítica de todo el proceso. En esta etapa, el fitomejorador no solamente debe seleccionar los mejores individuos, teniendo en cuenta los objetivos del programa, sino que también debe evitar la pérdida de genes que contribuyen positivamente para un mejor comportamiento general de la población.

Para la selección de una determinada característica, monogénica u oligogénica, se debe utilizar una muestra de población cuyo tamaño efectivo no sólo sea lo suficientemente grande para garantizar el progreso en la dirección que se desea, sino también para asegurar la presencia de alelos favorables para todas las demás características de interés. Tales alelos deben estar en sus frecuencias originales o próximos a ellas.

El proceso de muestreo siempre ocasiona una cierta oscilación de la frecuencia génica, y el fitomejorador puede hasta perder alelos favorables o también fijarlos, en su ansiedad por aumentar sus frecuencias. Se dice que un alelo está fijado cuando sus otras formas alelomórficas han sido eliminadas de la población y, por lo

tanto, cuando su frecuencia es igual a la unidad ($p = 1.0$).

La probabilidad de fijación de un alelo favorable sin dominancia, representada por $U(p)$, se puede estimar desde que se conozca su coeficiente selectivo (s) y su frecuencia (p_0) en la población, mediante la fórmula original de Crow y Kimura (1970):

$$U(p) = (1 - e^{-N_e s p_0}) / (1 - e^{-N_e s})$$

En esta fórmula, e es la base de los logaritmos neperianos ($e = 2.7183$) y N_e es el tamaño efectivo de la población.

El Cuadro 1 presenta la probabilidad de fijación para un alelo favorable, con esas características y con $s = 0.3$, en cuatro poblaciones de diferentes tamaños efectivos (10, 30, 50 y 70) y con tres frecuencias génicas iniciales (0.50, 0.10 y 0.01). Se observa que la probabilidad de fijación del alelo es altamente dependiente del tamaño de la población seleccionada y de su frecuencia inicial. Por ejemplo, para $p_0 = 0.50$ (o sea, 50%) y tamaño efectivo igual a 50, que es lo que normalmente se utiliza en programas de mejoramiento, la probabilidad de pérdida del alelo es inferior a un 0.1%. En cambio, si $p_0 = 0.01$ (o sea, 1%), la utilización de $N_e = 50$ asegura solamente un 13.93% de oportunidad de fijación del alelo, lo cual significa una probabilidad de pérdida mucho mayor (86.1%).

Cuadro 1. Probabilidad de fijación de un alelo favorable con coeficiente selectivo $s = 0.3$, en función de tres frecuencias iniciales (p_0) y cuatro tamaños efectivos de población (N_e).

Tamaño efectivo (N_e)	Probabilidad (%) según frecuencia inicial:		
	$p_0 = 0.50$	$p_0 = 0.10$	$p_0 = 0.01$
10	81.76	27.28	3.11
30	98.90	59.36	8.61
50	99.94	77.69	13.93
70	99.99	87.75	18.94

Para $p_0 = 0.01$ sería necesario utilizar un $N_e = 1000$ para garantizar alrededor de un 95% de probabilidad de fijación. Sin embargo, si $p_0 = 0.10$, un valor de $N_e = 100$ garantizaría igual oportunidad de retención del alelo en la población bajo mejoramiento.

Vencovsky (1987) menciona que el tamaño de la muestra seleccionada depende de la estrategia del fitomejorador. El valor de N_e se debe mantener elevado si el objetivo del programa de selección recurrente es a largo plazo. De esta manera, además de seleccionar, se busca evitar la pérdida aleatoria de alelos favorables.

El tamaño efectivo (N_e) no siempre corresponde al número físico de plantas o progenies seleccionadas para reproducir la generación siguiente. Según muestran Fehr (1987) y Hallauer y Miranda Filho (1981), N_e es una medida relativa, dependiente del nivel de endogamia de los progenitores que se inter cruzan y del número de gametos con que cada sexo contribuye para la próxima generación. Una de las más importantes características de cualquier fitomejorador involucrado en proyectos de selección recurrente debe ser su capacidad para estimar el tamaño efectivo de cada población bajo selección.

En este capítulo se buscará presentar procedimientos sencillos y directos de estimación del tamaño efectivo de la población, para cualquier categoría de unidad de recombinación. Pero antes de eso, se discutirán algunos aspectos relacionados con: 1) efectos del muestreo sobre la variación de la frecuencia génica y su relación con el tamaño de la muestra; 2) nivel de endogamia como función del tamaño de la población; y 3) estimación del tamaño efectivo, mediante el conocimiento del incremento en la endogamia de la población que

resulta del número de unidades de evaluación seleccionadas y utilizadas para reproducir la próxima generación.

Muestreo y Frecuencia Génica

Cada vez que se muestrea una población, sacando una subpoblación, difícilmente la frecuencia génica de la muestra coincide con la de la población original. Cuanto menor sea el tamaño de la muestra, mayor será la probabilidad de observar diferencias mayores entre las frecuencias génicas de la muestra y de la población original, aunque lo esperado es que estas dos frecuencias coincidan.

Para entender mejor este proceso dispersivo, supongamos que se retiren varias muestras de tamaño finito N de una población de tamaño infinito N_0 , con frecuencia génica p_0 , para un alelo A. Supongamos aún que esta población es estable, está en equilibrio de Hardy-Weinberg, y no está sometida a selección, mutación ni migración. Cuando se considera una muestra cualquiera, la frecuencia del alelo A puede variar de 1.0 a 0 (ambas muy poco probables) pasando por el valor esperado p_0 (más probable).

Considerando las dos formas alélicas A y a, las frecuencias génicas (p_i) de las muestras, cada una con $2N$ alelos, siguen la distribución binomial. Por ello, la frecuencia de A o de a es $[p_0(A) + q_0(a)]^{2N}$, que tiene la media p_0 y la varianza $p_0 q_0 (1/2N)$, como es bien conocido. O sea:

$$E(p_i) = p_0 \quad \text{y} \quad \sigma_{p_i}^2 = p_0 q_0 (1/2N).$$

Si $\Delta p = p_1 - p_0$ se tendrá:

$$\sigma_{\Delta p}^2 = \sigma_{p_1}^2 + \sigma_{p_0}^2 - 2\sigma_{p_1 p_0}$$

Siendo p_0 una constante (parámetro poblacional), resulta

$$\sigma_{p_0}^2 = 0 \quad \text{y} \quad \sigma_{p_1, p_0} = 0$$

Consecuentemente:

$$\sigma_{\Delta p}^2 = \sigma_{p_1}^2 = p_0 q_0 (1/2N) \quad (1)$$

Por eso, Falconer (1987) afirma que la varianza de Δp representa la magnitud del cambio en la frecuencia génica resultante del proceso dispersivo y expresa la varianza de la frecuencia génica que sería encontrada entre las varias muestras. Su efecto es una dispersión de las frecuencias génicas entre las muestras.

La Ecuación 1 muestra que la dispersión esperada entre las frecuencias génicas de las varias muestras depende de la frecuencia génica inicial de la población (p_0 y q_0) y del tamaño de la muestra (N). Para un determinado tamaño de muestra, la dispersión es mayor para genes con frecuencias intermedias (valor máximo de $p_0 q_0$).

La Figura 1 presenta la dispersión esperada de las frecuencias génicas para tres tamaños de muestra (5, 10 y 50), considerando $p_0 = 0.5$. Se observa que las probabilidades de obtener muestras con $p < 0.35$, por ejemplo, deben colocarse alrededor de 16%, 3% y 0.5%, respectivamente. Sin embargo, la probabilidad de fijación de alelos, en el primer ciclo de muestreo, es prácticamente nula para los tres casos estudiados. Para $N = 5$ y $p_0 = 0.5$, la probabilidad de fijación de cualquiera de los alelos es:

$$C_{10}^0 p_0^0 q_0^{10} = C_{10}^{10} p_0^{10} q_0^0 = (0.5)^{10} = 9.76 \times 10^{-4}$$

Para valores extremos de p_0 , la situación se altera completamente, son altas las probabilidades de pérdida y de fijación de alelos (Cuadro 2).

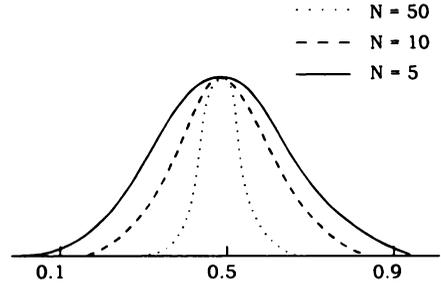


Figura 1. Dispersión de las frecuencias génicas para tres tamaños de muestras en una población con $p_0 = 0.5$.

Para alelos de frecuencia muy baja, la probabilidad de pérdida es alta, aún con los tamaños efectivos de población que normalmente se recomiendan en los programas de selección. Cuando p_0 es del orden de 0.01, se deben utilizar tamaños de muestra superiores a 230 individuos, para que la probabilidad de perder el alelo sea inferior a 1%, puesto que:

$$C_{2N}^0 p_0^0 q_0^{2N} = (1 - 0.01)^{2N} = 0.01$$

Empleando logaritmos, se tiene que:

$$N = \log 0.01 / 2 \log 0.99$$

$$N = 229.11$$

O sea, alrededor de 230 individuos.

Cuadro 2. Probabilidad de pérdida del alelo favorable ($p_1 = 0$) o de fijación del alelo desfavorable ($q_1 = 1$), considerando tres tamaños de muestra y tres frecuencias génicas iniciales.

Tamaño de muestra (N_e)	Probabilidad según frecuencia génica inicial:		
	$p_0 = 0.50$	$p_0 = 0.10$	$p_0 = 0.01$
50	7.89×10^{-31}	2.66×10^{-3}	0.366
10	9.54×10^{-7}	0.122	0.818
5	9.76×10^{-4}	0.349	0.904

Nivel de Endogamia como Función del Tamaño de la Población

En la sección anterior se observó que cuanto menor sea el tamaño de una muestra de la población, mayor es la probabilidad de que su frecuencia génica presente diferencias mayores en relación con la frecuencia observada en la población original. A medida que las muestras disminuyen de tamaño, se incrementan las diferencias entre ellas. Si las muestras se mantienen siempre en tamaños pequeños, dejando que el cruzamiento ocurra solamente dentro de ellas, se observa que las disimilitudes entre los individuos dentro de los grupos o muestras se reducen en cuanto se amplía la variación genética intergrupos.

En una población de individuos bisexuales, todo individuo tiene 2^t ancestros, considerando t generaciones transcurridas (dos padres, cuatro abuelos, ocho bisabuelos, etc.). Cualquier par de individuos debe, por lo tanto, estar relacionado con uno o más ancestros comunes en un pasado más o menos distante y, cuanto menor haya sido el tamaño de la población en generaciones anteriores, menos distantes estarán esos ancestros comunes. Por lo tanto, cuanto menor sea el tamaño de la población, mayor será el grado de parentesco medio observado dentro de ella y mayor será el cruzamiento entre individuos relacionados por ascendencia, o sea, que mayor será la endogamia (Falconer, 1987).

Se conoce como coeficiente de endogamia de un individuo la probabilidad de que dos alelos, tomados al azar de cualquiera de sus loci génicos, sean idénticos por ascendencia. Si se considera una población de un cruzamiento al azar

(incluyendo la autofecundación), el coeficiente de endogamia de un individuo corresponde al grado de parentesco medio de la población de donde se originó; en otras palabras, corresponde a la probabilidad de que dos gametos tomados al azar de la población paterna tuvieran alelos idénticos por ascendencia. Como se observa arriba, ese coeficiente de parentesco medio es función del tamaño de la población.

Para relacionar el coeficiente de endogamia con el tamaño de la población y, en consecuencia, con el proceso de dispersión de la frecuencia génica, se necesita definir una población ideal considerada como base o de referencia. Esta debe ser una gran población diploide, de cruzamiento al azar, no endogámica, y sin que esté sometida a procesos que alteren la frecuencia génica (mutación, migración, selección y oscilación genética). Se considera, ahora, que gametos originarios de una muestra aleatoria de N individuos de la población base se unan para formar una nueva población de tamaño finito. Esa muestra de gametos paternos tiene, para cada locus, $2N$ diferentes categorías de alelos que no son idénticos por ascendencia, pues por definición la población ideal tiene coeficiente de parentesco medio igual a cero. Se observa que el número de gametos en consideración es un múltiplo de $2N$, toda vez que cada individuo puede producir un sinnúmero de gametos.

A partir de estos supuestos se puede estimar el coeficiente de endogamia de la población resultante. Cada gameto tiene una probabilidad de $1/2N$ de unirse con otros del mismo tipo, y de $1 - (1/2N)$ de unirse con otros gametos de origen distinto. En el primer caso, el coeficiente de endogamia sería igual a la unidad, y en el segundo no ocurriría endogamia. Luego, el coeficiente medio de

endogamia de la población resultante será:

$$F_1 = (1/2N) \times 1 + [1 - (1/2N)] \times 0$$

$$F_1 = 1/2N \quad (2)$$

Comparando las Ecuaciones 1 y 2, se observa que la varianza de la frecuencia alélica entre las muestras de una población es proporcional al coeficiente de endogamia que se observa dentro de cada subpoblación resultante de los muestreos. Por lo tanto:

$$\sigma_p^2 = p_o q_o F \quad (3)$$

Así, cuanto menor sea la muestra, mayor es la oportunidad de cruzamiento entre parientes dentro de la subpoblación derivada, mayor el coeficiente de endogamia generado y, en consecuencia, mayor la dispersión génica entre las subpoblaciones, lo que aumenta la probabilidad de pérdida de alelos favorables por derivación u oscilación genética. Esa probabilidad de pérdida de alelos favorables aumenta progresivamente con los sucesivos muestreos de la población.

Supongamos que siempre se utilice el mismo número de progenitores para generar la población siguiente. Para estimar el coeficiente de endogamia de la segunda generación (F_2), con la probabilidad F_1 se considera que los gametos de la población P_1 (primera generación) son idénticos por ascendencia y generan descendientes con $F_2 = 1$; con probabilidad $1 - F_1$, los gametos son independientes, y dan como resultado una $F_2 = 1/2N$, como se observó anteriormente. Por consiguiente,

$$F_2 = F_1 \times 1 + (1 - F_1) \frac{1}{2N}$$

La reorganización de esta expresión produce:

$$F_2 = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N})F_1 \quad (4)$$

$$F_2 = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N}) \frac{1}{2N} \quad (5)$$

Por analogía con la Ecuación 4, para la generación 3 se tiene:

$$F_3 = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N})F_2$$

Recurriendo a la Ecuación 4, esta generación se puede expresar así:

$$F_3 = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N}) \left[\frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N}) \frac{1}{2N} \right]$$

O sea:

$$F_3 = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N}) \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N})^2 \frac{1}{2N}$$

Para una generación t cualquiera, se podría llegar a la siguiente expresión:

$$F_t = \frac{1}{2N} \left[1 + (1 - \frac{1}{2N}) + (1 - \frac{1}{2N})^2 + \dots + (1 - \frac{1}{2N})^{t-1} \right] \quad (6)$$

En la Ecuación 6, lo que se encuentra entre corchetes corresponde a la suma de los términos de una progresión geométrica, en donde:

$$A_1 = 1 \quad \text{[primer término]}$$

$$q = 1 - (1/2N) \quad \text{[razón]}$$

$$n = t \quad \text{[número de términos]}$$

Recurriendo a la expresión de la suma de los términos de una progresión geométrica (limitada),

$$S = a_1(q^n - 1) / (q - 1)$$

se tiene:

$$F_t = \frac{1}{2N} \left\{ 1 \left[(1 - \frac{1}{2N})^t - 1 \right] / \left[(1 - \frac{1}{2N}) - 1 \right] \right\}$$

O sea:

$$F_t = 1 - \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^t \quad (7)$$

Con la Ecuación 7 se puede estimar directamente el coeficiente de endogamia en cualquier generación, cuando se mantiene N constante. Para $N = 50$, se tiene en la décima generación:

$$F_{10} = 1 - \left(1 - \frac{1}{2 \times 50}\right)^{10} = 0.0956$$

Para un alelo con frecuencia p de un 10% en la población original, se tiene:

$$\sigma_{p_{10}}^2 = p_0 q_0 F_{10} = (0.10) \times (0.90) \times (0.0956)$$

$$\sigma_{p_{10}}^2 = 8.604 \times 10^{-3}$$

$$DP(p_{10}) = 0.0927$$

Como se observa, el desvío patrón (DP) de p_{10} tiene una magnitud semejante a la de p_0 . Como el intervalo de la media más —o menos— una desviación estándar contiene alrededor de un 68.2% de las observaciones, se concluye que la probabilidad de perder el alelo en cuestión hasta la décima generación está alrededor de un 16%, puesto que:

$$\frac{1}{2}(100 - 68.2) = 15.9$$

La Ecuación 3, $\sigma_p^2 = p_0 q_0 F$, se debe considerar siempre en las actividades de mejoramiento poblacional. El mejorador necesita buscar individuos de mejor valor genético, pero que estén poco relacionados genéticamente entre sí, para no restringir su base genética. La diversidad entre las unidades de recombinación debe constituir una preocupación constante del mejorador en los sucesivos ciclos de selección.

Si se seleccionan individuos emparentados, se aumenta la endogamia de la población mejorada ampliando las oportunidades de pérdida de alelos favorables, y restringiendo la variabilidad genética de la población en uso.

Loci ocupados por alelos idénticos por ascendencia no son efectivos como fuente de nueva variabilidad durante el proceso de recombinación génica ('crossing-over'); esa menor variabilidad reduce las ganancias debidas a la selección. El desafío de quien desarrolla la selección recurrente es aumentar, en el transcurrir del proceso selectivo, la frecuencia de loci ocupados por alelos favorables pero independientes, o sea, que tales alelos no se hayan originado en la duplicación de un mismo alelo en generaciones anteriores.

Estimación del Tamaño Efectivo

Para proceder a la selección en una población se necesita, naturalmente, evaluar sus individuos en relación con las características objeto del mejoramiento. Esa evaluación se puede basar en el desempeño de sus individuos o de sus progenies, las cuales se pueden originar de diversas formas. De cualquier manera, lo que se busca en todos los casos es estimar el valor genético de los individuos seleccionados, teniendo en mente las características de interés.

Hecha la evaluación, una de las más importantes cuestiones con que se enfrenta el fitomejorador es la decisión sobre cuáles individuos escoger para obtener la mayor ganancia posible, pero sin reducir el potencial de la población mejorada para la continuidad del programa de mejoramiento. Para una misma cantidad de individuos evaluados, cuanto menor sea el grupo

seleccionado, mayor será el diferencial de selección y, consecuentemente, mayor será la respuesta obtenida a la selección en el ciclo respectivo.

Como se observó en párrafos anteriores, reduciendo el tamaño del grupo seleccionado se aumentan en forma progresiva las oportunidades de pérdida de alelos favorables, por la oscilación genética y la endogamia media de la población mejorada. En el próximo ciclo esa población se presentará con menos variabilidad genética y, consecuentemente, con menor potencialidad para la continuidad del programa de selección.

Para una determinada cantidad de unidades de evaluación utilizadas, la intensidad de la selección depende básicamente de la constitución genética de las correspondientes unidades de recombinación. Ejemplo: si las unidades de recombinación son familias de hermanos completos, se observa fácilmente que presentan un conjunto génico, proveniente de los dos progenitores, mayor que el de cada uno de esos progenitores o de cualquiera de sus progenies obtenidas por autofecundación. En este caso, cuando se utilizan familias de hermanos completos, se puede utilizar una intensidad de selección más fuerte que cuando se usan familias S_1 o $S_{0,m}$, para cualquier valor de m . Se comprende, por lo tanto, que en mejoramiento el potencial de una población para seguir sirviendo como base para los sucesivos ciclos de selección depende del número de unidades de recombinación utilizadas para reproducirla, como también del contenido génico de las mismas.

Para entender el significado de tamaño efectivo (como se mencionó anteriormente, ésta es una medida relativa), considere la siguiente situación: sean dos o más muestras poblacionales de tamaños físicos distintos, o sea, con diferente número

de individuos. Ellas tendrán el mismo tamaño efectivo en caso de que produzcan el mismo incremento de endogamia cuando se someten individualmente al cruzamiento al azar, de manera similar a la población ideal.

Como en la población ideal, los individuos de las muestras se deben considerar de origen independiente, o sea, sin ningún grado de parentesco entre ellas. En este estudio, individuo corresponde a la unidad de recombinación, la cual puede ser el individuo propiamente dicho en el caso de la selección masal, o los diferentes tipos de familias si la selección estuviera basada en este tipo de unidad de evaluación. Así, el punto de referencia en la definición del tamaño efectivo (medida relativa) es la población ideal (hipotética), a pesar de que en esa población jamás se observarían individuos endogámicos.

Para definir el tamaño efectivo de una población real (o de una muestra seleccionada), es suficiente conocer el número físico de individuos (o de unidades seleccionadas), su coeficiente de endogamia y su constitución genética, o sea, saber si se trata de individuos propiamente dichos o de familias.

Cuando se practica la selección masal de plantas fértiles de arroz, por ejemplo, normalmente se utilizan en la recombinación las familias S_1 derivadas. Eso no tiene ningún efecto sobre el tamaño efectivo de la población mejorada, pues las familias S_1 poseen los mismos alelos de la planta S_0 original. El grado de parentesco de una familia S_1 con ella misma es idéntico al de la planta S_0 con ella (planta) misma. Para efectos de generación de variabilidad en la población mejorada, la utilización de la familia S_1 como progenitor en lugar de la planta S_0 , es hasta ventajosa, pues existe más oportunidad de recombinación

'interna', con el proceso de autofecundación de la planta original.

Conocidas las características mencionadas de la población real, para estimar su tamaño efectivo se debe:

- Calcular el coeficiente de endogamia de su descendencia, si se cruzara completamente al azar. En mejoramiento, cada unidad de recombinación se debe considerar como un progenitor, individualmente. Se supone que los progenitores no están emparentados entre sí.
- Calcular el tamaño N_e de la muestra de la población ideal, cuya descendencia tendría una endogamia semejante a la estimada para la población real. Ese N_e es el tamaño efectivo de la población real (o muestra seleccionada) de tamaño N conocido.

En la Figura 2 está esquematizado un posible proceso de recombinación. Sea la muestra seleccionada de tamaño N , donde cada individuo en

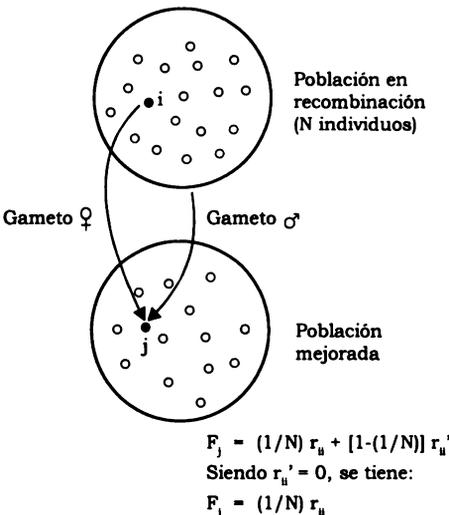


Figura 2. Esquema ilustrativo del cálculo de F_j en el proceso de recombinación, en un programa de selección recurrente.

recombinación puede, inclusive, estar representando una familia. Considere un individuo j de la población mejorada (recombinada) que tiene como progenitor materno la unidad i . Con una probabilidad $1/N$, el gameto masculino pudo venir del propio i , y con probabilidad $1-(1/N)$ vino de otro progenitor que se considera no relacionado genéticamente con i . En el primer caso, el coeficiente de endogamia resultante corresponde al parentesco de i con él mismo (r_{ii}), y, en el segundo caso, no ocurre endogamia, pues los progenitores no estarían emparentados entre sí. En ese caso, el coeficiente de endogamia medio de la población mejorada sería:

$$F_j = F = (1/N) r_{ii}$$

En la población real, el mismo F sería como se presentó anteriormente en la Ecuación 2:

$$F = 1/2 N_e$$

Se tiene, por consiguiente:

$$1/2 N_e = (1/N) r_{ii}, \quad \text{o sea:}$$

$$N_e = N / 2r_{ii} \quad (8)$$

Esta es una fórmula básica, que se puede utilizar en cualquier caso de organismos bisexuales, cuando la autofecundación es también una posibilidad que se debe considerar.

En el caso de poblaciones de arroz, en que se usa la androesterilidad, a primera vista es posible imaginar que no existe autofecundación, en la fase de recombinación. Sin embargo, es necesario recordar que la planta androestéril puede también ser polinizada por sus cohermanas, originadas por autofecundación. Se sabe que la endogamia resultante del cruzamiento entre dos plantas $S_{n:m}$ y $S_{n:m'}$ es idéntica a la que se observa en la autofecundación del progenitor común $S_{n:n}$.

En el Cuadro 3 se observan los valores de los coeficientes de parentesco entre los individuos dentro de cada una de las tres categorías de familias más utilizadas en mejoramiento de plantas. Se observa que, considerando los progenitores originados en la misma generación de endogamia, los hermanos de autofecundación están siempre dos veces más relacionados entre sí que los hermanos completos, y cuatro veces más que los medio hermanos.

Utilizando la Ecuación 8 y el Cuadro 3, el cálculo del tamaño efectivo para cada categoría de familia se vuelve directo. Ejemplos:

- a. Si se tienen N plantas S_0 ($S_{0,0}$), familias S_1 (o $S_{0,1}$) o, generalizando, $S_{0,m}$ como unidades de recombinación, el tamaño efectivo de la población mejorada será:

$$N_e = N / 2(1/2) = N$$

Se observa que, utilizando los coeficientes de parentesco correspondientes (Cuadro 3), los

tamaños efectivos para familias de hermanos completos y de medio hermanos, con progenitores comunes en S_0 , serían $2N$ y $4N$, respectivamente.

- b. Si la población base se encuentra en la segunda generación de autofecundación, por ejemplo, para plantas $S_{2,2}$ o familias $S_{2,m}$, $m > 2$, se tendría el siguiente tamaño efectivo:

$$N_e = N / 2(7/8) = (4/7) N$$

Para familias de hermanos completos y de medio hermanos, cuyos progenitores comunes son $S_{2,2}$, los tamaños efectivos correspondientes serían $(8/7)N$ y $(16/7)N$, respectivamente.

- c. Para progenies o familias originarias de progenitores totalmente homocigóticos ($F = 1$), los tamaños efectivos serían $(1/2)N$, N y $2N$, respectivamente, para familias de autofecundación (la propia línea pura), familias de hermanos completos y familias de medio hermanos.

Cuadro 3. Coeficientes de parentesco de una familia con ella misma (o entre individuos dentro de una misma familia), considerando familias generadas por autofecundación de una planta, familias de hermanos completos y familias de medio hermanos. Los progenitores originales se encuentran en una generación 'n' de endogamia y las familias son de tamaño infinito.

Generación de los progenitores (n)	Coeficientes según categoría de familias		
	Autofecundación ($S_{n,m}$) ^a	Hermanos completos	Medio hermanos
0	1/2	1/4	1/8
1	3/4	3/8	3/16
2	7/8	7/16	7/32
3	15/16	15/32	15/64
4	31/32	31/64	31/128
5	63/64	63/128	63/256
6	127/128	127/256	127/512
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
∞	1	1/2	1/4
Fórmula general ^b	$(1/2)(1+F_n)$	$(1/4)(1+F_n)$	$(1/8)(1+F_n)$

a. Para $n < m$. En el caso de $n = m$, se tiene el coeficiente de parentesco de una planta con ella misma en la generación 'n'.
 b. F_n es el coeficiente de endogamia del progenitor en la generación 'n'.

Recomponiendo la Ecuación 8, se obtiene la Ecuación 9 que presenta directamente el número de unidades de evaluación que se deben seleccionar para atender determinado tamaño efectivo.

$$N = 2 N_e r_{ii} \quad (9)$$

Considerando los casos especiales de las tres categorías de familias mencionadas, y utilizando las fórmulas generales de r_{ii} del Cuadro 3, se obtiene:

$$N = N_e (1 + F_n), \text{ para familias } S_{n,m};$$

$$N = N_e (1 + F_n)/2, \text{ para familias de hermanos completos;}$$

$$N = N_e (1 + F_n)/4, \text{ para familias de medio hermanos}$$

La relación de $N_e = N/2$, $N_e = N$ y $N_e = 2N$ para líneas puras, plantas S_0 o familias $S_{0,m}$, y para familias de hermanos completos, originarias de una población no endogámica ($F_{n=0}$),

se comprende fácilmente comparando las constituciones génicas de las mismas. Una línea pura posee solamente la mitad de los alelos presentes en la planta S_0 que la originó, en tanto que la familia de hermanos completos contiene todos los alelos presentes en las dos plantas S_0 progenitoras.

En el Cuadro 4 se relaciona el número de unidades de evaluación que se deben seleccionar en los casos de familias originarias de autofecundación, familias de hermanos completos y familias de medio hermanos, para obtener un tamaño efectivo de 50 o un valor cualquiera de N_e , previamente establecido. Se observa que las cantidades que se deben seleccionar de familias de hermanos completos y de autofecundación corresponden, respectivamente, al doble y al cuádruple de la cantidad de familias de medio hermanos, considerando los progenitores originales en el mismo nivel de endogamia.

Cuadro 4. Número de familias $S_{n,m}$, de hermanos completos y de medio hermanos que se deben seleccionar para garantizar un tamaño efectivo igual a 50 o igual a N_e , considerando los progenitores originales en diversas generaciones de endogamia.

Generación de los progenitores (n)	No.ª de familias para $N_e = 50$			No. de familias para N_e		
	Autofecundación ($S_{n,m}$)	Hermanos completos	Medio hermanos	Autofecundación ($S_{n,m}$)	Hermanos completos	Medio hermanos
0	50	25	13	N_e	$(1/2)N_e$	$(1/4)N_e$
1	75	38	19	$(3/2)N_e$	$(3/4)N_e$	$(3/8)N_e$
2	88	44	22	$(7/4)N_e$	$(7/8)N_e$	$(7/16)N_e$
3	94	47	23	$(15/8)N_e$	$(15/16)N_e$	$(15/32)N_e$
4	97	48	24	$(31/16)N_e$	$(31/32)N_e$	$(31/64)N_e$
5	98	49	25	$(63/32)N_e$	$(63/64)N_e$	$(63/128)N_e$
6	99	50	25	$(127/64)N_e$	$(127/128)N_e$	$(127/256)N_e$
.
.
.
∞	100	50	25	$2N_e$	N_e	$(1/2)N_e$
Fórmula general	-	-	-	$N_e(1+F_n)$	$(N_e/2)(1+F_n)$	$(N_e/4)(1+F_n)$

a. En varios casos, los números estimados fueron aproximados. Ejemplo: para $S_{2,m}$, $N = 87.5 \approx 88$.

Tamaños Efectivos Adecuados

Al iniciar cualquier programa de selección recurrente, se considera fundamental una reflexión sobre los tamaños efectivos que se van a adoptar. Se ha verificado, principalmente en el mejoramiento de maíz, una tendencia generalizada a adoptar tamaños efectivos pequeños, quizás en función de la ansiedad de aumentar la presión de selección, para conseguir mayores ganancias en el ciclo de selección en desarrollo.

De una manera general, se utiliza el criterio de que programas de selección a largo plazo deben utilizar tamaños efectivos (N_e) grandes. Mientras tanto, si el objetivo (no muy distante de la situación actual) se debe alcanzar a corto plazo, se pueden adoptar N_e menores. Robertson (1960), citado por Hallauer y Miranda Filho (1981), dice que la ganancia total esperada y la media vida del programa de selección recurrente son proporcionales al tamaño efectivo de la población.

Si se adoptan tamaños efectivos pequeños se obtienen respuestas más elevadas, en función de la mayor presión de selección; sin embargo, debido a la mayor frecuencia de pérdida de alelos favorables (con menos variabilidad genética en las poblaciones mejoradas), las respuestas en los sucesivos ciclos de selección disminuyen más rápida y progresivamente, y pronto se llega a una situación en que las ganancias de la selección no compensan. Por otro lado, cuando se adoptan N_e de valores elevados, las ganancias iniciales (y las posteriores también) son realmente menores, pero la población mantiene su respuesta a la selección por un período más largo, de tal manera que se obtienen ganancias totales más elevadas. La Figura 3 ejemplifica los dos casos.

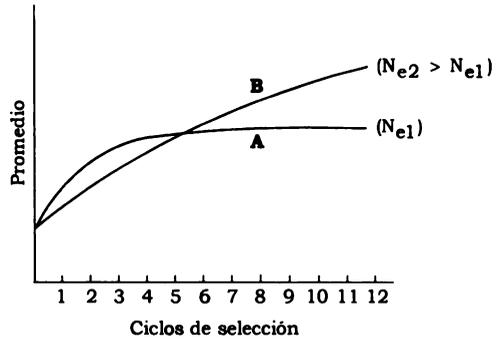


Figura 3. Ganancias hipotéticas debidas a la selección basada en dos tamaños efectivos.

No hay una recomendación definitiva sobre los tamaños efectivos que se deben usar. Basándose en informaciones disponibles, Hallauer y Miranda Filho (1981) sugieren utilizar un mínimo de 20 a 30 progenies en las recombinaciones, aunque prefieren el empleo de una cantidad aún mayor. Como cada categoría de progenie tiene un determinado N_e , es preferible referirse al N_e del grupo seleccionado. El N_e de 20 progenies, por ejemplo, puede variar desde 20 (si se trata de progenies $S_{0:m}$) hasta 80 si fueran medio hermanas que tienen una planta S_0 (considerada no endogámica) como progenitor común. Pereira (1980), considerando un modelo genético aditivo, concluyó que el tamaño efectivo necesario para garantizar éxito en el proceso selectivo depende de la estructura de la población, pero su valor mínimo debe ser, aproximadamente, 40 para poblaciones de base genética amplia y con frecuencia alélica intermedia; 25 para poblaciones mejoradas; y 50 para poblaciones poco mejoradas.

Esos valores de N_e se deben considerar realmente como límites mínimos. El valor de N_e se calcula en función solamente del nuevo incremento de la endogamia (ΔF) que aparecería si el grupo se cruzara completamente al azar. No se

considera el grado de parentesco existente entre las unidades básicas de evaluación como plantas S_0 (selección masal) y familias, etc.; la coancestralidad se considera solamente cuando se practica la selección entre los individuos/familia (Morais, 1992). Asimismo manteniendo N_e más elevados, se genera considerable endogamia con los sucesivos ciclos de selección.

El Cuadro 5 evidencia que, para los tres valores de N_e utilizados, la endogamia en la décima generación es alrededor de 10 veces superior a la original. Si se tomase en consideración la endogamia generada por todas las recombinaciones, o sea, el incremento total de la endogamia en relación con la población original, el valor del tamaño efectivo se reduciría en razón inversa al incremento de la endogamia. Con eso, a medida que se desarrolla el proceso selectivo, aun manteniendo N_e considerados suficientes, se aumenta la frecuencia de loci ocupados por alelos idénticos, en oposición al objetivo de la selección recurrente que es aumentar la frecuencia de loci ocupados por alelos favorables, pero independientes en cuanto al origen.

Patrones de Tamaños Efectivos para Comparar Métodos de Mejoramiento

Cuando se comparan diferentes métodos de selección que se diferencian principalmente en cuanto a los tipos de unidades de evaluación, se deben asegurar tamaños efectivos constantes para todos los casos. Si esa providencia no se toma en cuenta, se puede concluir que un determinado método ofrece respuestas más elevadas; sin embargo, por otro lado, ese método podría generar una población mejorada de potencial inferior (menor variabilidad genética) para continuar el programa de selección.

Consideremos cuatro estrategias distintas de mejoramiento (Cuadro 6), basadas en la evaluación de 300 unidades cada una:

1. Familias de medio hermanos, autofecundadas (MHS_1). Las semillas de una única planta (progenitor común) no son suficientes para los ensayos de evaluación, y es necesario multiplicarlas; con eso se produce la familia MHS_1 .

Cuadro 5. Coeficientes de endogamia F^a y valores correspondientes para $1/2F$ en 10 generaciones, para tres tamaños efectivos (N_e). La población original fue considerada como no endogámica.

Generación (t)	$N_e = 50$		$N_e = 30$		$N_e = 20$	
	F	1/2F	F	1/2F	F	1/2F
1	0.010	50	0.017	30	0.025	20
2	0.020	25	0.033	15.2	0.049	10.2
3	0.030	16.7	0.049	10.2	0.073	6.8
4	0.039	12.8	0.065	7.7	0.096	5.2
5	0.049	10.2	0.081	6.2	0.119	4.2
6	0.058	8.6	0.096	5.2	0.141	3.5
7	0.068	7.3	0.111	4.5	0.162	3.1
8	0.077	6.5	0.126	4.0	0.183	2.7
9	0.086	5.8	0.140	3.6	0.204	2.4
10	0.096	5.2	0.155	3.2	0.224	2.2

a. $F = 1 - [1 - (1/2N)]^t$. El valor de $1/2F$ para cada generación representa el número de plantas de la población original que produciría el correspondiente coeficiente de endogamia, si se cruzara como la población ideal.

2. Familias de hermanos completos, autofecundadas (HCS_1).
3. Familias de hermanos S_1 , autofecundadas ($S_{0,2}$).
4. Líneas puras no emparentadas, o sea, oriundas de plantas S_0 distintas.

Todas esas unidades de evaluación se pueden obtener en un año, empezando en la población base (recombinada). Para las líneas puras, es necesario utilizar cultivo de anteras (líneas HD). El ciclo de selección duraría 2 años (dos o más generaciones por año).

Las ecuaciones de las respuestas esperadas a la selección utilizada estiman el valor de línea de la población mejorada (Gallais, 1990), o sea, estima el desempeño general de la población mejorada en su estado de plena homocigosis. En búsqueda de simplificación, se puede suponer que el error entre parcelas será el mismo para todos los casos, y que el modelo de acción génica para la característica (producción de granos)

contiene solamente los componentes aditivos y de dominancia, sin epistasias.

Se utilizarán las siguientes estimaciones: $\sigma_A^2 = 2.6228$ y $\sigma_D^2 = 3.6062$ (Morais, 1992). Los demás componentes de la variación genética serán despreciados. La estimación de la varianza del error medio entre parcelas será: $\sigma_e^2 = 1.5900$.

Las respuestas esperadas están relacionadas en el Cuadro 7. Se observa que, aun manteniendo el mismo tamaño efectivo, y utilizando intensidades de selección menores, las respuestas a la selección estimadas aumentan a medida que se utilizan familias constituidas por individuos más emparentados entre sí. En relación con las respuestas posibles de obtener con las líneas oriundas de cultivo de anteras (HD), la eficiencia relativa de los métodos que utilizan familias $S_{0,2}$, HCS_1 y MHS_1 fueron, respectivamente, de 85%, 57% y 43%.

A medida que se utilizan familias de individuos más fuertemente

Cuadro 6. Expresiones de respuesta a la selección (RS), con la evaluación de cuatro tipos de familias ($S_{0,2}$, HCS_1 , MHS_1 y líneas HD), manteniendo un tamaño efectivo constante de $N_e = 50$, un número de familias seleccionadas igual a N y una intensidad de selección de i. La duración del ciclo de selección es de 2 años.

Familias ^a	RS	N	i
MHS_1	$\frac{i[(1/4)\sigma_A^2 + D_1 + (3/16)D_2 + (1/16)H]}{2[(1/4)\sigma_A^2 + (1/4)D_1 + (1/32)D_2 + \sigma_e^2]^{0.5}}$	13	2.14
HCS_1	$\frac{i[(1/2)\sigma_A^2 + (3/4)D_1 + (1/8)D_2]}{2[(1/2)\sigma_A^2 + (1/4)\sigma_D^2 + (1/2)D_1 + (1/16)D_2 + \sigma_e^2]^{0.5}}$	25	1.84
$S_{0,2}$	$\frac{i[\sigma_A^2 + (7/4)D_1 + (3/8)D_2]}{2[\sigma_A^2 + (1/16)\sigma_D^2 + (3/2)D_1 + (9/32)D_2 + \sigma_e^2]^{0.5}}$	50	1.50
Líneas HD	$\frac{i[2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2]}{2[2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2 + \sigma_e^2]^{0.5}}$	100	1.09

a. MHS_1 = medio hermanos autofecundados; HCS_1 = hermanos completos autofecundados; $S_{0,2}$ = hermanos S_1 autofecundados; HD = líneas puras no emparentadas.

Cuadro 7. Respuestas esperadas a la selección (RS), usando cuatro métodos basados en la evaluación de 300 familias MHS₁, HCS₁, S_{0.2} y líneas HD, y manteniendo un tamaño efectivo de 50.

Familias ^a	RS		Eficiencia relativa
	(g/planta)	(%)	
MHS ₁	0.47	3.47	43
HCS ₁	0.62	4.57	57
S _{0.2}	0.93	6.86	85
Líneas HD	1.09	8.04	100

a. MHS₁ = medio hermanos autofecundados; HCS₁ = hermanos completos autofecundados; S_{0.2} = hermanos S₁ autofecundados; HD = líneas puras no emparentadas.

relacionados genéticamente, se explora más la variabilidad genética de la población, pues en genética cuantitativa se reconoce la igualdad entre la covarianza dentro de los grupos y la varianza entre grupos.

Las eficiencias relativas de los diferentes métodos pueden volverse más semejantes cuando se realiza también la selección dentro de familias. En ese caso, las líneas HD no presentan variación genética dentro de ellas, en tanto que las familias de medio hermanos presentan más variación dentro de ellas que entre sí. Morais (1992), comparando familias MHS₁ y S_{0.2} de la población de arroz de riego CNA-IRAT 4/0/3, obtuvo respuestas semejantes para los dos casos, cuando se practica la selección entre y dentro de las familias.

La eficiencia relativa de los métodos de selección también depende de las propiedades genéticas de la población, o sea, del tipo de acción génica involucrada (Cuadro 6), además de otros factores como son: las características del medio, que pueden influenciar la magnitud de los errores experimentales, el tiempo gastado para completar el ciclo de selección (considerado constante en los casos del ejemplo) y las dificultades en la obtención de las

unidades de evaluación. De esa manera, una diferencia de 15% a favor de las líneas HD en relación con las líneas S_{0.2} (Cuadro 7), probablemente no compensa todas las actividades adicionales de laboratorio relativas al cultivo de anteras.

Una de las cuestiones que surgen cuando se decide practicar la selección dentro de familias es la definición del número de individuos que se deben seleccionar por familia. Cuanto menos individuos se seleccionen, menos representada genéticamente estará la familia y, consecuentemente, menor será su tamaño efectivo. En ese caso, se necesita seleccionar un mayor número de familias, para obtener el tamaño efectivo preestablecido para la subpoblación seleccionada.

Para definir el N_e de una familia de tamaño s basta suponer sus componentes cruzados al azar y calcular el coeficiente de endogamia resultante. En ese caso, un individuo cualquiera tiene una probabilidad 1/s de ser autofecundado y generar una endogamia igual al coeficiente de parentesco (r*) consigo mismo, y una probabilidad 1-(1/s) de cruzarse con uno de sus hermanos, proporcionando un coeficiente de endogamia igual al coeficiente de parentesco (r) entre hermanos. Por lo tanto, la endogamia final resultante será:

$$F = (1/s) r^* + [1 - (1/s)] r \quad (10)$$

Si la familia es de tamaño infinito, o sea, si s es muy grande, 1/s tiende a cero y se obtiene: F = r.

Sustituyendo F por 1/2 N_{ef} se obtiene:

$$N_{ef} = 1/2 r$$

donde N_{ef} = N_e de la familia (ver Ecuación 9).

Si los progenitores originales son no endogámicos, los tamaños efectivos de las familias S_1 , de hermanos completos y de medio hermanos son:

- Familia S_1 :
 $N_{ef} = 1/2 (1/2) = 1$
- Familia de hermanos completos:
 $N_{ef} = 1/2 (1/4) = 2$
- Familia de medio hermanos:
 $N_{ef} = 1/2 (1/8) = 4$

Si por otro lado s es pequeño, el resultado de la Ecuación 10 cambia y es fuertemente influenciado por esa magnitud s . En ese caso, los tamaños efectivos de las familias mencionadas antes se calculan por las Ecuaciones 11, 12 y 13 siguientes:

a) Familias S_1 , donde ($r^* = 3/4$ y $r = 1/2$):

$$N_{ef} = 1/2 [(2/4s) + (s-1)/2s] \tag{11}$$

o también:

$$N_{ef} = 1 / [1 + (1/2s)]$$

b) Familias de hermanos completos ($r^* = 1/2$ y $r = 1/4$):

$$N_{ef} = 1/2 [(1/2s) + (s-1)/4s] \tag{12}$$

o también:

$$N_{ef} = 2 / [1+(1/s)]$$

c) Familias de medio hermanos ($r^* = 1/2$ y $r = 1/8$):

$$N_{ef} = 1/2 [(1/2s) + (s-1)/8s] \tag{13}$$

o también:

$$N_{ef} = 4 / [1 + (3/s)]$$

Utilizando esas expresiones se calcularon los tamaños efectivos de las familias mencionadas, en función

del número de sus componentes, los cuales se han registrado en el Cuadro 8. Con ese cuadro se puede definir el número de familias que se deben seleccionar para obtener un determinado N_e , cuando se practica la selección también dentro de ellas. Ejemplo: si se seleccionan solamente cuatro plantas por familia, se deben seleccionar alrededor de 56 familias S_1 , 31 familias de hermanos completos y 22 familias de medio hermanos para obtener un tamaño efectivo de 50 para la subpoblación seleccionada, así:

- Familias S_1 :
 $N = 50/0.889 = 56.2 \approx 56$
Total de plantas seleccionadas:
 $56 \times 4 = 224$
- Familias de hermanos completos:
 $N = 50/1.600 \approx 31.25 \approx 31$
Total de plantas seleccionadas:
 $31 \times 4 = 124$
- Familias de medio hermanos:
 $N = 50/2.286 = 21.87 \approx 22$
Total de plantas seleccionadas:
 $22 \times 4 = 88$

En el Cuadro 8 también se presentan los porcentajes de los N_{ef} en relación con el N_e de la familia de tamaño infinito. Como se vio anteriormente, ese N_{ef} corresponde a 1, 2 y 4, respectivamente, para familias S_1 , de hermanos completos y de medio hermanos (originarios de una población no endogámica). Esos N_{ef} también se pueden utilizar, expresados en porcentajes, para definir el número de familias de tamaño finito que se deben seleccionar para atender determinado N_e . Ejemplo: 25 familias de hermanos completos no endogámicas corresponden a un $N_e = 50$. Si se seleccionan cuatro plantas por

Tamaño Efectivo de la Población

Cuadro 8. Tamaño efectivo (N_{ef}) de familias S_1 , hermanos completos (HC) y medio hermanos (MH) en relación con el número de plantas que compone cada familia (familias extraídas de población no endogámica). Entre paréntesis está el porcentaje con relación al N_e de la familia de tamaño infinito.

s	N_{ef} según tipo de familia		
	S_1	HC	MH
1	0.667 (66.7)	1.000 (50.0)	1.000 (25.0)
2	0.800 (80.0)	1.333 (66.7)	1.600 (40.0)
3	0.857 (85.7)	1.500 (75.0)	2.000 (50.0)
4	0.889 (88.9)	1.600 (80.0)	2.286 (57.2)
5	0.909 (90.9)	1.666 (83.3)	2.500 (62.5)
6	0.923 (92.3)	1.714 (85.7)	2.667 (66.7)
7	0.933 (93.3)	1.750 (87.5)	2.800 (70.0)
8	0.941 (94.4)	1.778 (88.9)	2.909 (72.7)
9	0.947 (94.7)	1.800 (90.0)	3.000 (75.0)
10	0.952 (95.2)	1.818 (90.9)	3.076 (76.9)
.	.	.	.
.	.	.	.
15	0.968 (96.8)	1.875 (93.8)	3.333 (83.3)
.	.	.	.
.	.	.	.
20	0.976 (97.6)	1.905 (95.2)	3.478 (86.7)
.	.	.	.
.	.	.	.
100	0.995 (97.5)	1.980 (99.0)	3.883 (97.1)
.	.	.	.
.	.	.	.
1000	0.999 (99.9)	1.998 (99.9)	3.988 (99.7)

a. N_{ef} de $S_1 = 1 / [1 + (1/2s)]$; N_{ef} de HC = $2 / [1 + (1/s)]$; N_{ef} de MH = $4 / [1 + (3/s)]$.

familia, el tamaño efectivo de cada familia corresponde a 80.0% del N_e de la familia de tamaño infinito (Cuadro 8). Después se deben seleccionar $25/0.8 = 31.25 \approx 31$ familias de cuatro plantas para totalizar el tamaño efectivo deseado de 50.

La Figura 4 muestra la relación entre el N_e de una familia de tamaño finito (expresada como porcentaje del N_e de la misma familia de tamaño infinito) y el número de plantas seleccionadas por familia. Se observa que, en todos los casos, la recuperación del tamaño efectivo de la familia es acentuada cuando se cambia de una planta seleccionada

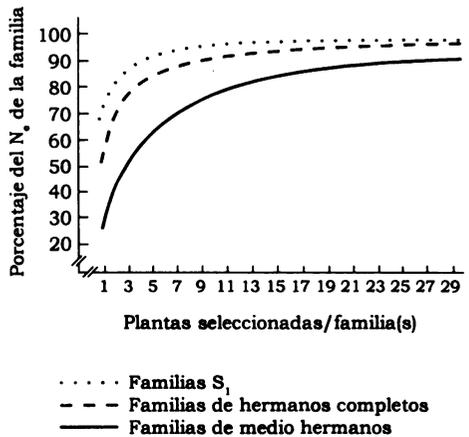


Figura 4. Porcentaje del tamaño efectivo de la familia basado en el número de plantas seleccionadas por familia.

por familia a algunas pocas, siendo la intensidad de recuperación mayor en el caso de familias de individuos más emparentados. Para recuperar un 90% del N_e de la familia de tamaño infinito, es necesario seleccionar cinco plantas en las familias S_1 , nueve plantas en las familias de hermanos completos y alrededor de 27 plantas en las familias de medio hermanos.

Selección del Número de Plantas por Familia y Tamaño Efectivo

Hasta el momento se ha discutido la influencia que tiene la selección dentro de familias en el tamaño efectivo, cuando se mantiene constante el número de plantas seleccionadas por familia. Eso, sin embargo, no siempre ocurre. Cuando se practica, por ejemplo, la selección combinada, en la cual el valor del individuo se define en función de su desempeño en relación con su familia y del desempeño de ésta en relación con la media de la población (Morais, 1992), es común la selección de un número variable de individuos por familia. En cualquier población, cuando un progenitor o un pequeño grupo de progenitores contribuye con más descendientes para las generaciones futuras, la endogamia se aumenta reduciendo el tamaño efectivo de la población.

Para efectos de ilustrar la estimación del tamaño efectivo, cuando el número de plantas por familia seleccionada es variable, se propone el caso de la selección de n familias con s plantas por familia, siendo el valor de s variable, o sea, dependiente de la familia seleccionada (s_i = número de plantas seleccionadas en la familia i , con $i = 1, 2, 3, \dots, n$).

El número total de plantas seleccionadas se obtiene por:

$$\sum_{i=1}^n s_i$$

Con una frecuencia

$$s_i / \sum_{i=1}^n s_i$$

las plantas de la familia i se aparean entre sí al azar, generando una endogamia igual al coeficiente de parentesco de la familia i con ella misma (r_i). Asimismo, las plantas de la familia i se cruzan con plantas de otras familias que se consideran no emparentadas con la familia i y, por lo tanto, producen una descendencia no endogámica. Así, el nivel de endogamia de los descendientes de la familia i en la población es dado por:

$$F_i = (s_i / \sum_{i=1}^n s_i) r_i$$

Los grupos de descendientes de cada una de las familias i en la población presentan sus respectivos F_i , y sus participaciones relativas en la composición de la población también son variables.

$$(s_i / \sum_{i=1}^n s_i)$$

Consecuentemente, el coeficiente de endogamia de la población corresponde a la media ponderada de sus n F_i , con valores s_i , o sea:

$$F = \sum_{i=1}^n s_i (s_i / \sum_{i=1}^n s_i) r_i / \sum_{i=1}^n s_i \quad (14)$$

Sustituyendo r_i en la Ecuación 14 por $1/2 N_{ei}$ y F por $1/2 N_e$, se obtiene:

$$N_e = \frac{\sum_{i=1}^n s_i^2}{\sum_{i=1}^n (s_i^2 / N_{ei})}$$

En la expresión anterior, N_{ei} es el tamaño efectivo de la familia i , de tamaño s_i (Cuadro 8).

Con la ayuda del Cuadro 9 se presenta un ejemplo sobre el cálculo del tamaño efectivo, con un número variable de individuos seleccionados por familia. Se considera el caso de una selección de 10 familias S_1 y de un número variable de plantas por familia, según presentan la tercera y quinta columnas del cuadro. El número efectivo de cada familia (de tamaño finito) aparece en esas columnas. En este caso, se tiene:

$$\left(\sum_{i=1}^{10} s_i\right)^2 = 40^2 = 1600;$$

$$\sum_{i=1}^{10} (s_i^2 / N_{ei}) = 234.0372$$

donde:

$$N_e = 1600 / 234.0372 = 6.84$$

Es importante destacar que, si se seleccionara un número constante de

cuatro plantas por familia, igual al número medio de plantas seleccionadas por familia en el presente ejemplo, el tamaño efectivo sería de $10 \times 0.889 = 8.89$. Eso ocurre porque el cruzamiento entre hermanos, cuando se tiene una familia de tamaño finito, es importante para el cálculo de endogamia de la progenie. En ese caso, la contribución relativa de una familia vuelve a ser función del número de hermanos que contiene.

Si para la Familia 9, por ejemplo, se aumenta el número de individuos de 8 hasta 18, mientras en las demás familias se mantienen los números de plantas seleccionadas, el tamaño efectivo del grupo seleccionado se reduciría de 6.84 a 5.01, en vez de aumentar, según se puede calcular como en el ejemplo anterior, utilizando las dos últimas columnas del Cuadro 9.

Cuadro 9. Ejemplos para ilustrar el cálculo del tamaño efectivo, considerando $n = 10$ familias S_1 seleccionadas y un número variable de plantas seleccionadas (s_i) por familia.

Familia S_1	Plantas seleccionadas (s_i)	N_{ei}	Plantas seleccionadas (s_i)	N_{ei}
1	5	0.909	5	0.909
2	1	0.667	1	0.667
3	4	0.889	4	0.889
4	3	0.857	3	0.857
5	2	0.800	2	0.800
6	1	0.667	1	0.667
7	7	0.933	7	0.933
8	6	0.923	6	0.923
9	8	0.941	18	0.973
10	3	0.857	3	0.857
	—		—	
	40	-	50	-
N_e^a	-	6.84	-	5.01

a. N_e = Número efectivo total de las plantas seleccionadas.

$$N_e = \frac{\left(\sum_{i=1}^n s_i\right)^2}{\sum_{i=1}^n (s_i^2 / N_{ei})}$$

donde:

s_i = número de plantas seleccionadas en la familia i

$i = 1, 2, 3, \dots, n$

n = número de familias seleccionadas

N_{ei} = tamaño efectivo de las s plantas seleccionadas en la familia i .

En este trabajo se desarrollaron expresiones para el cálculo del tamaño efectivo de una población o subpoblación, en función de la estimación del incremento de la endogamia que sería observada si la población en cuestión se cruzara de la misma forma que la población ideal. Otra forma de obtener el tamaño efectivo de la población consiste en utilizar las expresiones básicas desarrolladas por Crow y Kimura (1970) en términos de oscilación genética, y adaptadas por Vencovsky (1978) para poblaciones sometidas a selección. La metodología alternativa aplicada en este trabajo presenta la ventaja de ser sencilla y de aplicación generalizada.

Referencias

- Crow, J. F y Kimura, M. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper, Nueva York. 591 p.
- Falconer, D. S. 1987. Introdução à genética quantitativa. Trad. por de Almeida e Silva, M. y Silva, J. C. Universidade Federal de Viçosa (UVF), Viçosa, Brasil. 219 p.
- Fehr, W. R. 1987. Principles of cultivar development: Theory and technique, vol. 1. Macmillan Publishing, Nueva York. 536 p.
- Gallais, A. 1990. Théorie de la sélection en amélioration des plantes. Masson, Paris. 588 p.
- Hallauer, A. R. y Miranda Filho, J. B. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State University Press, Ames, E. U. 468 p.
- Morais, O. P. de. 1992. Análise multivariada da divergência genética dos progenitores, índices de seleção e seleção combinada numa população de arroz oriunda de intercruzamentos, usando macho-esterilidade. Tesis, Doct. Imprensa Universitária, Viçosa, Brasil. 251 p.
- Paterniani, E. y Miranda Filho, J. B. 1987. Melhoramento de populações. En: Paterniani, E. y Viegas, G. P. (eds.). Melhoramento e produção de milho, Fundação Cargill, Campinas, Brasil. vol. 1, p. 217-274.
- Pereira, M. B. 1980. Progresso imediato e fixação de genes em um método de seleção. Tesis, Maestría. Universidade de São Paulo/Escola Superior de Agricultura Luis de Queiroz (USP/ESALQ), Piracicaba, Brasil. 125 p.
- Vencovsky, R. 1978. Effective size of monoecious populations submitted to artificial selection. Rev. Bras. Genet. 1(3):181-191.
- _____. 1987. Herança quantitativa. En: Paterniani, E. y Viegas, G. P. (eds.). Melhoramento e produção de milho. Fundação Cargill, Campinas, Bras. vol. 1, p. 135-214.

Ciclos de Intercruzamiento y Variabilidad Genética en Poblaciones de Arroz



Yolima Ospina

*Yolima Ospina¹, Jaime Borrero¹,
Elcio P. Guimarães² y Marc Chate³*

¹Asistentes de Investigación del Programa de Arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Apdo. Aéreo 6713, Cali, Colombia; ²Investigador del Programa de Arroz del CIAT (actualmente en EMBRAPA-CNPAP, Brasil); ³Investigador del Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA), quien trabaja en el Programa de Arroz del CIAT

Contenido

Introducción

Estudios Teóricos sobre el Efecto del Número de Ciclos de Recombinación

Resultados Experimentales en General

Resultados Experimentales en Arroz

Referencias

Introducción

La selección recurrente es un método de mejoramiento vegetal que permite aumentar la frecuencia de los genes favorables a la expresión de características poligénicas que están bajo selección, en una población.

El método consta de tres etapas: evaluación, selección y recombinación. Las plantas, seleccionadas sobre la base de alguna característica de interés para el fitomejorador, se intercrucan para obtener una nueva población; ésta se evalúa, y los materiales más sobresalientes se seleccionan e intercrucan para iniciar un nuevo ciclo de selección. Así, el mejoramiento genético de una población, por medio de la selección recurrente, es un proceso de selección cíclica. Lo anterior expresa, de manera general, lo que Sprague y Brimhall (1950), Hull (1945) y Jenkins (1940) informaron sobre el método de selección recurrente en el mejoramiento del maíz.

El método de selección recurrente se puede utilizar tanto en las plantas alógamas (Doggett, 1972; Penny et al., 1967) como en las autógamias (Baltenberger et al., 1988; Parlevliet y Ommeren, 1988; Prohaska y Fehr, 1981). Es especialmente aplicable a los caracteres cuantitativos, independientemente del tipo de acción génica. El propósito principal de este método es incrementar gradualmente, a través de ciclos de selección y de recombinación, la frecuencia de genes y combinaciones genéticas deseables, manteniendo sin deterioro aparente la variabilidad genética de la población (Hallauer, 1981; Allard, 1960).

Muchos investigadores sostienen que no hay razón genética para excluir el uso del método en especies de autofecundación. Esa exclusión se ha debido principalmente a la dificultad para realizar suficientes

cruzamientos para promover la recombinación en cada ciclo, y ocurre especialmente en los casos en que el número de semillas obtenidas por cruzamiento es muy bajo (Fujimaki, 1979; Fehr y Ortiz, 1975; Brim y Stuber, 1973; Compton, 1968; Khadr y Frey, 1965).

Las metodologías de cruzamientos comúnmente utilizadas han sido efectivas para producir cultivares mejorados en cultivos autógamias como el arroz (Cuevas-Pérez et al., 1992); sin embargo, con la mayoría de estos métodos, los genes de las características deseadas son fijados rápidamente en el estado homocigoto (Allard, 1960). La selección clásica se puede considerar como un tipo de selección recurrente, pues las mejores líneas fijas, provenientes de diferentes combinaciones, se cruzan entre ellas y con otros progenitores para iniciar otro ciclo de selección en un programa de mejoramiento (Avey et al., 1982; Busch y Kafoid, 1982).

Algunas de las limitaciones del método convencional de mejoramiento son:

- a. El tiempo que se necesita para la producción de líneas fijas, o sea, para completar un ciclo de selección. McProud (1979) hizo un análisis de diferentes programas de mejoramiento de cebada en Estados Unidos, y llegó a la conclusión de que cada ciclo de recurrencia requiere entre 6.5 y 10.5 años para ser completado. Un estudio similar hicieron Guimarães et al. (1996) en arroz de secano y encontraron que cada ciclo se completaba en 4 ó 5 años.
- b. La imposibilidad de realizar un gran número de cruces, con lo cual se limitan las alternativas de recombinación entre los genes presentes en las líneas mejoradas (Doggett, 1972).

- c. La presencia de características favorables en algunos pocos genotipos mejorados, que impulsan al fitomejorador a concentrarse en la utilización de esos materiales como base para cruzamientos, limitando así la utilización de la variabilidad genética existente en el cultivo (Cuevas-Pérez et al., 1992).

En plantas autóгамas, la utilización de la androesterilidad tiene la ventaja de que elimina la necesidad de hacer polinización manual para efectuar la recombinación de los materiales. De esta manera se puede trabajar con números mayores de cruzamientos entre los materiales seleccionados. Sin embargo, la androesterilidad está asociada con problemas de evaluación de progenies que segregan plantas androestériles y fértiles, y también con un incremento en el número de años para completar un ciclo de selección (Fehr y Ortiz, 1975).

La recombinación genética es necesaria para desarrollar nuevos genotipos que sean superiores a sus progenitores. En las especies autóгамas, la continua autopolinización que presentan no permite muchas oportunidades para la recombinación de los genes presentes en los progenitores (Allard, 1960), cuyos genotipos representan la mayor proporción de la población híbrida (Fujimaki, 1979). La eficiencia del método está directamente asociada con la metodología que se ha de utilizar para seleccionar las mejores plantas o líneas, y con el proceso y el número de generaciones de intercrucamiento entre ellas. La perfecta combinación de estos dos factores da como resultado una nueva población mejorada.

En la selección recurrente, los bloques de ligamento o grupos de unión tienen la oportunidad de

reajustarse continuamente mediante el reordenamiento e intercambio de segmentos entre los cromosomas (Gallais, 1990). Este fenómeno implica que no hay necesidad de grandes poblaciones segregantes, porque las posibilidades de recombinación de los genes aumenta con los intercrucamientos que se realizan después de cada ciclo de selección. La recombinación de genes es la fuerza que amplía la variabilidad genética, y sin ella no hay posibilidades de progreso genético en los ciclos de selección sucesivos.

Este capítulo tiene como objetivo reunir informaciones disponibles en la literatura sobre el número de generaciones de recombinación o intercrucamientos necesarios para liberar la variabilidad genética presente en los progenitores que originan la población.

Estudios Teóricos sobre el Efecto del Número de Ciclos de Recombinación

Varios autores, como Bains et al. (1987), Verma et al. (1979), Joshi y Dhawan (1966), Hanson (1959) y Palmer (1953), han establecido en forma teórica la utilidad de la selección y el intercrucamiento para incrementar el desempeño promedio y para mantener una variabilidad genética suficiente en las generaciones segregantes de cultivos autóгамos.

Hanson (1959) evaluó la relación teórica entre la ruptura de los bloques de ligamento y el tamaño de los cromosomas. Eso se hizo utilizando generaciones de intercrucamientos al azar entre un número limitado de progenitores. Su trabajo se basó en la utilización, en los programas de mejoramiento para las especies autóгамas, de continuos cruzamientos de líneas puras

manteniendo la diversidad genética en el material, para una disolución efectiva de los bloques de ligamento y la recombinación de los tipos genéticos por un período extenso.

La conclusión de Hanson fue que, en programas de mejoramiento de autógamias, se deben utilizar por lo menos una o preferentemente tres o cuatro generaciones de intercruzamientos para liberar la variabilidad genética presente en los progenitores. En cultivos donde los cromosomas son pequeños, la recombinación entre los bloques génicos es extremadamente limitada. El tamaño de los 12 pares de cromosomas del arroz varía de pequeño (1.77 micras) a grande (5.84 micras) según Hu (1963).

De manera similar a los resultados de Hanson (1959), los de Hansel (1964, citado por Bos, 1977) indican que, para un determinado número de progenitores, cuanto mayor sea el número de generaciones de intercruzamiento, mayor será el número de esos progenitores que estarán representados en la descendencia.

Hanson (1959) partió del supuesto de que el tamaño de una población era suficientemente grande para evitar la deriva genética. Baker (1968) basó su trabajo principalmente en determinar el tamaño mínimo de las poblaciones necesarias en el intercruzamiento de especies autopolinizadas. Afirmó que si la población segregante es muy pequeña, como puede ocurrir en especies de autopolinización debido al costo del proceso de cruzamiento, el efecto aleatorio de la deriva genética puede contrarrestar negativamente las ventajas de las generaciones de intercruzamiento; el intercruce facilita el rompimiento de los bloques génicos, sin importar que ellos estén en la fase de acoplamiento o de repulsión. La conclusión del autor

fue que, normalmente, el cruzamiento entre 20 y 30 pares de individuos F_2 , escogidos en forma aleatoria, es suficiente para lograr los efectos benéficos del intercruce sin que ocurran pérdidas del material genético por la deriva genética.

Pederson (1974), quien utilizó una simulación para su trabajo, indicó que el intercrucamiento anterior a la selección no siempre es ventajoso en términos de liberación de la variabilidad genética. El utilizó loci ligados en asociación y repulsión, los cuales estaban distribuidos en segmentos de cromosomas de tamaño variable. Los resultados indicaron que solamente cuando los ligamentos están en repulsión el intercrucamiento rompe los bloques y produce un incremento en la variabilidad; en las demás condiciones el resultado es contrario, o sea, que se reduce la frecuencia de individuos de interés.

Bos (1977) corroboró con su trabajo las conclusiones de Pederson (1974), al encontrar que el intercrucamiento de plantas F_2 no seleccionadas producía efectos muy pequeños en las generaciones siguientes. Basado en esas observaciones concluyó que las generaciones de intercrucamiento no se deben considerar como una posibilidad para incrementar el número esperado de plantas con el genotipo deseado. Ambos autores mencionan que la selección dirigida es preferible como manera de incrementar la frecuencia de homocigotos deseables en la población.

Estudios de simulación hechos por Yonezawa (1983) mostraron que, en presencia de efectos génicos no aditivos, las generaciones de autofecundación producen cambios en el promedio de la población mayores que los del intercrucamiento. Por lo tanto, las generaciones de intercrucamientos antes de la

selección no son eficientes en programas de mejoramiento cuyo objetivo es desarrollar variedades. Sin embargo, si la meta es desarrollar poblaciones genéticas, el inter cruzamiento seguido de autofecundación puede ser de gran utilidad.

Son muchos los estudios empíricos, algunos descritos anteriormente, que se han llevado a cabo para determinar la importancia de las generaciones de inter cruzamiento en el desempeño de los individuos que se han derivado de una población y la variación genética. Estas investigaciones teóricas han sido complementadas y corroboradas con ensayos que se han realizado a nivel de campo para variables como enfermedades, precocidad, calidad de grano, rendimiento, etc., en diferentes cultivos. A continuación se mencionan algunos resultados experimentales sobre el efecto del número de ciclos de recombinación en la expresión de características agronómicas de interés para el fitomejorador.

Resultados Experimentales en General

El proceso de mejoramiento está directamente relacionado con la capacidad para obtener recombinaciones deseables entre las características consideradas prioritarias para el programa. Esta capacidad, a su vez, depende de la magnitud en que los bloques de ligamento sean rotos y sus genes recombinados. Miller y Rawlings (1967), utilizando el cultivo del algodón (*Gossypium hirsutum* L.), estudiaron los efectos del inter cruzamiento en la recombinación génica de varios caracteres agronómicos. Ellos observaron que la

varianza disminuyó para las características que estaban ligadas en asociación, y se incrementó para aquéllas que supuestamente estaban ligadas en repulsión. Estudios teóricos de Pederson (1974) apoyan esos resultados experimentales.

También con el cultivo del algodón, Meredith y Bridge (1971) observaron que la correlación genética negativa existente entre el rendimiento en hilaza y el largo de la fibra disminuyó con el inter cruzamiento; sin embargo, las varianzas genotípicas para las dos poblaciones fueron similares para casi todas las características.

Altman y Busch (1984), en un estudio que realizaron en trigo (*Triticum aestivum* L.), concluyeron que una, dos o tres generaciones de cruces aleatorios dentro de una población de cruce simple no incrementaban consistentemente la varianza genética para el rendimiento de grano, ni incrementaban la frecuencia de líneas de alto rendimiento. Estas líneas avanzadas por ciclos de inter cruzamientos presentaron, para el rendimiento, un comportamiento similar al de las líneas derivadas por cruzamiento simple en todas las poblaciones. Las comparaciones individuales que se realizaron entre las líneas no indicaron progreso entre los múltiples tratamientos, y la frecuencia de los componentes del rendimiento no presentaron cambios sobre los niveles de inter cruzamiento. Por lo tanto, concluyeron que ciclos de inter cruzamiento en poblaciones de cruces simples no producen recombinaciones útiles que justifiquen su utilización. Esta conclusión coincide con los estudios teóricos de Pederson (1974) y Bos (1977).

Resultados obtenidos por Piper y Fehr (1987) y Guimarães (1985) permitieron concluir que el

incremento en el número de generaciones de recombinación no mejoró la varianza genética para el rendimiento de grano ni la frecuencia de líneas de alto rendimiento. Estos estudios se hicieron utilizando poblaciones de soya [*Glycine max* (L.) Merr.] sometidas a diferentes estrategias de selección recurrente para rendimiento. Después de cada ciclo de selección se realizaron una y tres generaciones de intercrucamiento para producir la nueva población para el próximo ciclo de recurrencia.

Bajaj et al. (1990) utilizaron cebada (*Hordeum vulgare*) para comparar el efecto del intercrucamiento entre los mejores materiales escogidos en cada generación en algunas características agronómicas. Ellos informaron de un incremento lineal de los promedios con las generaciones de intercrucamiento, lo cual indica que la selección seguida del intercruce entre esos materiales es, de alguna manera efectiva para aumentar el promedio de la población. Además de eso, observaron que ni el coeficiente de variación fenotípica ni el genotípico sufrieron cambios con las generaciones de intercrucamiento.

Resultados Experimentales en Arroz

Las características de importancia en el arroz, tales como rendimiento, adaptación y tolerancia a los diferentes estreses bióticos y abióticos, dependen en su mayoría de sistemas poligénicos. El método de selección recurrente parece estar muy adaptado para poder concentrar características de importancia agronómica. La Sección de Mejoramiento de Arroz para las Sabanas de Suelos Acidos, del CIAT, ha venido incrementando el uso de la metodología en diferentes trabajos. A continuación se presentan resultados

de estudios que destacan el efecto del número de ciclos de recombinación en poblaciones que segregan por un gen de androesterilidad.

Marín-Garavito (1994) realizó un estudio para determinar el efecto de los Ciclos 0, 1, 2 y 3 de recombinación en la variabilidad genética de poblaciones de arroz. Para este fin utilizó una población básica sin recombinación. El germoplasma utilizado fue la población CNA-IRAT 2/0/OF, introducida de EMBRAPA-CNPAP, en Goiânia, Brasil.

Para este estudio, cada ciclo de recombinación se originó de semillas cosechadas al azar en plantas androestériles, en el ciclo anterior. Para representar el Ciclo 0 o la población base CNA-IRAT 2/0/OF se cosechó una muestra de plantas fértiles. Después de un ciclo de recombinación y de la cosecha de semillas en plantas androestériles de la CNA-IRAT 2/0/OF, se obtuvo el Ciclo 1 o la CNA-IRAT 2/0/1. El proceso se repitió por dos ciclos más de recombinación. Las líneas representantes de cada ciclo se evaluaron en 1993, en un diseño de bloques completos al azar con un arreglo de parcelas divididas con cuatro repeticiones.

Los resultados mostraron que no hubo diferencias significativas entre ciclos para las variables floración, altura de la planta, rendimiento de grano, número de panículas por metro cuadrado, número de granos llenos por panícula y peso de mil granos (Cuadro 1). Esto indica que tanto los materiales de la población básica (Ciclo 0), como los de los tres ciclos de recombinación son similares en estas características; por lo tanto, no hubo cambios en la variabilidad genética a medida que se incrementaron los ciclos de recombinación. Sin embargo, para generar la población del Ciclo 3 se

Cuadro 1. Valores promedio para características agronómicas evaluadas en una población original (Ciclo 0) de arroz y en tres ciclos de recombinación. (Datos derivados por extracción al azar de líneas fértiles.)

Ciclo	Características agronómicas					
	Floración (días)	Altura de planta (cm)	Rendimiento de grano (kg/ha)	Paniculas (no./m ²)	Granos llenos (no./p.) ^a	Peso 1000 granos (g)
0	103.0	88.8	5547.8	163.9	172.3	27.9
1	104.0	91.4	5415.8	170.6	166.1	27.5
2	103.6	88.6	5376.1	173.2	158.3	27.4
3	103.0	87.8	5152.0	173.5	157.5	27.2

a. Número de granos llenos por panícula (p.), promedio de cinco paniculas.

FUENTE: Marín-Garavito (1994).

necesitó por lo menos un año y medio más, y se utilizaron recursos adicionales no necesarios.

Cabezas-Santacruz (1995), en un estudio similar al de Marín-Garavito (1994) y con las mismas poblaciones, comparó la variabilidad genética entre las líneas de arroz desarrolladas en cada ciclo de recombinación; el diseño experimental y las variables evaluadas fueron los mencionados para el trabajo de Marín-Garavito. Los resultados del estudio de Cabezas-Santacruz demostraron que existen diferencias estadísticamente significativas entre las líneas dentro de cada ciclo; sin embargo, no hay diferencias entre los ciclos de recombinación, un resultado similar al observado por el otro autor.

De estos dos estudios, realizados bajo condiciones similares y con el mismo grupo de materiales, se puede concluir que, en poblaciones de arroz similares a la utilizada por los dos investigadores, no es necesario adelantar más que un ciclo de recombinación antes de empezar la etapa de selección. Parece ser que en los inter cruzamientos para formar la población básica se han roto todos los bloques de ligamento y que se ha obtenido el máximo potencial de

variabilidad. Por este motivo no hay incremento en la variabilidad con los ciclos extras de recombinación. Esos resultados coinciden con los mencionados por Guimarães (1985), Altman y Busch (1984), Bos (1977) y Pederson (1974), quienes indicaron que la recombinación no necesariamente incrementa la varianza genética o el promedio de la población.

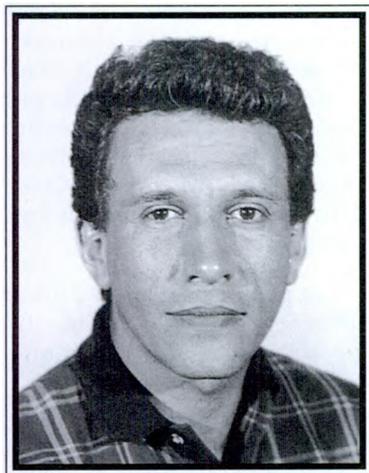
Sobre la base de los estudios teóricos realizados por Yonezawa (1983), Bos (1977) y Pederson (1974), y de los trabajos experimentales con algodón (Meredith y Bridge, 1971; Miller y Rawlings, 1967), trigo (Altman y Busch, 1984), soya (Piper y Fehr, 1987; Guimarães, 1985), y arroz (Cabezas-Santacruz, 1995; Marín-Garavito, 1994) se puede concluir que utilizar generaciones de inter cruzamiento antes de iniciar la selección es una práctica de valor dudoso, desde el punto de vista de la liberación de variabilidad genética. Además de eso, es una tarea que retrasa el inicio del proceso de mejoramiento y presenta un elevado consumo de recursos, principalmente si no se dispone de genes de androesterilidad para realizar los cruces.

Referencias

- Allard, R. W. 1960. Principles of plant breeding. Wiley, Nueva York. 485 p.
- Altman, D. W. y Busch, R. H. 1984. Random intermating before selection in spring wheat. *Crop Sci.* 24:1085-1089.
- Avey, D. P.; Ohm, H. W.; Patterson F. L.; y Nyquist, W. E. 1982. Three cycles of simple recurrent selection for early heading in winter wheat. *Crop Sci.* 22:908-912.
- Bains, K. S.; Banga, S. S.; y Gupta, B. B. 1987. Comparison of successive intermating and mutagenesis for releasing genetic variation in wheat. En: First Symposium on Crop Improvement, PAU, Ludhiana, India, 23-27 de febrero. Resúmenes. p. 65.
- Bajaj, R. K.; Bains, K. S.; Chahal, G. S.; y Khbhra, A. S. 1990. Effect of intermating and selection in barley. *Crop. Improv.* 17:54-58.
- Baker, R. J. 1968. Extent of intermating in self-pollinated species necessary to counteract the effects of genetic drift. *Crop. Sci.* 8:547-550.
- Baltenberger, D. E.; Ohm, H. W.; y Foster, J. E. 1988. Recurrent selection for tolerance to barley yellow dwarf virus in oat. *Crop Sci.* 28:477-480.
- Bos, I. 1977. More arguments against intermating F_2 plants of a self-fertilizing. *Euphytica* 26:33-46.
- Brim, C. A. y Stuber, C. W. 1973. Application of genetic male sterility to recurrent selection schemes in soybeans. *Crop Sci.* 13:528-530.
- Busch, R. H. y Kafoid, K. 1982. Recurrent selection for kernel weight in spring wheat. *Crop Sci.* 22:568-572.
- Cabezas-Santacruz, J. D. 1995. Análisis de la variabilidad genética entre líneas de arroz (*Oryza sativa* L.) derivadas de la población CNA-IRAT 2, en diferentes ciclos de recombinación. Tesis, Ing. Agr. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias de Palmira. 63 p.
- Compton, W. A. 1968. Recurrent selection in self-pollinated crops without extensive crossing. *Crop Sci.* 8:773.
- Cuevas-Pérez, F. E.; Guimarães, E. P.; Berrío, L. E.; y González, D. I. 1992. Genetic base of irrigated rice in Latin America and the Caribbean 1971 to 1989. *Crop Sci.* 32:1054-1059.
- Doggett, H. 1972. Recurrent selection in sorghum populations. *Heredity* 28:9-29.
- Fehr, W. R. y Ortiz, L. B. 1975. Recurrent selection for yield in soybeans. *J. Agric. Univ. P. R.* 59:222-232.
- Fujimaki, H. 1979. Recurrent selection by using genetic male sterility for rice improvement. *Jpn. Agric. Res. Q.* 13:153-156.
- Gallais, A. 1990. Théorie de la sélection en amélioration des plantes. Masson, Paris. 588 p.
- Guimarães, E.P. 1985. Genetic improvement of soybean from populations developed by alternative strategies of recurrent selection strategies. Tesis, Ph.D. Iowa State University, Ames, Iowa, E.U. 116 p.
- _____; Borrero, J.; y Ospina-Rey, Y. 1996. Genetic diversity of upland rice materials distributed in Latin America. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 31(3):187-194.
- Hallauer, A. R. 1981. Selection and breeding methods; Plant breeding II. Frey, K. J. (ed.). Iowa State University Press, Ames, Iowa, E.U. p. 3-55.
- Hanson, W. D. 1959. The breakup of initial linkage blocks under selection mating systems. *Genetics* 44:857-868.
- Hu, C. H. 1963. Further studies on the chromosome morphology of *Oryza sativa* L. En: Rice genetics and cytogenetics: Proceedings of the symposium on rice genetics and cytogenetics. Febrero 4-8. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. p. 51-61.
- Hull, F. H. 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. *J. Am. Soc. Agron.* 37:134-145.
- Jenkins, M. T. 1940. The segregation of genes affecting yield of grains in maize. *J. Am. Soc. Agron.* 32:55-63.
- Joshi, A. B. y Dhawan, N. L. 1966. Genetic improvement in yield with special reference to self-fertilizing crops. *Indian J. Genet. & Plant Breed.* 26A:101-103.

- Khadr, F. H. y Frey, K. J. 1965. Effectiveness of recurrent selection in oat breeding (*Avena sativa* L.). *Crop Sci.* 5:349-354.
- Marín-Garavito, J. M. 1994. Efecto del número de ciclos de recombinación en la variabilidad de poblaciones de arroz (*Oryza sativa* L.). Tesis, Ing. Agr. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias de Palmira. 50 p.
- McProud, W. L. 1979. Repetitive cycling and simple recurrent selection in traditional barley breeding programs. *Euphytica* 28:473-480.
- Meredith, W. R. Jr. y Bridge, R. R. 1971. Breakup of linkage blocks in cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.* 11:695-698.
- Miller, P. A. y Rawlings, J. O. 1967. Breakup of initial linkage blocks through intermating in a cotton breeding program. *Crop Sci.* 7:199-204.
- Palmer, T. P. 1953. Progressive improvement in self-fertilizing crops. *Heredity* 7:127-129.
- Parlevliet, J. E. y van Ommeren, A. 1988. Recurrent selection for grain yield in early generations of two barley populations. *Euphytica* 38:175-184.
- Pederson, D. G. 1974. Arguments against intermating before selection in a self-fertilizing species. *Theor. Appl. Genet.* 45:157-162.
- Penny, L. H.; Scott, G. S.; y Gunthrie, W. D. 1967. Recurrent selection for European corn borer resistance in maize. *Crop Sci.* 7(5):407-409.
- Piper, T. E. y Fehr, W. R. 1987. Yield improvement in a soybean population by utilizing alternative strategies of recurrent selection. *Crop Sci.* 27:172-178.
- Prohaska, K. R. y Fehr, W. R. 1981. Recurrent selection for resistance to iron deficiency chlorosis in soybeans. *Crop Sci.* 21:524-526.
- Sprague, G. F. y Brimhall, B. 1950. Relative effectiveness of two systems of selection for oil content of the corn kernel. *Agron. J.* 42:83-88.
- Verma, M. M.; Kochhar, S.; y Kapoor, W. R. 1979. The assessment of biparental approach in a wheat cross. *Z. Pflanzenzuchtung* 82:174-181.
- Yonezawa, K. 1983. Selection strategy in breeding self-fertilizing crops, V.: Evaluation of intermating before selection, at a given breeding cost. *Jpn. J. Breed.* 33:423-438.

Ampliación de la Base Genética de los Acervos de Arroz, mediante la Introducción de Variabilidad



Jaime Borrero

*Jaime Borrero¹, Yolima Ospina¹,
Elcio P. Guimarães² y Marc Chatel³*

¹Asistentes de Investigación del Programa de Arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Apdo. Aéreo 6713, Cali, Colombia; ²Investigador del Programa de Arroz del CIAT (actualmente en EMBRAPA-CNPAP, Brasil); ³Investigador del Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA), quien trabaja en el Programa de Arroz del CIAT

Contenido

Introducción

Introducción de Variabilidad Genética

 Técnicas de cruzamiento

Desarrollo de Poblaciones con Nueva Variabilidad

 Cruces dirigidos, con mezcla de las semillas híbridas

 Cruces dirigidos, con evaluación de la generación F₁

 Cruces al azar, con mezcla de semilla

Cambios en la Población Debidos a la Introducción de Nueva Variabilidad

Referencias

Introducción

La uniformidad para caracteres agronómicos deseables, en las variedades comerciales, se ha logrado a expensas de una reducción en la variabilidad genética; esto conduce a lo que se conoce como vulnerabilidad al ataque de patógenos e insectos y a otras adversidades (Vega, 1988). El modelo general de muchos cultivos parece ser la explotación comercial de una base genética reducida y la presencia de pequeños grupos de ancestros en los procesos de mejoramiento. La literatura ofrece ejemplos en soya (Delannay et al., 1983), avena (Souza y Sorrells, 1989), arroz (Dilday, 1990) y otros cultivos.

Según Cuevas-Pérez et al. (1992), las variedades de arroz liberadas en América Latina y el Caribe durante el período 1971-1989 tienen, en su genealogía, 14 cultivares distintos provenientes de siete países, y reciben de ellos 69% de su constitución genética. Para el arroz de secano en Brasil, la base genética está formada por seis ancestros, si bien en los materiales generados en los años 80 se ha ampliado esa base mediante la incorporación de germoplasma de África, Asia y Estados Unidos (Guimarães, 1993). Esas observaciones, hechas en arroz de riego y secano, indican que los mejoradores del cultivo están apegados a un grupo de características de interés agronómico como son el tipo de la planta y del grano, originadas en la combinación de pocas variedades, y que a este grupo siempre vuelven los mejoradores en sus programas de cruzamientos.

La conformación de la base genética de las variedades comerciales de América Latina y el Caribe con ese pequeño grupo de materiales comunes, hace pensar en

la necesidad de ampliarla mediante la creación de poblaciones compuestas por un germoplasma distinto. Así, con el propósito de aumentar la variabilidad genética, el Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA-CNPAF), en Brasil, el CIRAD-CA, en África, y el CIAT, en Colombia, han desarrollado poblaciones mediante la introducción de diversas fuentes de germoplasma y la utilización del método de selección recurrente. Chatel et al. [1995] mencionan que algunos de estos acervos genéticos y poblaciones han sido el punto de partida para la utilización de la selección recurrente en diferentes países de América Latina (Brasil, Argentina y Colombia) y África (Costa de Marfil, Malí y Madagascar).

Las poblaciones de polinización abierta responden, durante muchas generaciones, a la selección que se hace respecto a los caracteres cuantitativos (Stebbins, 1970), y mantienen simultáneamente la variabilidad genética relacionada con esos caracteres. En arroz, el principal obstáculo para la utilización del mejoramiento de poblaciones ha sido la dificultad para hacer suficientes cruzamientos destinados a promover la recombinación en cada ciclo. El gen de la esterilidad masculina favorece el intercrucamiento en el campo y, más tarde, si se maneja esa población utilizando el método de la selección recurrente, promueve continuamente la recombinación genética (Morais, 1992).

El gen de androesterilidad más conocido en arroz fue descubierto por Singh e Ikehashi (1981) en un mutante de la variedad de riego IR36. Ese mutante presenta un gen nuclear recesivo, nombrado 'ms', el cual produce la esterilidad de los granos de polen cuando está en forma homocigota (msms).

Introducción de Variabilidad Genética

La introducción de variabilidad en un programa de mejoramiento se puede hacer mediante la incorporación de líneas, poblaciones o acervos genéticos con una base distinta a aquellas manejadas por el programa. Este capítulo se concentrará en describir algunas metodologías utilizadas para introducir variabilidad en poblaciones y acervos genéticos que están segregando para el gen 'ms' de androesterilidad, y que posteriormente se utilizarán para la aplicación del método de selección recurrente.

Para la ampliación de la base genética del germoplasma manejado por un programa de mejoramiento, el primer paso es escoger los progenitores, los cuales deben tener buenas características agronómicas y constitución genética distinta. Obviamente la selección de esos genotipos se hace en función de los objetivos del programa de mejoramiento.

El segundo paso consiste en la introducción de estos progenitores en las poblaciones o acervos genéticos. Cualquiera que sean los métodos utilizados por el mejorador, ellos deben culminar en el cruzamiento entre las plantas androestériles (msms) de la población y el polen (Ms) de las líneas seleccionadas como fuentes de diversidad, para ampliar la variabilidad. Los cruzamientos pueden ser dirigidos o se pueden realizar al azar. La participación de cada progenitor en la nueva población se puede calcular en el primer caso y estimar en el segundo.

Se debe tener cuidado al escoger tanto el germoplasma básico (adaptado a las condiciones locales), como las líneas que se van a introducir (en función de los objetivos

del programa). Una vez constituida la nueva población, no hay posibilidad de que aparezcan genes distintos a aquéllos presentes en el germoplasma utilizado como base y en las líneas introducidas. Esto es esencial para que el proceso de selección recurrente sea eficiente y logre los objetivos planeados.

Conviene recordar que el proceso de formación de una nueva población o acervo genético tiene una etapa de recombinación de los progenitores introducidos, antes de que se inicie el trabajo cíclico del método. Independientemente de que los cruzamientos sean dirigidos o no, ellos pueden tener una etapa de evaluación, antes de la siembra para la recombinación.

Hanson (1959) y Fujimaki (1979) dicen que se deben realizar por lo menos tres o cuatro ciclos de recombinación (cosecha de los granos en las plantas androestériles) para la formación del germoplasma básico, o sea, antes de entrar en la fase de selección recurrente; sin embargo, hay trabajos que muestran que no es necesario realizar más de uno (Marín-Garavito, 1994; Cabezas-Santacruz, 1995). Por lo tanto, corresponde al fitomejorador, basado en su experiencia, tomar la decisión a ese respecto.

Técnicas de cruzamiento

Para realizar los cruzamientos se pueden utilizar varias técnicas. En esta publicación se sugieren las siguientes: a) método convencional, b) método modificado, y c) bloques de cruzamiento; ellas se resumen a continuación.

Método convencional. Este método requiere traer del campo los progenitores, sacándolos totalmente de raíz y ubicándolos en el invernadero en materos, para

cruzarlos. Una variante de este método consiste en sembrar en el invernadero los dos progenitores. Para ambos casos, los materiales para el cruzamiento se deben sembrar en dos o tres fechas para sincronizar la floración del macho con la de la hembra. Este método exige mucho espacio, mano de obra, invernadero y tiempo.

Método modificado. Sarkarung (1991), basado en la experiencia del trabajo colaborativo entre EMBRAPA-CNPAP y el CIRAD-CA, en Brasil, describió un método simplificado para realizar cruzamientos en arroz. Este requiere que se traigan del campo al sitio de emasculación y polinización solamente las panículas de las plantas madre y padre, con sus respectivas macollas. No hay necesidad de tener un invernadero, no requiere mucho espacio y es rápido. Eso simplifica considerablemente la operación y permite realizar un número mucho mayor de cruzamientos que en el método tradicional.

Método de bloques de cruzamiento. Esta metodología fue desarrollada para la producción de semillas de arroz híbrido. A diferencia de los dos métodos anteriores, para este caso es necesario tener plantas androestériles en la población y se requiere aislar en un bloque la línea y la población base que se quieren cruzar. El aislamiento se puede hacer con barreras de maíz o variedades de arroz de ciclo largo y elevada altura de planta. Dentro de cada bloque hay la alternativa de eliminar o no las plantas fértiles de la población madre, dependiendo de la contribución que se desee de ese progenitor (J. Taillebois, comunicación personal).

La ampliación de la variabilidad genética puede hacerse con plantas de una misma especie o entre subespecies. Cuando se realizan

cruzamientos entre materiales genéticamente distantes, como es el caso de las combinaciones entre las subespecies de arroz indica y japónica, se pueden presentar problemas de esterilidad en las poblaciones segregantes. El fitomejorador debe tener cuidado para no confundir los efectos de incompatibilidad entre subespecies con el provocado por el gen recesivo de androesterilidad. En el primer caso, la esterilidad tiene un alto porcentaje en las primeras generaciones, que disminuye con las etapas de selección y no se debe necesariamente a la esterilidad del grano de polen. El comportamiento del gen de androesterilidad con las generaciones de autopolinización es similar, pero su porcentaje en la primera generación no es mayor que el 50%.

Desarrollo de Poblaciones con Nueva Variabilidad

A continuación se describen algunas alternativas para la introducción de nueva variabilidad en poblaciones de arroz. Con el objetivo de propiciar una mayor comprensión de la técnica, después de la descripción de las metodologías se proponen ejemplos ilustrativos de cómo éstas se están empleando en el programa de mejoramiento.

Cruces dirigidos, con mezcla de las semillas híbridas

Una vez escogidas las líneas que se han de introducir para la formación de la nueva población, sus plantas (MsMs) se cruzan individualmente (en forma manual) con varias plantas androestériles (msms) de la población base. La

semilla híbrida resultante (Msms) se puede mezclar en proporciones iguales o diferentes, según el aporte que se desee de cada progenitor en la nueva población, para después iniciar el proceso de recombinación.

La siembra de las semillas F_1 dará plantas fértiles (Msms) que se autofecundarán para producir semillas F_2 androestériles (25% msms) y fértiles (25% MsMs y 50% Msms). En esta generación se pueden cosechar toda las plantas o se puede hacer selección previa eliminando los genotipos indeseables.

Hasta esta etapa, cada uno de los progenitores se ha cruzado solamente con la población base y, por lo tanto, no han tenido aún la oportunidad de recombinarse entre sí. La recombinación total de las líneas originales se obtiene con la siembra de las semillas F_2 . En esa generación, las plantas estarán segregando para los tres genotipos mencionados. La recombinación ocurre con la polinización de las plantas androestériles (msms) por las fértiles (75% de los granos de polen son Ms y 25% ms). En las plantas androestériles se cosechan las semillas recombinadas, y la mezcla de éstas constituirá la nueva población original, recombinada. Cabe resaltar que el citoplasma de esa población proviene del germoplasma original o de la variedad fuente de androesterilidad.

En esta metodología, el proceso de formación de la nueva población requiere tres siembras, pero la etapa de recombinación se puede repetir varias veces, hasta cuando el fitomejorador considere que la población está lista para empezar el proceso de selección, o sea, cuando ya haya habido suficiente oportunidad, tanto para la recombinación entre los genes de las fuentes de variabilidad como para la ruptura de los bloques de ligamento.

La variabilidad presente en esta nueva población viene en un 50% del germoplasma con el gen de androesterilidad y en un 50% de las líneas introducidas. En este caso sólo se tiene el citoplasma de la población madre (original). Si el objetivo es producir un germoplasma policitoplasmático, es necesario realizar una generación de retrocruzamiento entre las F_1 y los padres fértiles, utilizando a estos últimos como madres; eso permite la diversificación del citoplasma, haciendo que el aporte genético de la fuente de androesterilidad a la variabilidad de la población disminuya de 50% a 25%. De esta forma se necesitan cuatro siembras para obtener la población base.

Con esta metodología, la introducción de nueva variabilidad en una población base requiere tres o cuatro períodos de siembra. Este es un método fácil, rápido y simple para introducir variabilidad a una población. Sin embargo, tiene la desventaja de que no se evalúan los cruces F_1 , perdiéndose así una oportunidad de eliminar las combinaciones de menor potencial para los objetivos propuestos.

Un primer ejemplo de la utilización de esta metodología es el caso del germoplasma que desarrolló el CIAT para un proyecto de selección recurrente para rendimiento, en poblaciones de arroz de riego. Para la formación de esta población se utilizó la línea CT6047-13-5-3-4-M, que posee el gen de androesterilidad; éste se obtuvo por mutación en la línea TOx 1011-4-1. La introducción de ese gen se realizó con cinco retrocruces hacia la línea CT6047-13-5-3-4-M, combinación que se denominó WC232⁵-Early.

El primer paso fue la elección de 14 cultivares de elevado potencial de rendimiento; esos materiales se cruzaron individualmente en forma

Una variante de esta metodología consiste en realizar los cruzamientos en forma natural pero dirigidos, utilizando los bloques de cruzamientos. En este caso se deben sembrar varios surcos de la población WC232⁵-Early intercalados con varios surcos de cada una de las 14 fuentes de variabilidad, las cuales se siembran en diferentes fechas. Cada combinación se aísla de sus vecinos por medio de surcos de arroz de ciclo largo y altura de planta elevada (un ejemplo es la variedad Lageado). Se deben identificar las plantas androestériles y eliminar las fértiles de la población, asegurándose de que sólo las plantas fértiles de la fuente de variabilidad polinicen las plantas androestériles. Esta práctica permite obtener una mayor cantidad de semilla en las plantas androestériles, pero demanda una mayor mano de obra.

El segundo ejemplo de la utilización de los cruces dirigidos con mezcla de semillas híbridas es el caso de la ampliación de la base genética de las poblaciones IRAT MANA, IRAT 1/420 P y CNA-IRAT 4/2/1.

Se seleccionaron 10 genotipos como fuente de nueva variabilidad. Todos los genotipos se combinaron con plantas androestériles de la población IRAT MANA, pero solamente seis de ellos se utilizaron para las otras dos poblaciones. Estos materiales se sembraron utilizando el método de bloques de cruzamientos (Figura 2). Cada uno de los progenitores se sembró en tres fechas, mientras la población con el gen de androesterilidad se sembró en una fecha. Cada combinación se aisló con la variedad de riego Lageado.

Las plantas androestériles se identificaron, y las fértiles de cada población se eliminaron. Las semillas cosechadas en las plantas androestériles se mezclaron en diferentes proporciones, según el

aporte que se deseaba de cada progenitor y los objetivos de cada población. De las combinaciones con la IRAT MANA resultó la población PCT-6\0\0\0, con la IRAT 1/420 P el resultado fue la PCT-7\0\0\0, y la CNA-IRAT 4/2/1 originó la PCT-8\0\0\0.

Cruces dirigidos, con evaluación de la generación F₁

Cada línea (MsMs) que se desea introducir como fuente de variabilidad se cruza individualmente con varias plantas androestériles (msms) de la población o acervo genético. El resultado será la producción de semilla híbrida (Msms). Esas semillas se siembran manteniendo los cruces individualizados. Las combinaciones se evalúan individualmente, y se seleccionan las mejores. Las plantas F₁ fértiles (Msms) se autofecundan para producir semillas F₂ de genotipo androestéril (25% msms) y fértil (50% Msms y 25% MsMs).

La semilla F₂ de los cruces seleccionados se mezcla, según el interés del mejorador, en igual proporción o en las proporciones que se deseen de cada fuente de variabilidad. En la próxima generación se cosechan las semillas producidas por las plantas androestériles, cuya mezcla es la nueva población recombinada.

Al igual que en la metodología anterior, la variabilidad presente en la nueva población viene en un 50% del germoplasma con el gen de androesterilidad y en un 50% de las líneas introducidas que quedan después de la evaluación de la F₁.

Este método es ventajoso porque permite observar las características de los materiales para poder luego hacer las mezclas en las proporciones deseadas. Se requieren sólo tres

Poblaciones originales: IRAT MANA, IRAT 1/420P y CNA-IRAT 4/2/1



Fuentes de variabilidad ($V_1 \dots V_{10}$):

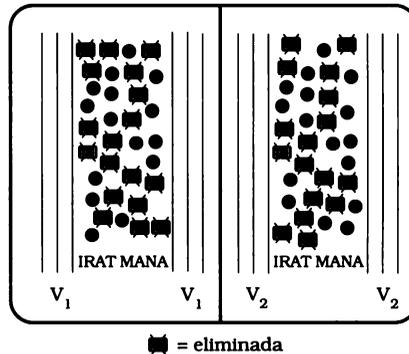
B4353-KN7-0-0-2, El Paso 144, Oryzica Llanos 4, Perla, Morelos A88,	BG989, PNA 1004F4-33-1, OR83-23, Oryzica 3, RP2087-115-10-5-1
---	---



Cruzamientos naturales:

IRAT MANA/ V_1	IRAT MANA/ V_{10}
msms/MsMs V_1	msms/MsMs V_{10}
IRAT 1/420P/ V_1	IRAT 1/420P/ V_6
msms/MsMs V_1	msms/MsMs V_6
CNA-IRAT 4/2/1/ V_1	CNA-IRAT 4/2/1/ V_6
msms/MsMs V_1	msms/MsMs V_6

Bloques de cruzamiento:



Cosecha de plantas androestériles

Mezcla de la semilla F_1 : Nuevas poblaciones: IRAT MANA = PCT-6
 IRAT 1/420P = PCT-7
 CNA-IRAT 4/2/1 = PCT-8

Figura 2. Ejemplo de cruces dirigidos, con mezcla de semilla híbrida: ampliación de la base genética de las poblaciones IRAT MANA, IRAT 1/420P y CNA-IRAT 4/2/1.

períodos del cultivo, pero más mano de obra que en el método anterior.

Se pueden tener variantes de esta metodología, una de las cuales incluye la evaluación de la semilla F_2 de cada cruzamiento. En este caso se pueden seleccionar de cada cruce las mejores plantas androestériles y también las fértiles, y solamente éstas participarán de la primera recombinación.

Un ejemplo de la aplicación de esta metodología es la ampliación de la base genética de la población CNA-IRAT A. Al iniciar el trabajo de mejoramiento de poblaciones en el CIAT, se introdujeron a Colombia diferentes germoplasmas para evaluarlos y seleccionar el o los de mejor adaptación. La población CNA-IRAT A mostró más adaptación a las condiciones de secano de las

sabanas de suelos ácidos, con una constitución genética de interés para los objetivos del programa y con el gen de androesterilidad.

Se realizaron cruzamientos dirigidos hacia plantas androestériles de la población, con ocho líneas de la Sección de Mejoramiento de Arroz de Secano para Suelos Acidos del CIAT, seleccionadas por sus buenas características agronómicas. Se hicieron cruces manuales con cada línea seleccionada en un mínimo de cuatro plantas androestériles escogidas de la población CNA-IRAT A.

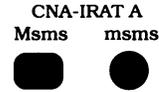
Cada F_1 se sembró separadamente para observar sus características y obtener semillas F_2 , bajo condiciones de riego en la Estación Experimental del CIAT, en Palmira. Con la observación de la F_1 en forma individual se decidió descartar uno de los cruces por presentar un alto nivel de esterilidad.

Las semillas F_2 de las plantas F_1 seleccionadas se cosecharon y se mezclaron en igual proporción dentro de cada combinación (Figura 3). Las semillas F_2 de cada uno de los siete cruces se mezclaron en diferentes proporciones para producir la nueva población identificada como PCT-4\0\0\0.

Cruces al azar, con mezcla de semilla

Mezcla no dirigida. La semilla de las fuentes de variabilidad (MsMs) se mezclan físicamente (en proporciones iguales o no) con las semillas de la población que contiene el gen de androesterilidad. Se siembra la mezcla y se cosechan las semillas híbridas (Msms) producidas por las plantas androestériles. Estas semillas son el resultado de la fecundación de las plantas (msms) por el polen Ms de las plantas fértiles de las variedades introducidas y también por el polen Ms y ms de la población base donde se

Población original:

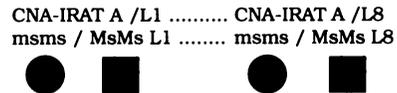


Fuentes de variación: (L_1, \dots, L_8)

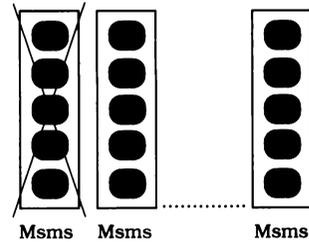
- | | |
|----------------------|--------------------|
| IR53167-3-M, | A 8-394-M, |
| CT11231-2-2-1-4-M, | CT11231-2-2-3-1-M, |
| CT11608-9-2-1-2-M, | CT11608-8-6-M-2-M, |
| CT11231-2-2-2-1-2-M, | CT6196-33-11-1-3-M |



Cruces dirigidos:



Evaluación F_1 y selección, bajo condiciones de riego



Mezcla de la semilla F_2 : Nueva población: PCT-4\0\0\0

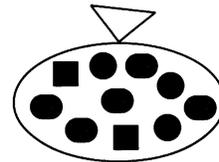


Figura 3. Ejemplo de cruces dirigidos, con evaluación de la generación F_1 ; ampliación de la base genética de la población CNA-IRAT A.

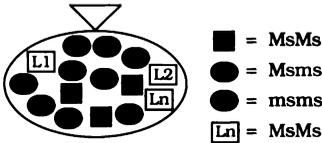
desea introducir la nueva variabilidad. Las semillas tendrán los genotipos Msms y msms (Figura 4).

Esta técnica de la mezcla física de la semilla economiza tiempo como también mano de obra. La contribución de las fuentes de variabilidad es menor, lo que

Mezcla no dirigida:

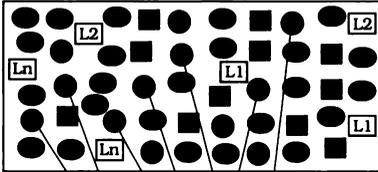
Metodología:

Mezcla física de la semilla



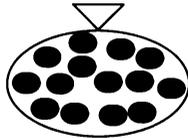
Población original + fuentes de variabilidad

Siembra de la mezcla

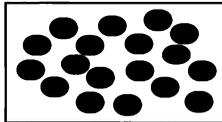


Cosecha en plantas androestériles

Mezcla de la semilla cosechada



Siembra de la mezcla



Cosecha y mezcla de la semilla de las plantas androestériles

Nueva población: Es necesario estimar los porcentajes de participación

Figura 4. Esquema para el cruzamiento al azar, con mezcla de semilla no dirigida.

constituye una de las desventajas que tiene el método. Por lo tanto, no se puede saber la proporción de la nueva variabilidad sino que hay que estimarla. Hay diferentes maneras de estimar el aporte de variabilidad de cada fuente, y un ejemplo de ellas es el caso descrito en la publicación de Chatel y Guimarães (1995) sobre el mejoramiento de poblaciones de arroz que segregan para un gen de androesterilidad.

Mezcla dirigida. Para esta metodología se utilizan diferentes técnicas de bloques de cruzamientos,

desarrolladas para la producción de arroz híbrido. Las poblaciones y las líneas se siembran en surcos o mezcladas, pero aisladas (cada par población-línea es aislado).

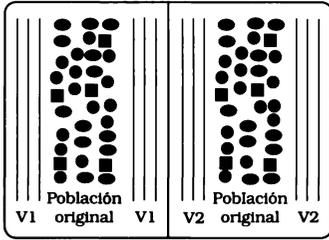
Las semillas de cada una de las fuentes de variabilidad se mezclan individualmente con las semillas de la población que posee el gen de androesterilidad. Cada mezcla se siembra en parcelas o bloques de cruzamiento, separados uno del otro por barreras de maíz o variedades de arroz de ciclo largo y altura de planta elevada. Dentro de cada bloque, los cruzamientos se realizan al azar, entre las plantas androestériles (msms) de la población y el polen, tanto el Ms que proviene de las plantas fértiles (MsMs) de la fuente de variabilidad, como el Ms y el ms correspondientes a las plantas fértiles (Msms) de la población.

En cada parcela se cosecharán las semillas F_1 (Msms y msms) producidas por las plantas androestériles (msms) fecundadas. De esta manera se puede controlar mejor el aporte genético de cada fuente de variabilidad.

Para la recombinación se siembra la mezcla de las semillas de las plantas androestériles de cada cruzamiento dirigido en igual o en diferente proporción, dependiendo del aporte que se quiera de cada progenitor. Las plantas androestériles (msms) de esa población son fecundadas por plantas fértiles (Msms) provenientes de los diferentes cruces y de la población. La cosecha y la mezcla de las semillas producidas en las plantas (msms) son la base de la nueva población.

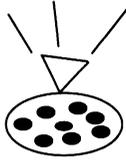
La Figura 5 ilustra la manera de obtener la nueva población utilizando los bloques de cruzamiento. El aporte de cada variedad fuente de variabilidad se debe estimar de modo similar al mencionado anteriormente.

Mezcla dirigida: Bloques de cruzamiento
 Metodología

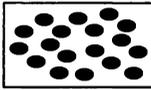


V1 y V2 = fuentes de variabilidad

Cosecha y mezcla de la semilla de las plantas androestériles



Siembra de la mezcla
 Recombinación



Cosecha y mezcla de la semilla de las plantas androestériles

Nueva población:

- Sembrar la mezcla
- Estimar los porcentajes de participación

Figura 5. Esquema para la metodología de cruzamientos al azar, con mezcla dirigida de semilla.

Este es un método rápido y simple, y la cantidad de semilla producida es alta; en él se combinan autofecundación y recombinación en una sola operación. Para aplicarlo se necesita aislar cada bloque de cruzamiento, identificar las plantas androestériles, y obtener de éstas una cantidad de semilla suficiente para que la progenie posea varias plantas (msms) para recombinar.

Cambios en la Población Debidos a la Introducción de Nueva Variabilidad

En 1992, el CIAT introdujo a Colombia, desde Brasil (EMBRAPA-CNPAF) y la

Guyana Francesa (CIRAD-CA) los siguientes materiales: un acervo genético de secano tropical japonico (CNA-IRAT 5/0/3); una población de secano tropical japónica (CNA-IRAT A/0/1); y dos poblaciones tropicales india/japónica (CNA-IRAT P/1/0F e IRAT Lulu/0/1). Estos materiales han sido observados y caracterizados bajo las condiciones de los suelos ácidos de sabana, en la Estación Experimental La Libertad, Villavicencio, Colombia.

El acervo genético CNA-IRAT 5 está constituido por genotipos de tipo japonico, cruzados y retrocruzados con la variedad IR36, portadora del gen de androesterilidad. La población CNA-IRAT A se deriva de la población CNA-IRAT 5, en la cual se introdujeron siete líneas japónica precoces. La población CNA-IRAT P está constituida por genotipos japonico e indico, donde 14 líneas de tipo indico se cruzaron con plantas androestériles de la población CNA-IRAT 5.

Cada población se caracterizó utilizando una muestra de las plantas. El acervo genético presentó el mayor porcentaje de plantas tolerantes a los suelos ácidos, mientras las poblaciones CNA-IRAT P e IRAT Lulu presentaron los más bajos índices de tolerancia. Eso indica que la mayor susceptibilidad presentada por las dos poblaciones es consecuencia de la introducción de materiales poco adaptados a los suelos ácidos, o de la dilución del germoplasma más adaptado del acervo genético CNA-IRAT 5. En este caso, el efecto de la introducción fue negativo para esa característica.

Un carácter en el que las evaluaciones presentaron un efecto positivo fue la precocidad. Las poblaciones CNA-IRAT P e IRAT Lulu fueron las más tardías y la CNA-IRAT A la más precoz; eso se debe a que esta última se originó en la introducción de líneas precoces en el

acervo genético CNA-IRAT 5, mientras las primeras se originaron en la introducción de líneas de ciclo intermedio.

El promedio de la altura de la planta en las poblaciones CNA-IRAT P e IRAT Lulu (índica/japónica) fue menor que el del germoplasma CNA-IRAT 5 y A (japónica). Estos resultados se atribuyen a la introducción de material semienano indica para riego en el acervo genético de secano japónica CNA-IRAT 5, que es la base de los dos primeros germoplasmas CNA-IRAT P e IRAT Lulu.

Los resultados descritos indican que es posible introducir en los acervos genéticos características de interés (variabilidad), en forma dirigida, y desarrollar nuevas poblaciones más adecuadas a los objetivos de cada programa.

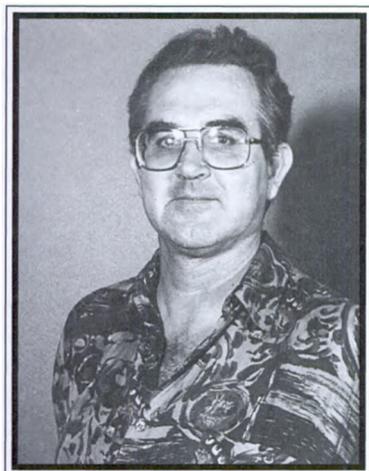
El éxito en la formación de una nueva población radica en la escogencia de una base genética adaptada a las condiciones locales, y en las líneas para introducir, en función de los objetivos del programa.

Referencias

- Cabezas-Santacruz, J. D. 1995. Análisis de la variabilidad genética entre líneas de arroz (*Oryza sativa* L.) derivadas de la población CNA-IRAT 2, en diferentes ciclos de recombinación. Tesis, Ing. Agr. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias de Palmira. 63 p.
- Chatel, M. y Guimarães, E. P. 1995. Selección recurrente con androesterilidad en arroz. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA) y Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 70 p.
- _____; _____; Ospina, Y.; y Borrero, J. [1995]. Upland rice improvement in recessive male sterile gene pools and populations. (En impresión.)
- Cuevas-Pérez, F.; Guimarães, E. P.; Berrío, L. E.; y González, D. I. 1992. Genetic base of irrigated-rice in Latin America and the Caribbean, 1971-1989. *Crop Sci.* 32:1054-1059.
- Delannay, X.; Rodgers, D. M.; y Palmer, R. G. 1983. Relative genetic contributions among ancestral lines to North American soybean cultivars. *Crop Sci.* 23:944-949.
- Dilday, R. H. 1990. Contribution of ancestral lines in the development of new cultivars in rice. *Crop Sci.* 30:905-911.
- Fujimaki, H. 1979. Recurrent selection by using genetic male sterility for rice improvement. *Jpn. Agric. Res. Q.* 13:153-156.
- Guimarães, E. P. 1993. Genealogy of Brazilian upland rice varieties. *Int. Rice Res. Notes* 18(1):6.
- Hanson, W. D. 1959. The breakup of initial linkage blocks under selection mating systems. *Genetics* 44:857-868.
- Marín-Garavito, J. M. 1994. Efecto del número de ciclos de recombinación en la variabilidad de poblaciones de arroz (*Oryza sativa* L.). Tesis, Ing. Agr. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Palmira. 50 p.
- Morais, O. P. 1992. Análise multivariada da divergência genética dos progenitores, índices de seleção combinada numa população de arroz oriunda de inter cruzamentos usando macho-esterilidade. Tesis, Doct. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil. 251 p.
- Sarkarung, S. 1991. A simplified crossing method for rice breeding: A manual. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 32 p.
- Singh, R. J. e Ikehishi, H. I. 1981. Monogenic male sterility in rice: Induction, identification and inheritance. *Crop Sci.* 21:286-289.
- Souza, E. y Sorells, M. E. 1989. Pedigree analysis of North American oat cultivars released from 1951 to 1985. *Crop Sci.* 29:595-601.
- Stebbins, G. L. 1970. Processos de evolução orgânica. Rodrigues, S. de A. y Rodrigues, P. R. (trads.). Editora Poligano y Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, Brasil. 255 p.
- Vega, O. U. 1988. Mejoramiento genético de plantas. Ideograf, Venezuela. 200 p.

Capítulo 6

Estadística Aplicada a la Selección Recurrente



Francisco J. P. Zimmermann

Francisco J. P. Zimmermann

Investigador del Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP) de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Caixa Postal 179, 74001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

Contenido

Introducción

Tamaño de la Parcela

Diseño Experimental

 Bloques completos al azar

 Bloques incompletos

Número de Repeticiones

Ejemplo de Aplicación de los Bloques Aumentados de Federer

Referencias

Introducción

La selección recurrente es una metodología que se desarrolla en tres etapas: evaluación, selección y recombinación. La ganancia genética que se obtiene con los ciclos de recurrencia depende de que esas etapas se realicen bajo criterios y metodologías bien definidos. La estadística es una herramienta que contribuye en la primera etapa de este proceso, ayudando en la identificación de aquellos genotipos de mayor potencial para la selección.

En la selección recurrente, al igual que en otros métodos del mejoramiento genético vegetal, las evaluaciones se pueden dividir en dos fases distintas, según los objetivos del fitomejorador. En la fase inicial no hay, de manera general, gran preocupación por estimar varianzas y comparar tratamientos; más bien el objetivo es seleccionar las líneas, basándose en características cualitativas (fenotipo de las plantas), u ordenar las líneas según sus rendimientos en relación con el testigo. Esto se aplica a la selección recurrente fenotípica.

La etapa final se caracteriza por una necesidad de mayor precisión estadística, ya que se colocan en competición las mejores líneas, las cuales no sólo se comparan entre sí sino también con las variedades utilizadas por los agricultores. Esta fase requiere la realización de experimentos en red a los niveles departamental, regional, nacional y hasta internacional. Esto es aplicable a la selección recurrente con evaluación de progenies.

Uno de los principales objetivos de casi todos los programas de mejoramiento es incrementar el rendimiento de grano de las líneas desarrolladas. Por lo tanto, en esos casos los investigadores deben tomar algunas decisiones relacionadas con las técnicas experimentales que serán

utilizadas en el campo, entre las cuales se pueden destacar: el tamaño de la parcela, el diseño experimental y el número de repeticiones. Algunas de estas técnicas se pueden escoger de manera específica en función de la etapa de trabajo en la cual serán utilizadas, pero otras pueden ser constantes para cualquiera de las fases. Muchas veces las mejores alternativas para cada caso son conflictivas o impracticables; por lo tanto, se puede decir que no hay una alternativa ideal o única.

Tamaño de la Parcela

El primer problema que se debe resolver es el del tamaño de la parcela. Ese será determinado por el número y el largo de los surcos de siembra, los cuales a su vez serán afectados por la necesidad de utilizar bordes o no, y también por la disponibilidad de semillas. En general, se sabe que en el arroz hay el efecto del borde sobre el rendimiento y otras características (Gómez y Gómez, 1976; Zimmermann, 1980).

Gómez y Gómez (1976) han mostrado que en arroz de riego, con espaciamiento de siembra de 20 cm, hay efecto del borde cuando no se deja un área sin sembrar entre las parcelas. Ese efecto es mayor cuanto más cercanos estén sembrados los materiales. Los Cuadros 1 y 2, obtenidos de Zimmermann (1980), indican que se debe considerar un factor adicional, que es el efecto del borde lateral de las parcelas. Este efecto no es igual para todos los materiales y en algunos casos puede ser más marcado; en el Cuadro 1 se observa que IAC 25 e IRAT 13 redujeron sus rendimientos, mientras que Fernandes los incrementó. Gómez y Gómez (1976) también mostraron que hay distintos efectos de competición entre materiales diferentes, o sea, efecto de competición entre líneas vecinas.

Cuadro 1. Efecto del borde lateral en la producción de granos del arroz.

Surco	Producción según cultivar (%)			
	Media de 5 cultivares	IAC 25	IRAT 13	Fernandes
Primer surco externo	100	100	100	100
Surco contiguo al externo	84	79	78	128
Cuatro surcos centrales	88	90	80	96

Cuadro 2. Efecto del borde de la extremidad del surco en la producción de granos del arroz.

Porción del surco	Producción según cultivar (%)			
	Media de 5 cultivares	IAC 25	IRAT 13	Fernandes
Primeros 0.5 m	100	100	100	100
Segundos 0.5 m	73	65	76	68
3.0 m centrales	61	61	57	52

En relación con el borde de los extremos de las líneas, la situación es un poco más simple ya que todas las variedades presentan una disminución similar en el rendimiento, a medida que aumenta la distancia del extremo de la parcela (Cuadro 2). Este efecto permite al fitomejorador dejar de utilizar bordes para las extremidades en caso de que disponga de poca semilla, condición común en los proyectos de selección recurrente y en las etapas iniciales de los trabajos de mejoramiento. Su efecto es aproximadamente el mismo para todos los materiales y, por lo tanto, la posibilidad de que una línea u otra se beneficie es prácticamente nula.

En general, por la naturaleza de los proyectos de selección recurrente, se evalúan y se seleccionan plantas S_0 o líneas S_1 o S_2 , de las cuales no se debe esperar mucha uniformidad para características como rendimiento, altura de plantas, ciclo vegetativo, ángulo de las hojas, capacidad competitiva, etc. Por lo tanto, los efectos del borde observados en materiales homogotos como la

variedad IAC 25 y otras deben ocurrir, y de manera más marcada, en líneas aún en proceso de selección y fijación.

En conclusión, se debe utilizar principalmente el borde lateral. Para esto la recomendación es que, para condiciones de secano, se siembren en cada parcela por lo menos cuatro surcos (espaciados alrededor de 50 cm), y para las siembras con riego se siembren de 6 a 10 surcos (espaciados a 20 cm). El largo debe ser de por lo menos 5.0 m, lo que permite el uso de borde también en las extremidades.

Diseño Experimental

El segundo problema por resolver es la escogencia de un diseño experimental adecuado. Las alternativas pueden ser los bloques completos al azar o los bloques incompletos (Federer, 1956; Cochran y Cox, 1971; Martínez-Garza, 1972; Gómez y Gómez, 1976; Pimentel-Gomes, 1990).

Bloques completos al azar

Estos contienen todos los materiales en evaluación en cada repetición. Cuando se tiene un gran número de tratamientos, sin embargo, generalmente se descartan porque requieren grandes áreas, las cuales difícilmente serán homogéneas como se precisa para una eficiente utilización del método. No obstante, en algunas situaciones especiales este diseño puede ser la alternativa más efectiva.

Una manera de utilizar el diseño de bloques completos al azar es mediante la división de las líneas en grupos más pequeños, y haciendo que cada grupo que contenga testigos comunes (TC) sea un experimento; como consecuencia, se debe hacer un análisis conjunto de los materiales. Esta técnica es llamada 'análisis de grupos de experimentos con tratamientos comunes' (Pimentel-Gomes, 1990).

Para una mejor ilustración del empleo de este diseño se propone como ejemplo un ensayo con 200 líneas, las cuales se dividen en 10 grupos de 20 materiales. Por lo tanto, se trabajará con 10 experimentos en bloques completos al azar con 20 líneas más los tratamientos TC, y con un número 'r' de repeticiones. Si $TC = 4$ y $r = 3$, el total de parcelas será 720. Aún así, este ensayo es muy grande y de difícil manejo, pero es una mejor y más confiable alternativa que la propuesta anterior. Cabe resaltar que para los análisis conjuntos, los errores experimentales de cada grupo se deben considerar homogéneos. En caso contrario habrá que hacer correcciones en el número de grados de libertad de la interacción tratamiento \times experimento y del residuo.

Otra alternativa para el uso de este diseño es la que presentan Gómez

y Gómez (1976) bajo el nombre de 'bloques completos en grupos balanceados'. Esta alternativa es útil en situaciones donde se está trabajando con generaciones avanzadas y ya se conocen características de las líneas como altura de las plantas, ciclo vegetativo, reacción a enfermedades, etc. En este caso, las líneas se reúnen en grupos homogéneos, preferiblemente del mismo número de líneas, según los intereses del investigador. El análisis se hace con un diseño de parcelas subdivididas anidadas, donde las parcelas son los grupos y las subparcelas las líneas. En los ensayos pertenecientes a proyectos de selección recurrente que se han manejado, la segregación de las líneas no ha permitido organizar grupos homogéneos de materiales, de manera que esta propuesta no ha sido aplicada.

Bloques incompletos

Abarcan los siguientes diseños: reticulados cuadrados; reticulados rectangulares; bloques incompletos generalizados (BIG) balanceados o no (Cochran y Cox, 1971; Gómez y Gómez, 1976; Pimentel-Gomes, 1990) y los bloques aumentados de Federer (Federer, 1956; Martínez-Garza, 1972).

Reticulados cuadrados y reticulados rectangulares. Los primeros exigen que el número de tratamientos sea un cuadrado perfecto (9, 16, 25, 36, ...), y los segundos requieren el formato de un rectángulo con sus lados iguales a ' n ' y ' $n+1$ ', ($3 \times 4 = 12$; $4 \times 5 = 20$; ...). Estos tipos de diseño hacen necesario descartar algunas líneas antes de que sean evaluadas o añadir más materiales para completar el número requerido por el diseño. Una alternativa es dividir el número de líneas en dos o tres grupos, lo cual requiere que tales grupos sean analizados en conjunto y que se

apliquen todos los cuidados necesarios para ese tipo de análisis, tal como se menciona para el diseño de bloques completos.

Retomando el ejemplo anterior, donde el interés es evaluar 200 líneas, el número total de parcelas varía entre 588 (para 196 tratamientos y tres repeticiones, en reticulado cuadrado) y 660 (para 212 tratamientos y cuatro testigos, divididos en dos ensayos con tres repeticiones, en reticulado rectangular). Los análisis de estos diseños se presentan en Pimentel-Gomes y García (1991).

Diseños de bloques incompletos generalizados (BIG) y balanceados (BIGB). Los diseños BIG no presentan las restricciones mencionadas porque pueden tener, en teoría, cualquier número de tratamientos. Sin embargo, hay excepciones, principalmente cuando se pretende trabajar con diseños balanceados, donde uno de los inconvenientes es el gran número de parcelas.

Un diseño de bloques incompletos es balanceado (BIGB) cuando todos los tratamientos presentan el mismo número de repeticiones y cada pareja de tratamientos aparece el mismo número de veces en el bloque. Cochran y Cox (1971) y Fisher y Yates (1971) presentan cuadros de posibles soluciones para este problema; las alternativas muestran que un BIGB con 91 tratamientos tendrá 910 parcelas.

Para los no balanceados, el mayor problema es que las comparaciones de medias se hacen con prácticamente cada pareja de tratamientos, con varianzas diferentes; eso hace que el proceso sea lento, complejo y de resultado aproximado.

Bloques aumentados de Federer (BAF). Para éstos, las líneas se dividen en grupos y en cada uno de ellos se añaden los testigos; ese conjunto conforma un bloque. El punto común

entre los grupos son los testigos que se repiten en cada bloque (Federer, 1956; Martínez-Garza, 1972). La utilización de testigos comunes en todos los bloques permite que se haga un análisis de varianza. El efecto de los bloques, cuando se presente, se puede corregir mediante el ajuste de los promedios, los cuales en este caso corresponderán al rendimiento individual de cada línea.

Algunas ventajas de los BAF son: se logra tener bloques más homogéneos y un número de parcelas más manejable; como cada línea se siembra en una sola parcela, la necesidad de semillas es mínima; los bloques no precisan tener el mismo tamaño, o sea, que las líneas se pueden dividir en grupos de tamaño variable. En el ejemplo con las 200 líneas, el material se puede dividir en 20 grupos de 10 líneas, adicionando cada grupo con cuatro testigos; por lo tanto, cada bloque tendrá 14 parcelas para un total de 280.

Los resultados que presenta el Cuadro 3 indican que hay una gran diferencia entre el número de líneas, de ensayos y de parcelas totales trabajadas para los distintos diseños experimentales. El número de líneas varió entre 174 y 212. Un estudio de costo/beneficio muestra claramente la ventaja de utilizar el diseño 'bloques aumentados de Federer', ya que permite evaluar un número correcto de líneas, presenta buena precisión en la estimación del error experimental y requiere un bajo número de parcelas en un único ensayo, lo cual implica menor inversión de recursos.

Se han comparado varios diseños en cuanto a su eficiencia para la selección de líneas. Rangel y Zimmermann (manuscrito en preparación) compararon los reticulados cuadrados (10 x 10) con dos y tres repeticiones, con los bloques aumentados de Federer de

siete (5 + 2) y 12 (10 + 2) parcelas por bloque. Considerando los dos sistemas para el cual se realizó el estudio, los resultados mostraron un índice de concordancia en la selección entre 20% y 44% para una intensidad de selección de 25%, y entre 33% y 57% para una intensidad de selección de 30% (Cuadro 4). Para las comparaciones solamente entre los reticulados, el índice mínimo de concordancia fue de 80% y para los BAF el índice varió entre 32% y 48%.

Los resultados en cuanto a la eficiencia del diseño para seleccionar líneas y la relación costo/beneficio muestran una nítida ventaja de los bloques aumentados de Federer para

la selección recurrente, en comparación con otros diseños experimentales. Sin embargo, este diseño aún es muy poco conocido entre los fitomejoradores de plantas de reproducción sexual. Ospina-Rey (1991) lo utilizó para evaluar la reacción a las enfermedades en líneas de arroz distribuidas en América Latina por la Red Internacional para la Evaluación Genética del Arroz (INGER). En caña de azúcar, cultivo para el cual fue creado el diseño, su utilización es más común.

Para mayores detalles sobre el diseño BAF se recomiendan los trabajos de Federer (1956) y de Martínez-Garza (1972). Los análisis

Cuadro 3. Número total de líneas evaluadas y de parcelas requeridas, y número de ensayos realizados para algunos de los tipos de diseños experimentales.

Diseño experimental	Número total de líneas evaluadas ^a	Número total de parcelas	Número de ensayos
Bloques completos	200	612 ^b	01
Bloques completos con tratamientos comunes	200	720 ^b	10
Reticulado (14 x 14)	192	588 ^b	01
Reticulado (10 x 10)	192	600 ^b	02
Reticulado (14 x 15)	206	630 ^b	01
Reticulado (10 x 11)	212	660 ^b	02
BIG balanceado	174	1820	02
Bloques aumentados de Federer	200	280	01

a. Adicionar cuatro testigos (tratamientos comunes) por ensayo.

b. Considerando tres repeticiones por ensayo.

Cuadro 4. Comparación de los índices de concordancia en la selección de líneas, al utilizar los reticulados cuadrados (RQ) y los bloques aumentados de Federer (BAF) en dos sistemas de cultivo y bajo dos índices de selección: 25% (resultados descritos en la parte superior de la línea diagonal) y 30% (en la parte inferior de la línea diagonal).

Diseño experimental ^a	Riego				Secano favorecido			
	RQ2	RQ3	BAF7	BAF12	RQ2	RQ3	BAF7	BAF12
RQ2	-	80	44	24	-	80	44	32
RQ3	100	-	44	20	87	-	44	36
BAF7	57	50	-	32	53	47	-	48
BAF12	33	33	47	-	40	43	43	-

a. RQ2 = Reticulado cuadrado, 2 repeticiones; RQ3 = Reticulado cuadrado, 3 repeticiones; BAF7 = Bloques aumentados de Federer, con 7 parcelas; BAF12 = Bloques aumentados de Federer, con 12 parcelas.

se pueden realizar siguiendo el paquete estadístico 'Statistical Analysis System' (SAS Inst., 1985), utilizando el PROC GLM con error del tipo III.

Número de Repeticiones

Un último problema por resolver son las repeticiones, las cuales son importantes para estimar la varianza y eliminar la influencia de los suelos. La definición del número de repeticiones que se va a utilizar depende de varios factores como la disponibilidad de área experimental, la cantidad de semillas y el interés en comparar las medias de los tratamientos mediante pruebas estadísticas. En este último caso, el número de repeticiones debe ser el mayor posible, toda vez que el valor de la diferencia mínima significativa es extremadamente influenciado por él y por el coeficiente de variación (CV).

Zimmermann y Conagin (1989) y Conagin y Zimmermann (1990) realizaron un estudio de simulación en computador, suponiendo una diferencia de 25% entre el mejor tratamiento y el testigo. Esa relación se analizó utilizando dos valores de CV y tres números de repeticiones. Los resultados en el Cuadro 5 muestran que con un CV de 15% y tres repeticiones, sólo hubo un 5% de tratamientos estadísticamente diferentes según la prueba de Tukey, mientras que con 12 repeticiones ese nivel se incrementó a 74%. Con un CV de 25%, los valores fueron de 2% y 13%, respectivamente. En el caso de la prueba de Dunnett, la cual es específica para comparar tratamientos con testigos, los respectivos valores fueron de 15% y 96% para el CV de 15%, y de 6% y 31% para el CV de 25%. La prueba t, considerada la más floja para ese tipo de comparación, solamente consiguió discriminar el mejor tratamiento y el testigo en 100%

Cuadro 5. Porcentaje de discriminación entre el mejor tratamiento y el testigo.

Número de repetición	Prueba estadística	CV de 15%	CV de 25%
12	DMS	100	82
	Dunnett	96	31
	Tukey	74	13
6	DMS	88	47
	Dunnett	58	12
	Tukey	15	2
3	DMS	72	19
	Dunnett	15	6
	Tukey	5	2

de los casos cuando se utilizaron un CV de 15% y 12 repeticiones.

Esas relaciones también fueron estudiadas por Pimentel-Gomes (1990), quien encontró que cuando la diferencia mínima significativa por la prueba de Tukey se expresa en porcentaje de la media del ensayo, su valor es siempre mayor que el doble del valor del CV, para la situación más común de cuatro repeticiones. Para que ese valor sea similar al del CV, se necesitan más de 10 repeticiones, y ese número es tanto más grande cuantos más tratamientos se deseen evaluar. De esta manera, en la prueba de Tukey y para valores del CV de 15% se necesitan alrededor de 10, 16, 18 y 20 repeticiones para 2, 4, 8 y 12 tratamientos, respectivamente.

Es evidente que difícilmente se pueden utilizar números tan elevados de repeticiones en ensayos de evaluación de líneas en proyectos de selección recurrente, por las limitaciones ya mencionadas. En general, se recomienda para esos casos que, cuando se utilicen los diseños más comunes (bloques completos o incompletos), se hagan por lo menos tres repeticiones. Cuando se utilizan solamente dos repeticiones, la pérdida de una parcela implica la eliminación del

tratamiento y, para los reticulados cuadrados, la pérdida de la estructura del diseño.

En algunas situaciones frecuentes en proyectos de selección recurrente, cuando el material que se está evaluando proviene de generaciones tempranas y el interés principal es la eliminación de las peores líneas, es muy común que solamente se pueda sembrar una parcela por línea, debido a problemas de disponibilidad de semillas.

En resumen, para las evaluaciones más comúnmente requeridas por los proyectos de selección recurrente, el diseño de bloques aumentados de Federer parece ser la alternativa más recomendada. Bajo ese diseño, las líneas en evaluación siempre tendrán una repetición, para lo cual no se requiere mucha semilla; los testigos serán representados varias veces, lo que permite una buena estimación del error y un valor razonable para la diferencia mínima significativa para las pruebas de comparación de medias; finalmente, el área experimental necesaria para los ensayos se reduce, lo que permite ahorrar tiempo y recursos.

Ejemplo de Aplicación de los Bloques Aumentados de Federer

Considerando la poca utilización del diseño de bloques aumentados de Federer por los fitomejoradores de autógamias, como también por muchos estadísticos, a continuación se ofrece un ejemplo del uso de ese diseño experimental, su esquema de análisis y el ajuste de medias.

Para eso se utilizan los datos generados por la Red de Evaluación de Germoplasma de Arroz de Riego, coordinada por EMBRAPA-CNPAF.

Cada año se evalúan alrededor de 200 líneas con el objetivo de identificar cuáles son las más rendidoras, y recombinarlas para el próximo ciclo de selección recurrente. En el año 1994/95 se probaron 190 líneas, para lo cual se utilizó el diseño de BAF con cuatro tratamientos comunes (enumerados de 1 hasta 4) y los 190 materiales bajo evaluación (enumerados de 5 hasta 194). Cada uno de los 10 bloques tuvo 23 entradas (19 líneas y los cuatro testigos comunes).

A continuación se presenta el esquema utilizado en el análisis de varianza y los resultados:

Fuente de variación	GL	SC (Tipo I)	SC (Tipo III)
Bloques	9	54133146.09	13884481.48
Tratamientos ajustados	193	786288208.75	786288208.75
Error	26	56879518.52	56879518.52
Total	228	-	-

En este caso, las sumas de cuadrados del tipo I (Type I SS) son los valores de los bloques, sin incluir los tratamientos y los tratamientos ajustados. Las sumas de cuadrados del tipo III (Type III SS) representan la suma de cuadrados de bloques ajustados respecto a los tratamientos.

Los resultados que presenta el Cuadro 6 muestran que los tratamientos comunes no cambian sus valores, o sea, que los promedios ajustados y los aritméticos son los mismos. La razón para eso es que esos tratamientos están presentes en todos los bloques, y las líneas tienen sus valores ajustados para el efecto del bloque donde están sembradas. Ese efecto es positivo cuando el promedio de los tratamientos comunes en el bloque es menor que su promedio en todo el ensayo y negativo

Cuadro 6. Promedios de producción (kg/ha) ajustados y aritméticos (se muestran solamente algunos datos para clarificar el empleo de la metodología de los tratamientos comunes y de las líneas bajo evaluación.

Tratamiento	Promedio ajustado	Promedio aritmético
1 ^a	8480	8480
2 ^a	7240	7240
3 ^a	7871	7871
4 ^a	8940	8940
5	6282	6400
6	7382	7500
7	7082	7200
24	6583	5500
25	10182	9100
26	5282	4200
70	3907	5000
71	4208	5300
72	4708	5800
192	3182	3100
193	5782	5700
194	5982	5900

a. Tratamientos comunes.

FUENTE: Datos gentilmente ofrecidos por el Dr. Paulo Hideo Nakano Rangel.

en la situación inversa. En este ejemplo se encontraron diferencias que variaron desde la positiva 1083 kg/ha (suma) hasta la negativa 1092 kg/ha (resta). Esas diferencias son una muestra de la eficiencia del diseño de bloques aumentados de Federer.

Referencias

Cochran, W. G. y Cox, G. M. 1971. Diseños experimentales. Ed. Trillas, México. 661 p.

Conagin, A. y Zimmermann, F. J. P. 1990. Seleção de materiais nos trabalhos de melhoramento de plantas, II: Poder discriminativo de diferentes testes estatísticos. Pesqui. Agropecu. Bras. 25:1415-1428.

Federer, W. T. 1956. Augmented (or hoonuiaku) designs. Hawaii. Plant. Rec. 55:191-208.

Fisher, R. A. y Yates, F. 1971. Tabelas estatísticas para pesquisa em biologia, medicina e agricultura. Ed. USP (Universidade de São Paulo), São Paulo, Brasil. 150 p.

Gómez, K. A. y Gómez, A. A. 1976. Statistical procedures for agricultural research with emphasis on rice. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. 294 p.

Martínez-Garza, A. 1972. Diseño y análisis de experimentos con caña de azúcar. Talleres Gráficos de La Nación, Chapingo, México. 204 p.

Ospina-Rey, Y. 1991. Evaluación de líneas incluídas en el Vivero de Observación para América Latina (VIOAL) de 1985-1989 a enfermedades limitantes en arroz (*Oryza sativa* L.) bajo condiciones de secano favorecido. Tesis, Ing. Agr. Universidad Tecnológica de los Llanos Orientales, Facultad de Ingeniería Agronómica, Villavicencio, Colombia. 66 p.

Pimentel-Gomes, F. 1990. Curso de estadística experimental. 13 ed. Editora Nobel, Piracicaba, São Paulo, Brasil. 468 p.

_____ y García, C. H. 1991. Experimentos em látice: Planejamento e análise por meio de "pacotes" estatísticos. IPEF Serie técnica (Piracicaba, Brasil) 7(23):1-69.

SAS (Statistical Analysis System) Institute Inc. 1985. SAS user's guide: Statistics, Version 5. Cary, NC, E.U. 956 p.

Zimmermann, F. J. P. 1980. Efeito de bordadura em parcelas experimentais de arroz de sequeiro. Pesqui. Agropecu. Bras. 15:297-300.

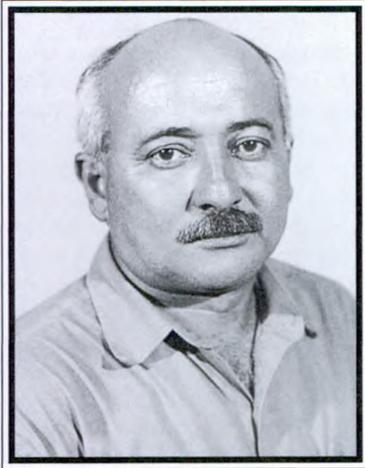
_____ y Conagin, A. 1989. Seleção de materiais nos trabalhos de melhoramento de plantas, I: O poder discriminativo da posição de classificação. Pesqui. Agropecu. Bras. 24:1013-1019.

Parte 2

Utilización de la Selección Recurrente en Arroz

Capítulo 7

Selección Recurrente Aplicada al Arroz de Riego en Brasil



Paulo Hideo N. Rangel

*Paulo Hideo N. Rangel y
Péricles C. F. Neves*

Investigadores del Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP) de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Caixa Postal 179, 74001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

Contenido

Introducción

Bases para la Selección Recurrente

Creación de la población base

Mejoramiento de la población

Extracción de líneas

Desarrollo del Trabajo de Selección Recurrente en Arroz, en Brasil

Resultados de la Investigación

Potencial genético de CNA-IRAT 4/0/3

Aumento del potencial productivo en arroz de riego

Potencial de la población CNA 1 para fines de mejoramiento

Consideraciones Finales

Referencias

Introducción

En Brasil, el rendimiento del arroz de riego se ha incrementado de manera significativa en los últimos 25 años, después del desarrollo de las variedades modernas de porte bajo que impulsó el International Rice Research Institute (IRRI), en la década de los 60 (Jennings et al., 1979). Con la aparición de estos materiales hubo un cambio positivo, no solamente en la filosofía del mejoramiento genético del arroz, sino a nivel de los agricultores, los cuales pasaron a utilizar alta tecnología en el cultivo.

La sustitución de las variedades tradicionales de arroz de porte alto por modernas de porte bajo, que se efectuó en los cultivos, en Brasil, permitió duplicar el rendimiento en algunos estados. En Rio Grande do Sul, el rendimiento se incrementó 30% (Carmona et al., 1994); en Santa Catarina, la combinación de variedades modernas y un mejor manejo del cultivo produjo un incremento del 66% (Ishiy, 1985).

Después de la creación de las variedades modernas de arroz, las ganancias genéticas para rendimiento de grano en cada ciclo de selección se tornaron cada vez más difíciles. En la década de los 80, en Brasil, las ganancias genéticas para rendimiento en arroz de riego, cuando se obtenían, eran de poca magnitud, a pesar de los numerosos cruzamientos que se sometieron a selección (Soares, 1992; Rangel et al., 1992b). Aparentemente, el rendimiento del arroz de riego ha alcanzado un techo, y los esfuerzos para incrementar el potencial productivo de las variedades no ha resultado en ganancias significativas. El aumento en el rendimiento se ha obtenido principalmente mediante la incorporación de resistencia a enfermedades y un mejor manejo del cultivo.

La excesiva estrechez de la base genética que tienen las poblaciones que se usan en mejoramiento, constituye una de las principales limitaciones para la obtención de variedades de arroz de riego con potencial productivo superior al de los cultivares actualmente en uso. Rangel et al. (1996) analizaron la base genética de las variedades que más se utilizan en los estados donde se siembra más arroz de riego, en Brasil (Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Tocantins, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul y São Paulo). Ellos encontraron que la base genética de los cultivares está constituida principalmente por siete ancestrales (Deo Geo Woo Gen, Cina, Lati Sail, I Geo Tze, Mong Chim Vang A, Belle Patna y Tetep), que responden por más del 70% del conjunto génico de las variedades. Se exceptúa el caso de Santa Catarina, donde la contribución genética de ese germoplasma fue de 31%. En Rio Grande do Sul, mayor productor de arroz de riego en Brasil, solamente seis ancestrales (Deo Geo Woo Gen, Cina, Lati Sail, I Geo Tze, Mong Chim Vang A y Belle Patna) contribuyeron con 86% de los genes de las variedades de arroz más sembradas.

La principal consecuencia de la limitación de la diversidad genética es que se reducen las posibilidades de ganancias adicionales en la selección, ya que el fitomejorador trabaja un conjunto génico de tamaño limitado (Hanson, 1959).

Para el desarrollo de líneas, los programas tradicionales de mejoramiento genético de arroz utilizan métodos que maximizan la endogamia. En el procedimiento normal, después de creada una nueva población mediante la hibridización entre progenitores, se obtienen las generaciones segregantes por el proceso natural de autofecundación. El avance en la endogamia con las

generaciones de autopolinización reduce de manera drástica las oportunidades de recombinación, ya que con idénticos alelos en un mismo locus, los procesos de intercruzamiento ('crossing over') se vuelven inefectivos en la producción de nuevos recombinantes.

De esta manera, los métodos convencionales de mejoramiento de arroz presentan menor potencial para la generación de variabilidad y, como consecuencia, se reducen las ganancias genéticas por la selección. Una alternativa sería incrementar las posibilidades de intercruzamientos entre unidades de recombinación. Por lo tanto, para aumentar en el arroz las ganancias genéticas en rendimiento por medio de la selección, una posibilidad es crear poblaciones de base genética más amplia, y trabajarlas utilizando el método de selección recurrente.

Ese método es una técnica de mejoramiento que aumenta la frecuencia de los genotipos favorables en una población, a través de ciclos de selección e intercruzamientos (Ikehashi y Fujimaki, 1980). Es una técnica que se utiliza ampliamente en plantas alógamas; en las autógamias, su uso limitado se debe en parte a la dificultad para hacer cruzamientos para la recombinación en cada ciclo de selección. Con el descubrimiento de la androesterilidad genética en arroz (Singh e Ikehashi, 1981), que hizo posible el intercruzamiento en el campo, la utilización de la selección recurrente se ha convertido en una opción viable en los programas de mejoramiento (Fujimaki, 1979).

La selección recurrente se viene utilizando en Brasil en el mejoramiento de poblaciones de arroz de riego. El objetivo ha sido generar líneas con potencial de rendimiento superior al de las variedades actualmente cultivadas y con características agronómicas

favorables (Rangel, 1992; Rangel et al., 1992a; Rangel, 1995).

Bases para la Selección Recurrente

Creación de la población base

Según Fehr (1987), para la creación de la población base se deben observar tres puntos: a) los progenitores que van a componer la población deben presentar un buen comportamiento per se, para los caracteres que serán mejorados; también deben ser divergentes genéticamente, para maximizar la variabilidad genética; b) se debe utilizar el mayor número posible de progenitores sin comprometer la media de los caracteres de interés y c) realizar un número suficiente de intercruzamientos, que proporcione la recombinación génica y permita que la población entre en equilibrio de ligamento. En arroz, Fujimaki (1979) sugiere tres intercruzamientos en la población base antes de iniciar el proceso de selección.

Como fuente de androesterilidad genética para el desarrollo de las poblaciones base en arroz de riego, se ha utilizado un mutante del cultivar IR36, obtenido mediante mutagénico químico (Singh e Ikehashi, 1981). Este mutante tiene un gen recesivo (*ms*), que en homocigosis (*msms*) produce la esterilidad de los granos de polen. También se utilizaron como fuente de androesterilidad plantas de una población ya existente.

El proceso de creación se caracteriza por una serie de cruzamientos manuales entre los progenitores y la fuente del gen *ms*, seguidos de retrocruzamientos. Estos son necesarios para aumentar la participación de los progenitores

en el conjunto génico y permitir que todos los citoplasmas se hagan presentes en la población. Otra alternativa es cruzar las F_1 con los progenitores de número subsecuente, para adelantar la recombinación como se presenta en la Figura 1.

El resultado de esa etapa de cruces son progenitores fértiles homocigotos (MsMs) o heterocigotos (Msms); por lo tanto, se necesita una generación de autofecundación para restablecer los genotipos androestériles (msms). Esos genotipos, que son de fácil identificación en el momento de la floración, son esenciales para la recombinación en el campo.

Las semillas obtenidas de las autofecundaciones se mezclan para componer la nueva población y se siembran en el campo, lo cual permitirá la polinización cruzada de las plantas androestériles (msms) por las fértiles (MsMs o Msms). Eso corresponde al primer ciclo de recombinación. Después de tres recombinaciones se considera creada la nueva población (Fujimaki, 1979),

cuya composición final se establece en función de la participación porcentual de cada progenitor.

Con el objetivo de utilizar el mejoramiento poblacional como base en el programa nacional de desarrollo de variedades, EMBRAPA-CNPAF ha creado cuatro poblaciones:

1. **CNA-IRAT 4.** Desarrollada de manera colaborativa entre EMBRAPA-CNPAF y el Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA). Se logró mediante el inter cruzamiento de 10 líneas del Grupo Indica (Cuadro 1), usando nueve variedades como progenitores masculinos en cruzamiento con la IR36 (msms), la fuente de la androesterilidad genética. Las plantas F_1 se retrocruzaron, como progenitores masculinos, con las nueve variedades, de manera que los nueve citoplasmas estuvieron representados en la población. Las semillas F_2 de las plantas

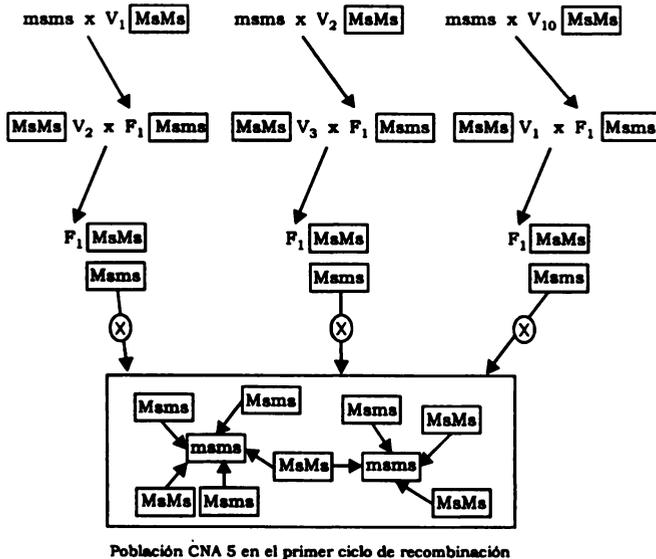


Figura 1. Esquema del desarrollo de la población CNA 5.

Cuadro 1. Progenitores de las líneas componentes de la población CNA-IRAT 4 y sus participaciones relativas.

Línea	Cruce	Participación (%)
BG90-2	IR262/Remadja	8.33
CNA 7	T 141/IR665-1-1-75-3	8.33
CNA 3815	CICA 4/BG90-2//SML 5617	8.33
CNA 3848	IR36/CICA 7//5461	8.33
CNA 3887	BG90-2/Tetep//4440	8.33
Colombia 1	Napal/Takao Iku 18	8.33
Eloni	IR454/SML Kapuri//SML 66410	8.33
Nanicão	Cultivar tradicional - Brasil	8.33
UPR 103.80.1.2	IR24/Cauvery	8.33
IR36 (msms)	Mutante de IR36	25.00

heterocigotas se mezclaron, conformando la población CNA-IRAT 4/0/0. Este germoplasma se sometió a tres ciclos de recombinación, originando la población CNA-IRAT 4/0/3. Posteriormente se le aplicó una selección masal a este material, con el objetivo de obtener 100 familias $S_{0,1}$. Dentro de cada una se escogieron 15 plantas y de éstas las 10 mejores siguieron bajo selección. Las plantas seleccionadas se intercruzaron, para dar origen a la población CNA-IRAT 4/1/1. De esa población se obtuvieron la precoz (CNA-IRAT 4PR) y la de ciclo medio (CNA-IRAT 4ME).

2. **CNA-IRAT P.** También es originaria del trabajo colaborativo entre EMBRAPA-CNPAF y CIRAD-CA. Se intercruzaron plantas androestériles (msms) de la población de arroz de secano (japónica) CNA-IRAT 5/0/2 con 15 líneas de arroz de riego (índica). Las semillas F_2 se mezclaron para formar la CNA-IRAT P/0/0, que sufrió dos recombinaciones y dio origen a la CNA-IRAT P/0/2. El Cuadro 2 presenta los progenitores y la participación relativa de las líneas componentes de la CNA-IRAT P.

3. CNA 1. Esta población fue creada por EMBRAPA-CNPAF, a partir de 70 plantas androestériles precoces, cosechadas en la población CNA-IRAT 4/0/5. Se mezcló igual cantidad de semillas de cada planta para constituir la población. En ese germoplasma se realizó una introgresión de genes de tres nuevos genotipos, dos de ellos fuentes de precocidad (Javaé y CNA 6860) y uno de calidad de grano (Bluebelle). Posteriormente, la población se recombinó originando la CNA 1 (Cuadro 3).
4. CNA 5. Esta población fue creada por EMBRAPA-CNPAF utilizando la población CNA 1; las variedades comerciales Metica 1, BR-IRGA 409 y CICA 8; las fuentes de resistencia múltiple a piricularia y a manchado de granos Colombia 1, IRI 342 y Basmati 370; y las variedades tradicionales de arroz de várzea De Abril, Paga Dívida, Quebra Cacho y Brejeiro. La selección de las variedades tradicionales se hizo mediante estudios de divergencia genética entre cultivares tradicionales de arroz de várzea, utilizando las técnicas de análisis multivariados (Rangel et al., 1991). El Cuadro 4 presenta la constitución final de la población CNA 5.

Cuadro 2. Progenitores de las líneas componentes de la población CNA-IRAT P y sus participaciones relativas.

Línea	Cruce	Participación de las líneas en la población CNA-IRAT P (%)	Participación de las líneas en la población CNA-IRAT 5 (%)
CNA 3762	4440/CICA 7//CICA 4	3.57	-
CNA 5193	-	3.37	-
IR13540-56-3-2	-	3.57	-
CNA 4993	5685//3250/IRAT 8	3.57	-
Dawn	Century Patna 231/ HO12-1-1	3.57	-
IAC 120	Iguape Agulha/Nira	3.57	-
BR-IRGA 409	IR930-2/IR665-31-2-4	3.57	-
IET 4094	-	3.57	-
Metica 1	P 738/P 881//P 738/P 868	3.57	-
CNA 4899	Sigadis/TN1//IR24	3.57	-
CNA 4988	5854//3224/Costa Rica	3.57	-
CNA 4223	IR841/4440//IR36/CICA 7	3.57	-
CNA 3942	IR36/CICA 9//CICA 7	3.57	-
Ciwini	-	3.57	-
CNA-IRAT 5/0/2	Población	50.00	-
Beira Campo	Cultivar tradicional - Brasil	2.69	5.39
CNA 4097	63-83/IAC 25	2.69	5.39
CNA 4145	IAC 47/Kinandong Patong	2.69	5.39
IRAT 177	Mutante de 63-83	2.69	5.39
IREM 41-1-1-4	Mutante de Makouta	2.69	5.39
Palha Murcha	Cultivar tradicional - Brasil	2.69	5.39
TOx 1011-4-2	IRAT 13/DP689//TOx 490-1	2.69	5.39
CNA 5171	IAC 47/IRAT 13	1.34	2.69
Casca Branca	Cultivar tradicional - Brasil	0.42	0.84
CNA 5179	IAC 47/IRAT 13	0.42	0.84
CN770187	Cultivar tradicional - Brasil	0.42	0.84
Comum Crioulo	Cultivar tradicional - Brasil	0.42	0.84
Jaguari	Cultivar tradicional - Brasil	0.42	0.84
L 13	-	0.42	0.84
L 81-24	IAC 2091/Jaguari//IRAT 10	0.42	0.84
Santa América	Cultivar tradicional - Brasil	0.42	0.84
Cuiabana	IAC 47/SR2041-50-1	4.05	8.10
IRAT 237	IAC 25/RS25	3.36	6.73
IAC 165	Dourado Precoce/IAC 1246	1.34	2.69
IREM 247	Mutante de IAC 25	1.25	2.50
IAPAR 9	Batatais/IAC F3-7	0.78	1.57
IRAT 112	Dourado Precoce/IRAT 13	0.73	1.47
CNA 4135	IAC 47/63-83	0.68	1.36
IREM 238	PJ110/IAC 25	0.67	1.35
Arroz de Campo	Cultivar tradicional - Brasil	0.62	1.25
CA435	Cultivar tradicional - Brasil	0.84	0.84
Palawan	Cultivar asiático	6.25	12.50
IR36 (msms)	Mutante de IR36	6.25	12.50

Selección Recurrente Aplicada al Arroz de Riego en Brasil

Cuadro 3. Progenitores de las líneas componentes de la población CNA 1 y sus participaciones relativas.

Línea	Cruce	Participación de las líneas en la población CNA 1 (%)	Participación de las líneas en la población CNA-IRAT 4 (%)
Javaé	P 3085//IR5853-118-5/IR19743-25-2-2-3-1	8.33	-
CNA 6860	Lemont/Q 65101//P 2015-F4-66-B-B	8.33	-
Bluebelle	CI9214//Century Patna/CI9122	8.33	-
CNA-IRAT 4	Población	75.00	-
BG90-2	IR262/Remadja	6.25	8.33
CNA 7	T 141/IR665-1-1-75-3	6.25	8.33
CNA 3815	CICA 4/BG90-2//SML 5617	6.25	8.33
CNA 3848	IR36/CICA 7//5461	6.25	8.33
CNA 3887	BG90-2/Tetep//4440	6.25	8.33
Colombia 1	Napal/Takao Iku 18	6.25	8.33
Eloni	IR454/SML Kapuri//SML 66410	6.25	8.33
Nanicão	Cultivar tradicional - Brasil	6.25	8.33
UPR 103.80.1.2	IR24/Cauvery	6.25	8.33
IR36 (msms)	Mutante de IR36	18.75	25.00

Cuadro 4. Progenitores de las líneas componentes de la población CNA 5 y sus participaciones relativas.

Línea ^a	Cruce	Participación de las líneas en la población CNA 5 (%)	Participación de las líneas en la población CNA 1 (%)
Metica 1	P 738/P 881//P 738/P 868	7.50	-
BR-IRGA 409	IR665-31-2-4/IR930-2	7.50	-
CICA 8	CICA 4//IR 665/Tetep	7.50	-
De Abril	Cultivar tradicional - Brasil	7.50	-
Paga Dívida	Cultivar tradicional - Brasil	7.50	-
Quebra Cacho	Cultivar tradicional - Brasil	7.50	-
Brejeiro	Cultivar tradicional - Brasil	7.50	-
IRI 342	Milyang 23/IR1545	7.50	-
Basmati 370	Cultivar de Paquistán	7.50	-
Colombia 1	Napal/Takao Iku 18	7.50	-
CNA 1	Población	25.00	-
IR36 (msms)*	Mutante de IR36	4.69	18.75
BG90-2*	IR262/Remadja	1.56	6.25
CNA 7*	T 141/IR 665-1-175-3	1.56	6.25
CNA 3815*	CICA 4/BG90-2//SML 5617	1.56	5.25
CNA 3848*	5461//IR36/CICA 7	1.56	6.25
CNA 3887*	4440//BG90-2/Tetep	1.56	6.25
Colombia 1*	Napal/Takao Iku 18	1.56	6.25
Eloni*	IR454/SML Kapuri//SML 66410	1.56	6.25
Nanicão*	Cultivar tradicional - Brasil	1.56	6.25
UPR 103-80-1-2*	IR24/Cauvery	1.56	6.25
Bluebelle*	CI 9214//Century Patna/CT 9122	2.08	8.33
CNA 6860*	Lemont/Q 65101//P 2015	2.08	8.33
Javaé*	P3085//IR5853-118-5/IR19743-25-2-2-3-1	2.08	8.33

a. El asterisco identifica las fuentes de citoplasma presentes en la población.

Mejoramiento de la población

Con excepción de la selección masal, todos los métodos de selección recurrente incluyen tres fases (obtención de líneas, evaluación y selección, y recombinación de las familias), conducidas de manera repetitiva a lo largo de los ciclos de selección. Dos aspectos son fundamentales para maximizar las ganancias en el proceso de selección: a) el muestreo de un número de individuos adecuado para representar la variabilidad de la población y b) ensayos de evaluación adecuados, que permitan identificar las diferencias genéticas entre los individuos analizados.

La metodología que se está utilizando en Brasil para el mejoramiento de poblaciones es la selección recurrente en familias $S_{0:2}$ (Rangel, 1992a), cuyo esquema se presenta en la Figura 2. La secuencia que se utiliza es la siguiente:

- 1. Obtención de las familias.** Se hace en el Año 1, en época normal de siembra. Las poblaciones originales, que segregan para 50% de plantas fértiles (Msms) y 50% de plantas androestériles (msms), se siembran para la selección de plantas S_0 fértiles. En esta etapa se cosechan cerca de 250 plantas por población.
- 2. Multiplicación de las familias.** Se hace en el Año 1, fuera de la época normal de siembra. Parte

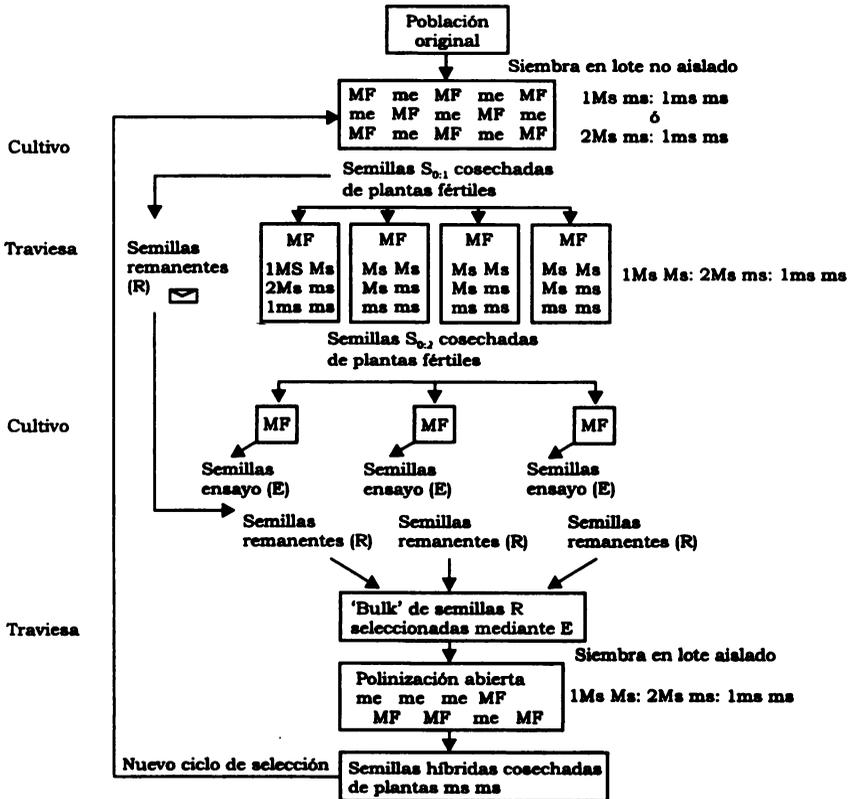


Figura 2. Esquema de selección recurrente en familias $S_{0:2}$.

de las semillas $S_{0.1}$ se almacena, y parte se siembra con el objetivo de aumentar la cantidad de semillas para los ensayos de evaluación de rendimiento. En el momento de la multiplicación se realiza la selección de las 200 mejores familias, teniendo como criterios principales la resistencia a enfermedades y el tipo de grano. Las semillas de las plantas de cada familia se cosechan en forma masal, para constituir las familias $S_{0.2}$. Las familias $S_{0.1}$ (familias originarias de las plantas S_0 que fueron autofecundadas) segregan en la proporción de 75% de plantas fértiles (Ms-) y 25% de plantas androestériles (msms).

3. Evaluación y selección de las familias $S_{0.2}$. Esta, que se realiza en el Año 2 en época normal de siembra, es la etapa más importante de la metodología. Las 200 familias $S_{0.2}$ (familias originarias de las plantas S_0 que fueron autofecundadas dos veces) se someten a evaluación en ensayos, utilizando en ellos los bloques aumentados de Federer (Federer, 1956). La parcela está constituida por tres surcos de 5.0 m de largo, y la selección de las familias superiores se hace sobre la base del rendimiento promedio, la resistencia a enfermedades y el tipo de grano. La intensidad de selección utilizada es de 25%, para garantizar un tamaño efectivo de $N_e = 50$.

Los ensayos se realizan en diferentes localidades bajo la coordinación de las Comisiones Técnicas de Arroz de las Regiones I, II y III (CTArroz I, II y III) (Rangel y Neves, 1995). Las familias $S_{0.2}$ seleccionadas en cada localidad se utilizan para la extracción de líneas para esa localidad específica. Las semillas $S_{0.1}$ remanentes de las familias superiores en las varias localidades dentro de cada región, se mezclan en cantidades iguales para la recombinación.

En la fase de evaluación de las familias se deben considerar dos puntos. El primero de tales puntos es el tamaño efectivo de la población (N_e), o sea, el número de individuos que contribuyen efectivamente con genes para la próxima generación. Este número debe ser tal que permita ganancias por selección a mediano y largo plazos, sin pérdidas considerables de la variabilidad debidas a endogamia y oscilación genética.

Pereira (1980), considerando un modelo aditivo, concluyó que el tamaño efectivo para garantizar el progreso en el proceso selectivo depende de la estructura de la población, y que su valor mínimo debería ser aproximadamente de: $N_e = 40$, para una población de base genética amplia y frecuencia alélica intermedia; $N_e = 25$, para una población ya mejorada, y $N_e = 50$, para una población poco mejorada.

El segundo punto que se debe considerar es la segregación de las familias para el gen de androesterilidad, el cual puede conducir a la subestimación del rendimiento de granos, al enmascarar los resultados de los ensayos de evaluación. Se debe considerar entretanto, que todas las familias están segregando en la misma proporción y que la selección se hace de manera truncada, o sea, se selecciona 25% de las familias más productivas. Además de esto, la tasa de formación de semillas en estas plantas es de cerca de 12%, mientras que en las plantas fértiles, que son la mayoría, está cerca de 100%.

4. Recombinación de las familias seleccionadas. En el Año 2, fuera de la época normal de siembra, se hace la recombinación, utilizando 2100 plantas originarias de las semillas remanentes $S_{0.1}$, mezcladas y sembradas en lote aislado. Para obtener un buen nivel de

recombinación, las plantas se trasplantan en tres épocas (700 plantas/época) espaciadas 7 días una de la otra. Las plantas androestériles se identifican en la floración, y en la maduración se cosechan individualmente sus semillas. De cada planta androestéril se mezclan cantidades iguales de semillas para formar la población de Ciclo 1.

La frecuencia de plantas androestériles en las familias es de gran importancia para que se tenga una buena recombinación. Así, al recombinar familias $S_{0,1}$ se tendrá una proporción de tres plantas fértiles por una androestéril, lo que proporciona, en el campo, una buena frecuencia de plantas estériles. La recombinación de familias en generaciones de autofecundación más avanzada, por ejemplo $S_{0,2}$, hace que haya una reducción en la frecuencia de plantas estériles, lo que puede influenciar negativamente la recombinación.

5. Inicio de un nuevo ciclo de selección. En el Año 3, en época normal de siembra, la población del Ciclo 1 se siembra para la selección de plantas fértiles. Se inicia así el próximo ciclo de selección, que se conduce en la misma forma descrita en los puntos anteriores. Con este esquema, cada ciclo de recurrencia se completa en 2 años.

Extracción de líneas

Simultáneamente con el mejoramiento de la población, se inicia el proceso de extracción de líneas. Esta etapa se basa en los ensayos de evaluación de familias $S_{0,2}$, lo que constituye una evaluación precoz en generaciones segregantes. Se seleccionan las familias que poseen mayores potenciales para lograr los objetivos del programa, haciendo énfasis principalmente en el rendimiento de grano. Las familias se

llevan hasta $S_{5,7}$ por el método genealógico. En la Figura 3 se presenta el esquema para la extracción de líneas en una población que segrega para un gen de androesterilidad. Las etapas son las siguientes:

1. Selección de plantas fértiles.

En el Año 1, período normal de cultivo, las semillas $S_{0,3}$ originarias de las familias $S_{0,2}$ seleccionadas y cosechadas en forma masal en el ensayo de evaluación, se siembran en lote no aislado, para la selección de plantas fértiles.

2. Eliminación del gen de androesterilidad y avance generacional.

En el Año 1, fuera de la época normal de siembra, las semillas de las plantas fértiles cuya constitución genética es MsMs y Msms, se siembran manteniendo la estructura de familia, o sea, que cada planta constituye una familia $S_{3,4}$. Las familias que segregan para el gen de androesterilidad se eliminan, y las que no poseen este gen se cosechan individualmente en masal.

3. Selección. En el Año 2, en época normal de siembra, las familias $S_{3,5}$ se someten a una selección entre y dentro de familias.

4. Avance de generación. En el Año 2, fuera de la época normal de siembra, las familias $S_{5,6}$ se llevan a $S_{5,7}$ y simultáneamente se multiplican semillas para los ensayos de evaluación.

5. Evaluación de las líneas. En el Año 3, en la época normal de siembra se hace la evaluación de las líneas para rendimiento y otras características agronómicas, aprovechando la estructura de evaluación de germoplasma existente en Brasil, o sea, las CTArroz de la Red Nacional de Evaluación de Arroz de Riego (RENAI).

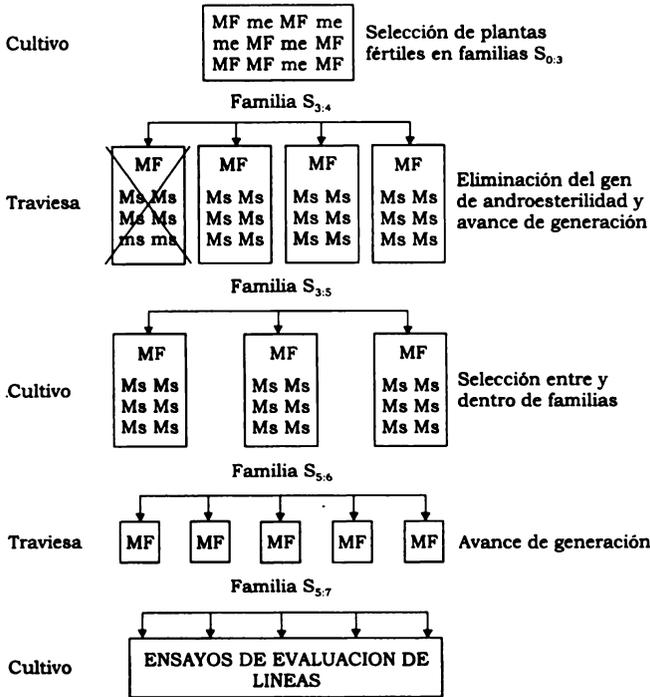


Figura 3. Esquema para la extracción de líneas en poblaciones que segregan para un gen de androesterilidad.

Desarrollo del Trabajo de Selección Recurrente en Arroz, en Brasil

El programa de selección recurrente se inició efectivamente en Brasil en el año agrícola de 1992/93, con la evaluación de 163 familias $S_{0,2}$ de ciclo medio y 163 precoces, las cuales eran originarias de las poblaciones CNA-IRAT 4ME/1/1 y CNA-IRAT 4PR/1/1, respectivamente. Se usaron dos látices triples 10x10 y 8x8 y parcelas de un surco de 2.0 m de largo. Los testigos fueron BR-IRGA 409 en el ensayo precoz y CICA 8 en el ensayo de ciclo medio.

Los ensayos fueron conducidos en la CTArroz II por EMBRAPA-CNPAF en Goiás, por UNITINS (Universidade do Tocantins)/CNPAF/EMBRAPA en Tocantins, por EPAMIG (Empresa de

Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais) en Minas Gerais, y por IAPAR (Instituto Agrônomo do Paraná) en Paraná. En la CTArroz III, los condujo el CPAF/RR (Centro de Pesquisa Agroforestal de Roraima) de EMBRAPA en Roraima.

En la selección de las familias superiores se consideró principalmente la productividad media en las cinco localidades de evaluación, y se utilizó una intensidad de selección de un 30%. La distribución de frecuencias de las familias de ciclo medio evaluadas y seleccionadas para la característica producción de granos se presenta en la Figura 4. La productividad media de las familias evaluadas en las cinco localidades fue de 4298 kg/ha, inferior a la de CICA 8 que fue de 5941 kg/ha. Por otra parte, de las familias seleccionadas, tres rindieron alrededor de 6162 kg/ha, y

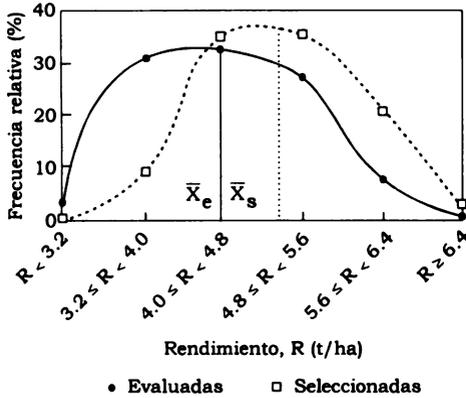


Figura 4. Distribución de frecuencias de las familias S_2 de ciclo medio evaluadas y seleccionadas.

otra familia, con 7800 kg/ha, superó el testigo en aproximadamente 31%. La media de las familias seleccionadas (4919 kg/ha) fue 14% superior a la de las familias evaluadas (4298 kg/ha).

Por su parte, las familias precoces presentaron, en su mayoría (alrededor de un 60%), una productividad media de 4500 a 5000 kg/ha, con un rendimiento medio de 4792 kg/ha (Figura 5). Seis familias produjeron más que el testigo BR-IRGA 409, con 5872 kg/ha. Esto evidencia una ganancia para productividad, incluso superior a la de las familias de ciclo medio, donde solamente una superó el testigo CICA 8.

Las familias superiores en cada localidad se incorporaron al programa de mejoramiento convencional, buscando la extracción de líneas para aquella localidad específica, y las semillas remanentes $S_{0,1}$ de las 50 mejores familias en las cinco localidades se mezclaron en cantidades iguales para la etapa de recombinación.

El programa de selección recurrente está organizado de tal forma que, cada año, las instituciones reciben para la evaluación familias de poblaciones diferentes. Eso impide que el investigador tenga que evaluar

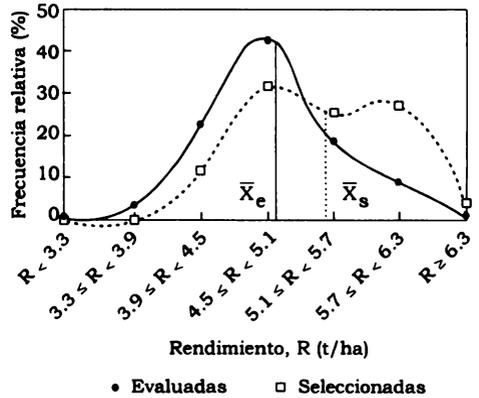


Figura 5. Distribución de las frecuencias de las familias S_2 de ciclo corto evaluadas y seleccionadas.

muchas familias de una sola vez. De esta manera, en el año agrícola de 1993/94 se evaluaron 99 familias $S_{0,2}$ originarias de la población CNA 1. El testigo utilizado fue la BR-IRGA 409 y el diseño experimental el látice triple 10x10. Las parcelas estuvieron conformadas por un surco de 2.0 m de largo.

El ensayo se realizó en la CTArroz I por IRGA (Instituto Riograndense do Arroz) y por EMBRAPA-CPACT (Centro de Pesquisa Agropecuária de Clima Temperado) en Rio Grande do Sul, y por EPAGRI (Empresa de Pesquisa Agropecuária e de Difusão de Tecnologia de Santa Catarina) en Santa Catarina. En la CTArroz II, las instituciones que condujeron el ensayo fueron EMBRAPA-CNPAF, UNITINS/EMBRAPA-CNPAF, EPAMIG e IAPAR. En la CTArroz III lo realizó EMBRAPA-CPAF/RR. Los resultados de las regiones II y III se analizaron en conjunto. La selección de las familias superiores se hizo en cada región, considerando la productividad media en las localidades de evaluación y utilizando una intensidad de selección de 30%.

La distribución de frecuencias de la producción de granos de las

familias evaluadas en la Región I se presenta en la Figura 6. Se observó una amplia segregación para el rendimiento, el cual varió de 2075 a 6663 kg/ha con un promedio de 4807 kg/ha. De las familias seleccionadas (Cuadro 5), tres produjeron más que el testigo BR-IRGA 409 (6226 kg/ha). Hubo un significativo incremento en el promedio de rendimiento de granos, el

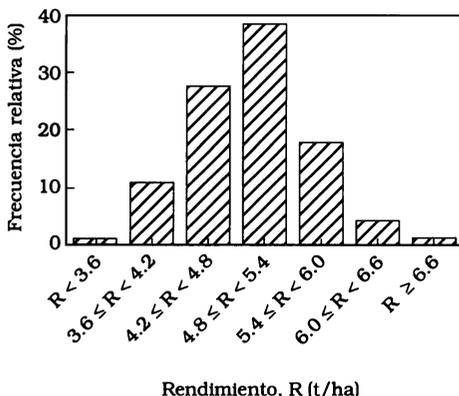


Figura 6. Distribución de frecuencias de las familias S₂ evaluadas en la Región I.

cual pasó de 4807 kg/ha en la población original a 5596 kg/ha en los individuos seleccionados, y proporcionó así un diferencial de productividad cercano al 17%.

En las Regiones II y III, la producción de granos de las familias evaluadas varió de 3397 kg/ha a 7071 kg/ha, con una media de 4979 kg/ha (Figura 7). Como esta

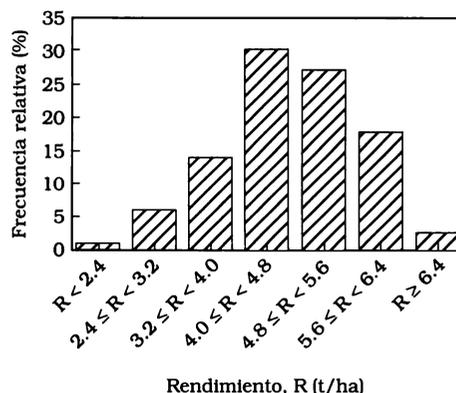


Figura 7. Distribución de frecuencias de las familias S₂ evaluadas en las Regiones II y III.

Cuadro 5. Producción de granos de algunas familias, media de todas las familias seleccionadas (MFSE), media de las familias evaluadas (MFEV) y coeficiente de variación (CV%) de los ensayos de evaluación de familias S_{0.2} originarias de la población CNA 1/0/1RI conducidos por IRGA, EMBRAPA-CPACT y EPAGRI^a en el año agrícola de 1993/94.

Familias S _{0.2} CNA1/0/1RI-	Producción de granos según institución (kg/ha)			
	IRGA	CPACT	EPAGRI	Media
53-B	6966	7268	5882	6663
26-B	7056	6410	6449	6587
58-B	7277	5548	6742	6476
BR-IRGA 409	8897	5502	4386	6226
91-B	7007	6616	5193	6224
97-B	7672	4933	5804	6108
62-B	5563	4571	5113	5031
88-B	7344	2829	4896	4995
86-B	7447	1931	5089	4786
46-B	4047	5999	4522	4780
MFSE	6835	4942	5160	5596
MFEV	6025	4193	4204	4807
CV (%)	24.5	21.4	15.8	-

a. IRGA = Instituto Rio-grandense do Arroz; EMBRAPA-CPACT = Centro de Pesquisa Agropecuária de Clima Temperado; EPAGRI = Empresa de Pesquisa Agropecuária e de Difusão de Tecnologia de Santa Catarina.

población no se sometió a ninguna selección, en el campo se observó una amplia segregación, inclusive para plantas de porte alto. De esta manera, en la selección de las familias superiores, además de la productividad, se consideró también como criterio de selección la altura de las plantas. El rendimiento medio de las familias seleccionadas fue 10% superior al de las familias evaluadas. De las familias seleccionadas, cuatro produjeron más de los 6000 kg/ha, o sea, más que el testigo BR-IRGA 409, que produjo 5814 kg/ha (Cuadro 6).

Las 30 mejores familias en cada localidad se utilizaron para la extracción de líneas para los respectivos sitios. Las familias superiores en varias localidades dentro de una determinada región se recombinaron buscando mejorar la población para aquella región.

Resultados de la Investigación

Potencial genético de CNA-IRAT 4/0/3

Morais (1992) evaluó 59 familias MIS_{10B} y 60 familias IS_{20B}, obtenidas de la población CNA-IRAT 4/0/3, juntamente con los progenitores; estas familias provienen respectivamente de la cosecha masal de familias de hermanos medios y de familias S₁ típicas. El hizo la evaluación en dos experimentos distintos, conducidos con riego por sumersión. Su objetivo fue evaluar el potencial genético, para fines de mejoramiento, de la población CNA-IRAT 4/0/3 por medio de: a) la evaluación de la divergencia genética de las variedades progenitoras; b) la estimación de los parámetros

Cuadro 6. Producción de granos de algunas familias, media de todas las familias seleccionadas (MFSE), media de las familias evaluadas (MFEV) y coeficiente de variación (CV%) de los ensayos de evaluación de familias S_{0,2} originarias de la población CNA 1/0/1RII conducidos en cuatro lugares por diferentes entidades en el año agrícola de 1993/94.

Familias S _{0,2} CNA 1/0/1RII-	Producción de granos por lugar ^a (kg/ha)				
	MG	GO	TO	RR	Media
23-B	4472	5852	10125	7834	7071
58-B	3027	7091	7333	7557	6252
26-B	2916	6563	7500	7556	6134
02-B	2888	7041	6000	8391	6080
47-B	2583	6645	6583	7835	5912
11-B	3250	5105	8250	7001	5902
75-B	4250	5615	5875	7724	5866
59-B	3444	5676	6750	7557	5857
BR-IRGA 409	3194	6258	7083	6719	5814
12-B	4388	5899	5417	7223	5732
44-B	1972	3911	6875	5890	4662
MFSE	3194	5413	6303	7296	5945
MFEV	3171	4765	5328	6653	4979
CV (%)	34.5	16.0	20.0	14.2	-

a. Lugares y entidades: en Minas Gerais (MG), la Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais (EPAMIG); en Goiás (GO), el Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAF); en el Tocantins (TO), la Universidade do Tocantins (UNITINS)/CNPAF; en Roraima (RR), el Centro de Pesquisa Agroflorestal de Roraima (CPAF/RR).

genéticos de la población y c) la obtención de estimaciones de respuestas esperadas a la selección directa, y sobre índices de selección.

En la población estudiada, los componentes de varianza genética no aditiva no presentaron valores importantes para altura de la planta, largo de la panícula y peso de 100 granos. Por otro lado, para los factores producción de granos y número de panículas por planta, se presentó varianza debida a la dominancia descrita como frecuencia génica intermediaria, juntamente con la varianza aditiva, importante como componente de la varianza genotípica.

Utilizando el índice clásico de selección se obtuvieron estimaciones de la respuesta esperada a la selección entre medias de familias IS_{20B} para la producción de granos, de manera similar a la obtenida con la selección directa sobre esta característica. Además, simultáneamente se logró reducir la altura de las plantas, la cual se encontraba positivamente correlacionada con la producción de grano (Cuadro 7).

Cuadro 7. Características de familias IS_{20B}^a en cuanto a las medias originales (MO) y las respuestas esperadas en las medias con la selección basada en el índice clásico (RS_x) y con la selección directa (RS).

Característica ^b	MO	RS_x (%) ^c	RS (%) ^c
PROD (g)	12.55	7.65	7.24
ALT (cm)	92.88	-0.29	1.05
CPan (cm)	22.62	0.25	0.57
NPan (no.)	5.62	2.73	2.48
P100 (g)	2.46	1.39	1.21

a. Población seleccionada: 32 (53.3%) familias IS_{20B} .

b. PROD = producción de grano; ALT = altura de planta; C PAN = largo de la panícula; Npan = número de panículas; P100 = peso de 100 granos. Los coeficientes genéticos fueron: 30 para PROD; -1 para ALT y 0 para Cpan, Npan y P100.

c. Valores en porcentajes de las medias.

Basándose en los datos obtenidos, el autor concluyó que la población CNA-IRAT 4/0/3 se mostró promisoría para el mejoramiento genético, principalmente en términos de mayor productividad, alto macollaje y porte adecuado para las condiciones de cultivo de riego.

Aumento del potencial productivo en arroz de riego

Con el propósito de verificar la posibilidad del uso de la selección recurrente para aumentar el potencial productivo del arroz de riego, Rangel et al. (s.f.) evaluaron, en dos sitios en la región central del Brasil (Goiânia, GO, y Formoso do Araguaia, TO), dos grupos de materiales: 164 precoces y 164 de ciclo medio. La evaluación en cada grupo se hizo en dos látices triples 10x10 y 8x8. De esos materiales, 160 eran familias $S_{0,2}$ (originarias de plantas S_0 que pasaron por dos autofecundaciones), obtenidas de las poblaciones CNA-IRAT 4PR/1/1 y CNA-IRAT 4ME/1/1. Los caracteres evaluados fueron producción de granos, floración, piricularia en la panícula y helmintosporiosis.

Se estimaron varios parámetros genéticos como varianzas genéticas, coeficiente de variación genética, heredabilidad, correlaciones y ganancias esperadas de la selección directa e indirecta en la producción, tomando como base el índice clásico de selección de Smith (1936) y Hazel (1943). Para eso se utilizó una intensidad de selección de 30%.

Las producciones medias de las familias precoces y de las de ciclo medio fueron de 4649 y 4514 kg/ha, respectivamente. Sin embargo, en el grupo precoz seis familias tuvieron producciones superiores a los 6000 kg/ha, mientras que en el grupo de ciclo medio, dos familias superaron los 7000 kg/ha, evidenciando la

posibilidad de cambiar positivamente las medias de las poblaciones mediante la selección recurrente.

Los valores estimados para los coeficientes de variación genética (10% y 11%, para las familias precoces y de ciclo medio, respectivamente) y de las heredabilidades para producción (52% para las familias precoces y 55% para las de ciclo medio), evidenciaron la presencia de suficiente variabilidad genética y la posibilidad de obtener ganancias genéticas para esta característica.

La selección por producción, basada en el índice clásico, se mostró superior a la selección directa, a pesar de que las ganancias de selección obtenidas para rendimiento fueron similares, ya que hubo un incremento de la resistencia a piricularia en la panícula y a helmintosporiosis en las dos poblaciones mejoradas, en relación con las poblaciones originales (Cuadro 8). Los datos obtenidos mostraron que la selección recurrente puede ser eficiente para aumentar la producción de granos en las poblaciones CNA-IRAT 4PR y CNA-IRAT 4ME.

Potencial de la población CNA 1 para fines de mejoramiento

Con el objetivo de evaluar el potencial de la población CNA 1 para fines de mejoramiento, Rodrigues (1995) evaluó 97 familias $S_{0.2}$ (familias originadas de plantas S_0 que pasaron por dos generaciones de autofecundación), juntamente con los testigos BR-IRGA 409, Javaé y CNA 1/0/1, en látice triple 10x10. Se colectaron datos referentes a producción de granos, altura de planta, piricularia en la hoja, floración, número de espiguillas/panícula, porcentaje de granos llenos y peso de 100 semillas.

De las 97 familias evaluadas, siete tuvieron mayor producción de granos en comparación con el testigo Javaé y 11 estuvieron por encima de la BR-IRGA 409. Se puede destacar una familia con rendimiento de 7540 kg/ha, que superó los testigos mencionados en 16% y 38%, respectivamente.

Las ganancias esperadas por selección directa o por el índice clásico de Smith (1936) y Hazel (1943) para la

Cuadro 8. Medias de las poblaciones original (MO) y seleccionada (MS) de familias precoces y de ciclo medio, con respecto a cuatro características evaluadas, y estimaciones de las ganancias por selección directa en la producción e indirecta en las otras características, y la basada en el índice clásico de selección.

Característica ^a	Medias según grupo de población				Ganancias (% de las medias)			
	Precoz		Ciclo medio		Selección		Selección basada en el índice clásico	
	MO	MS	MO	MS	Precoz	Ciclo medio	Precoz	Ciclo medio
PROD (kg/ha)	4649.08	5525.91	4513.68	5346.44	9.79	11.95	9.61	10.11
FLO (días)	97.77	97.57	104.54	107.00	-0.10	0.11	-0.03	1.34
NBI (grado)	4.52	4.62	3.77	3.66	1.17	2.55	-0.25	-1.10
BS (grado)	3.83	3.87	4.08	3.69	0.18	-1.72	-0.39	-4.61

a. PROD = producción de granos; FLO = floración; NBI = piricularia en la panícula; BS = helmintosporiosis. Los coeficientes genéticos de la población son: PROD = 1; FLO = -125, NBI = -750 y BS = -50; los de la población de ciclo medio son: PROD = 1; FLO = -1; NBI = -1000 y BS = 0.

producción de granos fueron de la misma magnitud. Sin embargo, la selección basada en el índice obtuvo respuesta favorable para piricularia en la hoja, evidenciando la posibilidad de incrementar simultáneamente la productividad y la resistencia a esta enfermedad en la población mejorada (Cuadro 9).

Por los datos obtenidos, el autor concluyó que la población CNA 1 se muestra promisoría para el mejoramiento genético con miras al incremento en la productividad.

Consideraciones Finales

En la actualidad, los programas de mejoramiento genético de arroz de riego de todo el mundo buscan aumentar el potencial productivo de las variedades, mediante saltos cuantitativos, similares a los obtenidos en la década de los 60, cuando se liberaron las variedades modernas de arroz de porte bajo, o mediante la obtención de pequeñas ganancias genéticas de naturaleza constante, y acumulativas a lo largo de los años.

El arroz híbrido, desarrollado por los chinos en la década de los 70,

proporcionó un aumento de la productividad en el cultivo cercana al 20%. Sin embargo, ya se está observando una tendencia a la estabilización de esas ganancias, o sea, que ningún híbrido liberado actualmente sobrepasa, en términos de rendimiento, los primeros híbridos recomendados para la siembra.

El IRRI busca desarrollar un nuevo tipo de planta y por medio de él obtener un nuevo salto cuantitativo en el rendimiento. En Brasil se está usando la selección recurrente, en el sentido de elevar el potencial productivo mediante la obtención de ganancias genéticas de menor magnitud, pero constantes y acumulativas a lo largo de los años. Las ganancias genéticas obtenidas en la evaluación de la población CNA-IRAT 4 por Morais (1992) y posteriormente por Rangel et al. (s.f.), con incrementos en promedio de 3.62% y 4.93%, respectivamente, permite concluir que el objetivo propuesto es perfectamente factible, siempre que las poblaciones sean bien manejadas y se mantenga un tamaño efectivo de población adecuado.

Cuadro 9. Estimaciones de la media original (MO), la media de los individuos seleccionados (MIS), la respuesta esperada en cada característica con la selección basada en el índice (RS_x) y la respuesta esperada con la selección directa (RS), utilizando una intensidad de selección del 25%, en la población de arroz CNA 1.

Característica ^a	MO	MIS	RS_x (%)	RS (%)
PROD (kg/ha)	4755.95	6086.13	23.84	23.98
BI (1-9)	1.76	1.75	-0.36	0.45
FLO (días)	92.99	91.44	-1.04	-1.15
ALT (cm)	123.76	116.88	-5.32	-5.01
NE/P (no.)	117.20	119.59	1.00	0.77
GL (%)	67.16	72.39	4.03	3.03
P100 (g)	2.50	2.59	1.13	0.89

a. Características y sus correspondientes coeficientes genéticos: PROD (producción de granos) = 100; BI (piricularia en las hojas) = -500; FLO (floración) = 0; ALT (altura de plantas) = 0; NE/P (número de espiguillas por panícula) = 0; GL (granos llenos) = 0, y P100 (peso de 100 granos) = 0.

Referencias

- Carmona, P. S.; Terres, A. L.; y Schiocchet, M. 1994. Avaliação crítica dos projetos do PNP-Arroz na área de melhoramento genético no período de 1980 a 1990: Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina. En: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA/CNPAF). A pesquisa de arroz no Brasil nos anos 80, avaliação crítica dos principais resultados. Documento 40. Goiânia, GO, Brasil.
- Federer, W. T. 1956. Augmented (or hoonuiaku) designs. *Hawaii. Plant. Rec.* 55:191-208.
- Fehr, W. R. 1987. Principles of cultivar development. MacMillan Publishing, Nueva York. 536 p.
- Fujimaki, H. 1979. Recurrent selection by using genetic male sterility for rice improvement. *Jpn. Agric. Res. Q.* 13(3):153-156.
- Hanson, W. D. 1959. Theoretical distribution of the initial linkage block lengths intact in the gametes of a population intermated for generations. *Genetics* 44:839-846.
- Hazel, L. N. 1943. The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics* 28:476-490.
- Ikehashi, H. y Fujimaki, H. 1980. Modified bulk population method for rice breeding. En: Innovative approaches to rice breeding. Selected papers from the 1979 International Rice Research Conference. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. p. 163-182.
- Ishiy, T. 1985. O impacto das cultivares modernas de arroz irrigado em Santa Catarina. *Lavoura Arrozeira* 38(359):10-14.
- Jennings, P. R.; Koffman, W. R.; y Kauffman, H. E. 1979. Rice improvement. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. 186 p.
- Morais, O. P. 1992. Análise multivariada da divergência genética dos progenitores, índices de seleção combinada numa população de arroz oriunda de intercruzamentos usando macho-esterilidade. Tesis, Doct. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil. 251 p.
- Pereira, M. B. 1980. Progresso imediato e fixação de genes em um método de seleção. Tesis, Ms. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, Brasil. 125 p.
- Rangel, P. H. N. 1992. La selección recurrente mejora el arroz brasileño. *Arroz en las Américas* 13(1):4-5.
- _____. 1995. Selección recorrente e híbridos: Alternativas para aumentar o potencial produtivo das variedades de arroz. En: Pinheiro, B. da S. y Guimarães, E. P. (eds.). *Arroz na América Latina: Perspectivas para o incremento da produção e do potencial produtivo*. IX Conferencia Internacional de Arroz para a América Latina e o Caribe y V Reunión Nacional de Pesquisa de Arroz, Goiânia, Goiás, Brasil, 21-25 de marzo de 1994. Documentos 60. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA-CNPAF), Goiânia, GO, Brasil. v. 1, p. 37-48.
- _____ y Neves, P. C. F. 1995. Variedades de arroz irrigado liberadas en 1993 para Brasil. En: Red Internacional para la Evaluación Genética del Arroz (INGER) - América Latina. Informe 1994. Cali, Colombia. p. 20-29.
- _____; Cruz, C. D.; Vencovsky, R.; y Ferreira, R. P. 1991. Selection of local lowland rice cultivars based on multivariate genetic divergence. *Brasil. J. Genetic.* 14(2):437-453.
- _____; _____; y Morais, O. P. 1992a. La selección recurrente recombina genes en el arroz de riego. *Arroz en las Américas* 13(2):2-4.
- _____; Zimmermann, F. J. P.; y Neves, P. C. F. 1992b. El CNPAF investiga: ¿Decrece en Brasil el rendimiento del arroz de riego? *Arroz en las Américas* 13(1):2-4.
- _____; _____; _____. s.f. Aumento do potencial produtivo do arroz irrigado através de seleção recorrente. *Pesqui. Agropecu. Bras.* (Aceptado para su publicación.)
- _____; Guimarães, E. P.; y Neves, P. C. F. 1996. Base genética das cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.) irrigado do Brasil. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 31(5):349-357.

Rodrigues, R. E. S. 1995. Estimación de parâmetros genéticos e de respostas à seleção na população de arroz irrigado CNA 1. Tesis, Ms. Universidade Federal de Goiás, Faculdade de Agronomia. Goiânia, GO, Brasil.

Singh, R. J. e Ikehashi, H. I. 1981. Monogenic male sterility in rice: Induction, identificación and inheritance. *Crop Sci.* 21:286-289.

Smith, H. F. 1936. A discriminant function for plant selection. *Ann. Eugenics* 7:240-250.

Soares, A. A. 1992. Desempenho do melhoramento genético do arroz de sequeiro e irrigado na década de oitenta em Minas Gerais. Tesis, Doct. Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras, Brasil. 188 p.

Selección Recurrente en Arroz de Secano en Brasil



Emílio da M. de Castro

Orlando P. de Moraes, Emílio da M. de Castro y Evaldo P. de Sant'Ana

Investigadores del Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP) de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Caixa Postal 179, 74001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

Contenido

Introducción

Selección Recurrente

Elección de los progenitores

Formación de las poblaciones base

Implementación de la selección

Resultados experimentales

Planes para el Futuro

Referencias

Introducción

Las primeras iniciativas para la utilización de la selección recurrente en arroz de secano, en Brasil, comenzaron en 1984. Al empezar EMBRAPA-CNPAF su programa de arroz híbrido, conjuntamente con el Institut de recherches agronomiques et des cultures vivrières (IRAT), desarrollaron una actividad de mejoramiento poblacional, por medio de la selección recurrente. El objetivo fue crear poblaciones con la capacidad de proveer líneas apropiadas para la obtención de híbridos.

La población creada para las condiciones de secano fue la CNA-IRAT 5, originaria del intercruzamiento de 27 líneas, siendo 26 de ellas de origen japónica y una índica. Esta última, obtenida por Singh e Ikehashi (1981), es una línea mutante de la variedad de riego IR36, que tiene en su genoma un gen recesivo; cuando se encuentra en homocigosis, este gen condiciona la androesterilidad genética. El listado de todos los progenitores de esa población y sus respectivas participaciones relativas se encuentran en Taillebois y Guimarães (1989).

De manera independiente, la población CNA-IRAT 5 ha sido sometida a la selección para rendimiento (Veillet y Neves, 1993), resistencia a piricularia (Filippi et al., 1994; Veillet y Filippi, 1993), resistencia a la sequía y calidad de grano. Aunque en todos esos casos se ha informado de progresos significativos, las poblaciones mejoradas derivadas de esos procesos se presentan poco promisorias como fuente inmediata de líneas con características comerciales. Eso se debe a que la estrategia de selección utilizada no estuvo dirigida simultáneamente a todas las características de interés.

Básicamente, con excepción de las actividades de selección recurrente mencionadas anteriormente, el programa de mejoramiento de arroz de secano desarrollado en EMBRAPA-CNPAF estuvo utilizando, hasta 1992, un proceso de mejoramiento basado en la obtención y evaluación de líneas mejoradas por pedigrí o por el método masal modificado. Este programa cumplió con la demanda cada vez mayor de los agricultores, por cultivares mejorados. Sin embargo, se eliminaron sistemáticamente numerosas líneas en diferentes niveles de heterocigosis, que no poseían todas las características requeridas, pero que aún así mostraban progresos en relación con varias de ellas. Esas líneas muy raramente se utilizaban como progenitores para la generación de nuevas poblaciones base. Morais (1995) describe en detalle las consecuencias de esa estrategia tradicional de mejoramiento de las autógamias, haciendo énfasis en sus efectos negativos sobre los niveles de recombinación génica, el aporte de nueva variabilidad útil y la restricción de la base genética del conjunto génico bajo exploración.

Una de las consecuencias de la baja utilización de líneas generadas por el propio programa de mejoramiento, en los cruzamientos, ha sido el empleo de los mismos progenitores convencionales, año tras año. Este comportamiento hace que se desarrollen poblaciones base que no representan frutos del esfuerzo realizado en el ciclo anterior. En este caso, las poblaciones desarrolladas por medio de los cruzamientos en los sucesivos ciclos de selección se vuelven poco contrastantes, y las diferencias entre ellas no se pueden considerar como ganancias generadas en las selecciones que se hicieron.

Como ejemplo, de los 47 progenitores utilizados en los

cruzamientos de 1990/91, en EMBRAPA-CNPAP, solamente dos fueron seleccionados en 1989/90; uno en 1988/89; cuatro en 1987/88; cuatro en 1986/87 y 36 (76.6%) antes de 1987. Varios de tales progenitores fueron variedades tradicionales como Dourado Precoce, Tres Mariás, IAC 164, Basmati 370, Cabaçu, Arroz Preto, Pérola, IAC 25, Bico Ganga, etc., invariablemente presentes en cruzamientos en los años anteriores.

Selección Recurrente

Una vez identificada la necesidad de reorientar el programa, para buscar que una determinada fase se beneficie de los progresos obtenidos en las fases anteriores, y generar con ello poblaciones sucesivamente mejores y cada vez con mayor potencial para su utilización como fuente de extracción de líneas, se decidió reestructurarlo. La estrategia consistió en concentrarse en un esquema básico de selección recurrente intrapoblacional.

Elección de los progenitores

La elección de los progenitores depende de los objetivos del programa, que varían de acuerdo con los ecosistemas del cultivo. En Brasil hay dos ecosistemas bien caracterizados (Sant'Ana, 1985): el de secano y el de secano favorecido (abreviados de ahora en adelante como S y SF, respectivamente).

En el primer caso (S), es frecuente la ocurrencia de problemas como la deficiencia hídrica y la pircularia. En el segundo (SF), existe una pequeña probabilidad de sequía y, en general, se observa la incidencia de manchado de grano y también de pircularia. En ambos casos, la calidad de grano (tipo largo y delgado, translúcido, con alto rendimiento de molino y contenido intermedio de amilosa), la producción

de grano y la resistencia al volcamiento son características deseadas. Para la condición S, la precocidad constituye otra característica deseada, especialmente por condicionar mayor frecuencia de escape a la sequía.

Para la formación de las poblaciones base, los progenitores se escogieron considerando las características prioritarias para el programa, preferentemente entre los cultivares comerciales y líneas élite disponibles. Por la necesidad de ampliar el conjunto génico de las poblaciones, otros progenitores se extrajeron del grupo de líneas de las diversas generaciones segregantes y de las introducciones. Se evitó en esta fase la inclusión de variedades primitivas o silvestres, excepto en algunos casos especiales en que se buscaba resistencia a pircularia y a la sequía.

Formación de las poblaciones base

Siendo el objetivo la selección simultánea para varias características de interés, se establecieron cuatro poblaciones de las cuales dos eran para las condiciones S (CG1 y CNA 6) y dos para las condiciones SF (CG2 y CNA 10). Las poblaciones CNA 6 (Cuadro 1) y CNA 10 (Cuadro 2) se sintetizaron introduciendo nuevos progenitores en la población CNA-IRAT 5, por medio de mezcla no dirigida, conforme lo descrito por Chatel y Guimarães (1995). La CG1 y la CG2 se desarrollaron por medio de cruzamientos manuales. La CG2 está aún sujeta a variación en su composición final, mas la CG1 tiene su constitución definida. Como ejemplo, se describe el proceso de su formación.

Inicialmente se decidió que la CG1 debería ser precoz y que entre sus progenitores debería haber fuentes de resistencia a pircularia y a la sequía y, además, buena calidad de grano. Fue

posible relacionar 19 progenitores (Cuadro 3) que llenaban esos requisitos y que, adicionalmente, estaban poco relacionados genéticamente entre sí. Ante la imposibilidad práctica de realizar un intercrucamiento pleno entre todos los progenitores, se optó por utilizar un esquema de dialelo parcial o circulante, conforme a lo descrito por Cruz y Regazzi (1994), y en el cual cada progenitor se cruzó con otros 12 (Cuadro 4), asegurando igual participación en los cruzamientos para todos los progenitores.

Una vez obtenidas las 114 F₁'s (6x19), se realizaron los cruzamientos dobles. Cada cruzamiento simple se utilizó una vez como padre y una vez como madre, evitando los casos en que un mismo progenitor original fuera involucrado más de una vez en un determinado cruzamiento doble.

Todas las F₁ dobles se sembraron directamente en el campo entre franjas diseminadoras de piricularia, en parcelas de una a dos líneas de 5.0 m de largo, espaciadas a 0.40 m.

Cuadro 1. Composición de la población CNA 6, desarrollada para las condiciones de secano.

Progenitor	Origen	Participación (%)
Río Verde	M 312A/Colombia 1	1.93
Río Paraguai	IAC 47/63-83	1.38
IAC 84-198	IAC 165//IAC 165/PL-9	0.55
IREM 238 (IREM 293-B)	PJ110/IAC 25	0.83
IRAT 10	Lung Sheng/63-104	0.55
CNA 6186	B. Campo/IAC 47//Amarelão/T. M. Branco	0.55
IAC 25R ^a	IAC 1246/D. Precoce	3.47
IRAT 112R ^b	IRAT 13/D. Precoce	3.47
CNA 6710	IREM 293-B/IAC 81-176	1.38
No. 392 Gervex	Cultivar introducida	1.68
Cuttack 4	Cultivar introducida	0.55
Japonês Claro (780169)	Cultivar tradicional - Brasil	1.93
Guaíra (CNA1240)	Cultivar tradicional - Brasil	1.93
Campininho (780191)	Cultivar tradicional - Brasil	1.93
Agulha Branco (CNA6524)	Cultivar tradicional - Brasil	0.61
Japonês (780135)	Cultivar tradicional - Brasil	0.61
Precoce Branco (780029)	Cultivar tradicional - Brasil	1.93
Arroz de Revenda (CNA5584)	Cultivar tradicional - Brasil	1.93
Tres Meses Branco (780353)	Cultivar tradicional - Brasil	1.93
Cana Roxa Ligeiro (780279)	Cultivar tradicional - Brasil	0.56
Pratão Goiano (780336)	Cultivar tradicional - Brasil	0.56
Muruim Ligeiro (780299)	Cultivar tradicional - Brasil	0.56
Vermelho (790044)	Cultivar tradicional - Brasil	0.56
Cem Dias (780177)	Cultivar tradicional - Brasil	0.56
Bico Ganga (CNA 0420)	Cultivar tradicional - Brasil	1.93
Rikuto Norin	Cultivar tradicional - Brasil	0.56
Puteca-GO (780217)	Cultivar tradicional - Brasil	1.38
CNA-IRAT 5/2/1 ^c	Población	62.60

a. Incluye fuentes de resistencia a piricularia de las líneas BG90-2, Tres Marias, Pusur, Ramtulasi, H-5, Dawn, Basmati 370 y Colombia 1.

b. Incluye fuentes de resistencia a piricularia de las líneas T-23, CTG 1516, C 46-15, Carreón y Tetep.

c. La población CNA-IRAT 5/2/1 fue sometida a dos ciclos de selección para tipo de grano y a un ciclo de recombinación. Se utilizaron semillas de S₀ con 25% de androesterilidad.

Selección Recurrente en Arroz de Secano en Brasil

Cuadro 2. Composición de la población CNA 10, desarrollada para las condiciones de secano favorecido.

Progenitor	Origen	Participación (%)
CNA 6843-1	TOx 1010-49-1/IRAT 121//(Col.1 X M 312A)	0.91
CNA 6892	Lebonet/CNAx 1165-1-B-44	0.91
CNA 6895	CICA 8/Quebra Cacho//BG90-2	0.91
CNA 6891 y CNA 7457	CNAx551-1-B-30/BR-IRGA 410	0.91
CNA 7892	L-81-40/Cuiabana	0.91
CNA 7449	Ciwini/IRAT 13//IAC 164	0.91
CNA 7445	TOx 939-107-2-101-1B/(Col. 1 X M 312A)//TOx 1780-2-11P-4	0.91
CNA 7462	TOx 1010-45-1/(Col.1X M 312A)// TOx 1780-21P-3	0.91
CNA 7455	Dawn/CNAx 551-1-B-B	0.91
CNA 6687	TOx 1785-19-18/IAC 164	0.91
CNAx 3031 (5 líneas F ₆)	Guaporé/Lebonet	1.82
CNAx 3025-11-1-1-1	Sagrimão/IRAT 13//Aguilha Caqui	0.91
CNAx 1943-23-1-1-1-1	IRAT 112/Camponi//CNAx 1165-18-44	0.91
CNAx 1964-11-2-1-1-1	CICA 8/Camponi//IAC 164	0.91
CNAx 1947-81-3-1-1	CNA 4175/Metica 1//A 8-204-1	0.91
CNA 6724-1	IRAT 216/IRAT 124//RHS 107-2-1-2TB-1-JM	0.91
CNA 7904	IRAT 216/IRAT 124//RHS 107-2-1-2TB-1-JM	0.91
CNAx 4036-5-1-1	A 8-204-1/Guarani//IRAT 216	0.91
CNAx 4037-26-1-1	CNA 4143/A 8-204-1//Araguaia	0.91
CNA 7690 y CNA 7066	Araguaia/Cuiabana	0.91
CNA 7645	TOx 1010-22-7-18/Colombia 1//IAC 47	0.91
CNA 7127	L 85-11/IRAT 216	0.91
CNA 7119	IAC 164/IRAT 216	0.91
CNA 7914	Mutante de Guarani	0.91
IAC 201	IAC 165/Labelle	0.91
CNA 6710	IREM 293-B/IAC 81-176	0.91
A 8-204-1	Línea del IAPAR	0.91
Mearim	TOm 1-3	0.91
IAC 25 R ^a	IAC 1246/Dourado Precoce	2.73
IRAT 112 R ^b	IRAT 13/Dourado Precoce	2.73
Araguaia Trindade 3-1	Selección en Araguaia	0.91
Rio Verde	M 312A X Colombia 1	0.91
AV.MET.N°30 91/92	Cuiabana/CNAx 784-5	0.91
Lemont	Lebonet//PI133581/CI9881	0.91
Newbonnet	Variedad americana	0.91
CNA IRAT 5/2/1 ^c	Población	63.36

a. Incluye fuentes de resistencia a piricularia de las líneas BG90-2, Tres Marias, Pusur, Ramtulasi, H-5, Dawn, Basmati 370 y Colombia 1.

b. Incluye fuentes de resistencia a piricularia de las líneas T-23, CTG 1516, C 46-15, Carreon y Tetep.

c. La población CNA-IRAT 5/2/1 fue sometida a dos ciclos de selección para tipo de grano y a un ciclo de recombinación. Se utilizaron semillas de S₀ con 25% de androsterilidad.

Cuadro 3. Listado de los progenitores de la población CG1.

Progenitor	Cruzamiento
CNAx 3031-13-B-1-1	Lebonet/Guaporé
CNA 6687	TOx 1785-19-18/IAC 164
Río Doce	IAC F3-5/Batatais
IAC 25R ^a	IAC 1246/Dourado Precoce
L 90-28	-
A 8-204-1	-
CNA 7013-D	IREM 195/Cuiabana
Newbonnet	-
IAC 84-198	IAC 165//IAC 165/PL-9
Lemont	Lebonet//PI331581/ CI9881
Chorinho-MG	Cultivar tradicional - Brasil
CNA 7455	Dawn/CNAx 551-1-B-30
CNAx 4037-26-1-1	CNA 4143/A 8-204-1// Araguaia
Colombia 1	-
CNA 7914	Mutante de Guarani
IAC 201	IAC 165/Labelle
CNA 7892	L 81-40/Cuiabana
IRAT 112R ^b	IRAT 13/DouradoPrecoce
CNA 6710	IREM 293-B/IAC 81-176

a. Cinco líneas de la variedad IAC 25, con genes de resistencia a piricularia de las líneas BG90-2, Tres Marias, Dawn, Basmati 370 y Pusur.

b. Cinco líneas de la variedad IRAT 112, con genes de resistencia a piricularia de las líneas T-23, CTG 1516, C 46-15, Carreon y Tetep.

El espaciamiento entre plantas en la línea fue de 0.10 m. Por cada nueve parcelas de cruzamiento se intercaló un testigo (la variedad Guarani), con la misma densidad de siembra.

Por medio de evaluaciones visuales, de cada cruzamiento se seleccionaron las cuatro plantas de mejor desempeño general, considerando su productividad, tipo de grano, precocidad, sanidad y arquitectura.

Para cuantificar los resultados de esa selección visual dentro del cruzamiento, en las plantas seleccionadas y en seis plantas tomadas al azar (que podían incluir o no las seleccionadas), se evaluaron las siguientes características: producción de granos, altura de la planta, largo de la panícula, número de panículas por planta, esterilidad, manchado y tipo de grano. En el testigo se evaluaron ocho plantas por parcela.

Los resultados de esas evaluaciones se presentan en el Cuadro 5. Se observó que, a pesar de una cierta

Cuadro 4. Cruzamientos simples (primer intercruzamiento) para el inicio de la formación de la población CG1 (dialelo circulante).

Progenitor ^a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1		+	+	+	+	+	+												
2			+	+	+	+	+	+											
3				+	+	+	+	+	+										
4					+	+	+	+	+	+									
5						+	+	+	+	+	+								
6							+	+	+	+	+	+							
7								+	+	+	+	+	+						
8									+	+	+	+	+	+					
9										+	+	+	+	+	+				
10											+	+	+	+	+	+			
11												+	+	+	+	+	+		
12													+	+	+	+	+	+	
13														+	+	+	+	+	+
14		+													+	+	+	+	+
15		+	+													+	+	+	+
16		+	+	+													+	+	+
17		+	+	+	+													+	+
18		+	+	+	+	+													+
19		+	+	+	+	+	+												

a. Los progenitores utilizados en el dialelo circulante son: 1 = CNAx3031-13-B-1-1; 2 = CNA 6687; 3 = Río Doce; 4 = IAC 25R; 5 = L90-28; 6 = A 8-204-1; 7 = CNA 7013-D; 8 = Newbonnet; 9 = IAC 84-198; 10 = Lemont; 11 = Chorinho-MG; 12 = CNA 7455; 13 = CNAx 4037-26-1-1; 14 = Colombia 1; 15 = CNA 7914; 16 = IAC 201; 17 = CNA 7892; 18 = IRAT 112R; 19 = CNA 6710.

Cuadro 5. Estimaciones de diferentes características en los cruzamientos dobles del segundo intercrucamiento, durante la formación de la CG1^a. Datos obtenidos en EMBRAPA-CNPAF, 1993/94.

Parámetro	Valores por característica ^b						
	ALT (cm)	NPAN (No.)	LPAN (cm)	EST (1-9)	PROD (g/pl)	Gd (1-9)	CG (1-9)
Media pob. original	98.5	5.8	24.7	2.9	12.8	1.5	5.8
Media pob. selec.	102.6	7.8	26.1	2.2	20.7	1.4	5.6
Media Guaraní	99.9	5.4	23.8	1.0	13.8	1.1	7.0
h ² (%)	62.9	44.3	25.2	98.6	24.0	54.9	98.0
Respuesta sel. (%)	-2.6	15.3	6.7	24.1	10.9	6.7	3.4

a. Para el tercer intercrucamiento se seleccionaron cuatro plantas por cruzamiento.

b. ALT = altura de planta; NPAN = número de panículas/planta; LPAN = largo de la panícula; EST = esterilidad de las espiguillas; PROD = producción de granos; Gd = manchado de grano; CG = tipo de grano.

esterilidad en algunos cruzamientos, la población original presentó promedios semejantes a los del testigo Guaraní en cuanto al número y largo de las panículas, y producción de granos. La gran mayoría de los cruzamientos presentó granos más delgados que los del testigo, con alta frecuencia de plantas con granos del tipo largo y delgado en varios de ellos (ejemplos: A 8-204-1/CNA 7013-D// CNAX 4037-26-1-1/CNA 6710; CNA 7013-D/CNAX 4037-26-1-1// CNA 7455/CNA 7892; Newbonnet/ Colombia 1//A 8-204-1/CNA 7013-D). Aunque las respuestas a la selección hayan sido estimadas utilizando la heredabilidad en su sentido amplio, con la selección efectuada se espera una significativa reducción en la esterilidad (24.1%); ganancias razonables en el número de panículas por planta (15.3%) y en la producción de granos (10.9%); y ganancias menos expresivas en el largo de la panícula, la resistencia al manchado del grano y el mejoramiento del tipo de grano (Cuadro 5).

En agosto de 1994 se hizo el tercer intercrucamiento en que cada cruzamiento doble, representado por las cuatro plantas seleccionadas, participó apenas una vez como padre y otra vez como madre; se procuró

reducir al máximo la presencia de un mismo progenitor original en cada uno de los cruzamientos múltiples. Con eso se espera que los cruzamientos hayan ocurrido entre los individuos menos emparentados, lo que coloca a la población en su mayor nivel de heterocigosis para favorecer la recombinación génica.

En el transcurso de la formación de la CG1, un número creciente de cruzamientos se consideraron útiles para la extracción de líneas (Cuadro 6), esto es, respectivamente, 36.8%, 68.4% y 89.5% para los cruzamientos simples, dobles y múltiples.

Implementación de la selección

Concretadas las poblaciones, se hicieron planes para mejorarlas utilizando, para el caso de las que son recombinadas por medio de androsterilidad genética, uno o más ciclos iniciales de selección masal basada en la evaluación visual (Figura 1). Para las poblaciones recombinadas manualmente, las selecciones se realizarán con la evaluación de progenies, desde la fase inicial. En este caso, por tratarse de cruzamientos que requieren más

Cuadro 6. Número de cruzamientos considerados promisorios para la extracción de líneas durante tres intercruzamientos de la población CG1.

Intercruzamiento	Cruzamiento (No.)	Cruzamientos útiles	
		No.	%
Primero	114	42	36.8
Segundo	114	78	68.4
Tercero	114	102	89.5

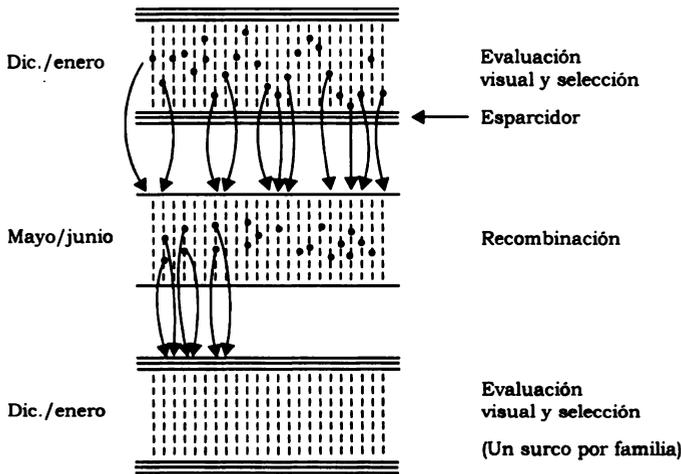


Figura 1. Esquema ilustrativo de las fases de selección masal, basado en la evaluación visual de plantas S_0 fértiles.

recursos para su realización, se deben utilizar unidades de recombinación cuyo comportamiento general sea definido con mayor precisión.

Para todos los casos, los primeros ciclos de selección se están realizando con evaluación solamente en Goiânia (en la base física de EMBRAPA-CNPAP). Posteriormente, cuando se utilicen las progenies $S_{0,2}$, las evaluaciones serán regionalizadas; en la programación están incluidas: a) las localidades de Goiânia-GO (con riegos suplementarios), Lucas do Rio Verde-MT, Vilhena-RO y Rio Branco-AC, para la región favorecida por la distribución y cantidad de las precipitaciones; y b) Goiânia-GO (sin

riego), Rondonópolis-MT, Lavras-MG y Terezina-PI, para la región no favorecida.

En la Figura 2 son visibles las fases del programa de mejoramiento que se deberán utilizar cuando las unidades de evaluación sean progenies o familias $S_{0,2}$. Después de los intercruzamientos, la población S_0 se sembrará directamente en el campo, entre fuentes diseminadoras de piricularia, en baja densidad, para facilitar la evaluación visual de cada planta. Las plantas con reacción de susceptibilidad a la enfermedad serán eliminadas y, en la cosecha, serán seleccionadas las que se presenten promisorias en relación con todas las

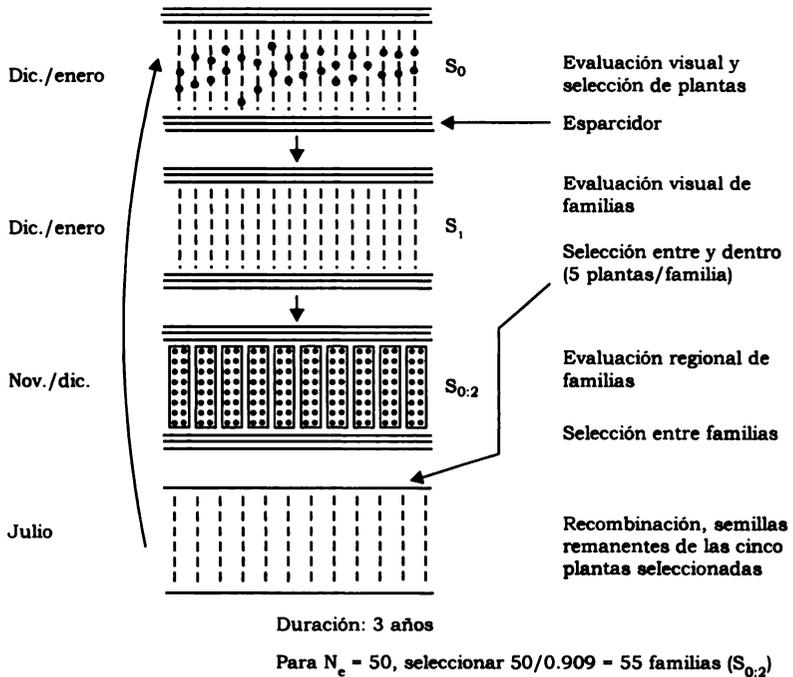


Figura 2. Etapas de las actividades de selección recurrente en arroz, basadas en la evaluación de las familias, o progenies $S_{0:2}$, en desarrollo en EMBRAPA-CNPAF.

características de interés, incluyendo la potencialidad para formar segregantes de mejor aceptación fenotípica en las generaciones posteriores. La siembra más tardía (finales de diciembre o inicio de enero) favorecerá la mayor incidencia de enfermedades, principalmente la piricularia.

En el siguiente año agrícola, las progenies S_1 serán sembradas en parcelas con 200 plantas (cuatro surcos de 5.0 m de largo, espaciadas 0.40 m entre surcos y con 0.10 m entre plantas dentro de los surcos), nuevamente entre fuentes diseminadoras de piricularia y con testigo intercalado. La selección se realizará entre y dentro de las progenies. Se seleccionarán alrededor de 200 a 300 progenies (una a tres progenies por cruzamiento en el caso de la recombinación manual) y de cada una de ellas se almacenarán

muestras de semillas de las cinco plantas de mejor aceptación fenotípica. En el tercer año, la progenies $S_{0:2}$ serán evaluadas en ensayos con repeticiones, en varias localidades, en colaboración con otras instituciones de investigación del país.

Buscando mantener un tamaño efectivo no inferior a 50, se seleccionarán las mejores progenies, basándose en su desempeño general en cuanto a la producción de granos, resistencia a enfermedades, resistencia al vuelco, calidad del grano, resistencia a la sequía (en el caso de las poblaciones para las condiciones S), etc. Las semillas remanentes de las cinco plantas seleccionadas dentro de estas progenies en S_1 serán utilizadas para recombinación, con siembra efectuada en julio a agosto. En enero del siguiente año, las poblaciones mejoradas (recombinadas) se

someterán al nuevo ciclo de selección, que tiene una duración de 3 años.

En el caso de que se hiciera la multiplicación de las progenies S_1 entre semestres de cultivo (siembra en mayo), se podría terminar el ciclo de selección en 2 años. Sin embargo, en ese caso se pierde la oportunidad de realizar la selección entre y dentro de las progenies en esta generación, toda vez que la referida multiplicación se realizaría en condiciones ambientales reconocidamente diferentes de aquéllas encontradas durante el período normal de cultivo. Así, por lo menos durante el tiempo en que se estén observando progresos compensables con la selección en S_1 en los ensayos sin repetición, será utilizado el ciclo de selección en 3 años agrícolas.

Otra manera de compensar, a largo plazo, esa mayor duración del ciclo de selección, consiste en ampliar el conjunto génico bajo mejoramiento. Para eso se están sintetizando dos nuevas poblaciones, una para la condición del cultivo de S (CG3) y otra

para el SF (CNA 7). Como muestra el Cuadro 7, tanto en S como en SF habrá tres poblaciones en proceso de mejoramiento, cada una de ellas en una fase distinta del ciclo de selección.

Aunque para cada población la ganancia anual pueda ser menor, se está mejorando hacia una base genética más amplia; esto garantiza progresos futuros más promisorios, con posibles fusiones de dos o más poblaciones con cierto grado de divergencia, y con promedios para las características de interés ya bastante alteradas en el sentido deseado.

Es oportuno resaltar que, por lo menos en algunos cruzamientos, se espera que la cantidad de progenies S_1 con potencial para la extracción de líneas sea mayor que las incluidas en los ensayos regionales de evaluación de $S_{0.2}$. Por otro lado, algunas progenies incluidas en los ensayos regionales, juzgadas promisorias para fines de mejoramiento de la población, podrán no contener todas

Cuadro 7. Cronograma de la utilización de seis poblaciones de arroz (tres para seco, S, y tres para seco favorecido, SF), buscando el mejoramiento para todas las características de interés.

Año agrícola	Actividades ^a para S			Actividades ^a para SF		
	CG1	CNA6	CG3	CG2	CNA10	CNA7
94/95	Rec/ S_0	S_0 /Rec	Id.Prog	EV	S_0 /Rec	EV/Rec
95/96	S_1	S_0 /Rec	Id.Prog	Rec/ S_0	S_0	S_0 /Rec
96/97	Rec/ S_0	S_0	EV	S_1	S_1	S_0 /Rec
97/98	S_1	S_1	Rec/ S_0	EVR	Rec/ S_0	S_0
98/99	EVR	Rec/ S_0	S_1	Rec/ S_0	S_1	S_1
99/00	Rec/ S_0	S_1	EVR	S_1	EVR	Rec/ S_0
00/01	S_1	EVR	Rec/ S_0	EVR	Rec/ S_0	S_1
01/02	EVR	Rec/ S_0	S_1	Rec/ S_0	S_1	EVR
02/03	Rec/ S_0	S_1	EVR	S_1	EVR	Rec/ S_0

a. Rec/ S_0 = Recombinación en agosto y siembra de la S_0 en enero.

S_1 = Evaluación de S_1 en Goiânia.

EVR = Evaluación regional de progenies $S_{0.2}$ en ensayos con repetición.

S_0 /Rec = Evaluación de la población S_0 en noviembre y recombinación en mayo.

S_0 = Evaluación de la S_0 en noviembre (SF) o enero (S).

Id.Prog = Identificación de progenitores potenciales.

EV = Evaluación en Goiânia.

EV/Rec = Evaluación en noviembre y recombinación en mayo.

las características deseables en un cultivar. De cualquier manera, todas las S_1 , incluidas o no en los ensayos regionales, consideradas promisorias como fuente de líneas serán convenientemente exploradas en las generaciones posteriores, buscando la selección de líneas fijas con las características capaces de atender las demandas de los productores y consumidores de arroz, conforme lo ejemplificado en la Figura 3.

Resultados experimentales

Aunque los trabajos de selección recurrente en arroz de secano son relativamente recientes en Brasil, los primeros resultados muestran la importancia de su utilización. A

continuación se informa sobre algunos resultados obtenidos explorando la población CNA-IRAT 5.

Separadamente, bajo la responsabilidad de dos investigadores, esta población se sometió a dos ciclos de selección recurrente para tipo de grano, con el objetivo de obtener el tipo comercial largo y delgado. En los dos casos se lograron significativas mejoras en la calidad del grano; en la población original, los granos estaban clasificados entre los grados 7 (tipo Rio Paranaíba) y 8 (tipo IRAT 13); actualmente las estimaciones de la media para el tipo de grano están entre 4 (Metica 1) y 5 (Araguaia). Granos de tipo 4 o inferiores se clasifican como del tipo largo y delgado.

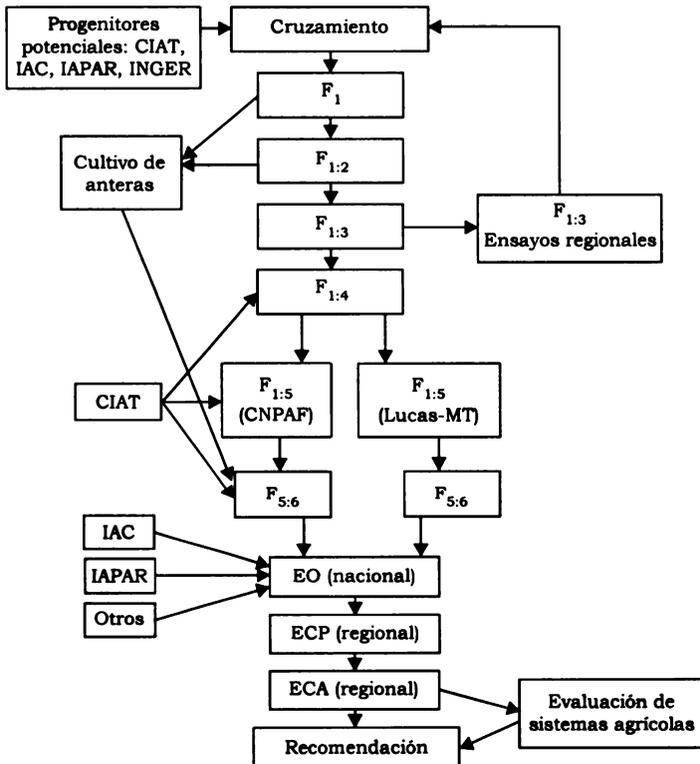


Figura 3. Flujo de las actividades generales de mejoramiento de arroz de secano, en desarrollo en EMBRAPA-CNPAF.

Antes de la fase de recombinación del último ciclo de selección de una de las poblaciones, las progenies S_1 de las 182 plantas seleccionadas se evaluaron, adicionalmente, para producción de granos y otras características de interés, en experimentos conducidos en EMBRAPA-CNPAF. Para la selección se utilizó la metodología del índice clásico de selección de Smith (1936) y Hazel (1943), considerando las varias características evaluadas: producción de granos (PROD); tipo de grano (CG); altura de la planta (ALT); número de días para la floración media (FLOR); resistencia a la sequía en la fase vegetativa (RS); manchado de granos (Gd); pircularia en las hojas (Bl); y pircularia en el cuello de la panícula (NBl). Los resultados obtenidos se encuentran en el Cuadro 8.

Utilizando los coeficientes genéticos (Morais, 1992) de -5, -10, -600, -50, -40, 1, -500 y -1000, respectivamente, para Gd, Bl, NBl, ALT, FLOR, PROD, CG y RS, y una intensidad de selección

correspondiente a 16.6% se obtuvo, para mayor producción de granos, una respuesta esperada de 63.6%. Además de eso se observaron ganancias favorables para todas las características evaluadas, principalmente para manchado de granos (16.2%) y pircularia en las hojas (15.0%).

En los resultados se destaca la mayor respuesta obtenida para producción de granos, ya que se le dio especial importancia a esa característica, y la productividad media de la población correspondió a poco más de la mitad del rendimiento del testigo Rio Paranaíba. Es necesario tener en cuenta que la productividad de la población está siendo afectada negativamente por la presencia del gen de androesterilidad, que se debe expresar en cerca del 25% de las plantas en S_1 .

Con la intensidad de la selección utilizada, se seleccionaron solamente 25 progenies, lo que representa un tamaño efectivo insuficiente para

Cuadro 8. Evaluación de 182 progenies S_1 de la población CNA-IRAT 5/1/1, seleccionadas^a para tipo de grano. Goiânia, 1992/93.

Carácter ^b	Parámetro ^c						
	Mo	a	b	h^2 (%)	Gs (%)	Me	Mt
Gd (1-9)	3.65	-5	-38.79	84.81	-16.16	3.06	2.5
Bl (1-9)	4.01	-10	-22.29	74.60	-14.96	3.41	3.5
NBl (1-9)	2.83	-600	23.08	62.67	-6.01	2.66	2.7
ALT (cm)	8.87	-50	-17.95	76.22	-0.39	88.52	88.0
FLOR (días)	98.68	-40	-11.19	78.56	-0.32	98.36	99.0
PROD (g/0.8 m ²)	105.72	1	3.07	89.14	63.62	172.98	190.0
CG (1-9)	4.83	-500	-138.73	35.75	-1.86	4.74	7.0
RS (1-9)	5.79	-1000	-106.02	29.82	-3.11	5.61	5.5

a. Intensidad de selección correspondiente a 16.6%.

b. Gd = manchado de grano; Bl = pircularia en las hojas; NBl = pircularia en el cuello de la panícula; ALT = altura de la planta; FLOR = floración; PROD = producción de granos; CG = tipo de grano; RS = resistencia a la sequía en la fase vegetativa.

c. Mo = media original; a = vector de coeficientes genéticos utilizados; b = vector de coeficientes fenotípicos estimados; h^2 = heredabilidad; Gs = ganancias de selección esperadas; Me = media esperada de la población mejorada; Mt = media del testigo (Rio Paranaíba).

evitar la pérdida de alelos favorables. Sin embargo, se decidió por esta fuerte presión de selección porque, con anterioridad, se había optado por la unión de las dos subpoblaciones desarrolladas por cada uno de los dos investigadores mencionados anteriormente.

Semillas de las 25 progenies seleccionadas se mezclaron con igual cantidad de semillas de 112 plantas fértiles S_0 , seleccionadas en el segundo ciclo de selección. De esa manera, los posibles genes favorables que se perdieron por la oscilación genética con la selección de las 25 progenies, seguramente serán recuperados con la fusión de las dos subpoblaciones. Otro punto que se debe considerar es que las ganancias observadas en el Cuadro 8 se deben haber reducido a la mitad, con la unión de las 25 progenies seleccionadas, ya que éstas contribuyeron con solamente 50% de los genes de la población final mejorada.

La población CNA-IRAT 5 se ha sometido a selección con el objetivo de mejorar también otras características. Para el caso de líneas doble haploides extraídas de la población y utilizadas como la unidad de evaluación, Veillet y Neves (1993) y Veillet y Filippi (1993)

obtuvieron respuestas a la selección de 42.4% para la producción de granos, y de 14.8% para resistencia a pircularia, utilizando una intensidad de selección correspondiente a 10%.

Filippi et al. (1994), evaluando la respuesta observada en tres ciclos de selección de la CNA-IRAT 9B, derivada de la CNA-IRAT 5, obtuvieron ganancias crecientes para resistencia parcial a pircularia, con el aumento de la variabilidad para resistencia en los sucesivos ciclos de selección.

Planes para el Futuro

La población CNA-IRAT 5 continuará siendo sometida a selección, buscando calidad de grano. Para identificar esa población en proceso de mejoramiento se añadió a su número de origen la sigla GR (grano). Así, la población sembrada en el campo en 1994/95 fue nombrada CNA-IRAT 5GR/2/1, o sea, la CNA-IRAT 5 después de dos ciclos de selección para calidad de grano y con solamente una recombinación después de la última selección. Para mejorar la población CNA-IRAT 5 se le introdujeron seis líneas de grano largo y delgado, después del primer ciclo de selección. Las proporciones de cada uno de los materiales se relacionan en el Cuadro 9.

Cuadro 9. Resumen de la composición de la población de arroz de secano CNA-IRAT 5GR/2/1.

Progenitor	Cruzamiento	Participación (%)
CNA-IRAT 5	Población ^a	92.50
CNA 6187	IRAT 13/Beira Campo//CNAX 104/Pérola	1.87
Araguaia ^b	IAC 47/TOS2578-7-4-2-3-B2	1.87
CT7756-14-3-2	TOx 1010-22-7-1B/Colombia 1//IAC 47	0.63
CT9438-53-M-8-1	CT6241-16-18-1/CT6278-3-6-2//CT6241-16-18-1	0.63
CNA 6724-1 ^c	IRAT 216/IRAT124//RHS 107-2-1-2TB-1-JM	0.63
CNAX 1235-8-3	IRAT 112/Apura	1.87

a. Ver Taillebois y Guimarães (1989).

b. Dos mutantes, 052287 y 060105, de granos largos y delgados.

c. Selección en CNA 6724 o CT6196-33-11-2-1-B (Progreso).

Con el objetivo de seleccionar para todas las características de interés, se utilizarán las poblaciones del Cuadro 7. La CNA 7 aún será sometida a la introgresión, principalmente de fuentes de precocidad y de calidad de grano. La CG3 aún se encuentra en la fase de desarrollo, con su composición también indefinida. Se espera que a partir de determinada fase, cada población sea mejorada con la selección basada en evaluaciones regionales de progenies $S_{0,2}$.

En vista de las adversidades de naturaleza biótica y abiótica, se buscará mejorar para adaptación regional de las poblaciones; pero antes de eso, todas las poblaciones se mejorarán para características de alta heredabilidad, con evaluaciones realizadas solamente en Goiânia, a nivel de plantas S_0 o de progenies S_1 .

Teniendo en cuenta problemas específicos, se sintetizaron las poblaciones CNA 8 y CNA 9, que se usaron así: la población CNA 8 (Cuadro 10) se destinó a la selección para resistencia a plagas, principalmente a la termita subterránea (*Syntermes molestus*), al mion de las pasturas (*Deois flavopicta*) y a la broca del colo (*Elasmopalpus lignosellus*). La población CNA 9 (Cuadro 11) será mejorada para adaptación específica a suelos con baja disponibilidad de fósforo. Se espera, con eso, desarrollar una base genética diversificada que, en el futuro, podrá servir como excelente fuente de resistencia a los principales estreses de los diferentes ambientes del cultivo del arroz de secano en Brasil.

Las ventajas de la selección recurrente en el aumento de la frecuencia de alelos favorables para mayor producción de granos y/o para otras características deseadas son ampliamente discutidas por Morais

(1995), Fehr (1987), Patterniani y Miranda-Filho (1987) y Hallauer (1985), entre otros. En todos los trabajos se ha demostrado que, a medida que se avanza en los ciclos de selección, se incrementa la probabilidad de identificar individuos superiores en la población.

Durante los sucesivos ciclos de selección será posible detectar la conveniencia de introgresiones de genes en las poblaciones, para cualquiera de las características objeto de selección. Estas introgresiones se podrán realizar durante el proceso de recombinación. Para evaluar las consecuencias de esas introgresiones sobre todas las características bajo selección, cada nueva fuente de genes será cruzada con una muestra de individuos de la población.

Las familias de medio hermanos, resultantes de esos cruces, serán evaluadas juntamente con las progenies $S_{0,2}$ en los ensayos regionales. Con eso será posible evaluar la capacidad general de combinación (CGC) de esos individuos que podrán hacer parte de la población. Si su CGC fue significativa y en el sentido deseado, eso indica que presenta divergencia genética en relación con la población y que puede contribuir con alelos favorables para el mejor desempeño de la población. En este caso, en la recombinación siguiente los nuevos genes serán definitivamente incorporados en la población.

Con estos procedimientos se pretende hacer que la selección recurrente sea un proceso rutinario de mejoramiento de arroz de secano, en el programa de EMBRAPA-CNPAP. El objetivo principal es desarrollar poblaciones cada vez mejores, las cuales serán utilizadas como fuentes para la extracción de líneas para atender la demanda creciente de la sociedad por nuevos cultivares de mejor desempeño general.

Selección Recurrente en Arroz de Secano en Brasil

Cuadro 10. Composición de la población CNA 8 desarrollada para seleccionar por resistencia a plagas (termita, mion, lagarta, elasmó) en EMBRAPA-CNPAF, 1992/93.

Progenitor	Origen	Participación (%)
CNA 4243	DR63-252	0.80
CNA 3674	M 616-15-3-1	0.80
CNA 4078	UPR 82-1-7	0.80
IRAT 146	IRAT 13/Dourado Precoce	0.80
Araguaia Trind 3-1	IAC 47/TOS 2578-7-4-2-3-B2	0.80
CNA 6019	P 3059F4-136-4-10M	0.80
CNA 6037	ITA 315	0.80
CNA 5975	IRAT 216	0.80
CNA 6034	ITA 150 (TOx 502-41-1-1)	0.80
CNA 5761	P 4382F3-15	0.80
CNA 6014	MUT 606-2-6-1	0.80
CNA 5966	IAC 47/SR2041-50-1	0.80
CNA 5985	RAU 4072-13	0.80
CNA 6015	MUT 6509-1-1	0.80
CNA 7141	Catetão Precoce/IAC 150//Araguaia	0.80
Guaraní	IAC 25/63-83	0.80
CNA 7706	IAC 164/IRAT 216	0.80
CNA 7724	IREN 293-B/IAC 81-176	0.80
CNA 7024	IAC 47/IR46282-43-3	0.80
CNA 7680	IRAT 112/IAC 81-176	0.80
CNA 7682	IRAT 112/IAC 81-176	0.80
CNA 6682	TOx 1785-19-18/IAC 164	0.80
IAC 47	IAC 1246/IAC 1391	0.80
CNA 7066	Araguaia/Cuiabana	0.80
CNA 7106	IRAT 112/Makuta 41-1-1	0.80
CNA 6187	IRAT 13/B. Campo//CNAX 104/Pérola	0.80
CNA 7728	IAC 47/TOS 2578/7-4-2-3-B2	0.80
CT7824-2-1-1	TOx 936-81-6-3-IRS-1B/Col.1 x M312A//TOx 1780-2-1-1-1P-4	0.80
IAC 84-198	IAC 165//IAC 165/PI-9	0.80
CNA 3891	BG90-2/Tetep//4440	0.40
A 8-204-1	Línea del IAPAR	0.40
CNA 4243	DR 63-252	0.80
CNA 4140	IAC 47/63-83	0.40
Cuiabana	IAC 47/SR2041-50-1	0.40
CNA 5982	NDR 97	0.80
CNA 6033	ITA 141	0.80
CNA 5342	IRAT 216	0.80
CNA 6043	IR5987-26-1	0.80
CNA 6030	Padi Senemak	0.80
CNA 5982	NDR 97	0.80
CNA 5986	RE352-G-1	0.80
CNA 5996	VL206	0.80
CNA 1402	Iguapão	0.80
CNA 4252	Jhum Sonalichi Kon	0.80
CNA 6587	Maranhão Branco	0.80
CNA 5659	Arroz Ligeiro	0.80
CNA 5303	ITA 130	0.80
CNA 4856	SEM 123	0.80
CNA 0943	CICA 4	0.80
IAC 25R ^a	IAC 1246/Dourado Precoce	1.60
IRAT 112R ^b	IRAT 13/Dourado Precoce	1.60
CNA-IRAT 5/2/1	Población	60.00

a. Mezcla de líneas con genes de resistencia a piricularia, de las líneas BG90-2, Tres Marias, Pusur, Ramtulasi, H-5, Dawn, Basmati 370 y Colombia-1.

b. Mezcla de líneas con genes de resistencia a piricularia, de las líneas T-23, CTG 1516, C 46-15, Carreon y Tetep.

Cuadro 11. Composición de la población CNA 9 desarrollada para seleccionar por adaptación a suelos de baja disponibilidad de fósforo en 1992/93.

Progenitor	Origen	Participación (%)
CNA 4164	IAC 47/IRAT 13	0.70
CNA 4166	IAC 25/63-83	0.31
CNA 4180	IAC 47/IRAT 13	0.70
IRAT 237	RS25/IAC 25	2.00
IR5516-18-1	-	2.80
CNA 5164	IAC 25/63-83	0.31
CNA 5165	IAC 25/63-83	0.31
CNA 5166	IAC 25/63-83	0.31
L 80-67	Linea del IAPAR	2.80
CNAx 511-16-B-5	IAC 47/IRAT 13	0.70
CNAx 093-BM30-BM29P-2	IAC 25/63-83	0.31
CNAx 095-BM30-BM9-4	IAC 25/63-83	0.31
IR3646-8-1-2	-	2.80
CNAx 095-BM30-BMP-28	IAC 25/63-83	0.31
CNA 4136	IAC 25/63-83	0.31
IRAT 144	IRAT 13/IRAT 10	2.80
Cuiabana	IAC 47/SR2041-50-1	2.80
Fernandes	Cultivar tradicional - Brasil	2.80
CNA 4122	IAC 25/63-83	0.31
Rio Paraguai	IAC 47/63-83	0.73
IAC 25 ^a	IAC 1246/Dourado Precoce	5.60
IRAT 112R ^b	IRAT 13/Dourado Precoce	5.60
CNA-IRAT 5/2/1	Población	64.38

a. Mezcla de líneas resistentes a piricularia, con genes de las líneas BG90-2, Tres Marias, Pusur, Dawn, Basmati 370, H-5, Colombia 1 y Ramtulasi.

b. Mezcla de líneas resistentes a piricularia, con genes de las líneas T-23, CTG 1516, C 46-15, Carreon y Tetep.

Referencias

- Chatel, M. y Guimarães, E. P. 1995. Selección recurrente con androesterilidad en arroz. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA) y Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 70 p.
- Cruz, C. D. y Regazzi, A. J. 1994. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil. 390 p.
- Fehr, W. R. 1987. Principles of cultivar development, vol. 1: Teoria and technique. MacMillan Publishing, Nueva York. 536 p.
- Filippi, M. C.; Prabhu, A. S.; Neves, P. C. F.; y Nottegehem, J. L. 1994. Eficiência da seleção recorrente sobre a resistência parcial à brusone em arroz de sequeiro. Resumos: Fitopatol. Bras. 19:279 (Suplemento).
- Hallauer, A. R. 1985. Compendium of recurrent selection methods and their application. CRC Crit. Rev. Plant Sci. 3(1):1-34.
- Hazel, L. N. 1943. The genetic basis for constructing selection indexes. Genetics 28:476-490.
- Morais, O. P. de. 1992. Análise multivariada da divergência genética dos progenitores, índices de seleção e seleção combinada numa população de arroz oriunda de inter cruzamento usando macho-esterilidade. Tesis, Doct. Univ. Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil. 251 p.

- _____. 1995. Fatores ecofisiológicos e genéticos que afetam o melhoramento do arroz para maior rendimento. En: Pinheiro, B. da S. y Guimarães, E. P. (eds.). Arroz na América Latina: Perspectivas para o incremento da produção e do potencial produtivo. IX Conferencia Internacional de Arroz para a América Latina e o Caribe y V Reunión Nacional de Pesquisa de Arroz, Goiânia, Goiás, Brasil, 21-25 de marzo de 1994. Documentos, 60. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA-CNPAP), Goiânia, Brasil. p. 83-91.
- Paterniani, E. y Miranda-Filho, F. B. 1987. Melhoramento de poblaciones. En: Paterniani, E. y Viegas, G. P. (eds.). Melhoramento e produção de milho. Fundação Cargill, Campinas, Brasil. p. 217-274.
- Sant'Ana, E. P. 1985. Melhoramento genético do arroz: II Curso de pesquisa e produção de arroz. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA/CNPAP), Goiânia, Brasil. 130 p.
- Singh, R.J. e Ikehashi, H. 1981. Monogenic male-sterility in rice: Introduction, identification and inheritance. *Crop Sci.* 21:186-289.
- Smith, H. F. 1936. La discriminant function for plant selection. *Ann. Eugen.* 7:240-250.
- Taillebois, J. y Guimarães, E. P. 1989. CNA-IRAT 5 Upland rice population. *Int. Rice Res. Notes* 14:3.
- Veillet, S. y Filippi, M. C. 1993. Combined genetic analysis of partial blast resistance in rice population and recurrent selection for line and hybrid values. En: Veillet, S. (ed.). *Organization of the genetic variability and recurrent selection in rice (Oryza sativa L.)*. Tesis, Doct. Institut National Agronomique, Paris. p. 27-46.
- _____ y Neves, P. C. F. 1993. Combined genetic analysis of grain yield in upland rice population and recurrent selection for line and hybrid values. En: Veillet, S. (ed.). *Organization of the genetic variability and recurrent selection in rice (Oryza sativa L.)*. Tesis, Doct. Institut National Agronomique, Paris. p. 10-26.

Capítulo 9

Mejoramiento de Arroz en Chile y Utilización de la Selección Recurrente



José Roberto Alvarado A.

José Roberto Alvarado A.

Investigador del Centro Regional de
Investigación Quilamapu,
Instituto Nacional de Investigaciones
Agropecuarias (INIA),
Casilla 426, Chillán, Chile

Contenido

Introducción

Situación del Mejoramiento Genético

Utilización del Método de Selección Recurrente

Referencias

Introducción

El arroz se cultiva en Chile desde fines de la década del treinta y su productividad y producción han sido variables a través del tiempo. Uno de los cambios que se han producido en el país, en los últimos años, se refiere al uso de variedades de grano largo y cristalino, el cual alcanza en este momento alrededor de un 60% de la producción nacional. La introducción de estas características de calidad no ha estado asociada con una mayor potencialidad en el rendimiento; al contrario, al parecer las variedades de grano largo y cristalino tienen una susceptibilidad al frío en la etapa reproductiva mayor que la de las variedades de grano mediano, más tradicionales en el cultivo.

Otros cambios se refieren al uso de mejor tecnología, lo cual incluye un mejor manejo del cultivo en cuanto a fertilización, control de malezas y manejo del agua. Esto ha producido un aumento en el rendimiento desde un promedio de 2.6 t/ha que se obtenían en la década de los sesenta hasta más de 4.0 t/ha en los últimos años (Figura 1). Se estima que el potencial de rendimiento con las variedades actuales es de 6.0 t/ha, y productores que aplican la tecnología recomendada están alcanzando rendimientos aún mayores (Velasco et al., 1994). Es necesario, por lo tanto, elevar los potenciales de rendimiento del arroz.

El objetivo general de la investigación en arroz es mejorar su producción para que el cultivo se mantenga rentable y competitivo. Para ello se requiere reforzar el mejoramiento genético y estudiar factores de manejo que permitan la expresión de la potencialidad de las variedades, además de efectuar la transferencia de la tecnología para que los productores puedan aplicarla.

El arroz es el cultivo más importante en un área del valle con riego conocida como zona de suelos arroceros. Estos suelos presentan alto contenido de arcillas y/o estratos impermeables en profundidad, lo cual origina problemas de drenaje que dificultan el establecimiento de otros cultivos. El área mencionada, que se encuentra ubicada en las regiones VI, VII y VIII, se puede dividir en cuatro zonas que son: a) Norte (VI Región), principalmente la provincia de Colchagua; b) Centro Norte (VII Región), provincias de Talca y Curicó; c) Centro Sur (VII Región), provincia de Linares, y d) Sur (VIII Región), provincia de Ñuble.

Los problemas de temperaturas bajas, que producen disminución en la población de plantas, alargamiento del periodo de crecimiento y esterilidad floral, aumentan de norte a sur.

La investigación de arroz ha estado centrada en las regiones VII y VIII, debido a que es el área de influencia del Centro Regional de Investigación Quilamapu; este centro

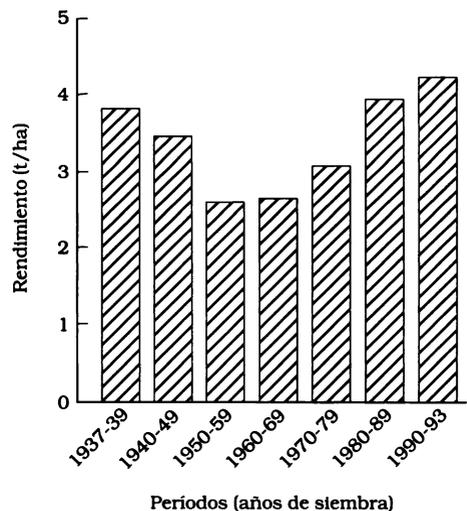


Figura 1. Rendimiento promedio de arroz en Chile, entre 1937 y 1993.

se encuentra ubicado en Chillán, Provincia de Ñuble, en el límite sur de la región arrocera.

En el presente capítulo se presenta una síntesis histórica de cómo el Programa de Mejoramiento de Arroz del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA) ha evolucionado, y por qué se acredita que la selección recurrente sea una buena alternativa para alcanzar los objetivos fijados.

Situación del Mejoramiento Genético

El INIA tiene una larga historia en el mejoramiento del arroz. Los métodos para el desarrollo de líneas mejoradas que se han venido utilizando han sido los tradicionales, tales como selección de plantas a partir de variedades nativas o cultivadas por los agricultores durante un largo período, pedigrí y masal modificado.

Creado por el Ministerio de Agricultura alrededor de 1953, el Programa de Mejoramiento de Arroz pasó a formar parte del INIA desde la creación de este instituto, en 1964. En su primera etapa como parte del Ministerio (entre 1953 y 1963), el programa se concentró especialmente en el mejoramiento genético; los métodos que se utilizaron fueron la selección de líneas puras del arroz que sembraban los agricultores y la introducción de material genético desde diversos países (Sims, 1969).

En esa misma época se creó la Estación Experimental Huencuecho (privada, ubicada en Pelarco, provincia de Talca), que trabajaba en una línea similar a la del Ministerio de Agricultura.

La selección de plantas en poblaciones heterogéneas, resultante de este trabajo, dio origen a las primeras variedades de arroz:

Lonquén Amarillo, Rendifén, Precofén, Mapufén, Llanera, Gavilla y Oro, entre otras (Sims, 1960). De las variedades liberadas, Loquén Amarillo y especialmente Oro, alcanzaron importancia en el cultivo. Oro era una línea del Ministerio de Agricultura inscrita por la Estación Experimental Huencuecho; actualmente constituye la segunda variedad en importancia.

En la segunda etapa de trabajo, correspondiente al primer decenio del INIA, se mantuvo una constante introducción de material genético, y se inició un fuerte programa de hibridación, cruces simples y selección, utilizando el método de pedigrí. Este programa ha dado origen a las últimas variedades liberadas: Quella (Alvarado y Pino, 1982a), Diamante (Alvarado y Pino, 1982b), Ñiquén (Alvarado y Pino, 1979), Perla y Cristal. Diamante se ha transformado en la variedad más importante en la producción nacional en los últimos años, y con ella se introdujo a la producción el grano largo y cristalino.

Por otra parte, al principio de la década de los setenta, la Estación Experimental Huencuecho cerró sus puertas; entonces la empresa INDUS, que se dedicaba tanto a la producción de semillas como a la elaboración del arroz, adquirió ese material genético. El trabajo de esta empresa produjo las variedades Perla y Cristal, pero su programa fue discontinuado y el material genético comprado por la Arrocería TUCAPEL. Actualmente este material está siendo evaluado por el INIA.

En una tercera etapa del proceso de mejoramiento se comenzó a trabajar en cruces múltiples y con centros internacionales, especialmente con el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Eso ha permitido al programa de mejoramiento de arroz utilizar métodos innovativos de mejoramiento, como es el uso de dobles haploides, obtenidos

mediante el cultivo de anteras; de este trabajo colaborativo existen en el momento líneas promisorias. Asimismo, la liberación de la variedad Buli, que introduce la característica de grano fino y cristalino a la producción arroceras nacional, constituye uno de los primeros frutos del trabajo en colaboración con el CIAT (Alvarado et al., 1992).

La selección recurrente es una alternativa nueva que no se había ensayado por falta de poblaciones adaptadas que posean el gen de androesterilidad. Solamente en 1994 se introdujo, para evaluaciones preliminares, el primer germoplasma con esas características.

Los principales objetivos del Programa de Mejoramiento Genético del Arroz son tolerancia al frío, mayor potencial de rendimiento, mejor calidad del grano desde el punto de vista industrial y el comercial, tolerancia al manchado del grano, mayor resistencia al desgrane y precocidad en las variedades de grano largo.

Los principales resultados del mejoramiento de arroz son haber introducido una serie de características nuevas en la producción, tales como tolerancia al manchado del grano y al acame, y grano translúcido, largo y fino; esas características ya están siendo utilizadas por los agricultores. Además, las líneas experimentales que se están trabajando en el momento presentan mayor contenido de amilosa, temperatura de gelatinización media y alta y mejor tipo de planta.

Sin embargo, esos logros no han estado acompañados de un mejoramiento en la potencialidad de rendimiento de grano. Los resultados que presenta la Figura 2 muestran claramente ese fenómeno. Al analizar los rendimientos de 15 ensayos

regionales, realizados en cuatro temporadas agrícolas, no se observan diferencias de rendimiento entre el promedio de ocho líneas élite en cada temporada y el promedio de los testigos (Quella, Diamante, Baila y Oro). La misma situación se presenta cuando se comparan las líneas individualmente con los testigos.

A nivel de buenos productores de arroz se están obteniendo rendimientos superiores a 7 t/ha. Esos datos están indicando que la potencialidad productiva a nivel comercial está llegando a su techo. Ya que la competencia internacional es bastante fuerte, para que se pueda mantener el cultivo del arroz, el programa de mejoramiento tiene que priorizar los trabajos dirigidos al incremento del potencial productivo de los materiales.

Esto indica que se deben introducir nuevas metodologías de mejoramiento que permitan superar la situación actual en cuanto al rendimiento potencial. Las alternativas más indicadas son el uso del método de selección recurrente, en primer lugar, y luego la producción de híbridos. Ligada a esas alternativas está la utilización de las herramientas

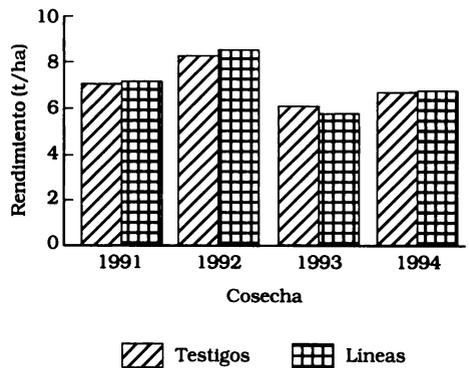


Figura 2. Rendimiento promedio de cuatro testigos y ocho líneas élite en cuatro cosechas.

biotecnológicas. La suma de esos factores permitirá mantener el programa de mejoramiento en forma eficaz, eficiente y competitiva.

La adopción de esas alternativas significa cambiar las prioridades, es decir, darle mayor énfasis a los objetivos a mediano y largo plazos. Además, si se pretende que el programa de investigación siga ayudando en buena forma a la producción nacional, es necesario incrementar sus recursos.

Utilización del Método de Selección Recurrente

En el año de 1989, el Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA-CNPAF), Brasil, y el Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA), Francia, colocaron a disposición de la comunidad científica los acervos genéticos CNA-IRAT 4, compuesto por materiales del grupo índico, y CNA-IRAT 5, combinación de líneas japónicas. Ambos germoplasmas fueron creados utilizando el gen de androesterilidad de la variedad IR36.

Chile recibió muestras de semillas de esos acervos para su evaluación, y las sembró en 1990 para familiarizarse con este tipo de germoplasma y eventualmente utilizarlo directamente en un programa de selección recurrente. Los dos acervos genéticos, por sus composiciones, no fueron útiles para el programa del INIA.

En función del interés del INIA y del CIRAD-CA, de trabajar con selección recurrente para las condiciones de clima templado, el CIRAD-CA decidió desarrollar un nuevo acervo genético para esas condiciones. Así se creó el germoplasma nombrado IRAT-Med A.

El desarrollo del nuevo acervo se hizo a partir de variedades de arroz de tipo japónica. Su composición está basada en tres grupos donde se mezclan fundamentalmente variedades italianas (seleccionadas por sus reacciones de tolerancia a las bajas temperaturas) y americanas (buscando grano del tipo largo). La fuente de androesterilidad utilizada fue el acervo genético CNA-IRAT 5. Cabe resaltar que la variedad Quilamapu, desarrollada por el programa de mejoramiento del INIA, contribuye con 1.92% de los genes al acervo genético (Cuadro 1). En el año de 1994 se introdujo del CIAT el acervo genético básico con un solo ciclo de recombinación identificado como IRAT-Med A/0/1.

La primera etapa fue la siembra del germoplasma en Quilamapu y Colchagua, para su caracterización. Una vez conocido su potencial se podría iniciar el proceso de selección recurrente mediante la utilización directa como material básico o como fuente para la introducción de nuevos materiales.

La población IRAT-Med A/0/1 se recibió en noviembre de 1994, y se sembró tanto en forma directa como con semilla pregerminada, en Quilamapu y en el área de Colchagua, zona norte. Su manejo fue similar al de los materiales segregantes trabajados por el programa. Como testigos se usaron las variedades Oro, Diamante y Buli.

Debido a que las fechas de siembra fueron tardías (3 y 15 de noviembre, respectivamente para Quilamapu y Colchagua), la floración se produjo muy tarde y en la época en que el frío tiene un efecto marcado en los materiales. Por esta razón solamente se seleccionaron algunas plantas fértiles en Colchagua y algunas plantas androestériles en las dos localidades. Se observó claramente que no hubo una sincronización floral entre las

Cuadro 1. Progenitores y participación relativa de las variedades y líneas componentes de la población IRAT-Med A/0/1, de arroz.

Progenitor	Participación (%)	Progenitor	Participación (%)
Aseatico	1.19	Ariete	2.60
Bonnetbell	2.60	Delta	1.19
Europa	1.19	Italpatna	1.19
Koral	1.19	Lido	2.60
R.B. Mutique Vercelli	2.60	Rica	2.60
Rocca	1.19	Senatore Novelli	1.19
Sesia	1.19	Siuva	1.19
Strella	1.19	Vitro	1.19
Miara	14.41	Cristalava	1.41
6FMT	1.41	Indio	1.41
IRAT 112	1.41	Katy	1.41
L-202	1.41	LA 110	1.41
Lebonet/L-202	1.41	Mars	1.41
Mercury	1.41	Arlesienne	1.92
Alan	1.92	ISCR 6	1.92
Labelle	1.92	M202	1.92
Majanes 4	1.92	Quilmapu	1.92
Rexmont	1.92	SKBT	1.92
Skybonnet	1.92	Tebonnet	1.92
CNA-IRAT 5	19.00		
Total			100.00

plantas del acervo genético y los testigos; una parte significativa de las plantas que componen el IRAT-Med A/0/1 fue más tardía que las variedades Oro, Diamante y Buli.

Estos resultados preliminares indican que el germoplasma introducido en la zona sur no se puede utilizar directamente, y habrá que realizar introgresión en el acervo genético de materiales con mayor adaptación a las condiciones ambientales imperantes, para crear una nueva población. Para lograr plena recombinación de los genotipos y no perder variabilidad genética, se debe sembrar el germoplasma en una sola parcela de manera escalonada, al menos con tres fechas diferentes. Además, en esta etapa la población se debe manejar bajo el sistema de trasplante, para que todos los genotipos involucrados tengan la probabilidad de cruzarse y evitar las pérdidas de semillas que pueden ocurrir si se maneja en siembra directa con semilla pregerminada.

En el área norte será posible trabajar directamente con la población original y, al igual que en la zona sur, se deberá sembrar en tres fechas diferentes, por lo menos, y bajo el sistema de trasplante. En el futuro se decidirá la formación de una nueva población en base a la IRAT-Med A/0/1.

En los próximos años se pretende manejar este germoplasma utilizando la selección recurrente fenotípica, con el objetivo de elevar la frecuencia de los genes de interés para las condiciones chilenas. En cada ciclo de selección, las líneas obtenidas se incorporarán al programa de desarrollo de variedades que debe seguir en forma paralela con este proyecto. Solamente se utilizarán las pruebas de progenies cuando se considere que el germoplasma está en un buen nivel y que la selección masal ya no cumple con eficiencia los objetivos propuestos.

Referencias

- Alvarado, R. y Pino, A. 1979. Arroz Ñiquén-INIA, una variedad precoz. Informativo no. 6. Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA), Estación Experimental Quilamapu, Chillán, Chile.
- _____ y _____. 1982a. Arroz Quella-INIA. *Agric. Téc. (Chile)* 42(3):251.
- _____ y _____. 1982b. Arroz Diamante-INIA. *Agric. Téc. (Chile)* 42(3):253.
- _____; Grau, P.; Martínez, C.; y Pulver, E. 1992. Buli-INIA, the first fine-grain variety released in Chile. *Int. Rice Res. Newsl.* 17(2):14-15.
- Hepp, R. 1945. El cultivo del arroz. Circular no. 1. Ministerio de Agricultura, Dirección General de Agricultura, Chile. 14 p.
- Sims, G. 1960. Nuevas variedades de arroz. Cartilla no. 2. Estación Experimental de Chillán, Chile.
- _____. 1969. El cultivo del arroz. *El Campesino (Chile)* 12:42-71.
- Velasco, R.; Alvarado, R.; y Hernaiz, S. 1994. Estudio de prefactibilidad de comercialización de arroz para pequeños productores de la VII y VIII Regiones. Informe Final. Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA), Quilamapu, Chile. 87 p.

Utilización de Acervos Genéticos y Poblaciones de Arroz de Secano que Segregan para un Gen de Androesterilidad



Marc Chatel

Marc Chatel¹, Elcio P. Guimarães²,
Yolima Ospina³ y Jaime Borrero³

¹Investigador del Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA), quien trabaja en el Programa de Arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Apdo. Aéreo 6713, Cali Colombia; ²Investigador del Programa de Arroz del CIAT (actualmente en EMBRAPA-CNPAP, Brasil); ³Asistentes de Investigación del Programa de Arroz del CIAT

Contenido

Introducción

Selección Recurrente para Arroz de Secano

Evaluación del germoplasma introducido

Selección y mantenimiento de los mejores germoplasmas

Selección de plantas fértiles

Mejoramiento poblacional utilizando la selección recurrente

Creación de la nueva población

Sistema de Nomenclatura Propuesto para el Manejo de Poblaciones

Referencias

Introducción

Los fitomejoradores son conscientes de que los métodos de mejoramiento empleados para el desarrollo de nuevas variedades en los diferentes cultivos han sido uno de los factores responsables de la reducción de la variabilidad en los acervos genéticos. Ese efecto tiene como consecuencia el incremento en la vulnerabilidad de los cultivos a problemas bióticos y abióticos (NAS, 1972; Walsh, 1981).

En América Latina y el Caribe, todos los países tienen programas de arroz, y en su mayoría trabajan con mejoramiento. Siete de ellos, que representan el 95% del área sembrada con arroz en la región, tienen programas activos de cruzamientos para generar la variabilidad genética que necesitan para producir nuevas variedades (Cuevas-Pérez et al., 1992).

Sin embargo, cuando se estudia la base genética del arroz de riego en la región, la conclusión es que solamente 14 variedades nativas participan en la constitución génica de todas las variedades lanzadas comercialmente (Cuevas-Pérez et al., 1992). La situación no es diferente para el arroz de secano, el cual está conformado por seis variedades nativas (Guimarães, 1993a). Recientemente se ha incorporado germoplasma africano a esa base genética, y las variedades lanzadas en los últimos años han mostrado un incremento en el rendimiento de granos del orden de 17.3% (Guimarães, 1993b).

Uno de los problemas del cultivo del arroz en América Latina es el relacionado con el techo de rendimiento de las variedades, que a su vez es consecuencia de la estrecha base genética de las mismas (Rangel et al., 1996). En arroz hay por lo menos tres maneras de romper ese límite: cambios en el

tipo de la planta (Khush, 1990), híbridos (Yuan y Virmani, 1986) y utilización de métodos de mejoramiento de poblaciones (Fujimaki, 1979).

Este trabajo presenta datos de la utilización de esa última alternativa en Colombia. El objetivo es crear una amplia base genética mediante el desarrollo de acervos genéticos y poblaciones, mejorarla usando la selección recurrente, y de ahí derivar las líneas mejoradas que serán evaluadas para su lanzamiento como variedades comerciales, por los programas de investigación de América Latina.

La selección recurrente es un método cíclico donde cada ronda contiene tres etapas: a) evaluación de las plantas o líneas derivadas del germoplasma inicial; b) selección de los genotipos favorables, y c) inter cruzamiento de los mejores materiales. Ese proceso proporciona una constante reorganización de los cromosomas y el intercambio de segmentos entre ellos. El resultado final es el continuo incremento en la frecuencia de los genes para los cuales se está practicando la selección, y a la vez mantener la variabilidad genética presente en el germoplasma (Gallais, 1990).

El CIAT y el CIRAD-CA están centrando sus actividades en el desarrollo y mejoramiento de acervos genéticos y poblaciones para los ecosistemas de secano y de riego. El objetivo principal es crear germoplasmas mejorados para algunas características específicas, manteniendo un buen nivel para los demás caracteres de interés agronómico, con el propósito de que los programas nacionales de América Latina puedan derivar sus variedades.

En 1984 se inició un programa de selección recurrente, basado en

el gen de androesterilidad descubierto por Singh e Ikehashi (1981) en la variedad IR36, como parte de un proyecto colaborativo entre el Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA-CNPAF) y el CIRAD-CA, anteriormente nombrado IRAT (Taillebois, 1984). En ese proyecto se desarrollaron acervos genéticos y poblaciones para varios ecosistemas (japónica tropical para secano, indica tropical para tierras bajas, secano y riego tropical para altitudes y japónica para riego templado), y con diferentes objetivos (calidad de grano, resistencia a piricularia, tolerancia a sequía y potencial de rendimiento) (Chatel y Guimarães, 1993). Sin embargo, autores como Sarkarung (1986) mencionan que para secano el gen de androesterilidad de la variedad IR36 no sería apropiado, y que se deberían buscar otras fuentes en la base genética de secano o japónica.

Algunos de esos acervos genéticos y poblaciones se han utilizado como punto de partida para proyectos de selección recurrente, en varios países de América Latina (Argentina, Brasil y Colombia), Africa (Costa de Marfil y Mali) y Madagascar (ver Chatel y Guimarães, Capítulo 12 de esta publicación).

En 1992, el CIAT escogió e introdujo a Colombia algunos acervos genéticos y poblaciones originarios del Brasil y de la Guyana Francesa. Esos germoplasmas se sometieron a observación y se caracterizaron en diferentes ecosistemas para conocer su potencial como material base para desarrollar proyectos de selección recurrente. El presente trabajo relata la caracterización de los germoplasmas introducidos para el ecosistema de secano; Martínez et al. (Capítulo 11 de esta publicación) informan sobre los resultados

obtenidos con los germoplasmas para el ecosistema de riego.

Selección Recurrente para Arroz de Secano

En 1992 se introdujeron el acervo genético CNA-IRAT 5/0/3 y las poblaciones CNA-IRAT A/0/1, CNA-IRAT P/1/OF e IRAT Lulu/0/1. Esa terminología se basa en la descripción presentada por Chatel y Guimarães (1995). El acervo introducido representa una base genética única, originada en la combinación de varios genotipos mediante cruces manuales o utilizando el gen de androesterilidad. Las poblaciones, por su parte, son el resultado de la aplicación de cualquiera de los métodos de mejoramiento en esa base genética, o de la introducción de nuevos genotipos a esos germoplasmas, pero en proporción menor que el 50%. CNA-IRAT 5/0/3 y CNA-IRAT A/0/1 se originaron en cruzamientos realizados entre materiales del grupo japónica tropical (Cuadros 1 y 2), mientras CNA-IRAT P/1/OF e IRAT Lulu/0/1 resultaron de combinaciones entre indica y japónica tropical (Cuadros 3 y 4).

Dentro de este tema de selección recurrente para arroz de secano se discutirán los siguientes puntos: a) evaluación del potencial de los germoplasmas mencionados para un mejoramiento dirigido a los suelos ácidos; b) mantenimiento de las mejores poblaciones o multiplicación de semillas; c) selección de plantas fértiles para su utilización en el programa rutinario de mejoramiento para suelos ácidos; d) iniciación de un proyecto de mejoramiento poblacional, utilizando la selección recurrente; y e) creación de nuevas poblaciones mediante la incorporación de líneas adaptadas a suelos ácidos.

Cuadro 1. Composición del acervo genético japonico policitoplasmático CNA-IRAT 5.

Línea	Cruce	Participación (%)
Beira Campo	Cultivar tradicional - Brasil	5.39
CNA 4097	IRAT 2/IAC 25	5.39
CNA 4145	IAC 47/Kinandong Patong	5.39
Cabaçu	Mutante IRAT 79	5.39
IREM 41-1-1-4	Mutante Makouta	5.39
Palha Murcha	Cultivar tradicional - Brasil	5.39
TOx 1011-4-2	IRAT 13/DP689//TOx 490-1	5.39
CNA 5171	IAC 47/IRAT 13	2.69
Casca Branca	Cultivar tradicional - Brasil	0.84
CNA 5179	IAC 47/IRAT 13	0.84
CN 770187	Cultivar tradicional - Brasil	0.84
Comum Criolo	Cultivar tradicional - Brasil	0.84
Jaguari	Cultivar tradicional - Brasil	0.84
L 13	Cultivar tradicional - Brasil	0.84
L 81-24	IAC 2091/Jaguari//IRAT 10	0.84
Santa América	Cultivar tradicional - Brasil	0.84
Cuiabana ^a	IAC 47/SR2041-50-1	8.10
IRAT 237 ^a	IAC 25/RS25	6.73
IAC 165 ^a	Dourado Precoce/IAC 1246	2.69
IREM 247 ^a	Mutante del IAC 25	2.50
IAPAR 9 ^a	Batatais/IAC F3-7	1.57
IRAT 112 ^a	Dourado Precoce/IRAT 13	1.47
CNA 4135 ^a	IAC 47/IRAT 2	1.36
IREM 238 ^a	PJ110/IAC 25	1.35
Arroz de Campo ^a	Cultivar tradicional - Brasil	1.25
Ca ^a	Cultivar tradicional - Africa	0.84
Palawan ^a	Cultivar tradicional - Asia	12.50
IR36 ^a	Mutante androestéril	12.50

a. Participan en la mezcla de citoplasma.

Cuadro 2. Composición de la población japónica policitoplasmática CNA-IRAT A, derivada de la CNA-IRAT 5 por la introducción de siete líneas japónicas precoces.

Línea	Cruce	Participación (%)
IRAT 104	IRAT 13/Moroberekan	6.25
53/2	IRAT 2/IAC 25	12.50
IRAT 257	Mutante del Makouta	6.25
Batatais	Cultivar tradicional - Brasil	6.25
Batatais 1	Cultivar tradicional - Brasil	6.25
IRAT 199	Cuttack 4/IRAT 104	6.25
Ligeiro	Cultivar tradicional - Brasil	6.25
CNA-IRAT 5	Acervo genético	50.00

Cuadro 3. Composición de la población indica/japónica CNA-IRAT P, derivada de la CNA-IRAT 5 por la introducción de 14 líneas indicas.

Línea	Cruce	Participación (%)
CNA 3762	4440/CICA 7//CICA 4	3.75
CNA 5193	-	3.75
IR13540-56-3-2	-	3.75
CNA 4993	5685//3250/IRAT 8	3.75
Dawn	Century Patna 231/HO12-1-1	3.75
IAC 120	Iguape Agulha/Nira	3.75
BR-IRGA 409	IR930-2/IR665-31-2-4	3.75
IET 4094	-	3.75
Metica 1	P 738/P 881//P 738/P 868	3.75
CNA 4899	Sigadis/TN1//IR24	3.75
CNA 4988	5854//3224/Costa Rica	3.75
CNA 4223	IR841/4440//IR36/CICA 7	3.75
CNA 3942	IR36/CICA 9//CICA 7	3.75
Ciwini	-	3.75
CNA-IRAT 5	Acervo genético	50.00

Cuadro 4. Composición de la población indica/japónica IRAT Lulu, derivada de la CNA-IRAT P por la introducción de ocho líneas indicas, cinco japónicas de secano y cuatro aromáticas.

Línea	Tipo	Participación (%)
BR-IRGA 410	Indica	2.94
BR-IRGA 412	Indica	2.94
CICA 8	Indica	2.94
ICA 10	Indica	2.94
CT6196-33-11-1-1	Japónica	2.94
CT6241-1-19-2-5-2	Japónica	2.94
Khao Dawk Mali	Aromática	2.94
Khao Dawk Mali 1	Aromática	2.94
Hom Mali	Aromática	2.94
Hom Mali 1	Aromática	2.94
Metica 1	Indica	2.94
IRAT 216	Japónica	2.94
Diwani	Indica	2.94
Ciwini	Indica	2.94
Mana 1	Indica	2.94
CT8396-4-1	Japónica	2.94
CNAx 2971-B-2	Japónica	2.94
CNA-IRAT 5	Acervo genético	25.00
CNA-IRAT P	Población	25.00

Evaluación del germoplasma introducido

Los germoplasmas introducidos se evaluaron y se caracterizaron en 1993, en la Estación Experimental La Libertad (EELL), ubicada 25 km al este de Villavicencio, Colombia (333 m de altitud, a 4° de latitud norte y 73° de longitud oeste).

Se sembraron 2000 semillas de cada germoplasma. Las distancias fueron de 0.5 m entre plantas dentro de los surcos y de 0.3 m entre los surcos. De esa manera, cada planta quedó aislada (una planta por sitio). Ese diseño facilitó la identificación de plantas fértiles y estériles.

Para asegurar el cruzamiento natural de las plantas androestériles con plantas fértiles de diferentes ciclos y mantener la variabilidad genética se hicieron dos siembras de 1000 plantas cada una, espaciadas 10 días. Para evitar la contaminación con polen de plantas de arroz no pertenecientes a los germoplasmas bajo evaluación, alrededor de cada lote se sembraron varias hileras de maíz con alta densidad.

Cada germoplasma fue caracterizado utilizando una muestra de 400 plantas: Los parámetros evaluados fueron: a) vigor a los 45 días de la siembra (dds), b) número de macollas a los 45 dds, c) reacción a la acidez a los 60 dds, d) número de días a la floración, e) número de plantas fértiles y estériles en el momento de la floración, f) porcentaje de producción de semillas en las plantas androestériles, g) reacción a la picularia en el cuello de la panícula, y h) altura de plantas a la cosecha.

Vigor inicial. El Cuadro 5 presenta un resumen de la información obtenida para todas las variables. Se observa que las poblaciones CNA-IRAT P e IRAT Lulu fueron las que presentaron un mayor número de plantas (50.7% y 38.4%, respectivamente), con un grado de vigor igual o inferior a 3. (En la escala de 1 a 9, el grado 1 indica excelente vigor y el 9 muy bajo.) Estas dos poblaciones se originaron de cruzamientos entre los grupos indica y japónica.

El buen vigor que presentó la IRAT Lulu se puede atribuir a que posee 25% de la población CNA-IRAT P, la más vigorosa de las cuatro. Sin embargo, se observa una diferencia entre las dos poblaciones, la cual se puede explicar porque en la composición de la IRAT Lulu participaron cuatro líneas aromáticas, que aportaron alrededor de 12% de los genes, y que son materiales conocidos por su bajo vigor en condiciones de secano.

Número de macollas. La distribución de las plantas según su habilidad para macollar se muestra en el Cuadro 5. Los rangos de cada clase se escogieron de manera arbitraria; el objetivo fue diferenciar entre aquellas de interés para el ecosistema de secano (con menos de 16 macollas) y aquellas más útiles en sistemas de riego (con más de 16 macollas). El

acervo genético CNA-IRAT 5 y la población CNA-IRAT A poseen más del 74% de sus plantas en las dos primeras clases (≤ 16). La situación contraria se observó para las poblaciones CNA-IRAT P e IRAT Lulu, las cuales tienen más del 72% en las dos últimas clases (≥ 17).

Esos resultados se pueden explicar sobre la base de la composición genética de cada germoplasma. Los dos primeros se desarrollaron utilizando material japonico tropical, que en general presentan bajo macollamiento. Las poblaciones CNA-IRAT P e IRAT Lulu son híbridos indica/japónica y probablemente están expresando la heterosis existente entre los dos grupos.

Reacción a la acidez. La población IRAT Lulu es aquella que posee el mayor número de plantas en la clase susceptible (grado ≥ 5); los demás germoplasmas tuvieron un comportamiento similar (Cuadro 5). Sin embargo, el acervo genético CNA-IRAT 5 fue el que tuvo más plantas con el grado 1; 31.5% de plantas no presentaron síntomas de susceptibilidad a la acidez.

Esos resultados son consecuencia de la base genética de los germoplasmas. CNA-IRAT 5 posee 75% de sus genes de las líneas japónicas tropicales (secano) adaptadas a los suelos con niveles de acidez más elevados que los de riego. IRAT Lulu, por el contrario, es la que menos participación de líneas japónicas tropicales tiene en su constitución genética (alrededor de un 35%).

Número de días a la floración. Las evaluaciones para floración están basadas en datos de plantas individuales. En el Cuadro 5, tales evaluaciones se presentan según cuatro clases o rangos, los cuales fueron escogidos buscando una

Cuadro 5. Porcentaje de plantas observadas en cada clase, para las características evaluadas en el acervo genético CNA-IRAT 5 y las poblaciones CNA-IRAT A y P, e IRAT Lulu. Estación Experimental La Libertad, 1993A.

Característica ^a	CNA-IRAT			IRAT Lulu
	5	A	P	
Vigor inicial (1 a 9)				
1 a 3	33.6	28.2	50.7	38.4
5	49.9	65.1	32.6	47.9
7 a 9	16.5	6.7	16.6	13.8
Macollas (no.)				
< 8	25.9	24.9	6.1	5.3
9 a 16	52.7	49.5	11.7	0.9
17 a 28	20.0	24.9	51.9	42.7
> 28	1.3	0.8	30.3	52.6
Reacción a la acidez (1 a 9)				
1 a 3	85.1	85.6	82.3	66.3
5 a 9	14.9	14.4	17.7	33.7
Floración (días)				
< 74	30.7	38.6	8.7	1.8
75 a 84	14.2	41.5	13.8	5.7
85 a 94	38.6	8.6	34.9	32.6
> 94	16.3	11.3	42.6	60.9
Reacción a piricularia en el cuello (0 a 9)				
1 a 5	93.2	96.3	89.2	47.9
6 a 9	6.8	3.7	10.8	52.1
Altura de plantas (cm)				
< 64	28.0	20.7	40.9	50.3
65 a 74	26.1	33.7	23.2	16.7
75 a 84	23.9	29.8	25.6	17.2
> 84	21.8	15.2	10.2	15.8

a. Las escalas están basadas en el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz, propuesto por el IRRI (1988).

distinción que estuviera relacionada con los objetivos del proyecto. En la primera clase (< 74 días) están los materiales considerados muy precoces; entre 75 y 84 días están los precoces; de 85 hasta 94 están los de ciclo intermedio, y por encima de los 94 días están los tardíos. La sección de Mejoramiento de Secano para Suelos Ácidos del CIAT tiene como prioridad la identificación de genotipos que estén en las dos primeras clases.

El germoplasma que presentó más plantas muy precoces fue el CNA-IRAT A, seguido del CNA-IRAT 5 (Cuadro 5). Para CNA-IRAT P e IRAT Lulu la clase de mayor concentración de plantas fue la más tardía, dado que la última población

tuvo más de 60% de sus plantas en esa clase, o sea, materiales de bajo interés para los objetivos del mejoramiento para secano en suelos ácidos.

En el Cuadro 2 se muestra la composición de la población CNA-IRAT A. Su origen es la introducción de siete líneas japónicas precoces en el acervo genético CNA-IRAT 5; eso explica por qué éste fue el germoplasma con mayor número de plantas precoces entre los cuatro estudiados. A su vez, la introducción de líneas aromáticas e índicas de ciclo más largo en el acervo genético y en la población CNA-IRAT P (Cuadro 4) hizo que las plantas de la población IRAT Lulu segregaran más para materiales de ciclo largo.

Reacción a la piricularia en el cuello. Las muestras de plantas en cada germoplasma se evaluaron utilizando el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz propuesto por el IRRI (1988). Este sistema usa una escala de 0 hasta 9, donde el Grado 0 significa ausencia de sintoma y el 9 panículas con más de 50% de espiguillas estériles. Los datos se presentan en el Cuadro 5 considerando dos clases: resistentes (grados 1 a 5) y susceptibles (grados 6 a 9).

Todos los germoplasmas presentaron más del 89% de plantas resistentes a piricularia en el cuello de la panícula, excepto la población indica/japónica IRAT Lulu que presentó un gran número de plantas susceptibles (52.1%). Esa reacción de susceptibilidad se puede atribuir al material involucrado en la creación de la población; las líneas aromáticas y las indicas son altamente susceptibles bajo condiciones de secano en suelos ácidos.

La CNA-IRAT P, también indica/japónica, posee por lo menos 50% del germoplasma adaptado a secano en suelos ácidos y algunas fuentes de resistencia a la enfermedad como Dawn y Ciwini. Por esa razón tuvo un mejor comportamiento.

Altura de planta. Se escogieron cuatro clases arbitrarias para clasificar las plantas en cuanto a sus alturas. En las dos primeras están las plantas enanas, tipo riego, y en las dos últimas los tipos más deseables para el sistema de secano. Las poblaciones indica/japónica concentraron sus plantas en la clase de menor altura (< 64 cm), 50.3% para la IRAT Lulu y 40.9% para la CNA-IRAT P (Cuadro 5). Eso se debe a la introducción de las líneas indicas semienanas en el acervo genético CNA-IRAT 5.

Relación plantas fértiles y estériles. Desde el momento en que floreció la primera planta en la población más precoz, todas las plantas se examinaron dos veces por semana, y se marcaron como fértiles o androestériles. Esa información permitió calcular la relación entre los dos grupos y estimar la tasa de segregación del gen 'ms' de androesterilidad.

Los resultados mostraron la población IRAT Lulu con 38.2% de plantas androestériles, seguida del acervo genético CNA-IRAT 5 con 35.2%, y de las poblaciones CNA-IRAT A con 23.7% y CNA-IRAT P con 19.5%. Analizando la composición de cada uno de esos germoplasmas, la tasa esperada debería ser de 50% para los tres primeros y 25% para el último, ya que las semillas de los primeros fueron cosechadas en plantas androestériles (genotipos Msms) y solamente en el último se realizó la cosecha en plantas fértiles (que segregan MsMs y Msms). Esa distorsión entre la tasa esperada y la observada parece ser un fenómeno común en esos tipos de germoplasmas, y es causada por una selección contra el gameto con el gen 'ms' (Taillebois, 1986).

Producción de semillas en plantas androestériles. Como se mencionó anteriormente, la relación entre el número de plantas androestériles y fértiles en un germoplasma depende del origen de las semillas cosechadas. La producción de semillas de germoplasmas que segregan para el gen de androesterilidad se hace mediante la siembra de esos materiales y la cosecha en plantas fértiles o androestériles, dependiendo del objetivo de cada fitomejorador. Sin embargo, no se deben mezclar semillas cosechadas en los dos tipos de plantas.

Para los germoplasmas en estudio, las semillas se cosecharon en las plantas androestériles. De manera arbitraria, se consideraron dos clases de plantas para la producción de semillas: la baja, hasta con 10 semillas por planta y la ideal, con más de 10. En las poblaciones trabajadas se observó que, en promedio, 47.6% de las plantas androestériles produjeron hasta 10 semillas. Para la composición de las nuevas poblaciones, la cantidad de semillas producida por cada planta es importante, toda vez que dicha población está representada por una mezcla de igual cantidad de semillas de todas las plantas.

Selección y mantenimiento de los mejores germoplasmas

Sobre la base de los resultados descritos, se escogieron los germoplasmas CNA-IRAT 5, CNA-IRAT A y CNA-IRAT P para utilizarlos en un proyecto de mejoramiento poblacional por medio de la selección recurrente, en el CIAT. La población IRAT Lulu se descartó por ser la más susceptible a la piriularia en el cuello de la panícula y a la acidez del suelo, por su segregación para plantas de ciclo largo, y por su elevado número de macollas y la baja altura de las plantas.

La población CNA-IRAT A se consideró la mejor por su precocidad y su reacción a la piriularia en el cuello de la panícula y a la acidez del suelo. Por esas razones se utilizará como fuente de androesterilidad para la creación de una nueva población mediante la introducción de líneas adaptadas a las condiciones de suelos ácidos de Colombia (esa actividad se discute más adelante, en este capítulo).

La conservación y la consecuente multiplicación de semillas de los germoplasmas que segregan para un gen de androesterilidad se basa en la cosecha de las plantas fértiles o androestériles. En el campo hay la necesidad de identificar los dos tipos de plantas durante la floración. Las semillas producidas en las fértiles van a segregarse para los genotipos 'MsMs' y 'Msms', en una proporción que va a depender del origen del material sembrado. En este caso no hay problemas en relación con el número de semillas producidas, ya que las plantas fértiles generan gran cantidad. El resultado final proviene de la mezcla, en igual proporción, de todas las semillas de las plantas cosechadas.

Por el contrario, la cosecha en plantas androestériles solamente produce el genotipo 'Msms'. Como la producción de semillas de esas plantas depende de la polinización por las plantas fértiles que estén alrededor, la cantidad de semillas es pequeña y puede traer problemas relacionados con el tamaño de la muestra (porque el germoplasma original no está representado en ella; ver Morais, Capítulo 3 de esta publicación). La mezcla balanceada de las semillas (igual cantidad por planta) es más importante en este caso que en el anterior.

Cabe resaltar que, cada vez que se utilizan las plantas androestériles como fuente de semillas, se está imponiendo al germoplasma una nueva ronda de recombinación, pues siempre habrá cruzamientos entre plantas estériles y fértiles.

Selección de plantas fértiles

El principio básico del mejoramiento poblacional es que se incrementan las posibilidades de obtener los genotipos deseados en la

medida en que se repiten las etapas de evaluación, selección y recombinación. En cada ciclo de recurrencia se extraen líneas mejoradas que pasan a participar en el programa de desarrollo de material fijo para la producción de variedades.

Los tres germoplasmas escogidos se han sometido a selección bajo las condiciones de suelos ácidos desde su primera evaluación en 1993, y de ellos se extrajeron líneas en todos los ciclos de recurrencia. Por ejemplo, en el acervo genético CNA-IRAT 5/0/3, en su primer año de siembra, se seleccionaron 76 plantas fértiles; en la segunda siembra, después de un ciclo de selección (CNA-IRAT 5\SA\0\3) se escogieron 59 plantas fértiles después del segundo ciclo (CNA-IRAT 5\SA\1\3,SA\0) se obtuvieron 31 plantas fértiles. El proceso para los demás germoplasmas se resume en el Cuadro 6.

Los criterios utilizados para la selección de las plantas fértiles fueron los mismos empleados para el desarrollo de líneas mejoradas para la producción de variedades comerciales, o sea, buen vigor inicial, tolerancia a suelos ácidos, precocidad y resistencia a piricularia.

Como se observa en el Cuadro 6, la población índica/japónica CNA-IRAT P ha presentado bajo potencial. Después de dos ciclos de selección recurrente, muy pocas plantas de interés fueron seleccionadas, debido principalmente a que aún presenta susceptibilidad a la piricularia.

Las generaciones se han avanzado utilizando dos cultivos al año: en la época normal de siembra (semestre A), cuando se consideran para la selección todas las características mencionadas anteriormente, y en la época fuera del período de siembra (semestre B),

Cuadro 6. Número de plantas evaluadas en los germoplasmas CNA-IRAT 5, CNA-IRAT A y CNA-IRAT P en los ciclos 0, 1 y 2 de selección recurrente, y número de materiales F₂, F₃ y F₄ obtenidos para el desarrollo de líneas fijas mediante la selección.

Año/semestre	CNA-IRAT 5		
	/0/3	\SA\0\3	\SA\1\3,SA\0
1993A	2000	-	-
1993B	76 F ₂	1048	-
1994A	23 F ₃	59 F ₂	1000
1994B	4 F ₄	25 F ₃	31 F ₂
		CNA-IRAT A	
	/0/1	\SA\0\1	\SA\1\1,SA\0
1993A	2000	-	-
1993B	111 F ₂	1048	-
1994A	31 F ₃	82 F ₂	1000
1994B	15 F ₄	13 F ₃	167 F ₂
		CNA-IRAT P	
	/1/0F	\SA\0\0F	\SA\1\0F,SA\0
1993A	2000	-	-
1993B	16 F ₂	500	-
1994A	12 F ₃	7 F ₂	1000
1994B	-	-	31 F ₂

cuando solamente se trabaja con las características de alta heredabilidad. Para el año 1995 están disponibles de todos los germoplasmas 19 F₄, 38 F₃ y 229 F₂. Esos materiales seguirán siendo desarrollados por el proceso de pedigrí en el proyecto de mejoramiento para suelos ácidos.

Mejoramiento poblacional utilizando la selección recurrente

Como se describió con anterioridad, el mejoramiento poblacional está basado en la selección de los mejores individuos y su recombinación para formar la nueva población. La eficiencia del proceso va a depender de la capacidad del fitomejorador para identificar aquellos fenotipos que contienen los genotipos de interés.

Como esos germoplasmas introducidos aún están en una etapa inicial de mejoramiento, la alternativa escogida fue la selección masal sin evaluación de las progenies, o sea, la selección de plantas individuales. Para utilizar esa estrategia, la selección y la recombinación se hacen en la misma generación. Se escogen las plantas androestériles que estén dentro de los criterios de selección utilizados para el mejoramiento, y las semillas se cosechan y se mezclan en igual proporción para conformar la población del próximo ciclo.

Una de las ventajas de esa estrategia es que un ciclo de selección se completa en solamente una generación de cultivo. Sin embargo, la eficiencia para características de baja heredabilidad es reducida y, además, las plantas androestériles seleccionadas reciben una muestra de polen de todas las plantas fértiles, o sea, de plantas seleccionadas y no seleccionadas.

Esa estrategia se empleó solamente para los germoplasmas que presentaron una mejor adaptación a las condiciones locales (el acervo genético CNA-IRAT 5 y la población CNA-IRAT A). Los principales criterios de selección utilizados fueron: tolerancia a suelos ácidos, precocidad y resistencia a piricularia.

En 1993A (semestre A), primer año de siembra de los materiales, se escogieron 39 plantas androestériles en el acervo genético CNA-IRAT 5, y en la población CNA-IRAT A se cosecharon 60 plantas. La mezcla de esas semillas en cantidades iguales representó el primer ciclo de selección con cero recombinaciones. Siguiendo la nomenclatura propuesta para el manejo de poblaciones que segregan para un gen de androesterilidad en arroz (Chatel y Guimarães, 1995), el CNA-IRAT 5/0/3 pasó a ser nombrado CNA-IRAT 5\SA\0\3 y la CNA-IRAT A/0/1 pasó a CNA-IRAT A\SA\0\1. Similar procedimiento se utilizó en 1994A y 1994B; por lo tanto, para la siembra de 1995A, esos dos germoplasmas tendrán tres ciclos de selección recurrente.

Creación de la nueva población

La población CNA-IRAT A fue la que mejor comportamiento general presentó entre los cuatro germoplasmas introducidos; por lo tanto, fue la escogida como base y fuente del gen de androesterilidad para la introducción de líneas mejoradas identificadas por la Sección de Mejoramiento para los Suelos Ácidos. Se escogieron ocho líneas, seis de ellas originadas en la mencionada sección, del CIAT, una introducida del International Rice Research Institute (IRRI) y una del Brasil. La caracterización de esos materiales se presenta en el Cuadro 7. En general son precoces, de altura de

intermedia a baja y resistentes a las principales enfermedades.

El proceso de introducción se realizó utilizando la técnica de los bloques de cruzamientos (ver Borrero et al., Capítulo 5 de esta publicación). El polen de cada línea se combinó con cuatro plantas androestériles de la población, por lo menos, y las semillas cosechadas en esas plantas se mezclaron en igual proporción para que constituyeran las ocho F_1 . Cada híbrido se sembró y evaluó individualmente en condiciones de riego, en la Estación Experimental del CIAT en Palmira.

La combinación con la línea CT11608-9-2-1-2-M produjo individuos F_1 con elevado grado de esterilidad; por esa razón fue descartada. Para formar la nueva población se escogieron las mejores plantas dentro de cada combinación, y sus semillas se mezclaron en igual proporción. Las semillas F_2 de las siete combinaciones se mezclaron de manera tal que resultaran las proporciones presentadas en el Cuadro 8. Como el cruce CT11231 tuvo tres líneas hermanas se decidió mezclar dos de ellas en menor proporción. Esa nueva población fue nombrada PCT-4\0\0\0.

Cuadro 7. Características de las ocho líneas evaluadas para la composición de la población PCT-4\0\0\0.

Línea	Característica ^a								
	Vg	BI	BS	LSc	Fl	NBI	Gd	Ht	AC
CT6196-33-11-1-3-M	5	5	1	3	91	1	3	60	1
CT11231-2-2-1-4-M	7	3	1	1	78	1	1	52	1
CT11231-2-2-3-1-M	5	3	1	1	78	1	1	57	1
CT11231-2-2-2-1-2-M	5	3	1	1	78	1	1	50	1
CT11608-8-6-M-2-M	3	1	1	3	78	1	1	78	3
CT11608-9-2-1-2-M	3	1	1	3	79	3	1	60	1
IR53167-3-M	5	3	5	1	69	1	1	59	3
A 8-394-M	3	3		1	65	3	1	60	3

a. Evaluaciones propuestas en el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz (IRRI, 1988). Vg = vigor; BI = pircularia en las hojas; BS = helmintosporiosis; LSc = escaldado de las hojas; Fl = floración; NBI = pircularia en el cuello de la panícula; Gd = manchado de grano; Ht = altura de planta; AC = acidez del suelo.

Cuadro 8. Composición genética de la población PCT-4\0\0\0.

Línea	Cruce	Participación (%)
CT6196-33-11-1-3-M	Colombia 1 / IRAT216 // RHS 107-2-1-2TB-1JM	8.33
CT11231-2-2-1-4-M	CT6947-7-1-2 / CT6196-33-11-1-3-M // CT7232-5-3-7-6P-2-M	4.17
CT11231-2-2-3-1-M	CT6947-7-1-2 / CT6196-33-11-1-3-M // CT7232-5-3-7-6P-2-M	4.17
CT11231-2-2-2-1-2-M	CT6947-7-1-2 / CT6196-33-11-1-3-M // CT7232-5-3-7-6P-2-M	8.33
CT11608-8-6-M-2-M	CT7244-9-2-1-52-1 / CT6261-5-7-2P-5-1P // P 5589-1-1-3P-4-M	8.33
IR53167-3-M	IR31363-1-1-3-3-3-2 / Mahsuri	8.33
A 8-394-M	-	8.33
CNA-IRAT A	Población	50.00

Sistema de Nomenclatura Propuesto para el Manejo de Poblaciones

¿Por qué una nomenclatura patrón? La respuesta a esa pregunta es clave para empezar esta sección. La razón es que una nomenclatura patrón facilita la comunicación entre los usuarios de las poblaciones, permite hacer el intercambio de germoplasmas para fines de mejoramiento poblacional de manera más dirigida, y disminuye la necesidad de consultar al creador de cada germoplasma para saber cuál es el estado actual de desarrollo de un material; una simple consulta al catálogo de germoplasma soluciona todas las dudas.

En este capítulo se han usado dos sistemas de nomenclatura para identificar los germoplasmas. El primer sistema fue propuesto por Taillebois (1985) y el segundo por Chatel y Guimarães (1995), como resultado de la recomendación del Primer Taller Internacional de los Fitomejoradores de Arroz de Secano (CIRAD-CA, 1993).

En el primer sistema, las letras iniciales representan las instituciones involucradas en el desarrollo del germoplasma, por ejemplo: CNA-IRAT es el resultado del trabajo cooperativo entre EMBRAPA-CNPAP y el CIRAD-CA, anteriormente nombrado IRAT. El primer número o letra es un consecutivo que maneja el fitomejorador encargado del desarrollo del germoplasma, y puede no tener ningún significado para otros fitomejoradores que trabajen el mismo material. La barra inclinada sirve para identificar el número de generaciones de selección y de recombinación al cual se sometió el material. Por ejemplo: CNA-IRAT 5/0/3 indica que el germoplasma no fue sometido a generaciones de

selección (CNA-IRAT 5/0), pero fue recombinado tres veces (CNA-IRAT 5/0/3).

La segunda nomenclatura es la que se espera sea empleada por los fitomejoradores que trabajen con mejoramiento poblacional, pues sigue una propuesta revisada y aprobada por la comunidad internacional. Inicialmente no se pretendió cambiar los nombres de los germoplasmas ya conocidos y utilizados por la mayoría de las instituciones; de esa manera, las letras iniciales siguen como están.

Chatel y Guimarães (1995) presentan una descripción de los criterios utilizados para la creación de las normas de nomenclatura y su empleo. La propuesta sugiere cambios en la descripción presentada, el primero de los cuales es la utilización del 'slash' invertido (\), con el objetivo de evitar confusiones con el símbolo de cruzamiento (/).

Para describir esta nueva propuesta se utilizará un ejemplo mencionado en el Cuadro 6. La población CNA-IRAT 5\SA\1\3,SA\0 indica que el acervo genético CNA-IRAT 5/0/3, con tres recombinaciones, fue sometido a selección para suelos ácidos y después recombinado una vez CNA-IRAT 5\SA\1\3. Después de esa recombinación fue seleccionado una vez más para suelos ácidos y aún no ha sufrido recombinación CNA-IRAT 5\SA\1\3,SA\0.

La población creada fue nombrada PCT-5\0\0\0, lo cual significa que es una población (P) desarrollada por el CIAT (CT) y que fue la quinta (5) registrada en el catálogo de poblaciones y acervos genéticos. Esa población aún no ha sido sometida a ningún ciclo de selección (PCT-5\0), ninguna recombinación después de la selección (PCT-5\0\0) y tampoco ninguna recombinación antes de la selección (PCT-5\0\0\0).

Referencias

- CIRAD-CA (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles). 1993. International Upland Rice Breeders Workshop, Montpellier, Francia, septiembre 6 a 10. Recomendaciones. p. 66.
- Chatel, M. y Guimarães, E. P. 1993. Review of the present status and proposals of rice germplasm enhancement for Latin America and the Caribbean, using recurrent selection. En: International Upland Rice Breeders Workshop, Montpellier, Francia, septiembre 6 a 10. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA).
- _____ y _____. 1995. Selección recurrente con androesterilidad en arroz. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA) y Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 70 p.
- Cuevas-Pérez, F.; Guimarães, E. P.; Berrío, L. E.; y González, D. I. 1992. Genetic base of irrigated rice in Latin America and the Caribbean, 1971 to 1989. *Crop Sci.* 32:1054-1059.
- Fujimaki, H. 1979. Recurrent selection by using male sterility for rice improvement. *Jpn. Agric. Res. Qua.* 13:153-156.
- Gallais, A. 1990. Théorie de la sélection en amélioration des plantes. Masson, México. 588 p.
- Guimarães, E. P. 1993a. Genealogy of Brazilian upland rice varieties. *Int. Rice Res. Notes* 18(1):6.
- _____. 1993b. Brazilian upland rice breeding network: Varietal release, time span, and yield increase. *Int. Rice Res. Notes* 18(4):20-21.
- IRRI (International Rice Research Institute). 1988. Standard evaluation system for rice. 3 ed. Los Baños, Filipinas. p. 54.
- Khush, G. S. 1990. Varietal needs for different environments and breeding strategies. En: Muralidharan, K. y Siddiq, E. A. (eds.). *New frontiers in rice research*. Directorate of Rice Research, Hyderabad, India. p. 68-75.
- NAS (National Academy of Sciences), Committee on Genetic Vulnerability of Major Crops. 1972. *Genetic vulnerability of major crops*. Washington, DC.
- Rangel, P. H. N.; Guimarães, E. P.; y Neves, P. C. F. 1996. Base genética das cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.) irrigado do Brasil. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 31(5):349-357.
- Sarkarung, S. 1986. Screening upland rice for aluminium tolerance and blast resistance. En: *Progress in upland rice research*. Memorias de la conferencia de Jakarta, 1985. p. 271-281.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. 1981. Monogenic male-sterility in rice: Introduction, identification, and inheritance. *Crop Sci.* 21:286-289.
- Taillebois, J. 1984. Rapport de campagne. Projet Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão/Institut de Recherches Agronomiques Tropicales et des Cultures Vivrières (CNPAP/IRAT). 38 p.
- _____. 1985. Rapport annuel projet sélection récurrente CNPAF-EMBRAPA et IRAT. Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), Goiânia, Brasil. 10 p.
- _____. 1986. Rapport annuel projet sélection récurrente CNPAF/EMBRAPA et IRAT. Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), Goiânia, Brasil. 50 p.
- Walsh, J. 1981. Genetic vulnerability down on the farm. *Science* (Washington, DC) 214:161-164.
- Yuan, L. P. y Virmani, S. S. 1986. Status of hybrid rice research and development. En: *Hybrid rice. Proceedings of the International Symposium on Hybrid Rice*, Changsha, Hunan, China, octubre 6 a 10, 1986.

Uso de Selección Recurrente en Combinación con Cultivo de Anteras en el Programa de Arroz de Riego del CIAT



César P. Martínez

*César P. Martínez¹, Zaida Lentini¹,
Marc Chatel², Daniel González³ y
Daniel Mojica³*

¹Investigadores del Programa de Arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Apdo. Aéreo 6713, Cali, Colombia; ²Investigador del Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA), quien trabaja en el Programa de Arroz del CIAT; ³Asistentes de Investigación del Programa de Arroz del CIAT

Contenido

Introducción

Desarrollo de Poblaciones

Resultados Obtenidos con el Manejo de las Poblaciones

Poblaciones introducidas

WC 232⁵-Early

El cultivo de anteras, una herramienta útil en la evaluación

Otras Posibilidades

Referencias

Introducción

El Programa de Mejoramiento de Arroz del CIAT se estableció en 1967, y desde entonces ha dependido exclusivamente de los métodos convencionales de pedigrí, masal modificado y, en menor escala, de retrocruzamientos para la obtención de germoplasma mejorado con destino a los distintos ecosistemas encontrados en América Latina. A finales de la década de los 80, el cultivo de anteras se incorporó como una herramienta adicional, y a partir de 1989 se empezó a utilizar el método de selección recurrente como una estrategia de mejoramiento de la población.

El trabajo realizado en mejoramiento varietal dio como resultado aumentos significativos en los rendimientos en fincas de agricultores en América Latina, durante el período 1971-1985; desde entonces se ha observado un estancamiento de los rendimientos comerciales, en varias zonas arroceras de riego en Colombia, Brasil, Ecuador y República Dominicana (CIAT, 1992; Ramírez et al., 1992). Por esta razón se han sugerido nuevas alternativas para aumentar el potencial de rendimiento (Cuevas-Pérez et al., 1992). Aunque se ha argumentado que el potencial de rendimiento del tipo de planta IR8 se ha agotado, variedades recientes lanzadas en Colombia (Gutiérrez et al., 1995) y Uruguay (Blanco et al., 1994) presentan un potencial de rendimiento superior al de las variedades comerciales testigo; eso sugiere que aún es posible lograr aumentos de producción con el germoplasma existente y con los métodos tradicionales de mejoramiento.

Se ha sugerido que los métodos convencionales de mejoramiento, y en especial el de pedigrí, restringen la obtención de nuevas combinaciones

favorables de genes, en contraposición con el uso de sistemas de mejoramiento poblacional en donde tales combinaciones son favorecidas y, más aún, se pueden acumular en forma gradual y predecible (CIAT, 1992). Estos sistemas requieren una buena capacidad para efectuar un sinnúmero de cruzamientos específicos, o la utilización de la esterilidad masculina (Patel et al., 1985). Diferentes métodos de selección recurrente se han utilizado con éxito en el mejoramiento de muchos caracteres en distintos cultivos, tanto autógamos como alógamos (Rose et al., 1992; Reysak et al., 1993) e incluyendo los cereales (Pomeranke y Stuthman, 1992; De Koeper et al., 1993). Solamente en algunos casos el progreso no fue efectivo (Bauske et al., 1994).

Entre los cereales, el arroz es tal vez el cultivo en donde el mejoramiento poblacional mediante la selección recurrente se ha utilizado con menos frecuencia. No obstante, la necesidad de incrementar la variabilidad genética existente entre las variedades mejoradas sembradas comercialmente y la disponibilidad de la esterilidad androgénica han estimulado la utilización de la selección recurrente, en varios programas de mejoramiento de arroz (Chatel y Guimarães, 1993). En este capítulo se discuten la metodología, las poblaciones utilizadas y los resultados obtenidos con la selección recurrente en el Programa de Arroz del CIAT, con énfasis en los sistemas de riego y de secano favorecido.

Desarrollo de Poblaciones

El proyecto de selección recurrente en arroz tiene como objetivo principal el desarrollo de poblaciones con alto potencial de rendimiento y tolerancia a las principales enfermedades como

piricularia y escaldado de la hoja, para las condiciones de riego y secano favorecido encontradas en América Latina. Para la formación de estas poblaciones se utilizaron los siguientes componentes:

- a. Un grupo de 14 cultivares de origen variado (Cuadro 1), los cuales presentan distintas características en cuanto a su base genética, potencial de rendimiento, ciclo vegetativo, tipo de grano y tolerancia a distintas enfermedades. Se escogieron después de dos ciclos de evaluación en la Estación Experimental del CIAT en Palmira (EEP) y en la Estación Experimental de Santa Rosa (EESR), en Villavicencio (CIAT, 1993).

Los cultivares

B 4353C-KN-7-0-0-2, BG989, PNA 1004-F4-33-1, OR83-23, Perla (Cuba), RP2087-115-10-5-1 y Morelos A 88, que no habían sido utilizados previamente por la Sección de Mejoramiento de Arroz de Riego del Programa de Arroz del CIAT, aportan variedades

tradicionales no relacionadas anteriormente (Cuevas-Pérez et al., 1992). Por lo tanto, representan nuevas fuentes para ampliar la base genética del germoplasma de arroz de riego; entre tales fuentes se pueden mencionar GP15, Bayan G, PTB 33, Hema, Kameji, Shinriki, Mayang Ebos 80, Manasarovar y Seraup Besar. Carolino Gold también forma parte por medio de *Oryzica Turipaná 7*; este cultivar, conjuntamente con la línea CT6741-17-1-5-1, aportan germoplasma de origen africano.

La presión de selección es alta en la EESR, especialmente en términos de enfermedades y baja fertilidad de suelos. Sin embargo, los cultivares B 4353C-KN-7-0-0-2, BG989, BG90-2 y Perla presentaron buen comportamiento y rendimiento, tanto en la EEP (baja presión de selección) como en la EESR. Por otra parte, la evaluación de la tolerancia a los 19 linajes de *Pyricularia grisea* Sacc. encontrados en la EESR y en la altillanura en Colombia indicó

Cuadro 1. Origen de los 14 cultivares utilizados en el proyecto de selección recurrente de arroz de riego.

Línea	Origen	Cruzamiento
B 4353C-KN-7-0-0-2 ^a	Indonesia	B 3063-8*4/Pelita 1-1
CT6241-17-1-5-1	CIAT	Ngovie/Taipei 309// (Col. 1 x M 312A)
BG989 ^a	Sri Lanka	BG573/BG379-2
<i>Oryzica Turipana 7</i>	Colombia	Carolino/TOx 1785-19-18//Col. 1/TOx 1011-4-1
PNA 1004-F4-33-1 ^a	Perú	INTI/BG90-2
P 1274-6-8M-1-3M-1	CIAT	P 1217/P 1232
OR83-23 ^a	India	CO18/Hema
Perla ^a	Cuba	Desconocido
RP2087-115-10-5-1 ^a	India	RP1017-76-1-4-3/Manasarovar
BR-IRGA 410	Brasil	IR930-53/IR665-31-2-4
BG90-2	Sri Lanka	Peta*3/TN1//Remadja
El Paso L-144	Uruguay	IR930-2/IR665-31-2-4
<i>Oryzica 3</i>	Colombia	CICA 7//CICA 8/Pelita 1/1
Morelos A88 ^a	México	C 318Za76-7/C 99Za76-1

a. Nuevas fuentes para ampliar la base genética.

que los cultivares BG989, *Oryzica* Turipaná 7, P 1274-6-8M-1-3M-1, OR83-23 y Perla eran resistentes a todos ellos, mientras que Morelos A88 sólo era susceptible al linaje SRL-1. Una de las características sobresalientes de la línea PNA 1004-F4-33-1 es la de poseer panícula grande, compacta y pesada, con granos largos y delgados. La Morelos A88 también se caracteriza por su buena habilidad combinatoria y panícula grande.

- b. Un grupo de cinco poblaciones desarrolladas conjuntamente o en forma separada por EMBRAPA-CNPAF y CIRAD-CA (Cuadro 2). Estas poblaciones poseen el gen de androesterilidad proveniente de IR36, pero difieren en su constitución genética (Chatel y Guimarães, 1993).
- c. La línea WC 232⁵-Early, portadora de un gen de androesterilidad proveniente de TOx 1011-4-1. Dicho gen fue inducido mediante mutagénesis con Co⁶⁰ y, por medio de un programa de retrocruzamiento (Mora, 1991; CIAT, 1993), se transfirió a la línea mejorada de riego CT6047-13-5-3-4-M (IR36/IRAT 120//P 2062-F4-17-33-1). Esta línea se escogió por su buen tipo de planta, buen potencial de rendimiento, buena calidad de

grano y tolerancia a las principales enfermedades producidas por hongos, que atacan el arroz.

Las cinco poblaciones suministradas por el CIRAD-CA (Cuadro 2) se sembraron en la EEP bajo condiciones de riego (trasplante) y se evaluaron en 1993, por su potencial de rendimiento, tipo de planta y de grano, ciclo, vigor y adaptación a las condiciones de riego tropical. Las mejores plantas fértiles en cada población se cosecharon en forma individual y se evaluaron en surco, por su potencial de rendimiento, segregación por androesterilidad y respuesta al cultivo de anteras.

Resultados Obtenidos con el Manejo de las Poblaciones

Poblaciones introducidas

La constitución genética y el número de plantas seleccionadas en cada población introducida aparecen en el Cuadro 2. Las observaciones preliminares de estos materiales indicaron que las poblaciones IRAT MANA, IRAT 1/420P y CNA-IRAT 4/2/1 eran las más apropiadas para las condiciones de riego de la zona tropical, en especial la IRAT MANA por su mayor potencial

Cuadro 2. Base genética y número de plantas fértiles que se seleccionaron en el germoplasma desarrollado por CIRAD-CA y EMBRAPA-CNPAF. Estación Experimental del CIAT, Palmira, 1993.

Germoplasma	Base genética	Planta seleccionada (No.)
IRAT MANA	Indica tropical; 15 cultivares	138
IRAT 1/420 P	Indica	86
CNA-IRAT 4/2/1	Indica; 9 cultivares	121
IRAT Med A ^a	Japónica; USA y Europa	79
CNA-IRAT P/1/0P ^a	Indica/japónica; citoplasma japónica	59

a. Germoplasma que presentó mejor respuesta al cultivo de anteras, en términos de regeneración de plantas.

de rendimiento y mejor tipo de planta. Estas poblaciones mostraron buena variabilidad genética en términos de tipo y altura de la planta, floración y grano largo a extralargo. Los mayores inconvenientes observados fueron susceptibilidad al vuelco y plantas muy altas y de bajo macollamiento. Se estimó que, dada su base genética, la población IRAT Med A es más apropiada para las condiciones de riego de la zona subtropical, en tanto que la población CNA-IRAT P/1/OF se descartó por la susceptibilidad a piricularia que mostró en la Estación Experimental La Libertad, localizada en Villavicencio, Colombia.

Por lo tanto, las poblaciones IRAT MANA, IRAT 1/420P y CNA-IRAT 4/2/1 se escogieron para formar las nuevas poblaciones base (Cuadro 3), mediante la incorporación de nuevos progenitores. Se identificaron plantas androestériles en cada una de ellas y se hicieron cruzamientos simples con los cultivares escogidos que se indican en el Cuadro 1. No todos los cultivares se introdujeron en cada población; se seleccionaron teniendo en cuenta las

deficiencias o problemas observados durante la evaluación de cada población. Las poblaciones F₁ que se obtuvieron se evaluaron en la EEP, en el segundo semestre 1994, y las mejores plantas en cada cruzamiento se mezclaron en igual proporción para formar las nuevas poblaciones. El primer ciclo de recombinación y multiplicación de semilla se hará durante 1995.

Por otra parte, de cada una de las poblaciones IRAT MANA, CNA IRAT 4/2/1 y CNA-IRAT P/1/OF se enviaron 200 gramos de semilla a los programas nacionales de arroz del ICTA en Guatemala y del IDIAP en Panamá, donde se evaluaron bajo condiciones de secano favorecido. Las observaciones de campo en Guatemala indicaron que la población CNA-IRAT 4/2/1 fue la mejor, en términos de tolerancia a enfermedades, tipo de planta y de grano y potencial de rendimiento; por esta razón se seleccionó para evaluaciones futuras. Se efectuaron 30 selecciones de plantas fértiles; de las plantas androestériles se cosechó semilla en forma masal.

Cuadro 3. Nuevas poblaciones (pob.) y acervos genéticos (ac. gen.) formados para las condiciones de riego de América Latina.

Pob./ac. gen. inicial	Origen del germoplasma	Nueva pob./ ac. gen.	Cultivar introducido
IRAT MANA	CIRAD-CA	PCT-6	B4353C-KN-7-0-0-2, BG 989, El Paso 144, PNA 1004F4-33-1, Oryzica Llanos 4, OR 83-23, Perla (Cuba), Oryzica 3, Morelos A88, RP 2087-115-10-5-1
IRAT 1/420P	CIRAD-CA	PCT-7	Oryzica 3, B4353C-KN-7-0-0-2, BG 989, PNA 1004F4-33-1, OR 83-23, RP 2087-115-10-5-1
CNA-IRAT 4/2/1	EMBRAPA/ CIRAD-CA	PCT-8	Oryzica 3, Oryzica Llanos 4, BG 989, Perla (Cuba), El Paso 144, B4353C-KN-7-0-0-2
WC 232 ^S -Early (CT 6047-13-5-3-4-M ^S)	CIAT	GPCT-9	B4353C-KN-7-0-0-2, CT 6241-17-1-5-1, BG 989, Oryzica Turipana 7, PNA 1004F4-33-1, 5685, OR 83-23, Perla (Cuba), RP 2087-115-10-5-1, BR IRGA 410, BG 90-2, El Paso 144, Oryzica 3, Morelos A88

WC 232^s-Early

La formación del acervo genético GPCT-9 empezó con la identificación de plantas androestériles en la línea WC 232^s-Early; estas plantas se cruzaron, en forma manual dirigida, con cada uno de los cultivares relacionados en el Cuadro 1. Con el fin de promover la recombinación genética de los distintos caracteres se realizaron cruzamientos dobles (Cuadro 4), aplicando los siguientes criterios, en orden de prioridad: origen geográfico, sistema de producción, ciclo vegetativo y tipo de grano de los progenitores involucrados en los cruces simples.

Las poblaciones F₁ resultantes se evaluaron separadamente, y las mejores plantas se mezclaron en igual proporción para formar el nuevo acervo genético base llamado GPCT-9 (Cuadro 3). Este germoplasma se encuentra en su primer ciclo de recombinación y se utilizará como base para iniciar un programa de selección recurrente por rendimiento, utilizando los siguientes criterios de selección: contenido de nitrógeno en el follaje, duración del periodo de llenado del grano, senescencia de las hojas, número de granos por panícula, peso de 1000 granos e índice de cosecha. Se tomará una muestra del 10% de la población, y las mejores plantas se procesarán por cultivo de anteras; los mejores doble haploides serán recombinados para luego iniciar el siguiente ciclo de recombinación.

El cultivo de anteras, una herramienta útil en la evaluación

Una de las limitaciones observadas al emplear la selección recurrente en arroz es la dificultad de evaluar efectivamente el potencial de rendimiento de las mejores plantas extraídas de la población. Esto se debe al alto grado de segregación y al número variable de plantas androestériles presente en las progenies. Para obtener líneas homocigotas, las cuales se pueden evaluar con más precisión, serían necesarias varias generaciones de autopolinización y selección; sin embargo, esto alargaría bastante el tiempo requerido para completar un ciclo de selección recurrente.

El cultivo de anteras (CA) se presenta como una alternativa viable, ya que permite la obtención de doble haploides homocigotos. Es una metodología que se ha usado con éxito en cebada (Patel et al., 1985; Foroughi-Wehr y Wenzel, 1990), pero que en el caso del arroz de riego suscita una baja respuesta de los cultivares indica, lo cual representa un factor en contra.

Datos recientes obtenidos en el laboratorio de cultivo de anteras del CIAT (Pérez-Almeida, 1993; Sanint et al., 1995) indican que el CA no sólo constituye una herramienta útil en un programa de mejoramiento, sino que también se puede utilizar con

Cuadro 4. Relación de los cruzamientos dobles realizados para promover la recombinación en el acervo genético GPCT-9.

Progenitor madre		Progenitor padre
WC232 ^s / B 453-C-KN-7-0-0-2	//	WC232 ^s / CT6241-17-1-5-1
WC232 ^s / BG989	//	WC232 ^s / Oryzica Turipaná 7
WC232 ^s / PNA 1004F4-33	//	WC232 ^s / 5685
WC232 ^s / OR83-23	//	WC232 ^s / BR-IRGA 410
WC232 ^s / BG90-2	//	WC232 ^s / El Paso 144
WC232 ^s / Oryzica 3	//	WC232 ^s / Morelos A 88

éxito en un programa de selección recurrente.

Con el fin de estudiar la influencia del citoplasma de la variedad madre en la respuesta al CA se procesaron, por ese método, poblaciones F_1 de 85 cruzamientos seleccionados de la sección de mejoramiento (CIAT, 1994). Los cruzamientos incluyeron distintas combinaciones de progenitores, esto es: 23 cruces de indica x indica, 31 de indica x japónica y 31 de japónica x indica.

El análisis estadístico de ese trabajo (Cuadro 5) mostró que la combinación indica x indica respondió significativamente menos que las combinaciones indica x japónica o viceversa, en términos de inducción de callos, número total de plantas por anteras y número de plantas verdes por anteras. Aun cuando no hubo diferencias significativas, la respuesta fue mejor cuando la madre fue japónica. Los datos sugieren que la inclusión de una variedad japónica en el cruzamiento mejora las posibilidades de éxito del cultivo de anteras.

Los resultados obtenidos en la evaluación de la respuesta al CA (Cuadro 6) de las cinco poblaciones relacionadas en el Cuadro 2 confirman lo anterior; al evaluar las progenies de

258 plantas fértiles seleccionadas, las poblaciones IRAT Med A (japónica) y CNA-IRAT P/1/OF (indica x japónica) respondieron mejor que las de tipo indica, en términos de inducción de callos y regeneración de plantas.

En otro estudio (CIAT, 1994) se confirmó que la respuesta al CA está bajo control genético y que cuando ella es buena se puede transferir a genotipos recalcitrantes. En la F_2 de un cruce entre IR43 (recalcitrante) y Todoroki Wase (japónica, respuesta alta al CA) se recuperaron plantas con tipo de grano indica (largo y delgado) y con 70% de inducción de callos y 90% de regeneración de plantas verdes (Cuadro 7); esto sugiere que los genes que controlan la inducción de callos, la regeneración de plantas y la longitud del grano segregan en forma independiente. Los datos presentados en su conjunto indican que, mediante un programa de selección recurrente, es posible desarrollar poblaciones de tipo indica con la buena respuesta al CA de las japónica.

Del cruce IR43/Todoroki Wase se seleccionaron las mejores plantas F_2 , sobre la base de la longitud del grano y la respuesta al CA, y se sembraron en surcos como líneas F_3 ; al momento de escoger las panículas para pasarlas por CA se seleccionaron aquellas

Cuadro 5. Influencia del citoplasma en la respuesta al cultivo de anteras.

Variable	Valor ^a medio según tipo de cruce ^b			Promedio general	Prob > Chisq ^c H ₀ : $\mu_i = \mu_j$
	$\varphi_i \times \sigma_i$	$\varphi_i \times \sigma_j$	$\varphi_j \times \sigma_i$		
Inducción de callos	2.88b	23.72a	34.03a	21.84	0.0001
No. total plantas/callos	17.94	12.34	20.38	16.96	0.3289
No. total plantas/antera	0.48b	4.59a	10.46a	6.44	0.0056
Plantas verdes/ No. total de plantas	45.56	49.32	51.93	50.10	0.8245
Plantas verdes/callos	13.25	6.93	12.33	10.50	0.3730
Plantas verdes/antera	0.23b	2.95a	7.61a	4.53	0.0211

a. Valores con la misma letra no son significativamente diferentes.

b. φ_i = madre indica; φ_j = madre japónica; σ_j = padre japónica; σ_i = padre indica.

c. Nivel de significancia de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis.

Cuadro 6. Diferencia en la respuesta al cultivo de anteras de cinco poblaciones desarrolladas mediante selección recurrente.

Variable	Valor medio según población ^a					Prob > X_2^b $H_0: \mu_1 = \mu_j$
	1	2	3	4	5	
Medio N6m						
Inducción de callos	1.55	0.24	0.72	15.87	4.83	0.0001
No. total plantas/callos	35.57	20.00	36.98	39.39	40.36	0.7418
No. total plantas/antera	1.59	0.46	2.68	7.38	3.32	0.0001
Plantas verdes/No. total plantas	51.85	91.67	45.00	68.64	64.82	0.3133
Plantas verdes/callos	17.67	17.50	19.00	28.28	33.42	0.2664
Plantas verdes/antera	1.29	0.39	1.21	5.31	2.52	0.0005
Medio NL						
Inducción de callos	9.27	14.35	15.29	38.28	9.47	0.0001
No. total plantas/callos	8.94	16.29	11.62	32.76	20.12	0.0001
No. total plantas/antera	1.12	3.57	3.55	15.36	2.51	0.0001
Plantas verdes/No. total plantas	23.01	37.00	56.22	66.66	72.90	0.0002
Plantas verdes/callos	1.87	13.24	7.36	25.76	16.40	0.0001
Plantas verdes/antera	0.36	1.38	2.21	12.16	1.88	0.0001

a. 1 = IRAT Mana; 2 = IRAT 1/420P; 3 = CNA-IRAT 4/2/1; 4 = IRAT Med A; 5 = CNA-IRAT P/1/OF.
 b. Nivel de significancia de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis.

Cuadro 7. Genotipos que muestran cosegregación de buena respuesta al cultivo de anteras (Todoroki Wase) y tipo de grano indica (IR43).

Genotipo	Promedio y (rango) de los genotipos		
	Callos/antera (%)	Plantas verdes/callos (%)	Longitud de grano (mm)
IR43	0 (0)	0 (0)	8.5 (8.0-9.0)
Todoroki Wase	42.2 (16.7-96.7)	28.8 (7.0-60.0)	6.7 (6.2-7.1)
Todoroki/IR43			
F2	12.7 (0-69.4)	11.7 (0-82.5)	7.4 (6.0-8.3)
BC IR43	5.2 (0-50.0)	7.2 (0-50.0)	8.1 (7.1-8.8)
BC Todoroki	24.9 (0.7-71.7)	17.6 (0-90.0)	7.0 (6.5-7.9)
Todoroki/IR43			
F2 Planta No.			
3-13	69.4	9.7	8.2
3-20	10.5	61.1	7.8
3-24	13.6	14.0	8.3
3-26	50.0	0	7.8
4-6	2.8	65.0	7.7
4-8	2.8	40.0	7.6
4-12	10.2	0	7.7
4-17	34.7	12.5	7.9
4-25	11.3	4.0	7.8
BC IR43 Planta No.			
3-13	12.5	0	8.7
3-17	8.6	38.0	8.2
3-21	44.4	1.8	7.7
3-26	6.1	90.0	8.7
4-13	1.8	12.5	7.8
4-19	1.3	55.6	8.3
BC Todoroki Planta No.			
3-23	25.4	18.0	7.9

plantas (5-6) con grano largo. Las plantas R_1 obtenidas se cosecharon individualmente y serán evaluadas en 1996 como líneas R_2 por sus características agronómicas, potencial de rendimiento, fertilidad, etc.

Las líneas seleccionadas serán evaluadas como líneas R_3 en un ensayo de rendimiento con varias repeticiones, con el fin de escoger las 10 mejores; estas líneas serán usadas como progenitores en cruces dialélicos para iniciar el ciclo de selección recurrente. Las poblaciones F_1 resultantes se pasarán por CA y de aquí en adelante se repite el proceso ya señalado (Figura 1). Además, los mejores doble haploides pueden constituirse en líneas élite y continuar su proceso de evaluación.

Con el fin de mantener una amplia base genética se deben introducir nuevos cultivares escogidos por sus buenas características agronómicas, potencial de rendimiento y respuesta al CA. Por otra parte, también se podrán usar las plantas androestériles extraídas de otros acervos genéticos que tengan buena respuesta al CA.

Otras Posibilidades

Existen otros escenarios en donde es posible combinar la selección recurrente con el CA. La incorporación del nuevo tipo de planta desarrollado por el International Rice Research Institute (IRRI), en el germoplasma de arroz de riego adaptado a las condiciones de América Latina, se puede acelerar siguiendo el esquema descrito.

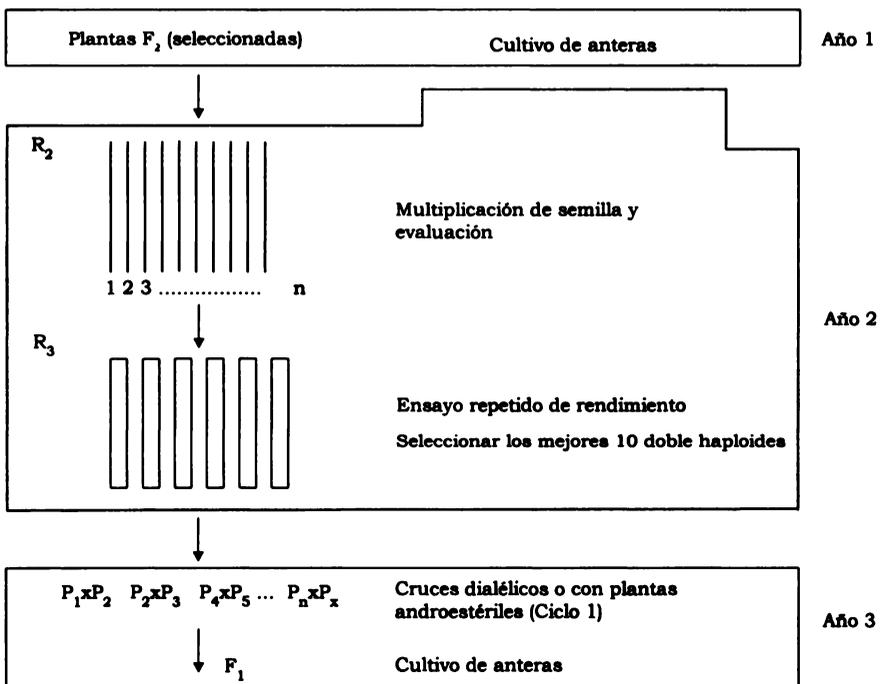


Figura 1. Esquema del proceso para combinar el cultivo de anteras con la selección recurrente, para el desarrollo de acervos genéticos tipo indica con mejor respuesta al CA. (Adaptado de Foroughi-Wehr y Wenzel, 1990.)

La evaluación preliminar hecha en el CIAT (datos no presentados) indica que ese nuevo tipo de planta presenta algunas características morfológicas y fisiológicas interesantes como número de granos/panícula, período de llenado del grano, índice de cosecha, tallos gruesos y fuertes, las cuales son superiores a las exhibidas por nuestro germoplasma (Martínez et al., 1995). Sin embargo, este tipo de planta carece de resistencia a las principales enfermedades que predominan en la región y, además, su tipo de grano debe mejorarse; tales defectos se pueden corregir mediante una serie de retrocruzamientos. La utilización del CA en la F₁ de cada retrocruce permitirá obtener doble haploides, entre los cuales se pueden identificar los mejores mediante una evaluación, para que sirvan como padres para el próximo ciclo.

Por otra parte, mediante la utilización de marcadores moleculares y del mapa genético molecular de arroz, es posible acelerar la transferencia de bloques de genes favorables específicos (QTL) existentes en especies silvestres de arroz, hacia cultivares mejorados (*O. sativa*) utilizando el CA después de cada retrocruzamiento hacia el padre mejorado. Los mejores doble haploides servirán como padres en el siguiente ciclo.

El gran atractivo de este esquema radica en que, como ya fue señalado por Foroughi-Wehr y Wenzel (1990) se combinan dos grandes ventajas: una selección más efectiva derivada del uso de los doble haploides (mejor control sobre la variación ambiental) y una variabilidad genética garantizada por la selección recurrente.

Los avances logrados en la metodología del cultivo de anteras (Sanint et al., 1995) hacen posible la obtención de un número adecuado de doble haploides, aún en el caso de materiales de tipo indica; mediante

una buena presión de selección en estos doble haploides se pueden identificar los mejores para ser usados como progenitores en el próximo ciclo de selección recurrente. La implementación de un programa de selección, ayudado con marcadores moleculares, contribuirá a aumentar la efectividad de la selección.

Referencias

- Bauske, E. M.; Kolb, F. L.; Hewings, A. D.; y César, G. 1994. Modified recurrent selection for barley yellow dwarf virus tolerance in winter wheat. *Crop Sci.* 43:371-375.
- Blanco, P. H.; Pérez, F. B.; y Roel, A. 1994. Cold tolerance of short-season rice cultivars in Uruguay. 25a. Reunión del Grupo Técnico de Arroz, Nueva Orleans, Luisiana, E. U., marzo de 1994. Memorias.
- Chatel, M. H. y Guimarães, E. P. 1993. Review of the present status and proposals of rice germplasm enhancement for Latin America and Caribe using recurrent selection. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Programa de Arroz, Cali, Colombia. 33 p.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1992. CIAT'S Rice Program: Context and strategy. Documento de trabajo para la reunión entre centros, diciembre de 1992. 46 p.
- _____. 1993. Annual Report 1992: Rice Program.
- _____. 1994. Annual Report 1994: Rice Program.
- Cuevas-Pérez, F.; Guimarães, E. P.; y Martínez, C. P. 1992. Status of rice improvement in Latin America and the Caribbean. En: Cuevas-Pérez, F. (ed.). *Rice in Latin America: Improvement, management, and marketing*. Memorias de la VIII Conferencia Internacional de Arroz para América Latina y el Caribe. Villahermosa, Tabasco, México, 1991. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 13-28.

- _____.; _____.; Berrio, L. E.; y González, D. I. 1992. Genetic base of irrigated rice in Latin America and the Caribbean, 1971 to 1989. *Crop Sci.* 32:1054-1059.
- De Koeyer, D. L.; Stuthman, D. D.; Fulcher, R. G.; y Pomeranke, G. J. 1993. Effects of recurrent selection for grain yield on oat kernel morphology. *Crop Sci.* 33:924-928.
- Foroughi-Wehr, B. y Wenzel, G. 1990. Recurrent selection alternating with haploid steps: A rapid breeding procedure for combining agronomic traits in inbreeders. *Theor. Appl. Genet.* 80:564-568.
- Gutiérrez, P.; Dávalos, A.; Muñoz, D.; y Leal, D. 1995. *Oryzica Yacu 9*, nueva variedad de arroz. *Arroz* 44(394):10-19.
- Martínez, C. P.; Fisher, A.; González, D.; Ramírez, H.; y Mojica, D. 1995. Potencial y limitaciones del nuevo tipo de planta de arroz del IRRI. *Arroz* 44(339):15-20.
- Mora, J. J. 1991. Transferencia de gene(s) de androesterilidad a una línea avanzada de riego. Tesis, Ing. Agr. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Palmira, Colombia. 78 p.
- Patel, J. D.; Reinbergs, E.; y Feger, S. D. 1985. Recurrent selection in doubled-haploid populations of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Can. J. Genet. Cytol.* 27:172-177.
- Pérez-Almeida, I. B. 1993. Variabilidad genética en la reacción a *P. oryzae* Cav. de dos poblaciones de arroz obtenidas por cultivo de anteras y pedigree. Tesis. M.Sc. Universidad Central de Venezuela. Maracay. 124 p.
- Pomeranke, G. J. y Stuthman, D. D. 1992. Recurrent selection for increased grain yield in oat. *Crop Sci.* 32:1184-1187.
- Ramírez, A.; Sanint, L. R.; Duque, M. C.; y Gutiérrez, N. 1992. Single-factor economic efficiency and irrigated rice research priorities: A methodological approach from farmers' field data. Documento de trabajo. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.
- Reysack, J. J.; Stuthman, D. D.; y Stucker, R. E. 1993. Recurrent selection in oat: stability of yield and changes in unselected traits. *Crop Sci.* 33:919-924.
- Rose, J. L.; Butler, D. G.; y Ryley, M. J. 1992. Yield improvement in soybeans using recurrent selection. *Aust. J. Agric. Res.* 43:135-144.
- Sanint, L. R.; Martínez, C. P.; Ramírez, A.; y Lentini, Z. L. s.f. Rice breeding using anther culture or pedigree methods: A cost/benefit analysis. (Aceptado para su publicación en *Crop Sci.*).

Selección Recurrente en Arroz en Africa y Madagascar: Estado Actual y Progreso



Marc Chatel

Marc Chatel¹ y Elcio P. Guimarães²

¹Investigador del Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA), quien trabaja en el Programa de Arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Apdo. Aéreo 6713, Cali Colombia; ²Investigador del Programa de Arroz del CIAT (actualmente en EMBRAPA-CNPAF, Brasil)

Contenido

Introducción

Selección Recurrente en Costa de Marfil

Resistencia estable y duradera a piricularia

Resistencia a RYMV

Selección Recurrente en Madagascar

Población local latsidahy

Desarrollo de poblaciones

Selección Recurrente en Malí

Desarrollo de la población

Mejoramiento de poblaciones y extracción de líneas

Resumen del Germoplasma Africano y de Madagascar

Acervos genéticos

Poblaciones

Poblaciones mejoradas

Agradecimientos

Referencias

Introducción

Con raras excepciones, mediante el mejoramiento genético se ha logrado obtener ganancias significativas para las más variadas características en los más distintos cultivos. Sin embargo, esos avances se han logrado a expensas de una reducción en la diversidad de los genes presentes en los acervos genéticos de los cultivos, debido a que solamente una fracción muy pequeña de ellos se selecciona para participar en las variedades que son liberadas para los agricultores. Por lo tanto, es fundada la advertencia de los fitomejoradores que hoy día informan sobre la uniformidad o falta de diversidad genética en muchos de los cultivos básicos de la humanidad, y sobresaltan los problemas que eso puede acarrear en el futuro.

En el cultivo del arroz, varios investigadores en diferentes partes del mundo informan sobre la reducida base genética de las variedades comerciales; algunos ejemplos encontrados en la literatura son los de Cuevas-Pérez et al. (1992) en América Latina, Dilday (1990) en los Estados Unidos de América, y Kaneda (1985) en Japón.

Hay muchas alternativas para incrementar la variabilidad y, a la vez, seguir mejorando las características agronómicas de interés, en las poblaciones segregantes de arroz. Este documento concentrará la atención en describir la utilización de la selección recurrente como alternativa para mejorar el cultivo en África y Madagascar, y el progreso observado en su uso en estos lugares.

En arroz, al igual que en otros cultivos, la mayoría de las características de interés agronómico son de naturaleza compleja y están controladas por un gran número de genes. Para el mejoramiento de esas características se han utilizado métodos tradicionales (pedigrí y masal

modificado), los cuales han presentado significativo progreso en algunos casos, pero limitadas ganancias en otros. Recientemente, el método de mejoramiento de poblaciones ha recibido más énfasis en el cultivo del arroz, y los resultados iniciales han sido estimulantes.

Los métodos tradicionales, aunque muchas veces recurren a líneas mejoradas por el propio programa como fuentes de progenitores para los cruzamientos de los años siguientes, no lo hacen de manera estructurada y continua. Una de las consecuencias de esa estrategia es que no capitalizan totalmente el progreso alcanzado en las etapas anteriores, y reducen la diversidad genética al concentrarse en algunos progenitores de alto potencial.

La selección recurrente es un método que, además de incrementar gradualmente la frecuencia génica para aquellos caracteres que se están seleccionando, posibilita la combinación de numerosos progenitores distantes genéticamente en las poblaciones utilizadas como base. En ese caso se empieza con un proceso de evaluación, selección y recombinación, el cual dará como resultado mejores poblaciones; de éstas se extraerán las líneas mejoradas. Por su naturaleza, la selección recurrente es un proceso que produce ganancias genéticas pequeñas pero continuas, y su efecto significativo se observa a mediano y largo plazos.

El CIRAD-CA ha estado involucrado en la utilización de ese método desde 1984, cuando aún la institución se denominaba IRAT. Las primeras experiencias ocurrieron con el desarrollo del proyecto colaborativo entre el IRAT y el Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), que pertenece a la Empresa Brasileira

de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA). Se produjeron varias poblaciones para los ecosistemas de secano, secano favorecido y riego, y en todas ellas se utilizó el gen de androesterilidad inducido por Singh e Ikehashi (1981) en la variedad IR36.

Las principales combinaciones creadas fueron: a) japónica tropical para secano, b) indica tropical para tierras bajas inundables, y c) japónica templada para riego. Las características buscadas fueron: a) resistencia a *Pyricularia grisea* Sacc., b) tolerancia a la sequía, c) calidad del grano, y d) potencial de rendimiento.

Basado en eso, el CIRAD-CA, en colaboración con los programas nacionales de arroz para Africa y Madagascar, empezó a utilizar la selección recurrente como una nueva manera para desarrollar materiales mejorados, en adición a los métodos convencionales. Las características escogidas para la utilización del método fueron: resistencia a piricularia y al virus del moteado amarillo del arroz (RYMV), para el ecosistema de tierras bajas con inundación; tolerancia a períodos alternados de sequía e inundación en áreas bajas de pantano y resistencia a *Pseudomonas fuscovaginae* y a temperaturas bajas en condiciones de altitudes en los trópicos.

A continuación se describe la forma como algunos de esos germoplasmas se están utilizando en Africa (Costa de Marfil y Malí) y en Madagascar, bien sea directamente o como base para la formación de nuevas poblaciones, con el fin de resolver problemas bióticos y abióticos del arroz en esa parte del globo. Se presentarán los resultados iniciales que el CIRAD-CA y sus colaboradores en los programas nacionales obtuvieron en la ejecución de esa estrategia durante el período 1992 -1994.

Selección Recurrente en Costa de Marfil

Resistencia estable y duradera a piricularia

En Africa occidental, la piricularia es un problema muy importante, y el desarrollo de líneas con resistencia a la enfermedad continúa siendo prioritario. En Costa de Marfil, la difusión de nuevas variedades es un proceso muy lento y sin buen control; por eso, estrategias como la sustitución de los materiales tradicionales por variedades o multilíneas que permitan manejar la enfermedad, no se pueden utilizar eficientemente. Considerando esta situación, el mejoramiento se debe enfocar hacia el desarrollo de materiales con resistencia estable y duradera para resolver el problema.

Según Vales (1994), para que la resistencia a piricularia sea estable y duradera debe ser: general, en lo que se refiere al espectro de razas fisiológicas del hongo; controlada por varios genes; parcial (toda resistencia completa es específica para una o algunas razas del patógeno); y estable, en relación con las diferentes condiciones ambientales de Costa de Marfil (localidades y manejo agronómico).

Este trabajo empezó en 1986 como un proyecto colaborativo entre el CIRAD-CA y el Institut des Savanes, Côte d'Ivoire (IDESSA). El objetivo principal es el desarrollo de resistencia estable y duradera a piricularia.

Desarrollo de poblaciones. La primera población desarrollada para Costa de Marfil fue IDSA-IRAT 1, en un trabajo que tenía por objetivo obtener resistencia a piricularia. Para el efecto, se usó como base el acervo genético CNA-IRAT 5 que se había introducido de Brasil, y el cual se

sometió a presión de la enfermedad en condiciones controladas, utilizando la raza CI 69 (Vales, 1992d). La selección de la fuente del patógeno utilizada se basó en su virulencia, o sea, en su capacidad para romper la resistencia específica presente en el germoplasma introducido.

Utilizando la IDSA-IRAT 1 como fuente, en un trabajo de selección recurrente para tipo de grano se originó la IDSA-IRAT 8, después de dos ciclos de selección; ésta es una población del tipo japónica y con buena calidad de grano.

Mejoramiento de la población IDSA-IRAT 8 para resistencia a piricularia. El mejoramiento de la población IDSA-IRAT 8 se ha basado en tres estrategias mencionadas por Vales (1989, 1991, 1992a, 1992b y 1992d). A continuación se buscará hacer un resumen de esas alternativas.

La primera está basada en familias de medios hermanos. La siembra del material se hace en bandejas de plástico, bajo condiciones de invernadero, donde se efectúan las inoculaciones y la selección de las plantas resistentes. El material seleccionado se trasplanta, y las semillas producidas por las plantas androestériles se cosechan para iniciar un nuevo ciclo. Esa alternativa, utilizando siembras en la época normal y fuera de ella, permite que se completen dos ciclos de recurrencia cada año.

La segunda alternativa también utiliza familias de medios hermanos. En condiciones de campo, utilizando esparcidores inoculados con la raza seleccionada de piricularia, se seleccionan las mejores plantas fértiles respecto a su resistencia a la enfermedad en las hojas y en el cuello de la panícula. Las progenies de esas plantas se siembran para cosechar las semillas producidas en las plantas

androestériles, o sea, semillas que tienen recombinaciones. En este caso, cada ciclo requiere dos siembras, o sea, que cada año se completa un ciclo.

La tercera estrategia tiene como unidad de trabajo las familias S_1 . De manera similar a la alternativa anterior, en el campo los materiales se exponen a presión de la enfermedad que se origina en un esparcidor inoculado con una raza específica de piricularia. Se cosechan las mejores plantas fértiles, y sus progenies se siembran en el próximo semestre. Todas las semillas originarias de plantas androestériles son cosechadas y sembradas nuevamente para escoger, en esta vez, solamente las plantas fértiles. Con esta estrategia cada ciclo se completa en 2 años.

En el periodo de cultivo de 1993 se sembraron, en bandejas de plástico, 3000 semillas cosechadas en plantas androestériles de la población IDSA-IRAT 8. Las plántulas se inocularon fumigándolas con la raza CI 69 de piricularia. Más de 1000 plantas resistentes se trasplantaron a condiciones controladas. Se cosecharon 450 plantas fértiles, mientras que las androestériles se cosecharon en forma masal. En las plantas resistentes se seleccionaron 150 plantas S_1 , sobre la base del tipo de grano. Parte de estas semillas se almacenó.

Aún en 1993, las plantas fértiles seleccionadas en la población IDSA-IRAT 8 (150 S_1) se evaluaron en condiciones de campo en las localidades de Bouaké, Ferké y Man. Entonces se seleccionaron 50 líneas S_2 , teniendo como criterio sus reacciones a piricularia y su comportamiento agronómico. En 1994 se recombinaron las 50 líneas S_2 , seleccionadas en la siembra del campo del año anterior, con las progenies de las plantas

androestériles seleccionadas en las bandejas en ese mismo año (1993).

Para iniciar el próximo ciclo de selección recurrente se evaluaron, para piricularia en las hojas, 150 familias de medios hermanos que se originaron en la recombinación de cada una de las 50 familias S_2 con tres plantas androestériles. Eso se hizo en bandejas con inoculación artificial con la raza CI 69. Las plantas resistentes de las mejores progenies de donde fueron seleccionadas las mejores 150 plantas fértiles se trasplantaron al campo. Las semillas cosechadas en las plantas androestériles se utilizarán para la próxima recombinación.

Resistencia a RYMV

El proyecto colaborativo entre el CIRAD-CA, IDESSA y WARDA (West Africa Rice Development Association) para el desarrollo de germoplasma resistente al RYMV empezó en 1992 (Vales, 1992). Esa virosis es una enfermedad importante en Africa del Oeste, especialmente en Costa del Marfil, donde los cultivos de arroz en tierras bajas han dejado de producir a causa de la enfermedad. En el IDESSA, el programa que trabaja con el RYMV está enfocado hacia estudios epidemiológicos y de resistencia genética, buscando la creación de variedades resistentes.

Desarrollo de poblaciones. La población indica-japónica IDSA-IRAT 10 se derivó de la IDSA-IRAT 8 por la introducción de un 50% de genes provenientes de 20 líneas indicas y japónicas escogidas para ese objetivo. Las líneas fueron: MANA 1, 55-55, Alicombo, BG90-2, Bouaké 189, Ceysvoni, TOx 1011-4-1, Abongoua 88, Chokoto, Fossa Man 2, IDSA 11, IDSA 6, IDSA 85, IRAT 247, LAC 23, Khao Dawk Mali 105, Tangara, IRAT 112, IRAT 115 y Moroberekan (Vales et al., 1994).

También se desarrolló la población indica-japónica IDSA-IRAT 12, la cual fue derivada de la población IDSA-IRAT 1 mediante la introducción de nuevas líneas japónica e indica identificadas como fuentes de resistencia al RYMV. Las líneas fueron: Koto Ouro S5, TOx 3100-37-3-3-3-2, Super IRAT 216, Dioukeme, Progreso, TOx 3052-46-E2-2-2-4-3, TOx 3058-28-1-1, TOx 3211-14-1-2-1-2, TOx 3226-5-2-2-2, TOx 3233-31-6-2-1-2, TOx 3440-16-3-3-2-2-3, TOx 3440-171-1-1-1-1, TOx 3440-176-1-2-1 y TOx 3553-36-2-2-2 (Vales et al., 1994).

El método utilizado para la introducción de esta nueva variabilidad y la creación de las poblaciones IDSA-IRAT 10 y 12 fue el empleo de las poblaciones base como fuentes de androesterilidad. Cada línea se cruzó con plantas androestériles de la población IDSA-IRAT 1 e IDSA-IRAT 8, respectivamente.

Selección Recurrente en Madagascar

Con más de una tercera parte del área cultivada en Madagascar, el arroz es el alimento básico del pueblo malgache; el consumo diario es de cerca de 0.4 kg por persona. La mitad de la producción de arroz proviene de la región central elevada, con una altitud superior a 1000 m.s.n.m.

Un proyecto de mejoramiento colaborativo entre CIRAD-CA y FOFIFA (International Center for Applied Research in Rural Development) empezó en 1987 con el objetivo de mejorar el arroz de riego japónica para altitudes elevadas (1800 m.s.n.m), tolerancia a temperaturas bajas y resistencia a *Pseudomonas fuscovaginae*. Respecto al arroz de secano japónica, el mejoramiento se concentra también

en plantas adaptadas a elevadas altitudes (1500 m.s.n.m.), temperaturas bajas y resistencia a piricularia. El uso de selección recurrente para contrarrestar esos problemas empezó en 1988 (Enjalbert, 1993).

Población local latsidahy

La población latsidahy se considera como una población local que los agricultores siembran normalmente, y que presenta un alto grado de polimorfismo y buena estabilidad de rendimiento. Esto es un muy buen ejemplo de la utilización no consciente de la selección recurrente masal, hecha por los agricultores de Vinoninony.

La variabilidad presente en esa población se debe a que en altitudes elevadas, las temperaturas bajas causan problemas en la reproducción (principalmente relacionados con anormalidad en el grano de polen); eso conduce a una elevada tasa de alogamia. Características florales adaptativas para incrementar la fertilidad pueden ser las relacionadas con mejores y más largas exposiciones de los estigmas al polen, y con una mayor producción del mismo. La aplicación de esos mecanismos puede ser la estrategia para desarrollar una población con alta tasa de fertilidad (Enjalbert, 1994).

Desarrollo de poblaciones

El germoplasma local y el introducido se evaluaron intensamente, y sobre esta base se creó un acervo genético para cada ecosistema, mediante cruces y retrocruces de plantas androestériles del acervo genético japonico CNA-IRAT 1/0/2 con: a) 13 líneas adaptadas al riego bajo condiciones de altitud (Latsidahy, Latsibavy,

Tokambana, Mitsangana, Rojofotsy Vinaninony, IBPGR 115, IBPGR 118, IBPGR 138/2, IBPGR 141/4, AS37, AS40, AS39 y AS92) y b) 11 líneas adaptadas al secano de altitud (IAC 25, Latsidahy, Latsibavy, FOFIFA 62, FOFIFA 116, Daniela, Shin Ei, Rikuto Norin 15, Guarani, F4 C 58-L10 y Pratao Precoce). Esos nuevos acervos genéticos fueron nombrados MD1 y MD2.

Mejoramiento y extracción de líneas del acervo genético MD 1.

Tolerancia al frío y a *Pseudomonas fuscovaginae* son las dos características básicas consideradas para la selección en altitudes elevadas en los trópicos. Sin embargo, las extremadas variaciones de las condiciones ambientales en la región tienen un papel importante en la decisión de cómo seleccionar los materiales. Para resolver el problema se pusieron en ejecución dos estrategias, la primera de las cuales se refiere a evaluaciones multilocales; otra consiste en la determinación precisa del periodo de máxima susceptibilidad y de las condiciones asociadas con el estrés.

En Vinaninony se seleccionaron 121 plantas fértiles del acervo genético MD1/0/3 en 1993, y sus semillas se mezclaron en igual proporción. La recombinación se realizó en la estación experimental Mahitsy, fuera del periodo normal de cultivo. Se cosecharon las semillas recombinadas que se produjeron en 773 plantas androestériles de la población seleccionada MD1/1/0, y se mezclaron en igual proporción para originar la población MD1/1/1 que se sembrará en Vinaninony en 1995 (Enjalbert, 1993).

El desarrollo de líneas para condiciones tropicales de altitud presenta los mismos problemas mencionados antes. El germoplasma utilizado fue el acervo genético MD1/0/3, y el sitio principal de selección fue Vinaninony; sin embargo,

debido a problemas logísticos, durante el cultivo de 1992 se reemplazó ese sitio por Soanindraniny.

En 1992, 1993 y 1994 se seleccionaron, en el acervo genético MD1/0/3, plantas con buen nivel de fertilidad en las espiguillas, y resistentes a *Pseudomonas fuscovaginae*, con el objetivo de desarrollar líneas. En 1992 se seleccionaron en Soanindraniny 179 plantas S_0 fértiles. En 1993, el acervo genético y las líneas S_1 (163 de las 179 seleccionadas) se sembraron en Vinaninony. En ambos grupos se aplicó selección, y se escogieron 121 plantas S_0 en el primer caso y 38 líneas S_1 en el segundo. Durante el período de cultivo de 1994, el acervo genético MD1/0/3 se sembró por tercera vez y nuevamente se seleccionaron plantas S_0 fértiles (225 plantas y 55 poblaciones masales). Para continuar el proceso de desarrollo de líneas, se sembraron 15 líneas S_2 de las 38 seleccionadas, y de esas se escogieron nueve; de las 121 líneas S_1 derivadas en 1993, se seleccionaron 30. Por lo tanto, para 1995 hay nueve S_3 , 13 S_2 y 280 S_1 derivadas del acervo genético MD1/0/3, según informes de Enjalbert (1993 y 1994).

Además del mejoramiento poblacional y de la obtención de líneas fijas se decidió hacer un estudio sobre el comportamiento agronómico del acervo MD1/0/3 y de la población MD1/1/0 Vin 93 (población masal). Esta última se originó de la cosecha masal de las semillas restantes del acervo genético MD1/0/3 después de la selección de 1993 en Vinaninony.

Para comparar el comportamiento de esos dos germoplasmas se sembró un ensayo con surcos y con espacios entre plantas de 20 x 20 y 40 x 40 cm. Los resultados indicaron que, independientemente del espaciamiento, la población estuvo un poco mejor que el acervo genético

al presentar más elevada capacidad de macollamiento, precocidad y tolerancia a *P. fuscovaginae*. La explicación para esa diferencia puede estar en el efecto del ciclo de selección natural que sufrió la población MD1/1/0 Vin 93 masal.

El mayor espaciamiento entre las plantas produjo, en promedio, un retraso de 4 días en la floración, e incrementó 1.5 veces el rango de la misma. Eso se puede deber al incremento en la capacidad de macollar de la población, lo que también puede explicar el incremento en la susceptibilidad del material. Por lo tanto, se pueden recomendar las condiciones frías que presenta Vinaninony, y el espaciamiento de 20 a 30 cm (Enjalbert, 1994).

Mejoramiento y extracción de líneas del acervo genético MD2.

Actualmente están disponibles los ciclos primero (MD2/0/1), segundo (MD2/0/2) y tercero (MD2/0/3) de recombinación del acervo genético MD2. En 1994 se seleccionaron líneas S_1 en el acervo genético MD2/0/2, y las semillas remanentes se recombinaron para producir la población mejorada. Sin embargo, debido a que se seleccionaron pocas líneas S_1 (44), se decidió evaluar nuevamente y volver a seleccionar plantas en parcelas mayores, de cada una de las 44 progenies S_1 de la semilla remanente. Los genotipos para recombinar, con el propósito de desarrollar la población mejorada, saldrían de esos materiales (Enjalbert, 1994).

En 1993 y 1994 se seleccionaron plantas con buena fertilidad de las espiguillas y resistencia a piricularia en los acervos genéticos MD2/0/2 y MD2/0/3, las cuales siguen bajo evaluación.

En 1993 se seleccionaron 393 plantas S_0 fértiles en el MD2/0/2, las cuales se evaluaron en 1994, cuando

se escogieron 44 líneas S_1 . Para estudiar las correlaciones entre las generaciones se evaluaron 100 S_1 ; 30 de ellas se tomaron de las 44 S_1 seleccionadas en 1993 y las 70 restantes se colectaron al azar entre las 369 plantas iniciales. Se utilizó un índice balanceado para los diferentes componentes del rendimiento.

Las correlaciones entre S_0 y S_1 fueron de 0.07 para producción de granos, 0.15 para fertilidad y 0.66 para el peso de 100 granos, de donde se concluyó que la selección en S_0 puede ser efectiva para el peso de los granos pero no para los demás componentes analizados.

En este acervo genético se seleccionó una línea de arroz aromática. Una progenie S_1 en particular, nombrada 'L 54', presentó 25% de plantas con aroma; un aroma diferente de aquel presentado por la variedad Basmati y un sabor similar a nueces tostadas. Aunque la línea posee bajo potencial, fue escogida y en ella se seleccionaron 21 plantas con aroma, las cuales se mezclaron en igual proporción. De cada planta se almacenaron semillas remanentes.

Utilizando el MD2/0/3, en 1994 se seleccionaron 127 plantas S_0 . Para la evaluación del potencial del acervo genético después de haber completado tres ciclos de recombinación sin selección, se escogieron 100 familias de hermanos medios, 30 de ellos por su buen comportamiento en la Estación Experimental de Mahitsy (sitio de recombinación) y 70 se cosecharon al azar. La variabilidad entre y dentro de las líneas fue similar y relativamente baja para el tipo de grano y de planta. La selección, utilizando las familias de hermanos medios, no fue muy eficiente porque se identificaron muy pocas plantas con buen tipo, y también porque hubo alta susceptibilidad a piricularia. Se seleccionaron solamente 20 plantas.

En general, en el acervo genético MD2 predominó el tipo de riego, probablemente debido a un desvío cuando se recombinó la población bajo condiciones de riego en Mahitsy. Comparando con la selección hecha en el MD2/0/2, los resultados obtenidos con el tercer ciclo de recombinación MD2/0/3 fueron decepcionantes. Parece que el tercer ciclo tuvo una influencia desastrosa en el comportamiento del acervo genético, llevando al germoplasma hacia el tipo de planta de riego, e incrementando la susceptibilidad a la piricularia (Enjalbert, 1994).

Teniendo un acervo genético sesgado hacia plantas del tipo riego y susceptibles a piricularia, se decidió hacer un ajuste a esa base genética mediante la introducción de 11 líneas japónicas de secano, desarrolladas por el programa de mejoramiento tradicional para altitud (Enjalbert, 1994).

Selección Recurrente en Mali

En la región intertropical hay numerosas áreas bajas inundadas (pequeñas zonas de convergencia del agua), que son aptas para la agricultura. En Africa, ellas representan alrededor de 1 millón de km^2 y están muy poco exploradas. Las principales maneras de desarrollar esas áreas son la diversificación en los sistemas de cultivo y el manejo del agua (CIRAD, 1994).

En 1986, el CIRAD-CA y el IER (Institut d'Economie Rurale) empezaron un proyecto de investigación en Malí, con el propósito de mejorar la exploración de esos ecosistemas. Uno de los objetivos del proyecto fue el desarrollo de líneas de arroz tolerantes a periodos alternados de sumersión y sequía, combinados

con la resistencia al RYMV. El programa comenzó en 1989 con objetivos a varios plazos: corto, mediano y largo (Ahmadi et al., 1994). El objetivo a corto plazo fue identificar el mejor germoplasma de arroz disponible que combinara buen vigor inicial, tolerancia a la sumersión, resistencia a piricularia, precocidad, buena calidad de grano y potencial de rendimiento. A mediano plazo, la propuesta fue desarrollar nueva variabilidad, mediante la combinación de características complementarias encontradas en las líneas índicas (adaptadas a las condiciones de riego) y las líneas japónicas (adaptadas a las condiciones de secano). Por último, está el objetivo a largo plazo, en el cual se propone combinar los grupos mencionados anteriormente utilizando la selección recurrente.

Desarrollo de la población

El objetivo es desarrollar un acervo genético compuesto por germoplasma africano adaptado al ecosistema de tierras bajas inundadas. Los primeros cruces se hicieron en 1991 y se completaron en 1994. La estrategia utilizada consistió en cruzar y retrocruzar nueve líneas africanas (Bentoubala B Mali, Dissi 14, Ebendioula, Fossa Man1, Gambiaka, Gambiaka Terra, Samba Badi, Siantane Diofor y Sikasso H) con plantas androestériles de las poblaciones CP 122 L y CP 126 (Ahmadi et al., 1992).

También se buscó desarrollar poblaciones explotando la complementariedad entre los dos grupos índica y japónica. Con los cruces realizados en 1990, en 1992 se generaron dos poblaciones básicas: SIK.P1.0 (índica-japónica) y SIK.P2.0 (japónica-índica) (Ahmadi et al., 1992).

Los híbridos índica-japónica resultaron de la recombinación, en

igual proporción, de los cruces de las plantas androestériles de las poblaciones índica CP 122L ó CP 126 con plantas fértiles de la población japónica CNA-IRAT 5/0/2F. Los híbridos japónica-índica resultaron de la combinación, en igual proporción, de los cruces entre plantas androestériles de la población japónica CNA-IRAT 5/0/2F con plantas fértiles de las poblaciones índica CP 122L ó CP126.

Mejoramiento de poblaciones y extracción de líneas

El objetivo es mejorar, por medio de la selección recurrente, tres poblaciones para tolerancia a la sumersión en los estados iniciales de desarrollo, y para resistencia al RYMV. Los materiales básicos utilizados fueron: la población CNA-IRAT 4/0/2F, de la cual se seleccionaron 24% de las familias S₁; la población CP 122L, de la cual se seleccionó el 32%; y la población CP 126, de la cual se seleccionó el 38%. Las tres poblaciones mejoradas fueron nombradas SIK.P3.3, SIK.P4.3 y SIK.P5.3.

Buscando producir líneas fijas de las poblaciones existentes, se obtuvo un total de 296 líneas originadas de las poblaciones CNA-IRAT 4 (13), CNA-IRAT 5 (3), CP 122 (14), CP 126 (25), SIK.P3 (81), SIK.P4 (102) y SIK.P5 (58) (Ahmadi et al., 1992).

Resumen del Germoplasma Africano y de Madagascar

La definición del acervo genético y de la población que se emplearon en este trabajo sigue la descripción hecha por Chatel y Guimarães (1995).

Acervos genéticos

CNA-IRAT 1/0/2. Acervo genético japónica CNA-IRAT 1 con dos recombinaciones.

CNA-IRAT 5/0/2F. Acervo genético japónica CNA-IRAT 5 con dos recombinaciones y multiplicación de semillas en plantas fértiles.

CNA-IRAT 4/0/2F. Acervo genético indica CNA-IRAT 4 con dos recombinaciones y multiplicación de semillas de plantas fértiles.

CNA-IRAT 4. Acervo genético indica para el ecosistema tropical de tierras bajas.

CP 122L. Acervo genético indica-japónica para el ecosistema de secano favorecido de tierras bajas.

CP 126. Acervo genético indica para el ecosistema de secano favorecido de tierras bajas.

MD 1. Acervo genético japónica para ecosistemas para arroz de riego de altitud, con el cual se busca mejorar para tolerancia a temperatura baja y resistencia a *Pseudomonas fuscovaginae*. Se desarrolló mediante el cruzamiento de plantas androestériles del acervo genético CNA-IRAT 1 con 13 líneas.

MD 2. Acervo genético japónica para arroz de secano de altitud, con el cual se busca mejorar tolerancia a temperaturas bajas y resistencia a piricularia. Se desarrolló mediante el cruzamiento de plantas androestériles del acervo genético CNA-IRAT 1 con 11 líneas seleccionadas.

Poblaciones

IDS-IRAT 10. Población indica-japónica para el ecosistema de tierras bajas, con la que se busca mejorar para resistencia al RYMV. Se desarrolló mediante el cruzamiento de plantas androestériles de la población

IDS-IRAT 8 con 20 líneas indicas y japónicas seleccionadas para resistencia al RYMV.

IDS-IRAT 12. Población indica-japónica para el ecosistema de tierras bajas, con la cual se busca mejorar para resistencia al RYMV. Se desarrolló mediante el cruzamiento de plantas androestériles de la población IDS-IRAT 10 con 14 líneas indicas y japónicas resistentes al RYMV.

SIK.P1. Población básica indica-japónica para el ecosistema de arroz de secano para tierras bajas. Se desarrolló mediante el cruzamiento de plantas androestériles de los acervos genéticos CP 122L y CP 126 con plantas fértiles del acervo genético CNA-IRAT 5.

SIK.P2. Población básica indica-japónica para el ecosistema de secano favorecido, desarrollada mediante el cruzamiento de plantas del acervo genético CNA-IRAT 5 con plantas fértiles de los acervos genéticos CP 122L y CP 126.

Poblaciones mejoradas

IDS-IRAT 1. Población japónica para el ecosistema de secano, con la cual se busca mejorar para resistencia a piricularia. Se desarrolló mediante la purificación de una raza específica de piricularia que se inculó en el acervo genético CNA-IRAT 5 para selección posterior.

IDS-IRAT 8. Población japónica mejorada para el ecosistema de arroz de secano, con la cual se busca resistencia a piricularia. Se desarrolló por medio de selección para tipo de grano en la población básica resistente a piricularia IDS-IRAT 1.

MD 1/1/0. Población mejorada japónica para el ecosistema de arroz de riego de altitud. Se desarrolló mediante selección en el acervo genético MD 1, sin recombinación.

MD 1/1/1. Población japónica mejorada para ecosistemas de arroz de riego de altitud desarrollada mediante la selección realizada en el acervo genético MD 1, con una recombinación.

SIK.P3.3. Población indica mejorada para el ecosistema de secano favorecido, desarrollada mediante selección realizada en el acervo genético CNA-IRAT 4.

SIK.P4.3. Población indica-japónica mejorada para el ecosistema de secano favorecido, la cual se desarrolló mediante selección en el acervo genético CP 122L.

SIK.P5.3. Población indica mejorada para el ecosistema de secano favorecido de tierras bajas. Se desarrolló por selección que se realizó en el acervo genético CP 126.

Agradecimientos

Los autores del presente capítulo desean expresar su reconocimiento y gratitud a todos los colegas que les proporcionaron información detallada y documentos, en especial a N. Ahmadi (Malí), a J. Angelbert y R. Dechanet (Madagascar), y a M. Vales (Costa de Marfil).

Referencias

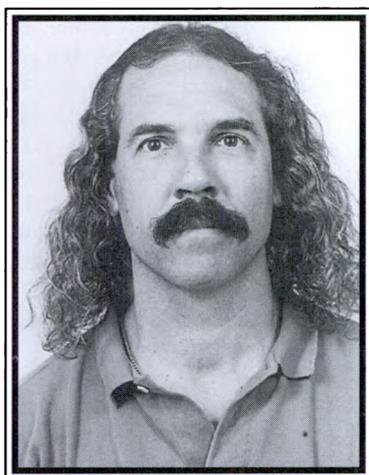
- Ahmadi, N. y Diaby, M. 1994. *Projet Bas-Fonds IER/CIRAD-CA: Rapport analytique, hivernage 1993*. Sikasso, Mali. 25 p.
- _____; _____; y Diane, B. 1992. *Projet riz inondé IER/IRAT: Rapport analytique hivernage 1991. Amélioration variétale du riz*. Bamako, Mali. 25 p.
- Chatel, M. y Guimarães, E. P. 1995a. *Recurrent selection in rice gene pools and populations: Review of present status and progress*. Documento de trabajo CIRAD-CA/CIAT. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 29 p.
- _____. 1995b. *Nomenclature system for rice gene pools, populations and recurrent selection breeding for general use and catalogue registration*. Documento de trabajo CIRAD-CA/CIAT. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 9 p.
- CIRAD (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement). 1994. *Images of research*. Paris. 119 p.
- CIRAD-CA (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles). 1994. *Recommendations, International Upland Rice Breeders Workshop, 6-10 september 1993, Montpellier, Francia*.
- Cuevas-Pérez, F. E.; Guimarães, E. P.; Berrío, L. E.; y González, D. I. 1992. *Genetic base of irrigated rice in Latin America and the Caribbean, 1971-1989*. *Crop Sci.* 32:1054-1058.
- Dilday, R. H. 1990. *Contribution of ancestral lines in the development of new cultivars of rice*. *Crop Sci.* 30: 905-911.
- Enjalbert, J. 1993. *La sélection récurrente sur le riz d'altitude à Madagascar. Rapport de campagne 1992/1993, Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA), Francia*. 25 p.
- _____. 1994. *Sélection récurrente: Programme riz d'altitude. Rapport de campagne 1993-1994, Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles/International Center for Applied Research in Rural Development (CIRAD-CA/FOFIFA)*. 24 p.
- Kaneda, C. 1985. *Development of very high-yield rice varieties*. *Farming Japan* 19:25-29.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. 1981. *Monogenic male-sterility in rice: Introduction, identification, and inheritance*. *Crop Sci.* 21:286-289.

- Vales, M. 1989. Rapport projet CEE: Etude des relations *Oryza sativa-Magnaporthe grisea* et stratégies de sélection de variétés pourvues d'une résistance durable. Institut des Savannes/Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (IDESSA/CIRAD-CA). 19 p.
- _____. 1991. Nouvelles méthodes pour la sélection de variétés de riz pluvial à résistance durable contre la pyriculariose. ANPP, Tercera conferencia internacional sobre las enfermedades de las plantas, Bordeaux, Francia, 3-5 de diciembre. p. 785-792.
- _____. 1992a. Méthodes de lutte contre le virus de la bigarrure jaune du riz (rice yellow mottle virus). AISA - Section Amélioration des plantes. Institut des Savannes (IDESSA), Département des cultures vivrières, Bouaké, Costa de Marfil. 9 p.
- _____. 1992b. Rapport final du projet CEE: Etude des relations *Oryza sativa-Magnaporthe grisea* et stratégies de sélection de variétés de riz pourvues d'une résistance durable. Institut des Savannes/Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (IDESSA/CIRAD-CA). 87 p.
- _____. 1992c. Stratégies de sélection et de lutte génétique contre les phytoparasites. Séminaire FIS-ORSTOM (Fédération International do Commerce de Semences-Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer). Interaction plantes-microorganismes, Dakar, Senegal, febrero 17-22. 29 p.
- _____. 1992d. Recurrent selection for partial rice blast resistance in Côte d'Ivoire. Congreso EUCARPIA, Angers, Francia, julio 5-9. 2 p.
- _____. 1994. Rapport de synthèse: Pathologie du riz 1986-1994. Documento de trabajo IDESSA/CIRAD-CA (Institut des Savannes/Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement-Département des cultures annuelles), Bouaké, Costa de Marfil. p. 35.
- _____; Yoboue, N. G.; Bouet, A.; y Sy, A. 1994. Sélection récurrente et croisements de retour pour l'amélioration de la résistance au RYMV. Rapport préliminaire d'activité de collaboration IDESSA-ADRAO. Institut des Savannes (IDESSA). 27 p.

Parte 3

**Selección Recurrente para Obtener
Resistencia a *Pyricularia grisea* Sacc.**

Utilización de la Selección Recurrente para Desarrollar Resistencia a *Pyricularia grisea* Sacc. en Arroz



Elcio P. Guimarães

*Elcio P. Guimarães¹ y
Fernando Correa-Victoria²*

¹Investigador del Programa de Arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Apdo. Aéreo 6713, Cali, Colombia (actualmente en EMBRAPA-CNPAP, Brasil); ²Investigador del Programa de Arroz del CIAT

Contenido

Introducción

Selección de Progenitores y Creación del Acervo Genético

Etapas de Evaluación, Selección y Recombinación

Evaluación del Progreso

Evaluación en la Estación Experimental Santa Rosa

Evaluación en la Estación Experimental La Libertad

Evaluación en la finca La Consulta

Evaluación en la Estación Experimental de Izabal

Conclusiones

Agradecimientos

Referencias

Introducción

El añublo del arroz, causado por el hongo *Pyricularia grisea* (Cooke) Sacc., estado anamorfo de *Magnaporthe grisea* (T. T. Hebert) Yaegashi y Udagawa, es el factor biótico que más pérdidas ocasiona al arroz en Colombia y en la mayoría de los países latinoamericanos. Para contrarrestar esta enfermedad, la alternativa que buscan casi todos los programas de investigación en la región se basa en el desarrollo de resistencia genética (Aceves, 1989; Arlei et al., 1989; Hernández-Leyton, 1989; Handal, 1988).

Desde su inicio en 1967, el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) trabaja en el mejoramiento genético del arroz. Uno de sus objetivos principales ha sido la producción de líneas con resistencia al añublo de esta especie. En las etapas iniciales, el programa se basó en la introducción de materiales del International Rice Research Institute (IRRI) y en la obtención de líneas derivadas de las poblaciones segregantes introducidas de ese instituto y de cruzamientos que realizaron el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA) y el CIAT (Rosero, 1979).

El objetivo principal del trabajo, desde 1969 hasta 1975, fue el desarrollo de germoplasma de alto rendimiento con resistencia a *P. grisea*, para lo cual se utilizaron varias fuentes de resistencia. Sin embargo, las resistencias de las variedades obtenidas (CICA 6, CICA 9 y CICA 7) se rompían después de 1 ó 2 años de cultivo en el campo de los agricultores (Rosero, 1979).

Debido al limitado éxito de la estrategia de incorporación de genes de resistencia individuales, a partir de 1975 se empezó a trabajar con dos ideas: piramidar varios genes de resistencia en un solo germoplasma y

producir multilíneas (Rosero, 1979). El alcance de esas alternativas estuvo limitado por falta de información sobre los genes de resistencia de las fuentes utilizadas, y por una metodología que no permitía identificar los genes presentes en cada línea (Weeraratne et al., 1981).

En el año 1979 se hicieron varios cruces buscando combinar el 'progreso lento de la enfermedad' de variedades de orígenes diversos, con líneas de alto rendimiento y con genes mayores de resistencia (Weeraratne et al., 1981). Aunque, en general, el programa haya generado líneas cada vez más resistentes, en promedio, como muestra el trabajo conducido por Guimarães y Ospina (1992), la estabilidad de esa resistencia continuó siendo un punto cuestionable. Weeraratne et al. (1981) informaron que la principal razón para que las estrategias anteriores no produjeran materiales resistentes y estables era la falta de información sobre cómo se expresa ese tipo de resistencia.

Dichos autores mencionan que, por falta de un gametocida eficiente para facilitar los cruzamientos, no se había iniciado un proyecto de cruces recurrentes. Ellos recomendaron que, para incrementar la presión de la enfermedad, en el futuro las poblaciones segregantes se deberían sembrar en condiciones de secano. Eso pasó a ser parte de la estrategia del Programa de Arroz del CIAT, desde 1985 (CIAT, 1991).

La selección recurrente solamente empezó a hacer parte de los planes de mejoramiento del programa de arroz del CIAT a partir de 1989 (Guimarães et al., 1995). Eso fue posible debido a la técnica de cruzamiento adaptada por Sarkarung (1991), la cual permite

hacer centenares de cruzamientos de manera sencilla y rápida.

En la literatura se mencionan ejemplos que indican que el control genético de la piricularia se debe a bloques de genes de efectos pequeños (Wang et al., 1989; Lin, 1986) o a genes dominantes de efectos mayores (Kiyosawa et al., 1986; Hsieh et al., 1967). Sin embargo, por la complejidad del patógeno, que presenta numerosas razas (Ling y Ou, 1969), el desarrollo de resistencia genética a la enfermedad se puede abordar desde el punto de vista de una característica cuantitativa.

Las tres etapas fundamentales del proceso de selección recurrente (evaluación, selección y recombinación), ya descritas en varios trabajos anteriores, hacen parte de la metodología de mejoramiento que permite acumular, de manera gradual y continua, genes con efectos considerados pequeños o grandes.

La eficiencia de la metodología está directamente relacionada con la capacidad del fitomejorador para: a) escoger los progenitores adecuados para crear la población base para el trabajo; b) asegurar que en el campo experimental los materiales se expongan a las razas del patógeno, y que las reacciones de esos materiales se identifiquen correctamente; y c) recombinar el germoplasma seleccionado, de modo que los genes escogidos tengan oportunidades para encontrarse con otros genes presentes en la población.

Este capítulo tiene el objetivo de describir la metodología que está utilizando el Programa de Arroz del CIAT para desarrollar poblaciones resistentes a *P. grisea*, mediante el mejoramiento poblacional utilizando la metodología de selección recurrente.

Selección de Progenitores y Creación del Acervo Genético

Esta etapa se puede considerar la más importante en todo el proceso de mejoramiento poblacional, pues una vez escogidos los progenitores, solamente los genes de éstos formarán parte del germoplasma. Ningún gen nuevo será generado por la metodología de selección recurrente, ya que el proceso cíclico de evaluación, selección y recombinación solamente posibilitará la reorganización del material genético presente en los diferentes progenitores.

En el presente capítulo se describirá el desarrollo de poblaciones con diferentes niveles de resistencia a piricularia, pero con una base genética más amplia que la presentada por las variedades comerciales para riego (Cuevas-Pérez et al., 1992) o secano (Guimarães, 1993) de América Latina.

Durante un período de ocho semestres de siembra en la Estación Experimental Santa Rosa, Villavicencio, se evaluó un gran número de líneas bajo condiciones de alta y diversificada presión de la enfermedad (Correa-Victoria y Zeigler, 1993). Entre esos materiales se identificaron 30 líneas que presentaron reacción estable a piricularia, la mayoría de ellas resistentes (Cuadro 1).

Sin embargo, como al iniciar este trabajo, en 1989, aún no se conocía el concepto de linajes genéticos del patógeno (Levy et al., 1993), la selección de los progenitores se realizó solamente con base en la resistencia de campo (grado y estabilidad).

La variabilidad genética de los 30 progenitores se comparó con la base genética del arroz de riego

Cuadro 1. Reacción a piricularia en la hoja de 30 progenitores utilizados en el proyecto de selección recurrente para crear la población GC-91.

Progenitores	Susceptibilidad en invernadero (linajes) ^a	Resistencia en el campo (nivel) ^b	Clasificación morfológica (tipo) ^c
P 5589-1-1-3P-4-MP	6	Completa	Japónica*
CT6196-33-11-1-3-M	6	Completa	Japónica
CT6261-5-7-2P-5-1P	Ninguno	Completa	Japónica*
CT7242-16-9-2-M	Ninguno	Completa	Japónica
Ceysvoni	6	Parcial	Japónica*
Ecia 122-J8-1-2-1	6	Parcial	Índica
Ecia 24	Ninguno	Parcial	Índica
C 48CU76-3-2-1-4-5M	6	Parcial	Índica
P 4076-F3-2-2-4	6	Parcial	Índica
P 2851F4-145-9-58-1B-10	2	Parcial	Índica
P 3055F4-3-4P-1P-1B	Ninguno	Parcial	Índica
P 4725F2-9-6-1X	5, 6	Parcial	Índica
TOx 1859-102-6M-3	6	Parcial	Japónica
P 4743F2-80-2-1X	5, 6	Parcial	Índica
CT6278-3-7-4P-1	6	Parcial	Índica
CT6393-M-9-2-5-M	5	Parcial	Índica
P 3621F2-1-2-8-1	Ninguno	Parcial	Índica
Araguaia	Ninguno	Completa	Japónica
IRAT 144	Ninguno	Completa	Japónica
IRAT 146	6	Completa	Japónica
IR35353-94-2-1-3	5, 6	Completa	Índica
IR35410-10-16-3-2-2-2-2	6	Completa	Índica
TOx 340-1-2-1	5, 6	Completa	Japónica
CICA 9	1, 2	Susceptible	Índica
Oryzica 2	5, 6	Susceptible	Índica
CT6113-8-9-7-M	6	Completa	Índica
CT6458-9-3-6-M	Ninguno	Completa	Índica
CT5756-3-5-1-M	Ninguno	Completa	Índica
P 5446-9-4-4-M	6	Completa	Índica
CT6240-12-2-2-1-1P	6	Completa	Japónica

a. Susceptibilidad bajo condiciones de invernadero, previa inoculación con aislamientos de *P. grisea* que representan diferentes grupos genéticos (Levy et al., 1993) de la Estación Experimental Santa Rosa, en Colombia.

b. Resistencia de campo en la Estación Experimental Santa Rosa, en Colombia, y estabilidad durante ocho o más semestres: completa = sin síntomas o con lesión presente pero sin esporulación; parcial = presencia de lesión típica de susceptibilidad que cubre menos del 10% del área foliar, o piricularia en el cuello con reacción ≤ 5 según el Sistema de Evaluación Estándar de Arroz (IRRI, 1988).

c. La clasificación de los subgrupos de *Oryza sativa* señalados con asterisco se obtuvo mediante análisis con isoenzimas.

latinoamericano descrita por Cuevas-Pérez et al., (1992), y se observó que hay un aporte de 22.4% de germoplasma africano a dicha base. También se buscó combinar los subgrupos índica y japónica, los cuales contribuyeron con 63.3% y 36.7%, respectivamente. Mayores detalles sobre los progenitores presentan Guimarães et al. (1995).

Una vez escogidos los progenitores, se combinaron entre sí, de tal manera que cada uno se cruzara con otros cinco de ellos; en este proceso se originaron 150 F_1 . Para ampliar las posibilidades de recombinación entre los genes de los 30 progenitores, se realizó una segunda ronda de cruces. Cada F_1 se combinó con otras tres F_1 , totalizando

así 417 cruces dobles de los 450 posibles. Las semillas de cada combinación se mezclaron en igual proporción, lo que dio origen al acervo genético GC-91 o sea, la población COPO. Además, de cada uno de los cruzamientos se sembraron semillas separadamente, con el objetivo de conocer el aporte de cada progenitor después de la selección.

Etapas de Evaluación, Selección y Recombinación

Una vez creado el acervo genético GC-91, las etapas siguientes del proceso de mejoramiento poblacional mediante la selección recurrente son la determinación de la estrategia de evaluación y de selección que se utilizará, y la forma como los materiales escogidos se recombinarán para formar la población básica para el próximo ciclo.

Con el objetivo de obtener dos poblaciones probablemente con dos tipos de acción génica, se utilizaron los siguientes criterios de selección: a) para el Ciclo 1 de la Población 1 (C1P1), la reacción a piricularia en las hojas (Bl) y en el cuello de la panícula (NBl) de todos los materiales debe tener un grado menor o igual que 3 en el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz (IRRI, 1988); y b) para el Ciclo 1 de la Población 3 (C1P3), seleccionar aquellos materiales con Bl y NBl menores o iguales que 5. La intención es acumular genes con efectos mayores en el primer caso, y combinar esos genes con otros de efectos menores en el segundo.

La metodología utilizada fue la siembra de las semillas S_0 en la Estación Experimental del CIAT en Palmira (EEP), donde no hay presión para la enfermedad. La selección se basó en características de fácil identificación, o sea, tipo del grano y

ciclo y altura de la planta. Las plantas se cosecharon individualmente para la siembra siguiente.

Se generaron 10,450 plantas S_1 y 450 líneas S_2 , las cuales se sembraron en la Estación Experimental Santa Rosa (EESR), un sitio donde la enfermedad es endémica, hay alta presión del patógeno y éste presenta una alta diversidad (Correa-Victoria y Zeigler, 1993). Para incrementar y uniformizar la presencia del patógeno, las semillas S_1 cosechadas en la EEP se sembraron en surcos de 2.0 m y en los bordes se sembraron mezclas de semillas de cultivares susceptibles (esparcidores), siguiendo la metodología descrita por Correa et al. (1989).

Cada ciclo de recurrencia está basado en la selección y recombinación de familias S_2 . Para eso se identificó cada planta S_1 , y en cada una de ellas se colectaron tres datos de Bl (a los 25, 32 y 39 días después de la siembra) y dos de NBl (a los 28 y 35 días después de la floración).

Una vez obtenidas las evaluaciones para piricularia se emplearon los criterios de selección mencionados anteriormente. Para mantener las poblaciones útiles desde el punto de vista de atributos agronómicos, en las plantas que mostraron reacción compatible para pertenecer a una u otra población, se hizo una selección para características agronómicas como tipo de grano y de planta, ciclo, reacción a otras enfermedades, etc.

Finalizado el proceso de selección se escogieron 58 líneas S_2 para cada estrategia. Para ganar tiempo en la ejecución del trabajo de selección recurrente, las 450 líneas S_2 se sembraron en la EEP, 60 días después de la siembra de la EESR. Una vez escogidas en la EESR las líneas con las calificaciones requeridas para Bl y NBl, en la EEP se hicieron los

cruzamientos utilizando esos materiales.

La etapa de recombinación involucró 58 líneas para C1P1 y el mismo número para C1P3. Los cruces se realizaron combinando cada línea con otras tres, pero utilizando para cada combinación tres plantas de cada línea, para explorar la variabilidad dentro de las líneas (aún son plantas S_2 , con considerable grado de heterocigosis). Para iniciar el nuevo ciclo de recurrencia, las semillas híbridas (S_0) cosechadas de esos cruzamientos se sembraron en la EEP, de manera individualizada, según el cruce a que pertenecían, para que fuera posible conocer la contribución de cada progenitor original.

Cabe mencionar que el proyecto de selección recurrente para piricularia, además de buscar una mejoría en el nivel general de resistencia a la enfermedad en la población, ofrece una alternativa a la continua obtención de líneas mejoradas para el desarrollo de variedades, por parte de los programas nacionales. La Figura 1 muestra la secuencia de las generaciones dentro del trabajo de evaluación y selección.

Evaluación del Progreso

Para comparar las líneas obtenidas en el primer ciclo de selección con los progenitores originales, se planeó un ensayo con los 30 padres de la población original (COP0) y los 58 de C1P1 y C1P3. Los materiales se sembraron en bloques completos al azar con tres repeticiones, en las siguientes localidades: la EESR y la Estación Experimental La Libertad, ambas en Villavicencio (Colombia); la finca La Consulta, en las sabanas de la altillanura colombiana, e Izabal en Guatemala.

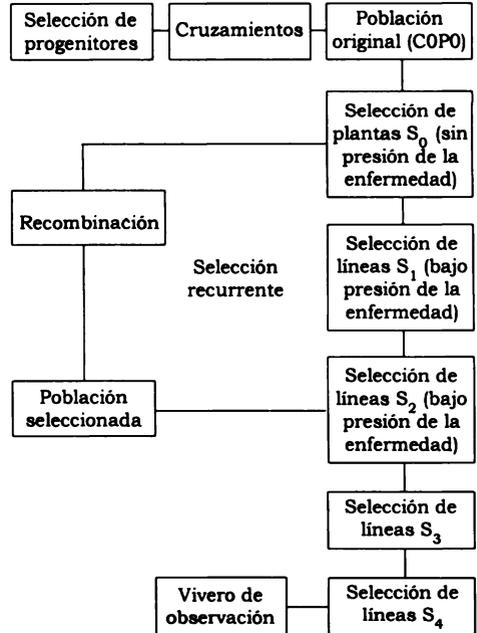


Figura 1. Flujo de materiales en el esquema de selección recurrente propuesto para desarrollar poblaciones y líneas con resistencia a *Pyricularia grisea* Sacc.

Evaluación en la Estación Experimental Santa Rosa (EESR)

El acervo genético GC-91 se desarrolló en la EESR, y en ese mismo sitio se sometió a evaluación y selección para la obtención de las poblaciones C1P1 y C1P3. De esa manera, Santa Rosa fue la localidad donde se buscó conocer mejor el comportamiento de las líneas derivadas de ese material, que se utilizaron como progenitores para el próximo ciclo de recurrencia.

Bueno-Marin (1994) condujo un ensayo para evaluar el progreso de las dos estrategias empleadas. Se evaluaron los progenitores de las dos poblaciones y los 30 originales en dos épocas de siembra. En el Cuadro 2, que presenta los resultados para Bl,

se observa que las dos poblaciones tienen un mayor porcentaje de líneas en las clases resistente e intermedia que el acervo genético (COP0). Eso quiere decir que hubo un pequeño incremento en el número de mejores materiales en las dos poblaciones, o sea, que se logró un progreso después de completado un ciclo de selección. Entre las dos estrategias no hay diferencias.

Para NBI, los resultados fueron más significativos, ya que las dos poblaciones presentaron mayor porcentaje de líneas en la clase resistente que la COP0 (Cuadro 3);

Cuadro 2. Reacción a piricularia en las hojas en las poblaciones original (COP0) y mejoradas (C1P1 y C1P3), evaluadas en la Estación Experimental Santa Rosa, Villavicencio, Colombia.

Reacción ^a	Líneas por población (%)		
	COP0	C1P1	C1P3
R (0 - 3)	5.6	8.1	8.9
I (4 - 5)	48.3	58.6	56.9
S (6 - 9)	46.1	33.3	34.2

a. R = resistente; I = intermedia; y S = susceptible. Los parámetros indican los grados en el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz (IRRI, 1988).

Cuadro 3. Reacción a piricularia en el cuello de la panícula en las poblaciones original (COP0) y mejoradas (C1P1 y C1P3), evaluadas en la Estación Experimental Santa Rosa, Villavicencio, Colombia.

Reacción ^a	Líneas por población (%)		
	COP0	C1P1	C1P3
R (0 - 3)	21.1	36.8	28.7
I (4 - 5)	8.9	8.3	14.7
S (6 - 9)	70.0	54.9	56.6

a. R = resistente; I = intermedia; y S = susceptible. Los parámetros indican los grados en el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz (IRRI, 1988).

eso indica que se alcanzó mayor progreso para esa característica que para la reacción en las hojas. Por otra parte, para NBI se detectaron diferencias entre las dos estrategias; así, la población C1P1 tuvo 36.8% de líneas resistentes, mientras que la C1P3 tuvo solamente 28.7%, pero en la clase intermedia la ventaja fue para la C1P3 con 14.7%, contra 8.3% de la C1P1. Ese comportamiento refleja los objetivos de cada estrategia, que en el primer caso era la obtención de líneas con genes mayores (plantas con grado ≤ 3) y en el segundo la combinación de genes mayores y menores (plantas con grado ≤ 5).

Evaluación en la Estación Experimental La Libertad (EELL)

En la EELL, el comportamiento general de los materiales indicó que la presión de piricularia al nivel de hojas y también del cuello de las paniculas era más baja, aunque esa estación está ubicada a pocos kilómetros de distancia de la EESR. La principal diferencia entre las dos estaciones es que en La Libertad los materiales se siembran bajo el sistema de secano en suelos ácidos; sin embargo, la composición de los linajes es similar entre los dos sitios.

Los resultados para BI y NBI fueron similares (Cuadros 4 y 5), y en ambos casos las dos poblaciones mejoradas presentaron significativamente más líneas resistentes que la COP0. También se observó que la estrategia utilizada para desarrollar la población C1P1 fue más eficiente en la producción de líneas resistentes que la C1P3, resultado ya esperado teniendo en cuenta los criterios de selección que se emplearon para desarrollar los materiales. Para los tres grupos de germoplasma, y tanto para BI como

Cuadro 4. Reacción a piricularia en las hojas en las poblaciones original (C0P0) y mejoradas (C1P1 y C1P3), evaluadas en la Estación Experimental La Libertad, Villavicencio, Colombia.

Reacción ^a	Líneas por población (%)		
	C0P0	C1P1	C1P3
R (0 - 3)	52.2	82.2	71.3
I (4 - 5)	44.4	17.2	28.2
S (6 - 9)	3.3	0.6	0.6

a. R = resistente; I = intermedia; y S = susceptible. Los parámetros indican los grados en el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz (IRRI, 1988).

Cuadro 5. Reacción a piricularia en el cuello de la panícula en las poblaciones original (C0P0) y mejoradas (C1P1 y C1P3), evaluadas en la Estación Experimental La Libertad, Villavicencio, Colombia.

Reacción ^a	Líneas por población (%)		
	C0P0	C1P1	C1P3
R (0 - 3)	53.3	85.0	71.8
I (4 - 5)	32.2	14.3	23.5
S (6 - 9)	14.4	2.2	2.8

a. R = resistente; I = intermedia; y S = susceptible. Los parámetros indican los grados en el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz (IRRI, 1988).

para NBI, hubo muy pocas líneas en la clase susceptible, reflejo de la baja presión de la enfermedad.

Evaluación en la finca La Consulta

La finca La Consulta, ubicada en la altillanura colombiana, está localizada a 100 km de la EESR, donde se desarrolló el proyecto. El cultivo de arroz se inició en esa área hace solamente 3 años. Por lo tanto, la presión para piricularia aún no es muy fuerte y la composición de los linajes es diferente; en este sitio hay un predominio del linaje ALL-7,

mientras que en la EESR el más importante es SRL-6 (Correa-Victoria et al., 1994).

El comportamiento de los tres germoplasmas fue similar para BI, y más del 95% de las líneas mostraron reacción entre el grado 0 y el 3 (Cuadro 6). Eso indica que las líneas desarrolladas en la EESR fueron resistentes bajo las condiciones de elevada acidez de la altillanura (más del 90% de saturación de aluminio). Para NBI se observaron diferencias de alrededor de 15% y de 11% entre los porcentajes de líneas resistentes, respectivamente, de las poblaciones C1P1 y C1P3 comparadas con la población original (Cuadro 7).

Cuadro 6. Reacción a piricularia en las hojas en las poblaciones original (C0P0) y mejoradas (C1P1 y C1P3), evaluadas en la finca La Consulta, altillanura colombiana.

Reacción ^a	Líneas por población (%)		
	C0P0	C1P1	C1P3
R (0 - 3)	95.6	96.6	98.9
I (4 - 5)	4.4	3.4	1.1
S (6 - 9)	0	0	0

a. R = resistente; I = intermedia; y S = susceptible. Los parámetros indican los grados en el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz (IRRI, 1988).

Cuadro 7. Reacción a piricularia en el cuello de la panícula en las poblaciones original (C0P0) y mejoradas (C1P1 y C1P3), evaluadas en la finca La Consulta, altillanura colombiana.

Reacción ^a	Líneas por población (%)		
	C0P0	C1P1	C1P3
R (0 - 3)	83.1	98.9	94.8
I (4 - 5)	12.4	1.1	5.2
S (6 - 9)	4.5	0	0

a. R = resistente; I = intermedia; y S = susceptible. Los parámetros indican los grados en el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz (IRRI, 1988).

Evaluación en la Estación Experimental de Izabal

Para el ensayo sembrado en Izabal, en Guatemala, solamente están disponibles las informaciones relacionadas con Bl. Ese sitio presentó una presión relativamente baja del patógeno en las hojas. Los datos disponibles sobre la población del patógeno son insuficientes para permitir compararlos con los obtenidos en Colombia.

Los resultados en el Cuadro 8 muestran un incremento en el número de líneas resistentes en las dos poblaciones mejoradas, al compararlas con la original. La C1P1 presentó 4.5% más líneas en la clase R que la C1P3, consecuencia de la estrategia de selección utilizada, pero ninguna de las dos poblaciones presentó líneas en la clase de las susceptibles.

Cuadro 8. Reacción a piricularia en las hojas en las poblaciones original (COP0) y mejoradas (C1P1 y C1P3), evaluadas en la Estación Experimental de Izabal, Guatemala.

Reacción ^a	Líneas por población (%)		
	COP0	C1P1	C1P3
R (0 - 3)	81.6	95.8	91.3
I (4 - 5)	17.2	4.2	8.7
S (6 - 9)	1.2	0	0

a. R = resistente; I = intermedia; y S = susceptible. Los parámetros indican los grados en el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz (IRRI, 1988).

Conclusiones

Los resultados observados en las tres localidades de Colombia, bajo contrastantes sistemas de cultivo, y en Guatemala bajo condiciones de secano favorecido, mostraron una tendencia similar. Las poblaciones mejoradas tuvieron más líneas en la clase resistente que el acervo genético

GC-91(COP0), tanto para Bl como para NBl.

Al comparar las dos estrategias de selección utilizadas para desarrollar la C1P1 y la C1P3, se observó que para la característica Bl solamente los datos de la EELL mostraron diferencias favorables a la población C1P1 (mayor número de líneas en la clase R); los demás sitios fueron similares o presentaron diferencias pequeñas. Sin embargo, para NBl todas los sitios mostraron un comportamiento diferencial favorable a la población C1P1.

Estos resultados de un año de evaluación en cuatro sitios, mostraron que con solamente un ciclo de selección para piricularia se logró incrementar el número de materiales resistentes en las poblaciones desarrolladas a partir de la GC-91, o sea, se han obtenido ganancias con el primer ciclo de selección. Se espera que con la continuidad del proceso de selección recurrente se incremente cada vez más el número de líneas resistentes presentes en las poblaciones C1P1 y C1P3, por la acumulación de genes de resistencia presentes en los progenitores originales. Una vez logrado ese objetivo, los programas nacionales de América Latina tendrán mayor posibilidad de obtener líneas resistentes a la enfermedad y con una amplia base genética, cuando seleccionen materiales adaptados a las condiciones locales de cada país partiendo de estas poblaciones.

El proyecto de selección recurrente continúa con el objetivo de completar, por lo menos, dos ciclos más de selección y recombinación, así como también continúan las evaluaciones del progreso en la selección. Sin embargo, para evaluar la estabilidad de las líneas generadas por las dos estrategias serán necesarios aún más años de continua evaluación.

Agradecimientos

Los autores desean expresar sus agradecimientos a los Ingenieros Walter Ramiro Pazos, ICTA, Guatemala, y Edgar Tulande, CIAT, Colombia, por la colaboración en la colección de los datos presentados en este trabajo.

Referencias

- Aceves, J. S. 1989. Mejoramiento genético del arroz en la región central de México. En: Resultados de los viveros de arroz para América Latina distribuidos en 1988: Segundo semestre. (Incluye panel sobre generación de variabilidad genética del arroz en el Cono Sur.) Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 83-96.
- Arlei, L. T.; Galli, J.; Ribeiro, A. S.; Peters, J. A.; Machado, M. O.; y Martins, J. F. 1989. Variabilidad genética en el programa de arroz de riego de CPATB/EMBRAPA-RS, Brasil. En: Resultados de los viveros de arroz para América Latina distribuidos en 1988: Segundo semestre. (Incluye panel sobre generación de variabilidad genética del arroz en el Cono Sur.) Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 41-63.
- Bueno-Marín, J. M. 1994. Evaluación del progreso genético para la resistencia a *Pyricularia grisea* Sacc. en un ciclo de selección recurrente en la población de arroz (*Oryza sativa* L.) GC-91. Tesis, Ing. Agr. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias de Palmira, Colombia.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1991. 1986-1989 Report Rice Program. Documento de trabajo no. 92. Cali, Colombia. 404 p.
- Correa, F.; Zeigler, R. S.; Weber, G.; y Sarkarung, S. 1989. Metodologías desarrolladas por el Programa de Arroz del CIAT para caracterización de germoplasma. En: Evaluación cooperativa del germoplasma de arroz en América Latina. Informe de la VII Conferencia del IRTP para América Latina, Cali, Colombia, Agosto 11-13, 1988. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 76-87.
- Correa-Victoria, F. J. y Zeigler, R. S. 1993. Pathogenic variability in *Pyricularia grisea* at a rice blast "hot spot" breeding site in eastern Colombia. Plant Dis. 77:1029-1035.
- _____; _____; y Levy, M. 1994. Virulence characteristics of genetic families of *Pyricularia grisea* in Colombia. En: Zeigler, R. S.; Leong, S. A.; y Teng, P. S. (eds.). Rice blast disease. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas. p. 211-229.
- Cuevas-Pérez, F. E.; Guimarães, E. P.; Berrio, L. E.; y González, D. I. 1992. Genetic base of irrigated rice in Latin America and the Caribbean. Crop Sci. 32(4):1054-1059.
- Guimarães, E. P. 1993. Genealogy of Brazilian upland rice varieties. Int. Rice Res. Notes 18(1):6.
- _____; y Ospina-R., Y. 1992. Evaluación del progreso en la selección de líneas resistentes al añublo del arroz (*Pyricularia oryzae* Cav.) en viveros internacionales. Fitopatol. Venez. 5(2):37-38.
- _____; Correa-Victoria, F. J.; y Tulande, E. 1995. GC-91, a broad-based rice synthetic population for blast (*Pyricularia grisea* Sacc.) resistance. Rev. Bras. Gen. 18(4):553-561.
- Handal, E. S. 1988. Utilización del germoplasma introducido en los viveros de observación del IRTP en Honduras, 1984-1987. En: Resultados de los viveros de arroz distribuidos en 1987. (Incluye utilización del germoplasma de los viveros de observación en América Central y México.) Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 68-80.
- Hernández-Leyton, J. 1989. Utilización en el Perú de los recursos genéticos de arroz desarrollados por los centros internacionales. En: Evaluación cooperativa del germoplasma de arroz en América Latina. Informe de la VII Conferencia del IRTP para América Latina, Cali, Colombia, agosto 11-13, 1988. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 234-247.

- Hsieh, S. C.; Lin, M. H.; Yen, S. T.; y Lian, H. L. 1967. Inheritance of resistance to different races of *Pyricularia oryzae*. En: Studies of the physiologic races of rice blast fungus *Pyricularia oryzae* Cav. Informe técnico final del Proyecto U.S. PL-480, USDA Coop. Res. Proj. Grant No. FG-Ta-107. Taipei, Taiwan. p. 47-63.
- IRRI (International Rice Research Institute). 1988. Standard evaluation system for rice. 3a. ed. Los Baños, Filipinas. 54 p.
- Kiyosawa, S.; Mackill, D. J.; Bonman, N. N.; Tanaka, Y.; y Ling, Z. Z. 1986. An attempt of classification of world's rice varieties based on reaction pattern to blast fungus strains. Bull. Natl. Inst. Agrobiol. Resour. 2:13-39.
- Levy, M.; Correa-Victoria, F. J.; Zeigler, R. S.; Xu, S.; y Hamer, J. E. 1993. Genetic diversity of the rice blast fungus in a disease nursery in Colombia. *Phytopathology* 83:1427-1433.
- Lin, S. C. 1986. Genetic analysis of minor gene resistance to blast in *japonica* rice. En: Rice genetics. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas. p. 451-469.
- Ling, K. C. y Ou, S. H. 1969. Standardization of the international race numbers of *Pyricularia oryzae*. *Phytopathology* 59:339-342.
- Rosero, M. J. 1979. Breeding for blast resistance at CIAT. En: Proceedings of the Rice Blast Workshop. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas. p. 63-67.
- Sarkarung, S. 1991. A simplified crossing method for rice breeding: A manual. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 32 p.
- Wang, Z.; Mackill, D. J.; y Bonman, J. M. 1989. Inheritance of partial resistance to blast in indica rice cultivars. *Crop Sci.* 29:848-853.
- Weeraratne, H.; Martinez, C.; y Jennings, P. R. 1981. Genetic strategies in breeding for resistance to rice blast *Pyricularia oryzae* in Colombia. En: Proceedings of the Symposium on Rice Resistance to Blast. Institut de Recherches Agronomiques Tropicales et des Cultures Vivrières (IRAT), Montpellier, Francia. p. 305-311.

Capítulo 14

Selección Recurrente para Resistencia Parcial a *Pyricularia grisea* Sacc. en Arroz, en Brasil



Marta Cristina Filippi

*Marta Cristina Filippi y
Anne Sitarama Prabhu*

Investigadores del Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Caixa Postal 179, 74001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

Contenido

Introducción

Población Base e Identificación de la Raza Virulenta

Preparación de la Población para la Selección

Esquemas de Selección Recurrente para Resistencia Parcial

Efecto de la Selección Recurrente para Resistencia Parcial

Consideraciones Generales

Referencias

Introducción

La piricularia, causada por *Pyricularia grisea* (Cooke) Saccardo, es la enfermedad de mayor importancia económica en el arroz de secano en Brasil. La deficiencia hídrica y el rocío por largos periodos provocan alta severidad de la enfermedad, en la región del 'cerrado' brasileño. El manejo integrado de la piricularia es una de las prioridades de la investigación en arroz de secano.

La resistencia del cultivar es el principal componente del manejo integrado de la piricularia, y la estrategia de mejoramiento para la obtención de cultivares con resistencia completa es relativamente sencilla. Desde la implantación de esta estrategia, EMBRAPA-CNPAF la está aplicando y en la década de los 80 liberó, con la colaboración de las empresas estatales de investigación, diversos cultivares de secano, con diferentes grados de resistencia (Guimarães, 1993). Sin embargo, la resistencia de estos cultivares no fue adecuada: aunque en los años iniciales después de la liberación de los cultivares se redujeron las pérdidas por piricularia, la severidad se ha incrementado gradualmente a lo largo de los años.

La resistencia de estos cultivares era completa y posiblemente estaba condicionada por genes mayores. Pero las razas compatibles con esos genes, en general, aumentan en poco tiempo. Por su parte, la resistencia parcial (RP), caracterizada por genes menores y por un tipo de infección susceptible, no cambia con las razas fisiológicas prevalecientes en el campo (Parlevliet y Ommeren, 1988).

El mejoramiento orientado hacia el desarrollo de materiales con RP es una de las estrategias más indicadas para tener un efecto en el manejo de la piricularia. Investigaciones desarrolladas en EMBRAPA-CNPAF han mostrado la existencia de cultivares nativos y tradicionales con diferentes grados de RP (Prabhu y Bedendo, 1991); sin embargo, el grado de RP no es adecuado bajo las condiciones de alta presión de la enfermedad, prevalecientes en el arroz de secano de Brasil.

La complejidad del método de mejoramiento para RP se justifica por la alta variabilidad del patógeno (Filippi y Prabhu, 1987; Ou, 1980). La expresión de esta resistencia también es alterada por las condiciones climáticas y nutricionales. Todos los cultivares poseen uno o más genes mayores de resistencia pero, en el proceso de selección de plantas para RP en el campo, es difícil separar los efectos epistáticos de estos genes.

La herencia de la RP es de naturaleza cuantitativa; la mejor estrategia que se debe adoptar para acumular varios genes con efectos menores es por medio de la selección recurrente (Parlevliet, 1983).

En el presente capítulo se presentan dos esquemas de selección recurrente, cuyo objetivo es la obtención de líneas con RP para las condiciones de secano. Además se discuten los detalles de los criterios utilizados para la selección de plantas con RP, y se presentan los resultados obtenidos hasta el momento con las investigaciones realizadas en EMBRAPA-CNPAF y las posibles dificultades en la selección en el campo.

Población Base e Identificación de la Raza Virulenta

La población base utilizada para desarrollar la RP a piricularia fue la CNA-IRAT-5, la cual se obtuvo mediante la recombinación de 27 progenitores seleccionados a partir de germoplasma nativo y cultivares tradicionales de arroz de secano, según lo descrito por Taillebois y Guimarães (1989). El componente No. 28 de esta población es el mutante de la variedad indica IR36, el cual fue producido por Singh e Ikehashi (1981), y tiene en su genoma el gen recesivo 'ms' que condiciona la esterilidad masculina.

El análisis de la composición de esta población indica que la participación del mutante androestéril es alta, ya que corresponde a un 12.5% del total de los progenitores seleccionados (Taillebois y Guimarães, 1989). Pero los cultivares mejorados y nativos, según Veillet (1993), presentaron una participación elevada, equivalente a un 45.9%.

La elección del aislamiento para la identificación y selección de las plantas con RP, se basó en una serie de inoculaciones; se utilizaron 17 aislamientos monospóricos colectados de cultivares comerciales de arroz de secano de diferentes localidades de la región central de Brasil.

La metodología seguida para identificar el aislamiento de referencia para el estudio fue:

- a. Siembra, en bandejas de plástico, de los 27 progenitores de la población CNA-IRAT 5 y de los cultivares diferenciadores internacionales.
- b. Cuando la tercera hoja emergió completamente, se hizo la

inoculación con una suspensión de esporas, a la concentración de 3×10^5 esporas/ml. El objetivo de las inoculaciones fue identificar una raza virulenta para todos o para la mayoría de los progenitores, o sea, una raza capaz de romper el mayor número de genes de resistencia vertical presentes en la población CNA-IRAT 5.

- c. Después de la inoculación, las plántulas permanecieron bajo elevada humedad y a una temperatura de 28 °C, en promedio.
- d. Dependiendo del nivel de susceptibilidad presentado por el cultivar Shao Tio Tsao, entre los días 7 y 9 se hicieron las evaluaciones.
- e. Partiendo del supuesto de que ya no había más genes mayores de resistencia a ese aislamiento específico, se procedió a estimar la ganancia para la RP, a lo largo de los ciclos de selección recurrente conducidos con la población CNA-IRAT 5.

Entre los 17 aislamientos inoculados se destacaron ECJ2F¹, CG1 y ECJ5P¹-88, cuyos efectos se presentan en la Figura 1. Esos tres aislamientos tuvieron un grado similar de virulencia en todos los progenitores, excepto en el cultivar L 13, en el cual los aislamientos resultaron avirulentos.

El aislamiento ECJ5P¹-88, representante de la raza IB-9, se escogió por ser el más agresivo; es originario de panículas infectadas del cultivar Guaraní, colectadas en Jaciara, Mato Grosso, en 1988 (Filippi et al., 1992). La raza IB-9 es predominante en la región central del Brasil (Filippi y Prabhu, 1987), característica importante para el desarrollo de poblaciones mejoradas con RP para esa región.

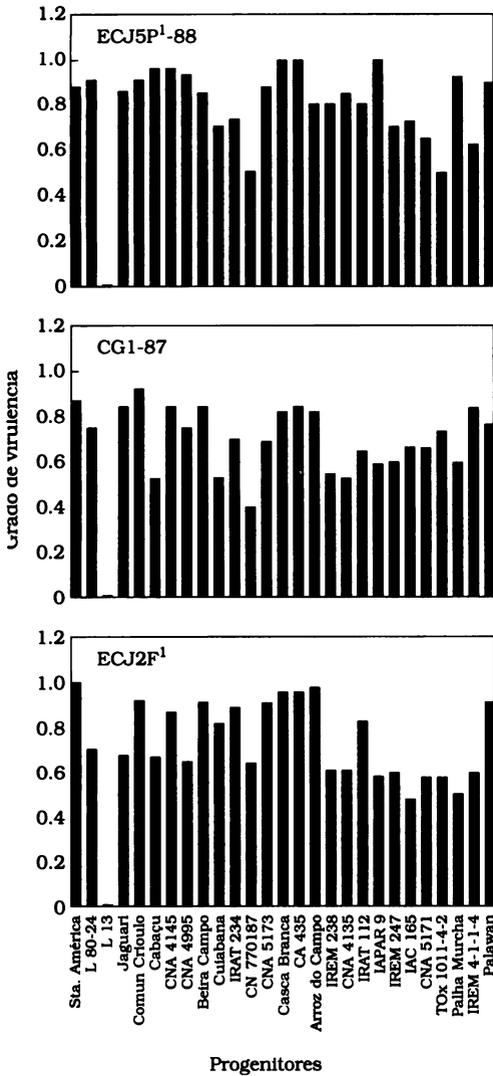


Figura 1. Resultados (severidad) de la inoculación de 27 progenitores con los aislamientos ECJ5P¹-88, CG1-87 y ECJ2F¹.

Preparación de la Población para la Selección

La población CNA-IRAT 5, constituida por 3000 plantas, se sometió a tres inoculaciones artificiales con el aislamiento ECJ5P¹-88, y enseguida

se hizo la selección de plantas con RP. La metodología utilizada consistió en la eliminación de las plantas con reacción de resistencia (R) e hipersensibilidad (RH), y la selección de las plantas con RP, susceptibles (S) y altamente susceptibles (AS). Las tres rondas de evaluación se realizaron con el objetivo de eliminar todos los genes mayores que condicionaban la resistencia a aislamientos diferentes del ECJ5P¹-88.

En la primera inoculación de la población se observaron frecuencias de 225, 335, 50, 54 y 12 plantas, respectivamente, con reacciones del tipo R, RH, RP, S y AS.

Las plantas con reacción del tipo RP, S y AS se recombinaron para la constitución de una nueva población, y con ella se hizo un nuevo ciclo de selección, utilizando el mismo aislamiento y los mismos criterios de selección. Las frecuencias observadas fueron 197, 77, 27, 131 y 121 plantas con reacciones del tipo R, RH, RP, S y AS, respectivamente.

Las plantas seleccionadas se recombinaron y solamente se cosecharon las androestériles, cada una de las cuales representaba una familia. Se evaluaron 107 familias S₁ por su reacción a la piricularia en las hojas, utilizando el mismo aislamiento, en materos bajo condiciones de invernadero, y siguiendo la metodología mencionada anteriormente. La mayoría de las familias presentó reacción altamente susceptible, debido a la alta presión de la enfermedad causada por la inoculación. Las semillas remanentes de las familias que presentaron reacciones RP, S y AS se recombinaron para originar la nueva población, nombrada CNA-IRAT 9.

Esquemas de Selección Recurrente para Resistencia Parcial

En este proyecto se utilizaron dos esquemas de selección recurrente, uno conducido bajo condiciones de invernadero y otro en el campo experimental.

El esquema utilizado en el invernadero está descrito en la Figura 2. Su objetivo fue seleccionar las plantas con RP, caracterizada por lesiones de bordes marrón rojizos, forma elíptica y centro grisáceo. En este esquema se evaluó la población inicial (P_0), CNA-IRAT 9, representada por una muestra de 3000 plantas, las cuales se inocularon con el aislamiento ECJ5P¹-88. Las plantas con reacción de resistencia y alta susceptibilidad se eliminaron, y se constituyó la primera población mejorada (P_1) por la recombinación de plantas RP seleccionadas. La misma metodología se utilizó para la obtención de las poblaciones P_2 , P_3 , P_4 y P_5 originarias de los ciclos siguientes.

En el esquema de campo, que se presenta en la Figura 3, familias S_2 originarias de las plantas fértiles de la población CNA-IRAT-9 se sembraron en surcos de 2.0 m, en 1990/91. Quince días antes de la siembra de las familias S_2 , se estableció el esparcidor del inóculo, con una mezcla de cultivares susceptibles, y se inoculó con el aislamiento ECJ5P¹-88. Para la evaluación de piricularia en las hojas se utilizó una escala de cinco grados (1, 3, 5, 7 y 9); en esta escala, el Grado 3 representa la reacción tipo RP, con pocas lesiones esporulativas del Tipo 4 en la escala de 0 a 9 grados del Sistema de Evaluación Estándar para Arroz (IRRI, 1988). Se seleccionaron 61 familias S_2 , cuyas semillas remanentes fueron recombinadas para la constitución de una nueva población (para el Ciclo 2).

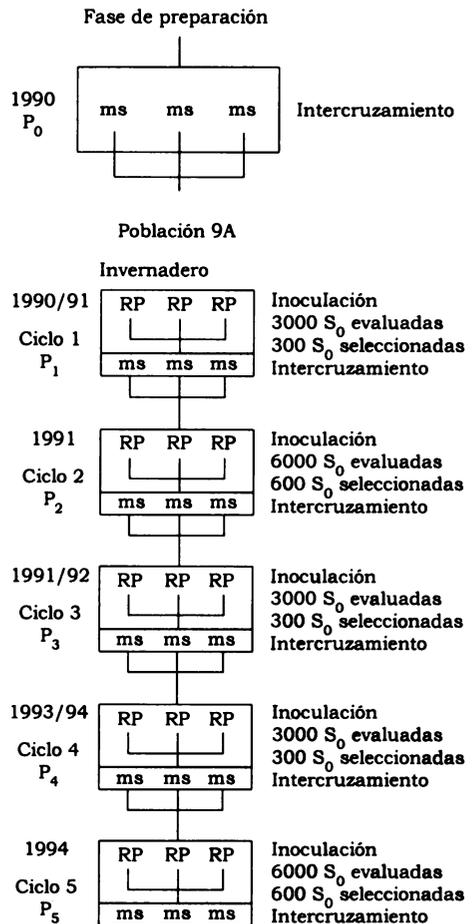


Figura 2. Esquema de la selección recurrente aplicada bajo condiciones de invernadero.

En el segundo ciclo se seleccionaron, solamente con base en el ideotipo de las plantas, 300 plantas fértiles entre las 4000 sembradas. Estas se avanzaron en progenies para la evaluación en el campo y la selección de las más resistentes a piricularia en las hojas. También se sembraron los progenitores de la población y se utilizaron como parámetros de comparación. La metodología utilizada fue similar a la descrita anteriormente. Entre las 300 progenies, solamente 60 fueron seleccionadas para iniciar el Ciclo 3.

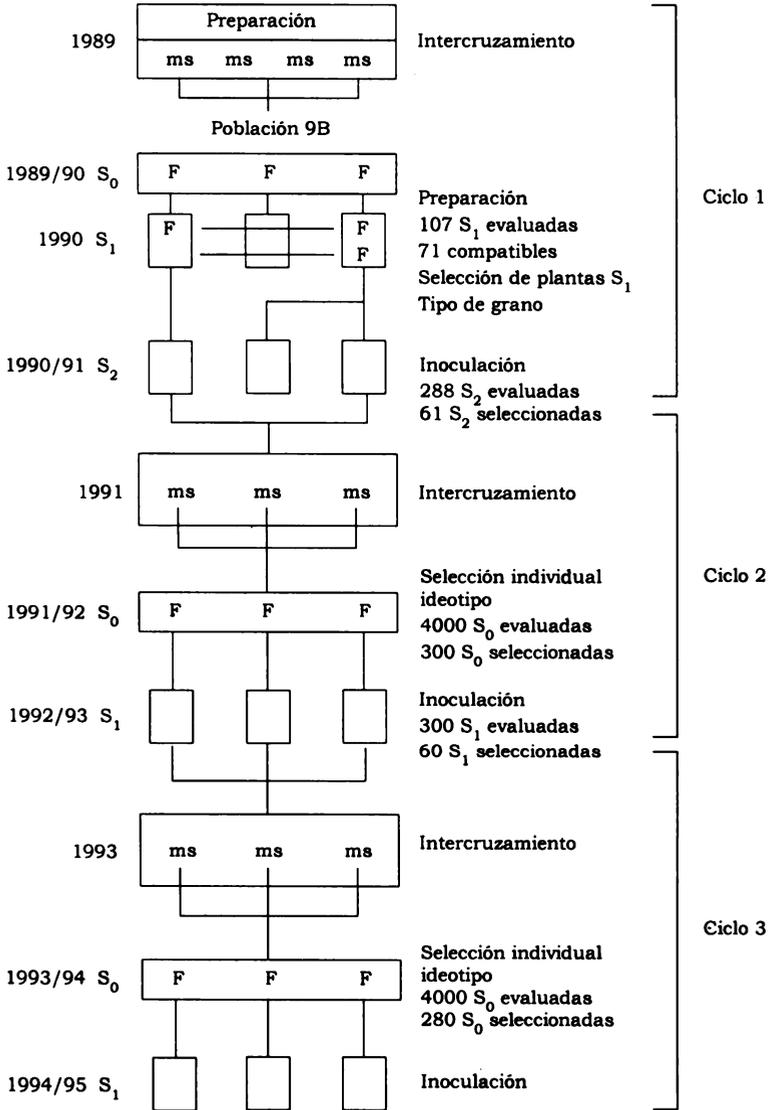


Figura 3. Esquema de la selección recurrente aplicada en familias (F), bajo condiciones de campo.

Para la composición de la nueva población, se sembraron semillas remanentes de las 60 plantas, y se recombinaron dos veces; en la primera de ellas se escogieron solamente plantas androestériles y en la segunda se seleccionaron 280 plantas, sobre la base del tipo de la

planta y del grano. Esas 280 plantas serán sembradas en familias bajo condiciones de invernadero. Las familias serán evaluadas con la misma raza virulenta (ECJ5P¹-88), con el objeto de identificar y seleccionar familias con RP bajo esas condiciones.

Efecto de la Selección Recurrente para Resistencia Parcial

Los cuatro ciclos de selección recurrente desarrollados utilizando el esquema de invernadero (Figura 2) se compararon en cuanto a la eficiencia de la selección bajo condiciones controladas de invernadero y en condiciones naturales de infección en el campo (Filippi et al., 1994a y 1994b).

Para la evaluación de esa eficiencia en el invernadero, los cuatro ciclos de selección se inocularon simultáneamente con el aislamiento virulento ECJ5P¹-88. En el campo, los mismos materiales se expusieron a las razas prevaletentes en la región. No hubo inoculación artificial.

Para las evaluaciones de piricularia en las hojas, tanto en condiciones de campo como en invernadero, se utilizó la siguiente escala: 1 = plantas inmunes o con reacción de hipersensibilidad, con puntuaciones necróticas; 3 = pequeñas lesiones redondeadas o de forma elíptica, diseminadas, esporulativas y con bordes de color marrón; 5 = varias lesiones típicas de forma irregular y esporulativas, coloración verdosa y sin bordes definidos; 7 = muchas lesiones de forma irregular y esporulativas, que se

unen rápidamente, coloración verdosa y sin bordes definidos; y 9 = muchas lesiones unidas, de forma irregular, que dan como resultado la muerte del tejido. Es necesario destacar que, en esta escala, el Grado 1 representa la RV y el 3 la RP.

Los parámetros heredabilidad y ganancia genética se estimaron según lo propuesto por Carson y Carson (1989). Cabe resaltar que si no hay efectos aditivos para el carácter que se va a evaluar, no es necesario desarrollar poblaciones promisorias para líneas puras (Gallais, 1993).

Los resultados de las evaluaciones realizadas en el invernadero y en el campo se presentan en los Cuadros 1 y 2. Se puede observar que en los ciclos más avanzados hubo una reducción en la severidad de la enfermedad, en comparación con la población inicial. La ganancia genética también fue considerable ($\Delta G = 0.71$) en el Ciclo 4. La heredabilidad obtenida evidenció que 42% de la variación fenotípica es consecuencia de la variación genética en este ciclo. La segregación para RV en los ciclos avanzados, indicada por el Grado 1, aumentó al mismo tiempo que para RP, representada por el Grado 3 (datos no presentados). Este fenómeno se puede explicar por la naturaleza específica de la RP (Grado 3), en las plantas seleccionadas y recombinadas, en los diferentes ciclos.

Cuadro 1. Medias de piricularia en las hojas, heredabilidad y ganancia genética observadas en las poblaciones evaluadas en invernadero con la raza IB-9.

Población	Parámetro ^a				
	\bar{X}	h^2	ΔG	RV%	RP%
P ₀	4.98			2.49	23.38
P ₁	4.90	0.04	0.08	4.88	28.66
P ₂	4.44	0.21	0.46	6.07	39.25
P ₄	3.73	0.42	0.71	14.88	50.00

a. \bar{X} = media de piricularia en las hojas; h^2 = heredabilidad observada; ΔG = ganancia genética; RV% = porcentaje de plantas con resistencia vertical; RP% = porcentaje de plantas que muestran resistencia parcial.

Cuadro 2. Media de pircularia en las hojas, coeficiente de variación fenotípica, heredabilidad observada y respuesta a la selección, en las poblaciones avanzadas en invernadero y evaluadas en el campo.

Población	Parámetro ^a			Respuesta a la selección	
	\bar{X} ^b	CV _p (%)	h ²	Anual	Acumulada
P ₀	7.31 a	21.66	-	-	-
P ₁	6.61 ab	24.94	0.17	9.57	9.57
P ₂	5.69 bc	32.65	0.26	12.58	22.15
P ₄	5.26 c	30.51	0.16	28.04	50.19

a. \bar{X} = Media de pircularia en las hojas; CV_p(%) = porcentaje del coeficiente de variación fenotípica; h² = heredabilidad observada.

b. Las medias seguidas de la misma letra no difieren significativamente al nivel de 5% de probabilidad por la prueba de Tukey.

La naturaleza genética específica de la RP fue demostrada por diversos autores. La infección intermedia, caracterizada por la presencia de lesiones pequeñas y esporulativas, puede ocurrir debido a la presencia de genes mayores con efecto incompleto, que se comportan como RP cuando están en ambientes no favorables (Roumen, 1992; Bonman et al., 1989; Ezuka, 1972; Yunoki et al., 1970).

En el Cuadro 2 se presentan los resultados obtenidos en las evaluaciones realizadas en el campo (en condiciones naturales), utilizando el mismo material. Se observan resultados similares a aquellos obtenidos en el invernadero, en cuanto a la respuesta a la selección. Vale la pena enfatizar que también en estas condiciones hubo un incremento de la variación genética.

Consideraciones Generales

Teniendo en cuenta los 20 años de investigación desarrollada con el apoyo de una red nacional de ensayos, se verificó que los progresos en el incremento del grado de resistencia de los cultivares a la pircularia y en la productividad del cultivo del arroz fueron limitados. Eso se puede atribuir al número limitado de cruzamientos y a las

dificultades para asociar todos los factores favorables en un genoma único.

La disponibilidad de la androesterilidad en el arroz facilitó el policruzamiento y la adopción de los métodos de selección recurrente para el mejoramiento de población para características como la RP. La población mejorada se puede utilizar como fuente de progenitores con resistencia, y las familias provenientes de estas poblaciones como cultivares (Kervella et al., 1991).

Los resultados obtenidos con cuatro ciclos de selección recurrente para RP señalan perspectivas promisorias y permiten complementar los métodos tradicionales de mejoramiento para resistencia a la pircularia.

Cuando se adopta un criterio de selección apropiado, el grado de RP en las poblaciones se incrementa ciclo tras ciclo. El bajo número de lesiones Grado 4 (esporulativas), considerado como criterio de selección para RP, mostró resultados satisfactorios en este estudio. En ausencia de genes mayores en la población de la planta y cuando la población del patógeno está bien definida, es posible aumentar la eficiencia de la selección recurrente utilizando este criterio.

La presión de selección debe ser uniforme y alta para eliminar plantas altamente susceptibles o con reacción de hipersensibilidad. En condiciones de inoculación artificial se deben mantener controles apropiados, hechos con cultivares que presentan alto grado de RP y alta susceptibilidad.

La RP en el campo no se puede evaluar con precisión y está sujeta a la interacción genotipo por ambiente. Por esta razón, se recomienda que las evaluaciones sean realizadas en los más diferentes ambientes en que el arroz esté sembrado (Bonman, 1992). En Brasil es difícil establecer un aislamiento como patógeno (raza) dominante, porque en todas las áreas experimentales hay presencia de poblaciones diversas del patógeno. Además de eso, en el campo se puede confundir la RP con los efectos de genes mayores presentes en la población, cuando aún son efectivos contra las razas prevalecientes.

De los resultados obtenidos en este estudio se destacan tres: 1) en la población se encontró la variabilidad necesaria para RP; 2) la presión de selección bajo condiciones controladas fue uniforme y alta; y 3) la selección para RP en las poblaciones viene presentando una tendencia hacia el incremento del porcentaje de plantas con resistencia vertical.

Igualmente conviene resaltar los siguientes puntos, considerando la experiencia adquirida en este trabajo:

1. Los resultados obtenidos fueron claros cuando se empleó la selección recurrente para RP, bajo condiciones controladas de invernadero, y se evitó el efecto epistático de los genes mayores; éstos enmascaran los resultados obtenidos bajo condiciones de infestación natural en los campos experimentales.

2. La elección de un aislamiento o raza virulenta a todos los progenitores de la población, y la seguridad de que ésta es predominante en la región, desempeñan un papel importante en el éxito de la metodología.
3. Las condiciones de inoculación deben ser favorables para permitir una infección uniforme y evitar un alto porcentaje de escape. Sin embargo, si la presión es muy alta hay la posibilidad de eliminar un mayor número de plantas que podrían expresar la RP a un nivel más bajo de presión. Ese problema se puede minimizar mediante la inclusión de un testigo con alto grado de RP al aislamiento en prueba.
4. El buen criterio en la elección de los progenitores refleja el posible progreso que se puede alcanzar, ya que una población mejorada en su RP no garantiza la acumulación de genes para otras características bióticas o abióticas.
5. En cada esquema presentado anteriormente, el tiempo necesario para finalizar un ciclo es un factor importante. En las poblaciones que se desarrollaron bajo condiciones controladas se hizo la selección para los dos sexos (plantas fértiles y androestériles), lo que aumentó considerablemente la ganancia genética por ciclo, en comparación con el otro esquema.

Aún son pocas las informaciones disponibles en cuanto a la expresión de la RP evaluada en diversas localidades. Si la presión de piricularia es alta, existe la tendencia a eliminar las plantas con RP, y si es baja la frecuencia de escapes es mayor, principalmente cuando los

critérios de selección que se utilizan consideran pocas lesiones (infección grado 4). Se sugiere que en los futuros estudios se investigue un sistema alternativo para la evaluación de piricularia en las panículas y las hojas. Las poblaciones desarrolladas en un sitio posiblemente no sean estables en otra localidad, a menos que en esta localidad predomine una raza diferente de aquella utilizada en el proceso de selección recurrente.

El mejoramiento simultáneo de poblaciones con dos o más características complejas es difícil. En el campo, la selección simultánea para todas las características, además de llevar mucho tiempo, puede no ofrecer resultados para RP. Para minimizar tal problema, se debe crear una serie de subpoblaciones dentro de la población mejorada para RP y evaluarlas en diferentes localidades para otras características agronómicas, inclusive para piricularia en las panículas.

El desarrollo de poblaciones con características agronómicas múltiples, sin adicionar los componentes de RP a la piricularia, imposibilita el aumento del techo en la productividad. Una propuesta para la utilización de la selección recurrente debería concentrarse en la elección de progenitores portadores de todas o casi todas las características agronómicas a niveles ideales, y mucha variabilidad para el grado de RP. Para evitar la introducción de caracteres indeseables, se debe introducir el gen de androesterilidad en uno de los progenitores adaptados a las condiciones para las cuales se está desarrollando la población.

La durabilidad de la RP no se puede medir en el proceso de selección; de esta manera, se debe estudiar en el futuro el valor de las líneas derivadas de poblaciones como fuentes de RP.

Referencias

- Bonman, J. M. 1992. Durable resistance to rice blast disease environmental influences. *Euphytica* 63:115-123.
- _____; Bandong, J. M.; Lee, Y. H.; Lee, E. J.; y Valent, B. 1989. Race specific partial resistance to blast in temperate japonica rice cultivars. *Plant Dis.* 73:496-499.
- Carson, D. S. y Carson, J. M. 1989. Breeding for resistance in forest trees: A quantitative genetic approach. *Annu. Rev. Phytopathol.* 27:373-395.
- Euzúka, A. 1972. Field resistance of rice varieties to blast disease. *Rev. Plant Prot. Res.* 5:1-21.
- Filippi, M. C. y Prabhu, A. S. 1987. Quantificação de resistência parcial a brusone em cultivares de arroz de sequeiro. En: Reunión Nacional de Pesquisa de Arroz, 1987, Goiânia, Brasil. Documento 19. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA-CNPAP). 57 p.
- _____; _____; Neves, P. C. F.; y Notteghem, J. L. 1994a. Eficiência da seleção recorrente sobre a resistência parcial a brusone em arroz de sequeiro. *Fitopatol. Bras. (Suplemento)* 19:279.
- _____; Neves, P. C. F.; Notteghem, J. L.; y Prabhu, A. S. 1994b. Recurrent selection or partial resistance to leaf blast in upland rice. En: Reunión Internacional de Arroz para a América Latina e para o Caribe. Marzo, 1994. Goiânia, Brasil.
- _____; Veillet, S.; y Prabhu, A. S. 1992. Avaliação de populações recorrentes para resistência parcial a brusone em arroz de sequeiro. *Fitopatol. Bras.* 17:200.
- Gallais, A. 1993. Efficiency of recurrent selection methods to improve the line value of a population. *Plant Breeding* 111:31-41.
- Guimarães, E. 1993. Brazilian upland rice breeding network: Varietal release, time span, and yield increase. *Int. Rice Res. Notes* 18(4):20-21.
- IRRI (International Rice Research Institute). 1988. *Standard evaluation system for rice*. 3a ed. Manila, Filipinas. 54 p.

- Kervella, J.; Goldringer, I.; y Brabant, P. 1991. Sélection récurrente chez les autogames pour l'amélioration des variétés lignées pures: Une revue bibliographique. *Agronomie* 11:335-352.
- Ou, S. H. 1980. Pathogen variability and host resistance in rice blast disease. *Annu. Rev. Phytopathol.* 18:167-187.
- Parlevliet, J. E. 1983. Durable resistance in self-fertilization annuals. En: Lamberti, F.; Waller, J. M.; y Graaff, N. A. van der (eds.). *Durable resistance in crops*. Plenum, Nueva York. p. 347-362.
- _____ y Ommeren, A. van. 1988. Accumulation of partial resistance in barley to barley leaf rust and powdery mildew through recurrent selection against susceptibility. *Euphytica* 37:261-274.
- Prabhu, A. S. y Bedendo, I. P. 1991. Avaliação de resistência horizontal à brusone em cultivares de arroz. *Fitopatol. Bras.* 16(1):34-39.
- Roumen, E. C. 1992. Small differential interaction for partial resistance in rice cultivar to virulent isolates of the blast pathogen. *Euphytica* 64:143-148.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. J. 1981. Monogenic male-sterility in rice: induction, identification, and inheritance. *Crop Sci.* 21:286-289.
- Taillebois, J. y Guimarães, E. P. 1989. CNA-IRAT 5 upland rice population. *Int. Rice Res. Notes* 14:3.
- Veillet, S. 1993. Organization of the genetic variability and recurrent selection in rice (*Oryza sativa* L.). Tesis Ph.D. Institut National Agronomique, Paris. 132 p.
- Yunoki, T.; Ezuka, A.; Morinaka, T.; Sakurai, H. E.; y Toriyama, K. 1970. Studies on the varietal resistance to rice blast, 4: Variation of field resistance to fungus strains. *Bull. Chukogre Agric. Exp.* 6:21-45.

Creación de un Acervo Genético para Mejorar la Resistencia Parcial a Piricularia en el Arroz de Secano, mediante Selección Recurrente



Brigitte Courtois

Brigitte Courtois¹, Rebecca Nelson² y Edouard Roumen³

¹Investigadora del Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA), quien trabaja en el International Rice Research Institute (IRRI), P.O. Box 933, Manila 1099, Filipinas; ²Investigadora del IRRI; ³Investigador del CIRAD-CA

Contenido

Introducción

Estrategia para el Proyecto de Selección Recurrente

Selección para varios caracteres

Población de base genética amplia

Enfoque en la resistencia parcial para garantizar durabilidad

Creación del Acervo Genético

Elección del aislamiento

Elección de los progenitores

Esquema de la hibridación

Utilización del Acervo Genético

Esquema de mejoramiento

Técnica de selección basada en el fenotipo

Uso de marcadores genéticos

Conclusión

Referencias

Introducción

Una serie de factores bióticos y abióticos limitan la estabilidad del rendimiento del arroz de secano en el continente asiático. Los más mencionados son las malezas, la sequía, los suelos pobres y la piricularia. La herencia de la resistencia o de la adaptación a esos problemas es principalmente de naturaleza cuantitativa.

Suponiendo que las características bajo selección presenten un rango razonable de heredabilidad en el sentido estricto, la selección recurrente es la mejor técnica para incrementar la frecuencia de los alelos favorables que controlan genes menores; por lo tanto, se incrementa la probabilidad de extraer de la población líneas con genotipos deseados. Al mismo tiempo, debido al sistemático proceso de recombinación de los progenitores y a que la selección se hace en generaciones tempranas y a moderada intensidad, el método de selección recurrente reduce las desventajas potenciales asociadas con los métodos clásicos de piramidización de líneas élite, los cuales estrechan la base genética y bajan la frecuencia de la recombinación, cuando el período entre dos rondas de cruzamientos es largo.

El método de selección recurrente está perfectamente ubicado en la estrategia del International Rice Research Institute (IRRI), orientada hacia la investigación estratégica, para dejar el desarrollo de líneas mejoradas a los Programas Nacionales. Con este propósito, este instituto proveerá a tales programas poblaciones heterocigóticas con un valor superior en términos de alternativas de extracción de líneas. Debido a su heterocigosidad, estas poblaciones ofrecerán posibilidades para la adaptación local, las cuales se expresarán durante el proceso

descentralizado de obtención de líneas. Este punto es de importancia singular para el arroz de secano, ya que la interacción genotipo x ambiente es bastante marcada en el ecosistema de secano.

Este capítulo presenta, en líneas generales, el proyecto de selección recurrente que desarrolla el IRRI para el mejoramiento del arroz de secano. Hasta el momento, el progreso que se ha hecho es la creación de un acervo genético y el diseño de la estrategia que será utilizada para la exploración futura de la población.

Estrategia para el Proyecto de Selección Recurrente

Selección para varios caracteres

En el pasado, los fitomejoradores de los cultivos autógamos, en general, creaban y seleccionaban sus poblaciones con un solo objetivo en la mente, mientras que hoy día hay un creciente interés en seleccionar para varias características de una sola vez (Goldringer y Brabant, 1993): Esta última estrategia de selección es preferible porque casi siempre las características de interés están correlacionadas negativamente, de tal manera que se corre el riesgo de obtener ganancias en una y pérdidas en la otra.

El objetivo primario para la creación del acervo genético a que se refiere este capítulo es obtener resistencia parcial a la enfermedad causada por el hongo *Pyricularia grisea* Sacc. Sin embargo, durante el proceso de selección también se pondrá gran énfasis en el rendimiento y sus componentes, en resistencia a la sequía (mediante la manipulación del sistema radical) y en la calidad del grano. La relación entre las

características bajo selección debe ser objeto de un cuidadoso seguimiento, ya que ella va a cambiar en cada ciclo de selección recurrente, con las generaciones de inter cruces y la ruptura de los ligamentos. Para facilitar la selección de varios caracteres de una sola vez, se establecerá un índice que tomará en consideración la definición de los valores económicos empíricos de cada una de las características.

Población de base genética amplia

Las variedades del sur y el sureste de Asia pertenecen a tres importantes grupos varietales: indica, aus y japónica tropical, los cuales corresponden a los Grupos 1, 2 y 6, según el análisis isoenzimático de Glaszmann (1987). Las japónicas son ampliamente consideradas como las mejores fuentes para adaptación a las condiciones desfavorables de secano; acervos genéticos alternativos pueden aportar diferentes alelos, principalmente para resistencia a piricularia.

Se puede explorar la complementariedad entre indicas y japónicas lo cual, como se ha observado, puede conllevar a segregaciones transgresivas de interés (Second, comunicación personal). El problema de recombinar variedades de diferentes grupos es la posible esterilidad, pero la presencia en la población de algunos genotipos con amplia compatibilidad, como Palawan, puede mantener el problema bajo condiciones manejables (Virmani, comunicación personal).

Enfoque en la resistencia parcial para garantizar durabilidad

La piricularia es una de las enfermedades del arroz más

distribuidas en el mundo, y puede ser seria en el arroz de secano de Asia cuando las condiciones ambientales son favorables. La durabilidad de la resistencia a la enfermedad es un problema prioritario. Se conoce la posibilidad de que la resistencia completa, debida a genes mayores y basada en la reacción de hipersensibilidad, sea rota poco tiempo después del lanzamiento y la siembra comercial de la variedad. La simple acumulación de varios genes mayores se ha probado como ineficiente para conferir durabilidad (Kiyosawa et al., 1984).

El uso de genes mayores complementarios en arroz, que sean eficientes contra un rango de linajes del patógeno presente en un determinado sitio, fue sugerido como una posible alternativa para resolver el problema de la durabilidad (Zeigler et al., 1994). Con el desarrollo de herramientas en el área de la biología molecular, como la dactiloscopia del DNA, la estructura filogenética de la población de piricularia es ahora mejor entendida (Levy et al., 1991).

Se han identificado grupos discretos de 'linajes' específicos para determinada región geográfica. Un linaje es un grupo de aislamientos reunidos según la similitud de sus dactiloscopias del DNA. Los aislamientos de un determinado linaje comparten un espectro de virulencia similar. La estrategia de la exclusión de los linajes tiene como objetivo crear variedades que tengan genes de resistencia complementarios, asociados de tal manera que las protejan contra todos los linajes de una determinada área. Esa estrategia está basada en el supuesto de que los aislamientos de un linaje tendrán dificultades para sobrepasar cierta incompatibilidad. El laboratorio de fitopatología del IRRI está desarrollando ensayos para determinar la validez de esa hipótesis.

Otra estrategia que vale la pena explorar es la utilización de la resistencia parcial a piricularia, la cual reduce la capacidad de reproducción del patógeno (Parlevliet, 1988). Con frecuencia, esta resistencia se considera como más duradera que la resistencia completa, ya que ella parece estar más controlada por razas no específicas o tener una baja interacción genotipo/aislamiento (Roumen, 1993). Esta característica es de gran importancia cuando se está trabajando con variaciones en la población del patógeno de un año a otro y entre ambientes. En arroz, la resistencia parcial actúa básicamente de manera cuantitativa, limitando el número y el área de la lesión de la enfermedad, sin afectar el periodo de latencia (Roumen, 1993). En general, ella es poligénica y presenta una heredabilidad relativamente baja (Wang et al., 1994; Wang et al., 1989; Notteghem, 1985).

Intentos para mejorar el nivel de resistencia parcial al mildew polvoso y a la roya de la cebada, utilizando poblaciones mejoradas mediante la selección recurrente, han mostrado que la estrategia es válida (Parlevliet y Ommeren, 1988). Debido a la variabilidad del patógeno, el patosistema arroz-piricularia también es un buen modelo para la utilización de esa estrategia. Notteghem (1993) y Vales (comunicación personal) en Costa de Marfil, y Veillet (1993) en Brasil, han informado de estimulantes progresos en la selección.

Sin embargo, esa forma de resistencia puede ser insuficiente para proteger totalmente el cultivo de las pérdidas de rendimiento causadas por la piricularia, cuando las condiciones son altamente favorables para el desarrollo de la enfermedad (Bonman et al., 1991). En realidad, analizando diferentes puntos de vista, la mejor estrategia de mejoramiento

parece ser la combinación de un buen nivel de resistencia parcial con varios genes mayores.

Cultivares conocidos como poseedores de resistencia durable presentan ese tipo de combinación de genes mayores y menores (Wang et al., 1994). Pero, debido al efecto que los genes mayores presentan al enmascarar el producto de los menores, resulta imposible conocer el nivel de resistencia parcial de un cultivar en ausencia de razas virulentas efectivas contra los genes mayores que producen la resistencia presentada por la variedad. En una estrategia de mejoramiento poblacional se debe utilizar un aislamiento único, virulento a todos los progenitores (Parlevliet, 1983).

Para la mayoría de las líneas élite de arroz de secano no ha sido posible encontrar, en la colección de aislamientos de Filipinas que posee el IRRI, un aislamiento compatible. En su lugar se utilizó un aislamiento compatible con el mayor número posible de progenitores, para romper el mayor número posible de genes mayores; por lo tanto, la población se depura para los genes mayores que condicionan la resistencia a ese aislamiento. Con esto, la combinación aislamiento/acervo genético está determinada para toda la duración del proyecto. Por lo tanto, una vez creada la población, se podrán seleccionar fácilmente líneas con infección del tipo susceptible, pero con una reducida eficiencia relativa de infección después de la inoculación con el aislamiento compatible.

Es necesario hacer énfasis en que solamente se descartan los genes mayores que son eficientes contra el aislamiento escogido. Muchos otros genes mayores para otros aislamientos se mantienen, como lo indicó la amplia resistencia de los progenitores que son susceptibles al aislamiento escogido. Cuando se hizo

la inoculación de los 12 progenitores susceptibles al V85-0256, con 30 aislamientos virulentos representantes de cuatro linajes, solamente 11 dentro de las 335 combinaciones huésped/ aislamiento fueron claramente compatibles (menos del 1%).

Cuando algunos de los genes mayores descartados se consideren de particular interés, ellos se pueden reintroducir en las líneas derivadas de la población por medio de retrocruces, al final del proceso. La estrategia de utilizar marcadores moleculares puede ayudar sobremanera a la eficiencia de los retrocruzamientos, como lo demostraron Young y Tanksley (1989).

En el caso de que se conozca la estructura de la población del patógeno en el área para la cual se está trabajando, y existan donantes mejorados para la resistencia parcial, se puede intentar aplicar la estrategia de la exclusión de los linajes. Los genes eficientes contra el linaje patogénico que no estén presentes en el donante, podrían ser introducidos mediante retrocruzamientos.

Creación del Acervo Genético

Elección del aislamiento

Se evaluaron, en 50 progenitores potenciales, ocho aislamientos monoconidiales identificados entre aquellos más utilizados por el laboratorio de patología del IRRI. Estos aislamientos pertenecen a por lo menos dos linajes con diferentes patrones de virulencia. Como testigo se usó CO39, una variedad índica conocida por tener muy pocos genes mayores y baja resistencia parcial a piricularia. Se efectuaron pruebas de inoculación monocíclica, bajo condiciones de invernadero. Las plantas se desarrollaron en bandejas bien drenadas que contenían una

mezcla de suelos y fertilizantes (2.5 gramos de 14-14-14, un fertilizante completo, por 6.0 kg de suelo); el sulfato de amonio (4.0 gramos por bandeja) se aplicó 2 semanas después de la siembra. La densidad de siembra fue de 72 plantas por bandeja de 0.3 x 0.4 m.

Para la inoculación se utilizó una suspensión de 5×10^4 conidias/ml, mezcladas con 1% de gelatina; la solución se asperjó sobre plántulas de 21 días (4 a 5 hojas) hasta el punto de escorrentía. Después de la inoculación, las plantas se mantuvieron por 24 horas en la cámara de incubación, con alta humedad relativa; enseguida se transfirieron al cuarto de incubación, también con alta humedad relativa.

Una semana después de la inoculación se evaluó la reacción a la enfermedad en cada línea, utilizando la escala de 0 a 5 para el tipo de infección, donde los grados 4 y 5 son considerados como compatibles. Para el aislamiento de mayor interés, la evaluación se repitió dos veces con un intervalo de 2 meses, con pequeños cambios en la lista de los cultivares. El resultado combinado de las inoculaciones se presenta en el Cuadro 1. El aislamiento V85-0256, que presenta el espectro de virulencia más amplio en los progenitores, se escogió como el aislamiento referencia.

El número de progenitores encontrados como compatibles con los aislamientos evaluados fue bajo, pero ese dato no es raro. Notteghem (1988) evaluó 98 aislamientos en 41 variedades, e indicó que el porcentaje promedio de virulencia fue de un 24% con gran variación, según el origen genético del aislamiento. Las variedades susceptibles eran, en su mayoría, las originarias de las Filipinas o las que tienen variedades de las Filipinas en su árbol genealógico. Las variedades restantes, originarias de África y de América

Latina, nunca se sembraron a gran escala en las Filipinas y, por lo tanto, la presión de esas variedades sobre la población local del hongo fue probablemente muy baja y no condujo a la aparición o al aislamiento de razas virulentas.

Elección de los progenitores

La composición del acervo genético se determinó cuidadosamente. Se preparó un listado de variedades de secano bien adaptadas a las condiciones asiáticas, variedades que se escogieron procurando representar una amplia diversidad en términos de origen geográfico, grupo varietal y reacción a la enfermedad. El número de variedades incluidas en el listado

fue mayor que el número necesario para la composición final, con el fin de permitir una selección entre variedades según sus compatibilidades o incompatibilidades con el aislamiento seleccionado, V85-0256. Para ajustarse al esquema de hibridación propuesto, se utilizó el mismo número de progenitores susceptibles y resistentes.

Se hicieron análisis isoenzimáticos en 12 loci, según el procedimiento descrito por Glaszmann et al. (1988); sobre la base de los resultados de estos análisis y de los coeficientes de parentesco se establecieron dos matrices de distancia. Para maximizar la distancia entre variedades, se escogió un conjunto final de 24 variedades (Cuadro 2).

Cuadro 1. Listado de los aislamientos evaluados.

Aislamiento	Ca 34	Ca 36	Ca 50	BN 98	Po6-6	E89011	V85-0254	V85-0256
Linaje	1	1	1	4	4	?	?	?
Número de líneas evaluadas	49	49	58	55	58	49	49	70
Número de líneas con reacción compatible	6	3	5	1	9	3	3	20
Líneas con reacción compatible (%)	12.2	6.1	8.6	1.9	15.5	6.1	6.1	28.6

Cuadro 2. Variedades escogidas como progenitores para el proyecto de selección recurrente.

Reacción compatible con el aislamiento	Grupo varietal	Reacción incompatible con el aislamiento	Grupo varietal
Azucena	6	62667	6
Arias	6	Araguaia	6
B 2997C-TB-60-3-3	1	Diwani	1
CT6510-24-1-2	1	IR58662-04	6
IR53236-280	1	IR60080-46A	6
IR55419-04	1	IR63380-08	6
IR55435-05	1	IRAT 104	6
IRAT 169 F10/6	1	IRAT 212	6
Lubang red	1	IRAT 216	6
Palawan	6	Ketan Menah	6
Speaker	6	P 5589-1-1-3P	6
Vandana	1	Med Noi	6

Esquema de la hibridación

El esquema de la hibridación se presenta en la Figura 1. Para preservar los diferentes citoplasmas, el esquema de hibridación es circular; como hay 24 variedades, en cada ronda se hicieron 24 cruces. Todos los cruces se hicieron a mano, y no se utilizó la androesterilidad.

Cada progenitor susceptible se cruzó con uno resistente. Se espera que todas las F_1 resultantes sean resistentes, ya que la resistencia debida a genes mayores es, en general, dominante. La segunda ronda de cruces envolvió intercruzamientos entre los F_1 . Los híbridos dobles resultantes están segregando para resistencia/susceptibilidad al aislamiento. La proporción de plantas susceptibles cambia según el número de genes mayores que controlan la resistencia al aislamiento y la distribución de esos genes entre los progenitores, como se muestra en el Cuadro 3.

Es muy probable que haya uno o dos genes que controlen la resistencia (Mackill et al., 1985); por lo tanto, se espera que una proporción razonable de plantas muestren reacción de compatibilidad con el aislamiento. En el presente caso, solamente esas plantas se trasplantaron al bloque de cruzamientos para la tercera ronda de cruces. La población final se creó con igual representación de cada uno de los híbridos de ocho progenitores, mezclando igual cantidad de semillas de cada cruce.

Este trabajo comenzó en 1994, y la primera ronda de cruces se hizo durante la estación invernal de ese año; la segunda ronda se hizo durante la estación seca de 1995. Simultáneamente se realizaron cruzamientos de prueba entre Maratelli, un genotipo altamente susceptible, y los progenitores resistentes, para identificar el número y la naturaleza de los genes mayores presentes en esos progenitores. La etapa de eliminación de los genes

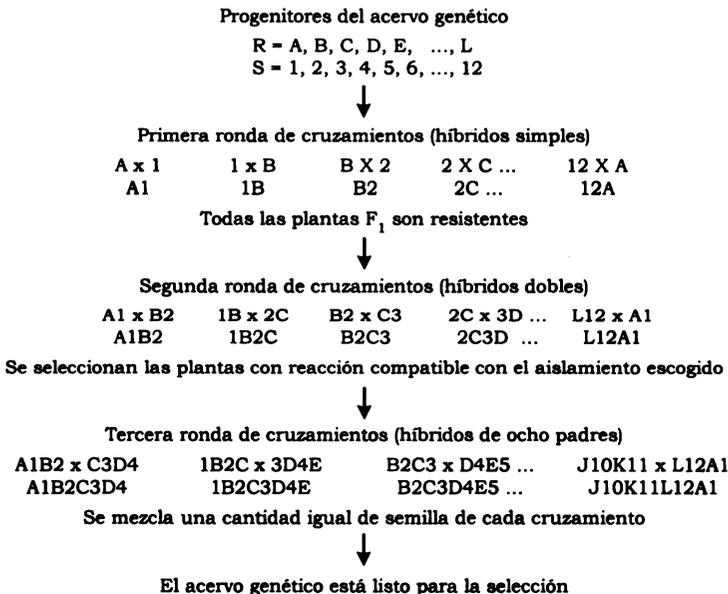


Figura 1. Creación del acervo genético mediante hibridación circular.

Cuadro 3. Proporción esperada de híbridos con reacción compatible con el aislamiento después de la segunda ronda de cruzamientos, según la constitución genética de los progenitores.

Constitución genética de los progenitores ^a					Híbridos A/1//B/2
Genotipo A (resist. al aislamiento)	Genotipo 1 (suscept. al aislamiento)	Genotipo B (resist. al aislamiento)	Genotipo 2 (suscept. al aislamiento)	Genes comunes A y B	Proporción esperada de plantas con reacción compatible
1 gen:					
R1	r1	R1	r1	1	1/4
2 genes:					
R1r2	r1r2	r1R2	r1r2	0	1/4
R1R2	r1r2	R1r2	r1r2	1	1/8
R1R2	r1r2	R1R2	r1r2	2	1/16
3 genes:					
R1R2r3	r1r2r3	r1r2R3	r1r2r3	0	1/8
R1R2R3	r1r2r3	r1r2R3	r1r2r3	1	1/16
R1R2R3	r1r2r3	r1R2R3	r1r2r3	2	1/32
R1R2R3	r1r2r3	R1R2R3	r1r2r3	3	1/64

a. R = alelo resistente; r = alelo susceptible.

mayores se cumplió durante la estación invernal de 1995, seguida inmediatamente por la tercera y última rondas de hibridación. El acervo genético con su aislamiento compatible estarán disponibles al final de ese año.

La extracción de líneas de la población comenzó enseguida, en cuanto se completó la última revisión de la naturaleza de la compatibilidad de todas las plantas de la población. Para crear el acervo genético se necesitan 2 años, que incluyen el período necesario para evaluar la reacción a piricularia de los progenitores potenciales.

Utilización del Acervo Genético

Esquema de mejoramiento

La selección recurrente es un proceso de dos etapas que combina la selección de las mejores unidades y el intercruzamiento de las mismas. Aquí se utilizará la técnica de la descendencia única de doble

haploides, propuesta por Gallais (1988) y que involucra el cultivo de anteras (Figura 2). En este esquema, los doble haploides se utilizan como una manera de fijar las líneas antes de la evaluación, y constituyen también las unidades de recombinación.

La elección de ese método de mejoramiento presenta varias ventajas. En primer lugar, es el esquema más eficiente en términos de progreso genético, cuando las características presentan baja heredabilidad en el sentido estricto (Gallais, 1993). Otra ventaja es que la evaluación de características como resistencia duradera a la piricularia, resistencia a la sequía y rendimiento de grano será considerablemente más fácil y eficiente en líneas fijas que en generaciones segregantes (S_1 y S_2 se utilizan, en general, en esquemas de selección recurrente, lo cual significa materiales heterocigóticos). Por otra parte, las líneas de doble haploides, mejorados, que se pueden utilizar directamente como variedades, son subproductos del proceso de selección recurrente.

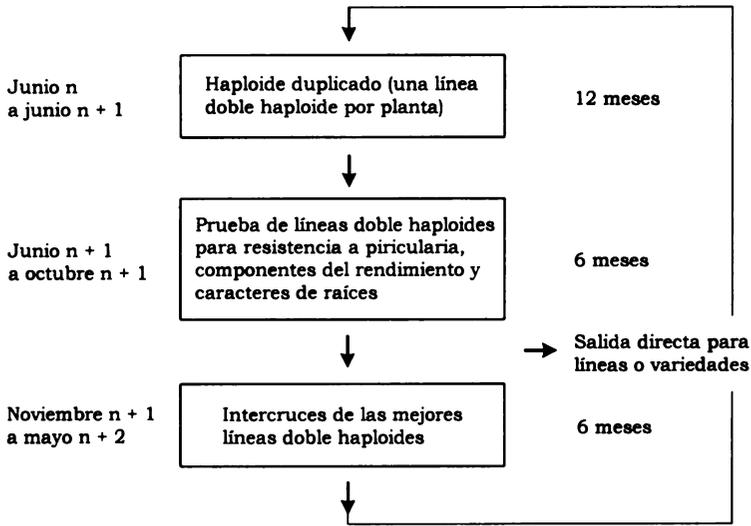


Figura 2. Descendencia única de doble haploides (Gallais, 1988).

Con ese esquema, por lo tanto, no se puede utilizar el gen de androesterilidad de la IR36, el cual podría facilitar el proceso de cruzamiento. Dicho gen se perdería después de la primera ronda del cultivo de anteras, la cual daría como resultado un 50% de plantas androfértiles y un 50% de plantas androestériles homocigotas. Por lo tanto, los cruzamientos se deben hacer a mano.

Ese esquema también supone que el cultivo de anteras es posible para todos los genotipos del estudio. Una baja respuesta al cultivo de anteras es generalmente la norma para las indicas, en tanto que las japónicas tropicales producen entre 1% y 10% (Guiderdoni et al., 1990; Courtois, resultados no publicados). Sin embargo, este problema puede estar limitado solamente a la primera generación, ya que la respuesta al cultivo de anteras es altamente heredable en arroz (Chen y Chen, 1993; Quimio y Zapata, 1990; Miah et al., 1985). Se está suponiendo que la extracción de líneas de la primera población (selección indirecta para la

respuesta al cultivo de anteras) facilite el proceso en los ciclos siguientes.

Para limitar las sorpresas ligadas con la errática respuesta al cultivo de anteras, se realiza simultáneamente la extracción de líneas S_2 del acervo genético, por lo menos en el primer ciclo.

Técnica de selección basada en el fenotipo

Cuando las líneas con doble haploides, obtenidas de las poblaciones, se seleccionan en el campo sobre la base de sus valores agronómicos mediante métodos clásicos, la selección para resistencia parcial a piricularia presenta algunas restricciones, según lo menciona Roumen (1994). Para limitar el riesgo de contaminación por diferentes aislamientos, la selección para resistencia parcial a piricularia se tiene que hacer en el invernadero, por medio de pruebas policíclicas, con inoculación artificial con el aislamiento seleccionado V85-0256.

La resistencia parcial se puede evaluar estimando el número relativo de lesiones en las hojas, en comparación con el testigo susceptible (CO39), y/o por medio de la proporción de hojas con reacción compatible. El segundo parámetro ha sido mostrado como muy bien correlacionado con el primero, y tiene la ventaja de ser más rápido para evaluar (Roumen, 1993).

Sabiendo que la interacción entre aislamiento y genotipo es supuestamente baja en el caso de la resistencia parcial (Roumen, 1993), para minimizar el riesgo asociado con un comportamiento atípico del aislamiento escogido, el CIRAD-CA realizará una evaluación paralela con varios aislamientos no originarios de las Filipinas, en Montpellier, Francia, donde existe una gran colección de aislamientos originarios de arroz de secano de diferentes regiones del mundo. Esta colección tiene algunos aislamientos altamente virulentos como CM28 o CL5 (Nottoghem, 1988). El nivel de resistencia parcial de las líneas a ese aislamiento será determinado y comparado con los resultados obtenidos con V85-0256. Eso permitirá evaluar el riesgo de trabajar con solamente un aislamiento. Sin embargo, es probable que una pequeña parte de las líneas utilizadas no presente compatibilidad con ninguno de los aislamientos. Esas líneas serán eliminadas de los análisis de la interacción genotipo x ambiente.

La etapa de selección en el campo para características agronómicas también permite revisar, en condiciones de infestación natural, los resultados obtenidos en el invernadero. Se propiciará el uso esparcidos y de condiciones ambientales apropiadas, para incrementar y uniformizar la presión de piricularia, pero no hasta el punto de enmascarar las evaluaciones para otros caracteres.

Uso de marcadores genéticos

En varios puntos de este proyecto se utilizarán marcadores genéticos. Como se pudo observar anteriormente, en la selección de progenitores con diversidad para el esquema de selección recurrente, se usaron datos de análisis con isoenzimas. Para cada uno de los loci se identificaron dos alelos. Los dos principales agrupamientos de las variedades reflejan las diferencias entre indica y japónica. No se han observado correlaciones entre la matriz de distancias basada en los coeficientes de parentesco y la matriz basada en el análisis de isoenzimas para el grupo final de las variedades ($r = 0.11$). Eso tal vez se deba a que varios de los progenitores son materiales nativos, los cuales se supone que no presentan correlaciones entre ellos para los cálculos de los coeficientes de parentesco.

Los progenitores seleccionados ahora se están sometiendo a análisis con los marcadores de DNA, con el objetivo de conocer la diversidad alélica presente en las regiones de los cromosomas conocidos como responsables por tener genes con efectos mayores o menores para resistencia a piricularia. Con ese trabajo se espera generar informaciones sobre los genes de resistencia que tienen los progenitores. Finalmente, se espera poder utilizar los marcadores moleculares como herramientas de ayuda para el proceso de selección.

Con el desarrollo de la técnica de los marcadores moleculares, el conocimiento disponible sobre el control de la resistencia parcial está mejorando. En el IRRI está en marcha el mapeo de los bloques de genes favorables específicos (QTL) que afectan la resistencia a piricularia,

usando tres poblaciones y mediante la técnica del polimorfismo en la longitud de los fragmentos de restricción del ADN (RFLP).

En uno de esos estudios se utilizaron poblaciones homocigotas recombinantes ('recombinant inbred population'), derivadas de cruces entre Moroberekan y CO39, y se identificaron y localizaron en varios cromosomas los QTL que controlan la resistencia parcial a piricularia (Wang et al., 1994). Por lo menos en algunos casos, ellos parecen estar ligados a genes que confieren resistencia completa a piricularia, lo cual genera dudas sobre su verdadera naturaleza (McCouch et al., 1994).

En el presente se están haciendo análisis de QTL, utilizando una población homocigota recombinante derivada del cruce IAC 165/CO39 y una población de doble haploides derivada del cruce Azucena/IR64. Cuando se concluya el estudio, los resultados darán una idea clara de la estabilidad de los QTL en los ambientes y en las bases genéticas. Los resultados preliminares sugieren que algunos loci muestran significantes efectos según las poblaciones, las localidades y los años.

En la actualidad también se está evaluando la diversidad alélica de los progenitores seleccionados para el proyecto de selección recurrente, por medio de marcadores moleculares asociados con los más promisorios efectos de resistencia a piricularia. La estrategia inicial del proyecto engloba el uso de RFLP basado en evaluaciones de reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Algunos de los marcadores de RFLP mapeados por McCouch et al. (1988) y Causse et al. (1994) han sido secuenciados en el IRRI por Bennett et al. (comunicación personal) y algunos de los marcadores mapeados en el proyecto japonés del genoma de arroz han sido

secuenciados por Inoue et al. (1994). Se están usando pares de precursores correspondientes a sitios de secuencias marcadas ('sequenced-tagged sites') localizados en vecindades de genes mayores y/o menores para ampliar loci marcados de los progenitores del acervo genético del proyecto de selección recurrente.

Los resultados preliminares han llevado a reconsiderar la estrategia propuesta. Se ha detectado muy bajo polimorfismo utilizando marcadores PCR de fragmentos amplificados ('PCR-amplified marker fragments'), y tampoco se ha detectado más después de la digestión de los productos del PCR con ocho enzimas de restricción. Entre los 16 loci analizados hasta ahora solamente dos mostraron polimorfismo entre los progenitores después de la amplificación de los fragmentos marcadores de DNA. Para nueve de los loci, los fragmentos amplificados fueron digeridos con seis y ocho enzimas de restricción que reconocen cuatro secuencias de base de DNA (Williams et al., 1991). Para dos de los loci se detectaron cuatro alelos, un locus presentó dos alelos después de la digestión con restricción y seis de los loci permanecieron monomórficos.

Se continúa la caracterización de los progenitores de la población con marcadores de RFLP, porque esta técnica permite evaluar una larga región genómica con cada prueba y, por lo tanto, se podrá observar un gran nivel de polimorfismo.

Mediante la combinación de los datos de los análisis que utilizan marcadores de DNA (PCR y RFLP), se espera identificar un grupo de haplotipos (un grupo compuesto de alelos de todos los marcadores probados) para cada segmento de cromosoma analizado. Para determinar la asociación entre los haplotipos y los fenotipos resistentes a piricularia, se hará la prueba de los

alelos marcados para las líneas de doble haploides que representan los grupos fenotípicos extremos (las líneas más resistentes y las más susceptibles).

Con la identificación de los alelos que mejoran la resistencia dentro del grupo de las líneas más resistentes (con los testigos adecuados) se espera determinar cuáles alelos probablemente están asociados con la reducción en el nivel de piricularia. Esas asociaciones se pueden confirmar utilizando poblaciones derivadas de los cruzamientos de prueba mencionados anteriormente. Los alelos más efectivos serán utilizados en la selección basada en marcadores ('marker-aided selection') en etapas futuras del proyecto.

El mapeo detallado, ya bastante adelantado en el caso de algunos genes mayores (Hittalmani, comunicación personal), se está haciendo también en la actualidad para algunos genes menores escogidos para este trabajo. En cuanto a los QTL que son consistentes entre genotipos y ambientes, el uso de 'flanking molecular markers' fuertemente ligados a los QTL de interés puede mejorar la precisión en la identificación de los genotipos. La situación ideal sería desarrollar un índice que tuviera en consideración tanto el aspecto fenotípico como los datos de los marcadores, para utilizarlos en el mejoramiento varietal.

Conclusión

La meta inicial, de crear un acervo genético de interés para la región sureste de Asia, está cerca de ser alcanzada. Luego se realizarán los trabajos para mejorar la resistencia parcial de la población y se harán estudios básicos para entender mejor la constitución genética de los progenitores de la población. El objetivo final de este proyecto es

mejorar la durabilidad de la resistencia a la piricularia, al mismo tiempo que desarrollar buenos materiales de arroz de secano. Los resultados anteriores han mostrado que, aunque es una tarea compleja, es posible mejorar el nivel de resistencia parcial a piricularia en poblaciones de arroz (Veillet, 1993; Roumen, 1993).

Referencias

- Bonman J. M.; Estrada, B. A.; Kim, C. K.; Ra, D. S.; y Lee, E. J. 1991. Assessment of blast disease and yield loss in susceptible and partially resistant rice cultivars in two irrigated lowland environments. *Plant Dis.* 75:767-769.
- Causse, M.; Fulton, T. M.; Cho, Y. G.; Ahn, S. N.; Chunwongse, J.; Wu, K. S.; Xiao, J. H.; Ronald, P. C.; Harrington, S. E.; Second, G.; McCouch, S. R.; y Tanksley, S. D. 1994. Saturated molecular map of rice genome based on an interspecific back-cross population. *Genetics* 138(4): 1251-1274.
- Chen, Z. y Chen, Q. 1993. Genetic studies of rice (*Oryza sativa* L.) anther culture response. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 34:177-182.
- Gallais, A. 1988. A method of line development using doubled haploids: The single doubled haploid descent recurrent selection. *Theor. Appl. Genet.* 75:330-332.
- _____. 1993. Efficiency of recurrent selection methods to improve the line value of a population. *Plant Breeding* 111:31-41.
- Glaszmann, J. C. 1987. Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theor. Appl. Genet.* 74:21-30.
- _____; De Los Reyes, B. G.; y Khush, G. S. 1988. Electrophoretic variation of isozymes in plumules of rice (*Oryza sativa* L.): A key to identification of 76 alleles at 24 loci. Documento de investigación IRRI no. 134. International Rice Research Institute (IRRI), Filipinas. 14 p.

- Goldringer, I. y Brabant, P. 1993. Sélection récurrente chez les autogames pour l'amélioration des variétés lignées pures: une revue bibliographique. *Agronomie* 13:561-577.
- Guiderdoni, E.; Courtois, B.; Boissot, N.; y Valdez, M. 1990. Rice somatic tissue and anther culture: current status in France. En: Bajaj, Y. P. S. (ed.). *Biotechnology in agriculture and forestry*, vol. 14: Rice. Springer-Verlag, Berlin. p. 591-618.
- Inoue, T.; Zhong, H. S.; Miyao, A.; Ashikawa, I.; Monna, L.; Fukuoka, S.; Miyadera, N.; Nagamura, Y.; Kurata, N.; Sasaki, T.; y Minobe, Y. 1994. Sequence-tagged sites (STSs) as standard landmarks in the rice genome. *Theor. Appl. Genet.* 89:728-734.
- Kiyosawa, S.; Shimada, K.; y Ohta, K. 1984. Tests for pathogenicity of blast fungus isolates collected from the rice variety Hama Asahi, in Aomori Prefecture. *Jpn. J. Breed.* 34:485-489.
- Levy, M.; Romao, J.; Marchetti, M. A.; y Hamer, J. E. 1991. DNA fingerprinting with a dispersed repeated sequence resolves pathotype diversity in the rice blast fungus. *Plant Cell* 3:95-102.
- Mackill, D. J.; Bonman, J. M.; Suh, H. S.; y Sriligam, R. 1985. Genes for resistance to the Philippine isolates of the rice blast pathogen. *Rice Genet. News.* 2:80-81.
- McCouch, S. R.; Kochert, G.; Yu, Z. H.; Wang, Z. Y.; Coffman, R.; Khush, G. S.; y Tanksley, S. D. 1988. Molecular mapping of rice chromosomes. *Theor. Appl. Genet.* 76:815-829.
- _____; Nelson, R. J.; Thome, J.; y Zeigler, R. S. 1994. Mapping of blast resistance genes in rice. En: Zeigler, R. S.; Leong, S. A.; y Teng, P. (eds.). *Rice blast disease*. Commonwealth Agricultural Bureaux International (CABI) e International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. p. 167-186.
- Miah, M. A. A.; Earle, E. D.; y Khush, G. S. 1985. Inheritance of callus formation ability in anther culture of rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 70:113-116.
- Notteghem, J. L. 1985. Définition d'une stratégie d'utilisation de la résistance par analyse génétique des relations hôte-parasite. Cas du couple riz-*Pyricularia oryzae*. *Agron. Trop.* 40(2):129-147.
- _____. 1988. Variabilité de *Pyricularia oryzae* Cav., agent de la pyriculariose du riz. Informe final. EEC project TSD A 242 F (S). 38 p.
- _____. 1993. Durable resistance to rice blast disease. En: Jacobs, T. y Parlevliet, J. E. (eds.). *Durability of disease resistance*. Kluwer Academic Publishers, Holanda. p. 119-128.
- Parlevliet, J. E. 1983. Can horizontal resistance be recognized in the presence of vertical resistance in plants exposed to a mixture of pathogen races? *Phytopathology* 73(3):379.
- _____. 1988. Identification and evaluation of quantitative resistance. En: Leonard, K. J. y Fry, W. E. (eds.). *Plant disease epidemiology, genetics, resistance and management*, vol 2. McGraw-Hill, Nueva York. 377 p.
- _____. y Ommeren, A. van. 1988. Accumulation of partial resistance in barley to barley leaf rust and powdery mildew through recurrent selection against susceptibility. *Euphytica* 37:261-274.
- Quimio, C. A. y Zapata, F. J. 1990. Diallel analysis of callus induction and green plant regeneration in rice anther culture. *Crop Sci.* 30:188-192.
- Roumen, E. 1992. Small differential interactions for partial resistance in rice cultivars to virulent isolates of the blast pathogen. *Euphytica* 64:143-148.
- _____. 1993. Partial resistance in rice to blast and how to select for it. Tesis, Ph.D. Wageningen Agricultural University, Wageningen, Holanda. 108 p.
- _____. 1994. A strategy for accumulating genes for partial resistance to blast disease in rice within a conventional breeding program. En: Zeigler, R. S.; Leong, S. A.; y Teng, P. (eds.). *Rice blast disease*. Commonwealth Agricultural Bureaux International (CABI) e International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. p. 245-267.

- Veillet, S. 1993. Organization of the genetic variability and recurrent selection in rice (*Oryza sativa* L.). Tesis, Ph.D. Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris. 132 p.
- Wang, G. L.; Mackill, D. J.; Bonman, J. M.; McCouch, S.; Champoux, M. C.; y Nelson, R. J. 1994. RFLP mapping of genes conferring complete and partial resistance to blast in a durably resistant cultivar. *Genetics* 136:1421-1434.
- Wang, Z.; Mackill, D. J.; y Bonman, J. M. 1989. Inheritance of partial resistance to blast in indica rice cultivars. *Crop Sci.* 29:848-853.
- Williams, M. N. V.; Pande, N.; Nair, S.; Mohan, M.; y Bennett, J. 1991. Restriction fragment length polymorphism analysis of polymerase chain reaction products analyzed from mapped loci of rice (*Oryza sativa* L.) genomic DNA. *Theor. Appl. Genet.* 82: 489-498.
- Young, N. D. y Tanksley, S. D. 1989. RFLP analysis of the size of chromosomal segments retained around the Tm-2 locus of tomato during back-cross breeding. *Theor. Appl. Genet.* 77:353-359.
- Zeigler, R. S.; Thome, J.; Nelson, R.; Levy, M.; y Correa-Victoria F. J. 1994. Lineage exclusion: A proposal for linking blast population analysis to resistance breeding. En: Zeigler, R. S.; Leong, S. A.; y Teng, P. (eds.). Rice blast disease. Commonwealth Agricultural Bureaux International (CABI) e International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. p. 267-292.

Caracterización de la Estructura Genética y la Virulencia de *Pyricularia grisea* Sacc. para Desarrollar Variedades Resistentes al Añublo del Arroz



Fernando J. Correa-Victoria

Fernando J. Correa-Victoria¹,
Elcio P. Guimarães² y
César P. Martínez¹

¹Investigadores del Programa de Arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Apdo. Aéreo 6713, Cali, Colombia;
²Investigador del Programa de Arroz del CIAT (actualmente en EMBRAPA-CNPAP, Brasil)

Contenido

Introducción

Rompimiento de la Resistencia en Variedades Comerciales

Diversidad en la Virulencia del Patógeno

Estructura Genética del Agente Causal del Añublo del Arroz

Espectro de la Virulencia de Linajes Genéticos de *Pyricularia grisea* Sacc.: Implicaciones para el Desarrollo de Resistencia al Patógeno

Resistencia Estable al Añublo en Cultivares Comerciales de Arroz

Resumen de los Pasos para el Desarrollo de Resistencia al Añublo del Arroz

Referencias

Introducción

El añublo del arroz, causado por el hongo *Pyricularia grisea* Sacc., estado anamorfo de *Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr, es una de las mayores limitaciones de la producción de arroz, particularmente bajo las condiciones de secano favorecido que prevalecen en América Latina. El hongo produce lesiones necróticas en las hojas de plantas jóvenes o maduras, pudiendo infectar también los nudos y los tallos. Generalmente infecta el cuello y las panículas de plantas maduras, y puede causar daños severos a la planta y afectar la producción.

El desarrollo de variedades resistentes al patógeno ha sido uno de los medios más preferidos para el control de la enfermedad; sin embargo, la resistencia ha tenido poca duración. Una de las posibles razones de esa ruptura de la resistencia es el surgimiento de nuevos patotipos del hongo, compatibles con los genes de resistencia liberados. Otra razón muy común es la falta de métodos de campo adecuados para la evaluación y la selección de líneas segregantes; con frecuencia, los métodos usados permiten que las líneas escapen a la infección del hongo, y entonces ellas se liberan como variedades resistentes cuando en realidad son susceptibles a los patotipos existentes.

Como solución a este problema, los fitomejoradores han desarrollado diferentes estrategias para combinar fuentes de resistencia múltiples, estrategias que incluyen la selección recurrente (ver Guimarães y Correa-Victoria, Capítulo 13 de esta publicación); los fitopatólogos, por su parte, han estudiado la patogenidad y virulencia del hongo para ayudar en la selección de esas fuentes.

El Programa de Arroz del CIAT considera que la exposición continua de líneas segregantes de arroz a una población diversa del patógeno, junto

con una información detallada de la estructura genética y de la dinámica en la virulencia del hongo, reducirían el riesgo del rompimiento de la resistencia, permitiendo la identificación de una resistencia más estable. El Programa de Arroz del CIAT ha venido conduciendo dichas evaluaciones y selecciones en sitios denominados 'hot spots', bajo condiciones de alta presión de la enfermedad favorecida por condiciones ambientales, y con una alta diversidad en la virulencia del patógeno.

En este capítulo se resumen los resultados de estudios sobre la caracterización de la estructura genética y la virulencia de una población de *P. grisea* en Colombia, y se analizan sus implicaciones en la identificación de fuentes de resistencia a dicho patógeno, para utilizarlas en programas convencionales de mejoramiento y en el desarrollo de poblaciones mejoradas por medio de la selección recurrente.

Rompimiento de la Resistencia en Variedades Comerciales

En los últimos 25 años, el Programa de Arroz del CIAT ha venido haciendo un gran esfuerzo para tratar de combinar alto rendimiento, buena calidad de grano, maduración temprana y resistencia a varias plagas y enfermedades, incluida la resistencia estable al añublo del arroz. Se han aplicado diferentes métodos para el desarrollo de variedades resistentes a *P. grisea*, entre los cuales están la evaluación y selección de líneas introducidas del International Rice Research Institute (IRRI); la incorporación de varias fuentes de resistencia al hongo, tales como Tadukan, Colombia 1, Tetep,

Dissi Hatif, Mamoriaka y C 46-15; y el desarrollo de multilineas (Rosero, 1979).

El mejoramiento por resistencia continuó basado en la combinación y piramidación de múltiples fuentes de resistencia en los nuevos cultivares; además de las líneas mencionadas anteriormente, se incluyó el cultivar Carreon como fuente de resistencia. El éxito de estas metodologías fue limitado, debido a la falta de información sobre la genética de la resistencia en los progenitores donantes, y a las técnicas ineficientes de evaluación y selección de líneas con las combinaciones deseadas de genes de resistencia (Weeraratne et al., 1981). También se intentó, sin éxito, el mejoramiento con mutaciones, mezclas de cultivares y combinación de genes mayores y menores.

Siguiendo los métodos de mejoramiento mencionados, en Colombia se liberaron varias líneas de buen rendimiento con resistencia al añublo del arroz, con los nombres de CICA 4, CICA 6, CICA 7, CICA 9, CICA 8, Metica 1, Oryzica 1, Oryzica 3, Línea 2 y Oryzica Llanos 5. Sin embargo, todos esos cultivares se tornaron susceptibles después de

cultivarlos comercialmente durante un periodo de 1 a 3 años (Cuadro 1).

En 1985, el Programa de Arroz del CIAT cambió su estrategia, trasladando sus trabajos de mejoramiento para resistencia al añublo del arroz a un sitio de los comúnmente conocidos como 'hot spots', con alta diversidad del patógeno y una presión uniforme de la enfermedad. Este sitio, la Estación Experimental Santa Rosa (EESR), se encuentra ubicado en una importante zona arrocera de Colombia, donde *P. grisea* es la principal limitación de la producción.

En la EESR se mantiene una uniforme y alta incidencia de la enfermedad en las parcelas de mejoramiento (generaciones segregantes F_2 - F_6) durante todo el ciclo del cultivo; eso se consigue mediante el uso de surcos esparcidores, compuestos generalmente por una mezcla de cultivares de arroz que han mostrado susceptibilidad complementaria a todos los patotipos del hongo encontrados en el área. El escape a la infección se minimiza mediante la exposición continua al patógeno durante todo el ciclo vegetativo y en diferentes generaciones.

Cuadro 1. Cultivares de arroz con resistencia a *Pyricularia grisea* liberados en Colombia.

Cultivar	Fuente de resistencia	Año de liberación	Rompimiento de la resistencia	Años de resistencia
CICA 4	Peta	1971	1972	1
CICA 6	IR822-432	1974	1975	1
CICA 7	Colombia 1	1976	1978	2
CICA 9	C 46-15	1976	1977	1
CICA 8	Tetep	1978	1980	2
Metica 1	Colombia 1	1981	1982	1
Oryzica 1	C 46-15, Tetep, Colombia 1	1982	1985	3
Oryzica 3	Colombia 1, Tetep	1984	1985	1
Línea 2	Oryzica 1	1988	1989	1
Oryzica Llanos 5	IR36, 5685, Colombia 1, CICA 9	1989	NO	> 5

Los datos preliminares indican que la resistencia en líneas de arroz seleccionadas en la EESR es estable en el tiempo y el espacio (Correa-Victoria y Zeigler, 1993a, 1995; Cuevas-Pérez y Gaona, 1988). La variedad comercial *Oryzica Llanos 5*, la cual exhibe una resistencia completa al añublo, fue desarrollada en este sitio crítico ('hot spot'). Después de 6 años de la liberación de esta variedad, durante los cuales se ha cultivado en un área superior a las 300,000 ha (Cuadro 1), ella permanece resistente al patógeno bajo condiciones comerciales.

Estudios sobre la resistencia al añublo, obtenida por selección en este sitio, indican que las líneas de arroz con altos niveles de resistencia desde generaciones tempranas, como *Oryzica Llanos 5*, tienden a ser más estables que aquellas líneas con niveles moderados de resistencia (Correa-Victoria y Zeigler, 1993a, 1995). La alta y relativa durabilidad de la resistencia en estos cultivares de arroz está aparentemente controlada por la combinación de genes de resistencia diferentes y complementarios (Correa-Victoria y Zeigler, 1995); estos genes se pueden acumular eficientemente en forma gradual, mediante el uso de métodos de selección recurrente.

Diversidad en la Virulencia del Patógeno

La caracterización continua del hongo en términos de su composición en razas, compatibilidad con genes de resistencia conocidos y frecuencia de ciertos genes de virulencia, se ha establecido como un trabajo rutinario en el Programa de Arroz del CIAT; se trata de evaluar la efectividad de la EESR como sitio crítico para el desarrollo de líneas de arroz resistentes al añublo que ataca ese cereal.

En las inoculaciones controladas de aislamientos del hongo colectados de diferentes fuentes en la EESR, se han detectado más de 45 razas internacionales; sin embargo, este sistema no describe completamente todo el espectro de virulencia del patógeno, ya que en varios aislamientos de una misma raza se pudieron diferenciar razas diferentes al agregar otros cultivares de arroz al conjunto de diferenciales internacionales (Correa-Victoria y Zeigler, 1993b).

En la población del hongo recolectada en la EESR se detectaron factores de virulencia compatibles con al menos 13 genes de resistencia conocidos. El rango en las frecuencias de virulencia en 12 cultivares de arroz, con genes de resistencia conocidos, osciló entre 0.14 y 0.78; ningún cultivar fue susceptible a todos los aislamientos y ningún aislamiento fue compatible con el cultivar *Oryzica Llanos 5* (Cuadro 2). Los aislamientos recuperados de las variedades comerciales mostraron algún tipo de especialización en cuanto a compatibilidad, y algunos de ellos reinfectaron solamente el cultivar de origen. El caso más extremo fue observado en el cultivar CICA 9, en el cual la mayoría de los aislamientos que lo reinfectaron se habían colectado del mismo cultivar.

Se observó acumulación de un gran número de factores de virulencia compatibles con la mayoría de los genes de resistencia estudiados, o con los cultivares de arroz colombianos; sin embargo, ningún aislamiento fue compatible con todos. Aunque en la población del hongo se detectó compatibilidad con el cultivar CICA 9, este factor de virulencia no estuvo presente en aislamientos que exhibieron una acumulación de un gran número de factores de virulencia (Cuadro 3).

Cuadro 2. Frecuencias de virulencia en una población de *Pyricularia grisea*, en Colombia.

Cultivar	Gen de resistencia	Frecuencia de virulencia	Número de aislamientos probados
Oryzica Llanos 5	desconocido	0	250
Fujisaka 5	Pi-i, Pi-k ^a	0.14	152
Fukunishiki	Pi-z	0.22	135
Tsuyuake	Pi-k ^m , Pi-m	0.25	118
Tetep	Pi-k ^h	0.26	149
BL-1	Pi-b	0.43	155
K-1	Pi-ta	0.47	138
Shin 2	Pi-k ^a	0.54	136
Pi - No.4	Pi-ta ²	0.64	159
Dular	Pi-k ^a	0.64	154
Kusabue	Pi-k	0.67	141
Aichi Asahi	Pi-a	0.75	145
K-59	Pi-t	0.78	111
Fanny	desconocido	0.86	167

FUENTE: Correa-Victoria y Zeigler, 1993b.

Cuadro 3. Acumulación de factores de virulencia en aislamientos de *Pyricularia grisea*, colectados en un sitio de evaluación y selección por resistencia al añublo del arroz, en Colombia.

Cultivar	Gen de resistencia	Compatibilidad* según aislamiento					
		1	2	3	4	5	6
Aichi Asahi	Pi-a	+	+	+	+	+	+
BL-1	Pi-b	+	+	+	-	+	-
Shin 2	Pi-k ^a	+	+	+	+	-	-
Dular	Pi-k ^a	+	+	+	+	-	-
Fukunishiki	Pi-z	+	-	+	-	-	-
Kanto 51	Pi-k	+	+	-	+	-	+
K-1	Pi-ta	+	+	+	+	-	-
K-59	Pi-t	+	+	+	+	-	-
CICA 9	-	-	-	-	-	+	+

* El signo + indica reacción compatible.

Los estudios sobre la diversidad en la virulencia encontrada en la población del hongo, en Colombia, sugieren claramente que para el control del añublo del arroz se necesitan nuevos genes de resistencia o combinaciones de estos genes, los cuales son sólo atacados por parte de la población del hongo. Los cultivares como Fanny, considerados como universalmente susceptibles, pueden aún contener genes de resistencia (Cuadro 2).

La interacción compatible altamente específica, que se observa

entre algunos cultivares comerciales de arroz liberados en Colombia y aislamientos del hongo recuperados de estos cultivares sugiere que, mediante cruzamientos de cultivares que muestren una resistencia complementaria, se pueden generar combinaciones potencialmente útiles de genes de resistencia, para las cuales el patógeno no muestra una acumulación de los correspondientes factores de virulencia compatibles con dichos cultivares o genes de resistencia. Este tipo de combinación se observa más claramente en el caso del cultivar CICA 9, el cual muestra

una resistencia complementaria con la mayoría de otros cultivares de arroz (Cuadro 3).

Sin embargo, es primordial caracterizar continuamente las frecuencias de los factores de virulencia y acumulación de dichos factores en la población del hongo, para determinar el posible éxito de esta estrategia en el desarrollo de resistencia a la enfermedad. Correa-Victoria y Zeigler (1993b) sugieren que la acumulación de factores de virulencia, observada en los aislamientos recuperados de los cultivares recientemente liberados, puede ser el resultado de mutaciones, o de algún mecanismo de recombinación existente, mientras que la ausencia de ciertas combinaciones de factores de virulencia se puede deber a un efecto deletéreo de tales combinaciones en el patógeno.

No se tiene información sobre ninguna evidencia de la existencia del estado sexual del hongo en condiciones naturales, a pesar de que esto sí ha sido posible en condiciones de laboratorio.

Estructura Genética del Agente Causal del Añublo del Arroz

El análisis crítico y continuo de la población del hongo en la EESR ha indicado que este sitio exhibe una gran diversidad del patógeno. La selección de fenotipos virulentos representantes de toda la diversidad de dicho patógeno sería muy importante para identificar, bajo condiciones controladas de inoculación, germoplasma de arroz con resistencia complementaria. Este germoplasma puede ser incorporado después a los programas de mejoramiento para el desarrollo de resistencia al añublo, principalmente mediante el uso de selección

recurrente que permite acumular genes de resistencia provenientes de diferentes progenitores.

Se está utilizando una sonda de ADN conocida como MGR-586, obtenida del genoma del hongo *P. grisea* (Hamer et al., 1989), para agrupar aislamientos del hongo en linajes o familias genéticas, donde cada familia tiene ciertas particularidades en su espectro de virulencia (Levy et al., 1991). La complejidad en la estructura de la virulencia encontrada en la población del hongo en Colombia, en la EESR, acentuó la necesidad de describir dicha población en términos de sus linajes, y determinar la existencia de una posible correspondencia entre tales linajes y los patrones o espectros de virulencia.

Esa complejidad en la virulencia se organizó en seis linajes genéticos estadísticamente diferentes, usando la sonda ADN-MGR-586 (Levy et al., 1993). En promedio, la similitud entre todos los linajes fue de 49%, mientras que los aislamientos dentro de cada linaje expresaron, en sus patrones dactiloscópicos, una similitud que osciló entre 92% y 98% (Levy et al., 1993).

En general, cada linaje genético está compuesto por varias razas patogénicas, y una raza puede estar presente en linajes genéticos diferentes; también un mismo linaje se puede recuperar de cultivares diferentes. Sin embargo, al estar las poblaciones de *P. grisea* compuestas por un número limitado de familias genéticas, y si existe una alta relación entre un linaje y su espectro de virulencia, el análisis de la población del hongo a nivel de linajes y su composición en virulencia puede ayudar a desarrollar una estrategia para la búsqueda de resistencia genética al añublo, contra la población del hongo presente en un área determinada.

Espectro de la Virulencia de Linajes Genéticos de *Pyricularia grisea* Sacc.: Implicaciones para el Desarrollo de Resistencia al Patógeno

La caracterización de la estructura genética, el espectro de virulencia y el análisis de las frecuencias de dichos factores dentro de la población total del patógeno deben proveer los medios más confiables para el pronóstico de la durabilidad de la resistencia al patógeno.

Eso no se puede realizar considerando solamente un estudio separado sobre la virulencia o los linajes; en los Cuadros 4 y 5 se muestra el análisis de la combinación de ensayos de virulencia y linajes genéticos de la población del patógeno en Colombia. Este estudio se efectuó con el fin de identificar, dentro de cada linaje, aislamientos individuales que pudieran ser usados como representantes de la diversidad linaje-virulencia para la evaluación por resistencia al añublo del arroz, bajo condiciones controladas de inoculaciones en invernadero (Correa-Victoria et al., 1994).

En la población del patógeno en la EESR hay compatibilidad con todos los genes de resistencia estudiados. Un gen de resistencia puede ser atacado por aislamientos de linajes genéticos diferentes, lo cual sugiere que un factor de virulencia común puede ser compartido por diferentes familias genéticas del hongo. Este es el caso del gen de resistencia Pi-a, atacado por cinco de los seis linajes descritos en el Cuadro 4. Por otra parte, en aislamientos de un mismo linaje genético puede haber diferentes factores de virulencia, los cuales se pueden acumular en un solo aislamiento, o puede haber aislamientos individuales que son un subconjunto de la virulencia correspondiente al espectro total de virulencia de dicho linaje (Correa-Victoria et al., 1994).

Los linajes genéticos SRL-4, SRL-5 y SRL-6 tienen un amplio espectro de virulencia. Sin embargo, se han observado ciertas interacciones específicas virulencia-linaje-gen de resistencia, donde un gen de resistencia puede ser efectivo contra todos los individuos de un linaje entero, y ser no efectivo contra la mayoría de los aislamientos de otros linajes. Este es el caso de los cultivares Fukunishiki y Tetep con los genes de resistencia Pi-z y Pi-k^h, respectivamente (Cuadro 4). Estos

Cuadro 4. Espectro de la virulencia de seis linajes genéticos de *Pyricularia grisea* hallados en Colombia, inoculados en cultivares de arroz con genes de resistencia conocidos.

Cultivar	Gen de resistencia	Reacción ^a según linaje genético					
		SRL1	SRL2	SRL3	SRL4	SRL5	SRL6
Aichi Asahi	Pi-a	+	+	-	+	+	+
BL-1	Pi-b	-	+	-	+	-	+
Caloro	Pi-k ^a	-	-	-	+	+	+
Fukunishiki	Pi-z	-	-	-	+	-	+
Fujisaka 5	Pi-i, Pi-k ^a	-	-	-	+	+	-
K-1	Pi-ta	-	-	+	+	+	-
K-59	Pi-t	+	-	-	+	+	+
Tetep	Pi-k ^h	-	-	-	-	+	-

a. El signo + indica reacción compatible.

Cuadro 5. Espectro de la virulencia de seis linajes genéticos de *Pyricularia grisea* cuando atacan cultivares colombianos de arroz.

Cultivar	Reacción ^a según linaje genético					
	SRL-1	SRL-2	SRL-3	SRL-4	SRL-5	SRL-6
Oryzica Llanos 5	-	-	-	-	-	-
Línea 2	-	+	-	-	-	-
Oryzica 2	-	-	-	-	-	+
Oryzica 1	-	+	-	-	-	+
Metica 1	-	-	+	+	-	+
CICA 8	-	-	-	-	+	-
CICA 9	+	+	-	-	-	-
CICA 6	-	-	-	-	+	+
CICA 4	+	+	-	-	+	+
IR 8	+	+	-	+	+	+

a. El signo + indica reacción compatible.

dos cultivares presentan aparentemente resistencia complementaria, cuya combinación podría conferir resistencia a toda la población del hongo descrita en este estudio.

Los cambios en la virulencia de la población del patógeno en Colombia deben haber estado gobernados, seguramente, por los cambios en los cultivares de arroz sembrados comercialmente en el pasado. Aunque el linaje genético SRL-6 exhibe un amplio espectro y acumulación de genes de virulencia, y ataca a la mayoría de los cultivares comerciales liberados antes, se observa alta interacción específica entre ciertos cultivares de arroz y linajes genéticos del patógeno (Cuadro 5). Oryzica Llanos 5 es el único cultivar comercial de arroz resistente a todos los linajes del hongo bajo las condiciones de inoculación controlada en invernadero, lo que explica su alta resistencia y estabilidad en los campos comerciales (Cuadro 5).

Del Cuadro 5 se pueden deducir varios cruces simples o múltiples para combinar genes de resistencia a todos los linajes genéticos del hongo en Colombia. Las fuentes más lógicas para dichos cruzamientos serían

aquellas que muestren complementariedad en la resistencia a los diferentes linajes genéticos del patógeno, como la que exhiben los cultivares Línea 2, CICA 8, y Oryzica 2. Un cruce simple o múltiple entre estos cultivares debería, teóricamente, conferir resistencia a toda la población del patógeno presente en Colombia. Como lo muestra el Cuadro 6, se podría obtener complementariedad en la resistencia para conferir esa resistencia a toda la población del patógeno, mediante cruzamientos entre progenitores con susceptibilidad a tan sólo dos linajes genéticos del hongo, como también hasta cinco, dependiendo del progenitor.

Para la explotación efectiva del espectro de virulencia de los linajes genéticos y sus frecuencias, con el propósito de apoyar el mejoramiento para el desarrollo de resistencia estable al añublo se debería, entonces, seleccionar aquellos genes o fuentes de resistencia cuyas combinaciones sean efectivas contra todos los linajes presentes en la población del patógeno de interés (Correa-Victoria et al., 1994; Zeigler et al., 1994). La utilización del método de selección recurrente en un programa de mejoramiento tendría la gran ventaja

Cuadro 6. Cruzamientos para la exclusión de linajes compatibles mediante la acumulación de genes de resistencia complementarios.

Cruzamiento ^a	Linajes excluidos	Linajes compatibles con progenitores
Línea 2 x Oryzica 2	Todos	SRL-2, SRL-6
Línea 2 x CICA 8	Todos	SRL-2, SRL-5
Línea 2 x CICA 6	Todos	SRL-2, SRL-5, SRL-6
Oryzica 2 x CICA 8	Todos	SRL-5, SRL-6
Oryzica 2 x CICA 9	Todos	SRL-1, SRL-2, SRL-6
Oryzica 1 x CICA 8	Todos	SRL-2, SRL-5, SRL-6
Metica 1 x CICA 8	Todos	SRL-3, SRL-4, SRL-5, SRL-6
Metica 1 x CICA 9	Todos	SRL-1, SRL-2, SRL-3, SRL-4, SRL-6
CICA 8 x CICA 9	Todos	SRL-1, SRL-2, SRL-5
CICA 9 x CICA 6	Todos	SRL-1, SRL-2, SRL-5, SRL-6

a. Cruzamientos basados en la información del Cuadro 5.

de permitir acumular genes complementarios diferentes que provengan de varios progenitores, para el desarrollo de poblaciones con resistencia al añublo.

Resistencia Estable al Añublo en Cultivares Comerciales de Arroz

Como resultado de la evaluación y selección de líneas resistentes al añublo del arroz, bajo condiciones de alta diversidad y presión del patógeno en la EESR, el Programa de Arroz del CIAT identificó la línea que se liberó comercialmente en 1989 como Oryzica Llanos 5. Destinada a un ecosistema de secano favorecido, donde en el pasado el cultivar más resistente había retenido su resistencia por tan sólo tres ciclos de cultivo comercial, Oryzica Llanos 5 se ha cultivado desde su liberación en más de 300,000 ha, y ha permanecido resistente por más de 12 ciclos de cultivo consecutivos (6 años).

Otras tres líneas hermanas de este cultivar originaron las variedades FONAIAP 2, Mana 3 y Porvenir 95-INIA, las cuales fueron liberadas para producción comercial, respectivamente, en Venezuela, Guyana Francesa y Perú (Selva),

donde el añublo es una de las principales limitaciones en la producción de arroz.

La selección de altos niveles de resistencia, basada en la evaluación y selección de poblaciones segregantes con combinaciones diversas de genes de resistencia, en presencia de una gran diversidad del patógeno, ha sido hasta ahora clave para el Programa de Arroz del CIAT en el desarrollo de líneas de arroz con una resistencia estable al hongo, tal como se informa para el cultivar Oryzica Llanos 5 (Correa-Victoria et al., 1994; Correa-Victoria y Zeigler, 1995).

La resistencia de ese cultivar no procede de un solo progenitor, ya que todos sus progenitores inmediatos son susceptibles a por lo menos algunos aislamientos a los cuales este cultivar es resistente; además, todos esos progenitores son también susceptibles bajo condiciones de campo donde Oryzica Llanos 5 es resistente (Correa-Victoria y Zeigler, 1995). Ninguno de los linajes genéticos de la población del patógeno en Colombia es compatible con todos los progenitores de Oryzica Llanos 5; por el contrario, entre los cinco progenitores inmediatos del cultivar se puede observar una complementariedad en la resistencia (Cuadro 7). Es entonces muy improbable que una resistencia

Cuadro 7. Resistencia complementaria a *Pyricularia grisea* en líneas progenitoras del cultivar Oryzica Llanos 5 en Colombia.

Progenitor	Reacción ^a según linaje genético					
	SRL-1	SRL-2	SRL-3	SRL-4	SRL-5	SRL-6
IR36	R	R	R	R	S	S
CICA 7	R	R	S	S	R	S
CICA 9	S	S	R	R	R	R
5685	R	R	R	R	S	S
Colombia 1	R	R	R	S	R	R

a. R = Todos los aislamientos probados fueron incompatibles; S = Algunos aislamientos fueron incompatibles y otros compatibles.

monogénica o vertical pueda estar gobernando la resistencia en Oryzica Llanos 5, y que ésta haya permanecido estable por tantos años bajo las condiciones de alta presión de la enfermedad en que se ha venido cultivando comercialmente.

El desarrollo de resistencia estable al añublo puede ser posible, entonces, mediante la recombinación de fuentes diferentes de resistencia, las cuales exhiben susceptibilidad a algunos segmentos de la población del patógeno. Genes de resistencia potencialmente útiles serían aquellos para los cuales combinaciones o acumulación de los correspondientes factores de virulencia están ausentes en la población del patógeno. Por lo tanto, para la identificación de aquellos genes que potencialmente pueden dar origen a una resistencia estable al añublo, se requiere una continua caracterización de la estructura genética (linajes), y el monitoreo continuo de las frecuencias de virulencia en poblaciones del patógeno.

Desde 1989, el CIAT ha venido desarrollando un programa de mejoramiento basado en la selección recurrente (ver Guimarães y Correa-Victoria, Capítulo 13 de esta publicación), con el objetivo de recombinar y acumular, de manera gradual y continua, genes de resistencia con efectos menores o

mayores. La escogencia del método de mejoramiento que debe seguirse para desarrollar líneas de arroz resistentes al añublo dependerá básicamente de la complejidad de la población del patógeno, en términos de su estructura genética y frecuencias de virulencia.

La selección recurrente es muy apropiada en circunstancias en donde el patógeno presente una gran diversidad genética y sea necesario recombinar un gran número de genes de resistencia en una misma línea. El método de selección recurrente permite desarrollar poblaciones con una base genética amplia, la cual puede estar constituida por un gran número de genes menores que provean niveles adecuados de resistencia parcial al patógeno. Líneas provenientes de estas poblaciones se pueden usar directamente en cruzamientos, con el objetivo de incorporar genes de resistencia a las diferentes familias genéticas del hongo, o se pueden utilizar en los diferentes ciclos de recombinación dentro del mismo proceso de selección recurrente, como describen Guimarães y Correa-Victoria (Capítulo 13 de esta publicación).

Varias líneas de arroz isogénicas (NILs) fueron desarrolladas por el IRRI, mediante el uso de varias fuentes de resistencia a *P. grisea*, con el objetivo de identificar genes de resistencia en

los donantes (Mackill y Bonman, 1992). Los resultados de inoculaciones de estas líneas isogénicas, con aislamientos de los diferentes linajes genéticos del patógeno encontrados en Colombia, apoyan los resultados obtenidos con los cultivares comerciales de arroz colombianos, en los estudios descritos en este trabajo.

Se encontró una interacción específica entre los genes de resistencia Pi-1 y Pi-2 presentes en dos líneas isogénicas con aislamientos de diferentes linajes genéticos del patógeno. Estos dos genes exhiben una complementariedad en la resistencia contra toda la diversidad en virulencia dada a conocer en Colombia. No se detectó ningún aislamiento en ningún linaje compatible con ambos genes de resistencia (Cuadro 8).

La alta frecuencia de la virulencia compatible con cada gen de resistencia presente en cada una de estas dos líneas isogénicas podría sugerir que, en cualquier momento, se podría dar la existencia de aislamientos individuales que expresen compatibilidad con ambos genes de resistencia; sin embargo, ante estas frecuencias tan altas (86% para Pi-1 y 21% a 100% para

Pi-2, Cuadro 8), teóricamente se esperaría que dichos aislamientos ya estuvieran presentes dentro de la misma población del hongo. Es posible que la combinación de los dos genes correspondientes de virulencia, en un mismo aislamiento, pueda estar confiriendo un efecto deletéreo sobre el patógeno, afectando su viabilidad y, por lo tanto, disminuyendo el posible establecimiento de tales genes dentro de la población del patógeno.

Se ha informado de resultados similares con estas mismas líneas isogénicas inoculadas con poblaciones diferentes de *pyricularia* (Zeigler et al., 1994, 1995). La combinación de genes de resistencia que excluya toda posible compatibilidad de todos los linajes genéticos de una población del patógeno, como método para el desarrollo de una resistencia estable al añublo, ha sido definida en la literatura como la 'hipótesis de la exclusión de linajes' (Zeigler et al., 1994). La identificación de otros genes o fuentes de resistencia, basada en una completa caracterización de la población del patógeno, y combinaciones que puedan ofrecer potencialmente una resistencia estable al agente causal del añublo, debe ser prioridad en cualquier programa de mejoramiento de arroz con este objetivo.

Cuadro 8. Frecuencias de la virulencia de *Pyricularia grisea* en cinco líneas isogénicas inoculadas con seis linajes genéticos del patógeno, en Colombia.

Linaje genético	Frecuencia según línea isogénica ^a (%)				
	C 101 LAC (Pi-1)	C 101 A51 (Pi-2)	C 104 PKT (Pi-3)	C 101 PKT (Pi-4a)	C 105 TTP (Pi-4b)
SRL-1		100			
SRL-2		100		25	
SRL-3					
SRL-4			100	100	
SRL-5	86		100	100	100
SRL-6		21	42	91	97

a. Los paréntesis debajo de cada línea indican los respectivos genes de resistencia.

Resumen de los Pasos para el Desarrollo de Resistencia al Añublo del Arroz

Los elementos básicos para el desarrollo de una resistencia más estable a *P. grisea*, mediante la combinación de diferentes fuentes de resistencia que exhiban susceptibilidad a sólo parte de la población del patógeno, se puede resumir en lo siguiente:

- a. Caracterización de la estructura genética, en linajes, de la población del patógeno.
- b. Caracterización del espectro de virulencia de cada linaje genético, y de la frecuencia de cada factor de virulencia y de sus combinaciones.
- c. Caracterización de cada progenitor potencial, en términos de su resistencia/susceptibilidad a aislamientos de cada linaje genético.
- d. Realización de cruzamientos (simples/múltiples) con el propósito de acumular genes de resistencia complementarios, en combinaciones que potencialmente confieran resistencia a todos los linajes genéticos de la población del patógeno relevante. El uso de selección recurrente es un método eficiente para acumular un gran número de genes de resistencia provenientes de diferentes progenitores.
- e. Seguimiento continuo de las frecuencias de virulencia en el patógeno para confirmar la ausencia de aquellas combinaciones de factores de virulencia que sean relevantes.
- f. Uso de metodologías de campo apropiadas para asegurar una alta, uniforme y constante presión del hongo bajo condiciones de campo, preferiblemente de secano favorecido, repitiendo este proceso en cada generación segregante.
- g. Evaluación, en pruebas multilocales y en diferentes años, de las líneas de arroz seleccionadas por su resistencia al añublo.

Referencias

- Correa-Victoria, F. J. y Zeigler, R. S. 1993a. Field breeding for durable rice blast resistance in the presence of diverse pathogen populations. En: Jacobs, Th. y Parlevliet, J. E. (eds.). Proc. Int. Symp. Durability of Disease Resistance, Netherlands, 1993. Kluwer Academic Publishers, Holanda. p. 215-218.
- _____ y _____. 1993b. Pathogenic variability in *Pyricularia grisea* at a rice blast 'hot spot' site. Plant Dis. 77:1029-1034.
- _____ y _____. 1995. Stability of partial and complete resistance in rice to *Pyricularia grisea* under rainfed upland conditions in eastern Colombia. Phytopathology 85:977-982.
- _____; _____; y Levy, M. 1994. Virulence characteristics of genetic families of *Pyricularia grisea* in Colombia. En: Leong, S. et al. (eds.). Proc. Int. Symp. Rice Blast Disease, Wisconsin, 1994. Commonwealth Agricultural Bureaux International (CABI), Wallingford, Reino Unido. p. 211-229.
- Cuevas-Pérez, F. y Gaona, J. S. 1988. Disease selection in rice in Colombia and Central America. Int. Rice Res. Newsl. 13 1:14-15.
- Hamer, J.; Farral, L. L.; Orbach, M. J.; Valent, B.; y Chumley, F. G. 1989. Host species-specific conservation of a family of repeated DNA sequences in the genome of a fungal plant pathogen. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 86:9981-9985.

- Levy, M.; Romao, J.; Marchetti, M. A.; y Hamer, J. E. 1991. DNA fingerprinting with a dispersed repeated sequence resolves pathotype diversity in the rice blast fungus. *Plant Cell* 3:95-102.
- _____; Correa-Victoria, F. J.; Zeigler, R. S.; Xu, S.; y Hamer, J. E. 1993. Genetic diversity of the rice blast fungus in a disease nursery in Colombia. *Phytopathology* 83:1427-1433.
- MacKill, D. M. y Bonman, J. M. 1992. Inheritance of blast resistance in near isogenic lines of rice. *Phytopathology* 82:746-749.
- Rosero, M. J. 1979. Breeding for blast resistance at CIAT. En: Proc. Rice Blast Workshop, Manila, 1979. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas. p. 63-67.
- Weeraratne, H.; Martinez, C.; y Jennings, P. R. 1981. Genetic strategies in breeding for resistance to rice blast *Pyricularia oryzae* in Colombia. En: Proc. Symp. on Rice Resistance to Blast. Montpellier, 1981. Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières (IRAT), Montpellier, Francia. p. 305-311.
- Zeigler, R. S.; Tohme, J.; Nelson, R.; Levy, M.; y Correa-Victoria, F. J. 1994. Lineage exclusion: A proposal for linking blast population analysis to resistance breeding. En: Leong, S. et al. (eds.). Proc. Int. Symp. Rice Blast Disease, Wisconsin, 1994. Commonwealth Agriculture Bureaux International (CABI), Wallingford, Reino Unido. p. 267-292.
- _____; Cuoc, L. X.; Scott, R. P.; Bernardo, M. A.; Chen, D.; Valent, B.; y Nelson, R. J. 1995. The relationship between phylogeny and virulence in *Pyricularia grisea* in the Philippines. *Phytopathology* 85:443-451.

Vivero Nacional de Piricularia: Progreso, Perspectivas y Utilización como Fuente de Progenitores para la Selección Recurrente



Anne S. Prabhu

*Anne S. Prabhu¹, Alceu S. Ribeiro²,
Jaciro Soave³, Napoleão S. Souza⁴,
Dittier Kempf⁵, Marta C. Flippi¹,
Paulo Hideo N. Rangel¹ y
Francisco J. P. Zimmermann¹*

¹Investigadores del Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA); ²Investigador del Centro de Pesquisa de Terras Baixas de Clima Temperado (EMBRAPA-CPACT); ³Investigador del Instituto Agronômico de Campinas (IAC); ⁴Investigador de la Empresa Matogrossense de Pesquisa, Assistência e Extensão Rural S/A (EMPAER-MT); ⁵Investigador del Instituto Riograndense do Arroz (IRGA), Brasil

Contenido

Introducción

Método de Evaluación por Resistencia a Piricularia

Vivero Nacional de Piricularia (VNB)

Utilización del VNB en la Elección de Progenitores para la Selección Recurrente

Observaciones Generales

Agradecimientos

Referencias

Introducción

La resistencia a la piricularia del arroz, *Pyricularia grisea* (Cooke) Saccardo, es una característica compleja, y los criterios para la selección en el campo son difíciles de definir. En los países en desarrollo, los fitomejoradores han obtenido considerables progresos en la obtención de cultivares resistentes; sin embargo, esto se ha logrado sin ningún conocimiento en cuanto a la identidad del patógeno (Robinson, 1976).

El mejoramiento para buscar resistencia vertical (RV) es una buena alternativa; además, sigue siendo la estrategia más utilizada por los fitomejoradores, y lo seguirá siendo mientras la variación genética que existe dentro del germoplasma no haya sido explorada en su totalidad. Combinaciones de diversos genes de RV posiblemente aumenten el grado de la resistencia, de manera tal que los patotipos combinados con los genes del hospedante no posean capacidad para causar epidemia.

Ese tipo de RV puede ser permanente, y la literatura presenta varios ejemplos en lo que se refiere a los cereales (Van der Plank, 1968). Estudios recientes en arroz, realizados en Colombia, han demostrado un alto grado de resistencia en los cultivares recientemente desarrollados, como son los casos de *Oryza Llanos 4* y *Oryza Llanos 5*. No se ha encontrado ningún aislamiento de *P. grisea* compatible con los genes de resistencia presentes en estos cultivares (Correa-Victoria y Zeigler, 1993).

En Brasil hay disponibles unos pocos cultivares de arroz como *Tres Mariás*, con genes mayores que ofrecen resistencia amplia contra todas las razas fisiológicas del patógeno. En general, la RV conferida por los genes mayores presenta

resistencia para uno o para pocos patotipos del hongo y no es durable. Por otro lado, los cultivares con resistencia parcial (RP), conferida por genes menores, ofrecen un cierto grado de resistencia contra todos los patotipos del hongo y se considera durable. Según Van der Plank (1968), esta resistencia se considera generalmente como sinónimo de resistencia horizontal.

La RP reduce los niveles de la enfermedad y se caracteriza por un tipo de infección susceptible (Parlevliet y Zadoks, 1977). La naturaleza genética de la RV es cualitativa, mientras que la RP es, en la mayoría de los casos, cuantitativa. La RP en algunos cultivares es específica y controlada por genes mayores u oligogénicos (Bonman et al., 1989; Parlevliet, 1983; Ikehashi y Kiyosawa, 1981).

La evaluación de la RP es complicada, debido a la coexistencia de RP y RV en el mismo cultivar. La variación continua, o sea, la reacción no diferencial, usualmente es referida como resistencia poligénica o RP. El lento progreso de la enfermedad es una de las características que puede ser producida por RP o RV incompleta. La RV incompleta no confiere resistencia durable y se suele confundir con la RP (Robinson, 1976).

En Brasil se están adoptando diversas estrategias de mejoramiento para la obtención de cultivares de arroz con resistencia a la piricularia. Estas estrategias incluyen liberación secuencial de cultivares, desarrollo de cultivares con mezcla de líneas isogénicas, acumulación de genes de resistencia con cruzamientos múltiples y selección recurrente (Prabhu y Guimarães, 1990). La búsqueda de fuentes de resistencia y la evaluación de líneas élite constituyen requisitos para el éxito de todas las estrategias de mejoramiento.

La identificación del gen de androesterilidad en el arroz y su utilización para el desarrollo de poblaciones permitió el uso del mejoramiento de la población en el cultivo. Por lo tanto, la posibilidad de emplear la estrategia de selección recurrente trajo una nueva perspectiva para la búsqueda de cultivares con resistencia amplia y duradera. Sin embargo, esa metodología exige un mayor énfasis en la selección de los progenitores y permite la inclusión de germoplasma nativo y exótico. Con la selección recurrente es posible producir poblaciones con elevado nivel de resistencia a piricularia y paralelamente incorporar las características agronómicas deseables. Este germoplasma sirve como base para la extracción de líneas y la producción de cultivares comerciales.

Método de Evaluación por Resistencia a Piricularia

En 1963 se propuso la estandarización de un método de evaluación de germoplasma, por medio del vivero uniforme de piricularia, en un simposio de arroz realizado en Filipinas, bajo la coordinación del International Rice Research Institute, IRRI (Ou, 1963).

En 1975 se propuso el Vivero Internacional de Piricularia del Arroz (IRBN), que forma parte del Programa Internacional de Pruebas de Arroz (IRTP), hoy Red Internacional para la Evaluación Genética del Arroz (INGER).

Desde su establecimiento, el IRBN se ha desarrollado en Brasil, en varios estados como Rio Grande do Sul, São Paulo y, posteriormente, en Goiás (Prabhu et al., 1982; Soave y Azzini, 1978; Soave et al., 1975, 1976; Ribeiro, 1974, 1975; Ribeiro e Ishy, 1974).

El método consiste en evaluar los genotipos en camas de 1.5 m de ancho y de 15 a 20 m de largo, en las cuales se siembran los materiales en líneas de 0.5 m de largo y a espacios de 0.1 m; los testigos resistentes y susceptibles se intercalan cada 50 líneas del material bajo evaluación. Generalmente, en los dos lados y en las cabeceras de las camas se establece una franja de tres a cuatro surcos con mezclas de cultivares susceptibles. Para propiciar una infección uniforme y alta, se aplica una fertilización nitrogenada (120 kg/ha de N o más, utilizando sulfato de amonio) y cantidades adecuadas de fósforo, potasio y sulfato de zinc.

En general, en condiciones naturales de campo, las esporas del patógeno son suficientes para iniciar la infección; sin embargo, en algunas localidades el inóculo se puede iniciar o incrementar recolectando hojas enfermas y cortándolas en trocitos que se distribuyen luego sobre los materiales esparcidores.

Los criterios que se utilizan para determinar el grado de resistencia son: a) tipo de la lesión o infección, b) número de lesiones o porcentaje del área foliar infectada por la enfermedad, y c) combinación de los dos criterios.

Los grados de la enfermedad en cada genotipo varían de 0 hasta 9, y se asignan de acuerdo con el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz, propuesto por el IRRI (1976). El Grado 0 indica ausencia de infección; los grados 1 a 4 expresan el tipo de lesión, siendo el 4 indicativo de susceptibilidad; del grado 5 al 9 representan incrementos en el porcentaje del área foliar afectada por las lesiones.

En las condiciones brasileñas, los resultados de los IRBN han permitido identificar fuentes de resistencia

originarias de materiales introducidos de diversos países. Algunos materiales, comúnmente utilizados en otros países y por los centros internacionales como fuentes de resistencia, resultaron susceptibles cuando se sembraron en Brasil, en esas camas.

Para la obtención de cultivares resistentes para las condiciones de secano y de riego, los programas nacionales han utilizado ampliamente, en diversos cruzamientos, los siguientes genotipos, entre otros: Tres Marias, Basmati-370, Carreon, Tetep, H-5, Ta-Poo-Cho-Z, Huan-Sen-Goo, Ramtulasi, Ramagarh, Jhum Paddy, Pusur y T-23.

Vivero Nacional de Piricularia (VNB)

En un grupo de trabajo formado durante la 'Segunda Reunião Nacional de Pesquisa de Arroz', realizada en 1980, se llamó la atención para realizar un trabajo cooperativo a nivel nacional, considerando prioritaria la creación de un Vivero Nacional de Piricularia (VNB).

El primer VNB se organizó en 1982, como parte del Programa Nacional de Pesquisa de Arroz, con los siguientes objetivos: intercambiar y evaluar materiales promisorios de los diferentes programas de mejoramiento existentes en el país; identificar donantes apropiados para resistencia a la piricularia; evaluar la estabilidad de esos materiales en diferentes localidades y años y estudiar la variación genética del patógeno por medio de reacciones diferenciales de los genotipos.

Hasta el momento se han realizado 12 VNB que incluyen entre seis y nueve sitios de evaluación. En el presente capítulo se resumen los principales resultados obtenidos en

los VNB que se condujeron entre los años de 1982 y 1994, y se discuten los criterios para su evaluación y su utilización como fuentes de progenitores para los programas de mejoramiento, enfocando este trabajo hacia la selección recurrente.

El VNB está compuesto por:

- a) fuentes de resistencia comúnmente utilizadas en los programas de mejoramiento, para estudiar su estabilidad y espectro de resistencia;
 - b) diferenciales internacionales, para verificar la variabilidad del patógeno; y
 - c) líneas nombradas por los programas estatales de mejoramiento.
- El número de materiales evaluados y los sitios de evaluación de los VNB sembrados entre 1982 y 1994 se presentan en el Cuadro 1.

El análisis de los datos obtenidos en ese periodo indicó que Tres Marias y Carreon presentan reacción del tipo resistente (grado entre 0 y 3, en el Sistema de Evaluación Estándar para Arroz) en todos los años de las pruebas. Por lo tanto, se pueden utilizar como progenitores y fuentes de resistencia, en programas de selección recurrente.

Cuadro 1. Número total de entradas que hicieron parte del VNB en diferentes años y localidades de evaluación, en el periodo de 1982 a 1994.

Año	No. de entradas	No. de localidades de evaluación
1982	300	7
1983	358	6
1984	459	6
1985	498	6
1986	493	5
1987	446	5
1988	574	8
1989	583	9
1990	430	7
1991	481	6
1992	456	8
1993	510	8
1994	500	9

La siembra de estos viveros en diferentes localidades indicó la presencia de interacciones del tipo genotipo x ambiente, ya que se observaron diferentes reacciones de un mismo material según el sitio donde estuvo sembrado. Como ejemplo se puede mencionar el caso de Pindorama y Pindamonhangaba, sitios localizados en el Estado de São Paulo, donde las reacciones de la mayoría de las entradas fueron distintas. Ese comportamiento se debe probablemente a diferencias en la frecuencia de las razas del patógeno en estas localidades.

El análisis conjunto de los resultados de los 8 años de pruebas, en los cuales fueron utilizados genotipos provenientes de ensayos avanzados de rendimiento de programa de mejoramiento de EMBRAPA-CNPAF, sirvió para evaluar el progreso alcanzado por ese programa. Los resultados presentaron diferencias significativas entre años, localidades y líneas; en el Cuadro 2 se presentan los promedios de las reacciones de las líneas mejoradas, obtenidos en diferentes años. Se observa que, en general, los promedios de las reacciones a piricularia de las líneas de arroz de riego fueron

mayores que los del testigo CICA 8 e inferiores a los de los testigos BR-IRGA 409 y Metica 1.

En cuanto a la severidad, el análisis conjunto de los resultados de 8 años de pruebas realizadas en cuatro localidades, utilizando BR-IRGA 409, CICA 8 y Metica 1 como testigos, mostró que la presión de la enfermedad fue significativamente mayor en Pindamonhangaba (São Paulo), seguida de Goiânia (Goiás) y Pelotas (Rio Grande do Sul), y por último estuvo Pindorama (São Paulo). En promedio, los grados fueron, respectivamente, de 5.0, 4.0, 4.0 y 3.5.

En los 2 últimos años de evaluaciones del VNB (1992 y 1993) se verificó, en los materiales desarrollados por EMBRAPA-CPACT y el IRGA, una tendencia al aumento en el grado de resistencia de las entradas, en relación con el observado en 1991 y en los testigos, en ambos programas. Por otra parte, el grado promedio y la amplitud de la mejor entrada fueron inferiores (datos no presentados), lo que indica progreso en la obtención de líneas con mayor grado de resistencia. De esa manera, el VNB se puede utilizar para evaluar el progreso del mejoramiento para la enfermedad.

Cuadro 2. Promedios^a de las reacciones a piricularia de las líneas provenientes de ensayos avanzados de rendimiento de arroz de riego, y de los tres testigos utilizados para comparación. Evaluaciones realizadas en los VNB, de 1983 a 1991.

Año	Líneas avanzadas	CICA 8	BR-IRGA 409	Metica 1
1983	3.55	1.67	5.00	3.50
1984	3.81	1.16	4.83	4.33
1985	4.33	2.67	8.00	4.83
1986	3.35	3.40	4.20	3.80
1987	3.27	3.00	4.20	3.80
1989	5.02	4.00	6.00	4.80
1990	3.68	3.48	5.71	5.42
1991	2.98	3.28	4.71	6.00
Promedio	3.74	2.83	5.33	4.56

a. Promedios de cinco y siete localidades, y con un total de entradas que varió entre 84 y 189 por año.

Utilización del VNB en la Elección de Progenitores para la Selección Recurrente

Una de las principales dificultades en la interpretación y utilización de datos del VNB es la naturaleza de la resistencia de las plantas seleccionadas. La diversidad de la población del patógeno entre las diferentes localidades de evaluación, y la interacción diferencial de la reacción de los genotipos permiten la selección de aquellos materiales con resistencia; aun con la presencia de genes mayores, existe la tendencia de selección simultánea para RP (Parlevliet, 1983).

En un proyecto de selección recurrente, donde la resistencia a piricularia es una de las prioridades, la elección de progenitores con resistencia adecuada y originaria de diferentes fuentes es el primer paso para la constitución de una población inicial con potencial para producir los resultados esperados.

La evaluación e identificación de fuentes apropiadas en el VNB es una medida práctica y segura, aunque no exista un sistema modelo para la elección de progenitores. En general, los grados bajos de infección representan resistencia específica, o sea, RV (1 y 2) y los grados más altos de infección indican resistencia no específica (4 a 9), en la escala del IRRI (1976). La reacción Tipo 3 representa resistencia intermedia (Ou, 1979), que posiblemente es controlada por genes mayores (Leung et al., 1988).

Según Prabhu y Morais (1988), en el germoplasma nativo utilizado en los VNB se pudieron identificar dos tipos de resistencia, los cuales fueron nombrados como Tipo Paga Divida y Tipo Amarelão. El Tipo Paga Divida

se caracteriza por reacciones que varían entre los grados 4 y 5 en el VNB, lento progreso de piricularia en las hojas, baja tasa aparente de infección, lento progreso horizontal a partir de la fuente del inóculo y menor número de lesiones abiertas, lo cual indica resistencia, y proporciones ínfimas de piricularia en las panículas. Este tipo de resistencia, que no se altera con alta presión de infección o con condiciones ambientales favorables como la fertilización nitrogenada, se encuentra en cultivares nativos como Chatão (Figura 1) y mejorados como Araguaia.

El tipo de resistencia de Amarelão se caracteriza por reacción susceptible (grado 6 a 9) en los VNB y, en condiciones de alta presión de infección de piricularia en el campo, lento progreso de la enfermedad en las hojas y panículas en ausencia de aloinfección en las pruebas realizadas en parcelas grandes. Este tipo de resistencia, de naturaleza poligénica, que se hace evidente sólo bajo condiciones de baja presión del inóculo, se encontró en los cultivares IRAT 13, Moroberekan, IRAT 104, Iguape Redondo y Cateto (Prabhu y Ferreira, 1991).

Los cultivares que presentan resistencia del tipo Paga Divida (Figura 2) en todas las localidades de evaluación de los VNB, con pocas lesiones esporulativas en las hojas inferiores, pueden tener mayor valor como progenitores en proyectos de selección recurrente.

El grado de resistencia a la piricularia de las líneas en las camas de infección no siempre corresponde a su comportamiento en el campo. Líneas con grado entre 7 y 9, y entre 0 y 3, en las camas permanecen, respectivamente, susceptibles y resistentes en el campo; mientras tanto se puede esperar que, con el tiempo, se rompa la resistencia de las

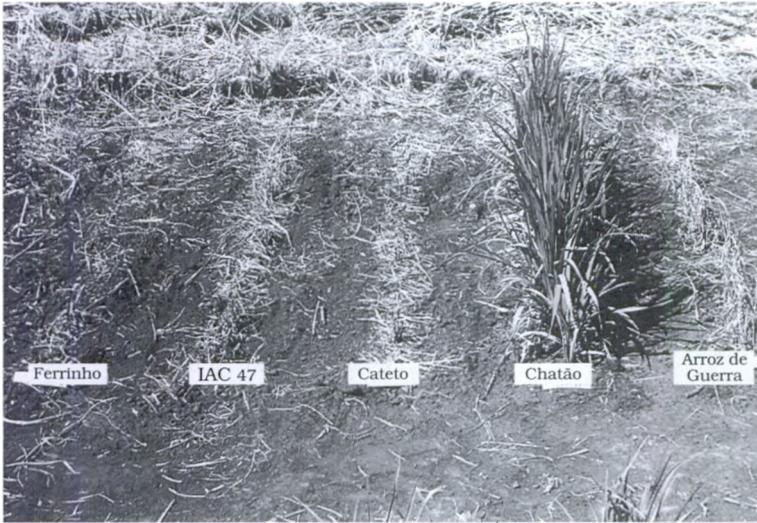


Figura 1.
Ruptura de la resistencia del tipo Amarelão en los cultivares Cateto y Arroz de Guerra, en comparación con Chatão, bajo condiciones de alta presión de infección en el campo, en Goiânia, 1995.

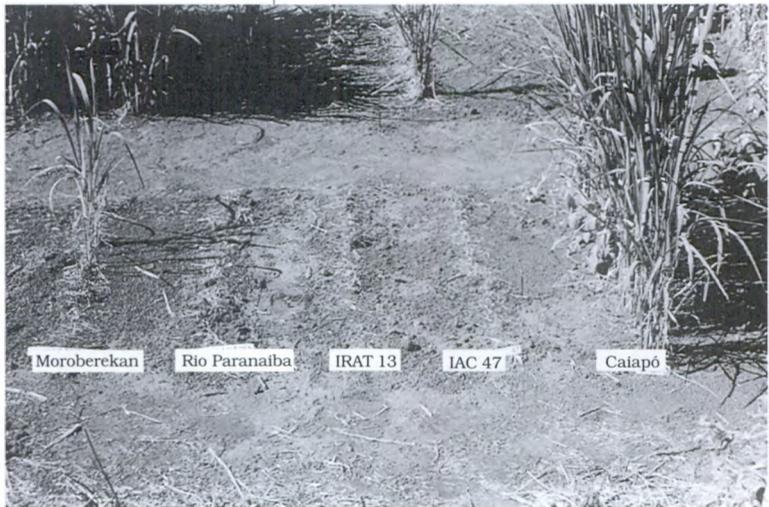


Figura 2.
Resistencia de tipo Paga Divida en el cultivar Caiapó, comparada con las de Moroberekan e IRAT 13 (testigos mundiales para resistencia parcial), bajo condiciones de alta presión de infección en el campo, en Goiânia, 1995.

últimas en el campo. La mayoría de las líneas que presentan reacción con grado 4 (pocas lesiones esporulativas en las hojas inferiores) tienen mayor valor como exponentes de un nivel de resistencia intermedia.

En los últimos años se está usando el índice de severidad de la piricularia (ISD) como criterio de selección de líneas, como una medida de RP (IRRI, 1989). Este parámetro se calcula por medio de la siguiente fórmula:

$$ISD = \frac{\sum \text{Reacción compatible (grados 4 a 9)}}{\text{Total de pruebas con reacciones compatibles}}$$

Los grados 4 a 9 representan reacciones de compatibilidad, o sea, de susceptibilidad. La selección de líneas sobre la base de la frecuencia de pruebas con calificación menor que 3 indica alto grado de RV. El Cuadro 3 muestra el grado promedio, la frecuencia de reacción incompatible

Cuadro 3. Grado medio de infección (GM), frecuencia de pruebas con reacción incompatible (FRI) e índice de severidad de la enfermedad (ISD) con reacciones compatibles (grados 4-6 y 4-9) de 26 entradas del IRBN de 1989.

Entrada	GM ^a (0-9)	FRI (0-3)	ISD (4-6)	ISD (4-9)
Dular	3.1	65	5.0	5.4
Kanto-51	4.6	31	5.0	5.6
BG367-4	2.0	81	4.6	4.6
B 5592-F	2.2	79	4.8	4.7
Carreon	1.8	86	4.2	4.6
Cheolweon	2.8	67	4.6	4.7
Tetep	1.8	86	4.3	4.3
IR1847-6-86-3-3	4.9	29	5.0	5.8
IR22082-41-2	3.3	35	4.7	5.7
IR28228	2.3	79	5.0	5.2
IR32429	2.1	77	4.2	4.5
IR36	2.9	65	4.7	5.1
IR39326	1.7	91	4.6	5.5
IR50	4.3	53	4.9	6.2
Jinbu 8	3.5	60	5.0	6.1
KNP 34	3.9	39	4.7	5.1
MW10	4.3	36	5.1	5.7
PAU 50	4.5	33	4.9	5.7
PY2	5.3	20	4.9	6.0
RP2243-12-5	3.9	48	4.9	5.8
Suweon 352	2.7	68	4.8	4.8
Ta-Poo-Cho-Z	1.5	91	4.3	5.7
Tanu 831358	3.9	41	4.4	5.7
Unbong	2.0	83	5.0	5.6
Aichi Asahi	6.6	30	4.6	6.6
CR156-5021-207	5.4	25	5.1	6.5

a. \bar{X} : las medias se basaron en 42 localidades de prueba.
FUENTE: IIRI, 1989.

(0-3) y el índice de severidad de piricularia con reacción compatible (4-6 y 4-9) de 26 entradas, evaluadas en 42 localidades de diferentes países, en el IRBN de 1989. Se observó que la identificación de las mejores entradas depende del criterio utilizado y de los valores fijados como límites.

Mientras tanto, los coeficientes de las correlaciones entre los diferentes criterios utilizados fueron significativos, según el Cuadro 4. La correlación entre la frecuencia de reacción incompatible (0-3) y el índice de severidad de la enfermedad con reacción compatible fue negativa

($r = -0.69^{**}$), indicando que cuanto mayor es el grado de RV, mayor será la RP, aunque existan excepciones (Figura 3). Las entradas IR39326, Ta-Poo-Cho-Z y Unbong, con altas frecuencias de reacciones incompatibles, presentan valores de ISD mayores que 5. Por otro lado, los genotipos BG367-4, Carreon y Tetep, con mayores frecuencias de reacción incompatible, mostraron valores de ISD menores que 4.7 (Cuadro 3). Este tipo de resistencia, si se utiliza como progenitor en proyectos de selección recurrente, puede ser durable.

Cuadro 4. Coeficientes de correlación entre los criterios de selección de líneas^a. GM = grado promedio de infección por piricularia (escala 0-9); FRI = frecuencia de pruebas con reacciones incompatibles (escala 0-3); ISD = índices de severidad de piricularia (grados 4-6 y 4-9, ver fórmula en el texto).

Criterio	FRI (0-3)	ISD (4-6)	ISD (4-9)
GM (\bar{X})	-0.97*	0.47*	0.75*
FRI (0-3)		-0.44*	-0.69**
ISD (4-6)			0.53*

a. n = 26.

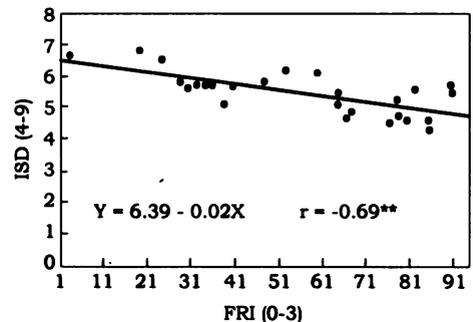


Figura 3. Relación entre la frecuencia de pruebas con reacción incompatible (FRI) y el índice de severidad de la enfermedad con reacción compatible (ISD). El n fue igual a 26.

En las entradas del VNB de 1989, seleccionadas al azar, la correlación entre el grado promedio de líneas \bar{X} y el ISD es positiva y altamente significativa ($r = 0.75^{**}$, $n = 76$). El grado promedio de reacción en diferentes localidades de evaluación es el límite máximo de la calificación de 4; un valor de ISD menor que 4 representa alto grado de resistencia sin ninguna caracterización genética.

Por tanto, el criterio de selección se debe determinar considerando el nivel y el tipo de la resistencia deseada para cada programa de mejoramiento o proyecto de selección recurrente. Las líneas, principalmente aquellas que presentan grado 4 en las camas, se deben evaluar en el campo en cuanto a piricularia en la panícula, antes de que sean utilizadas como progenitores.

Observaciones Generales

De los resultados obtenidos con los VNB y el análisis de los mismos se pueden destacar los siguientes puntos y conclusiones:

1. Se identificaron diversas fuentes con amplio espectro de resistencia y se utilizaron en programas de mejoramiento en Brasil.
2. Se liberaron cultivares con diferentes grados de resistencia, entre los cuales se destaca el cultivar Javaé, recomendado para el Estado de Tocantins.
3. Hubo considerable progreso (incremento en el nivel de la resistencia) en la obtención de líneas avanzadas en todos los programas de mejoramiento, en los cuales se utilizó el método del pedigrí.
4. Aunque se hayan identificado varias fuentes de resistencia mediante los VNB, hay necesidad de seguir buscando nuevas fuentes de resistencia en los IRBN.

5. La mayoría de los estudios en que se utilizaron los VNB se han orientado a conocer la reacción del hospedante; es necesario, en el futuro, desarrollar trabajos para caracterizar las poblaciones del patógeno en las diferentes localidades de evaluación.
6. Los VNB permitieron identificar progenitores para los trabajos de mejoramiento poblacional, mediante la selección recurrente.
7. Con los VNB se reduce la probabilidad de que genotipos con alto grado de susceptibilidad sean utilizados como progenitores, en los trabajos de selección recurrente, y se amplía la cobertura del proyecto por las evaluaciones multilocales.
8. El vivero permite evaluar continuamente las líneas homocigóticas extraídas gradualmente en los diferentes ciclos de selección recurrente, y determinar el progreso de la selección.

Agradecimientos

A todas las personas que contribuyeron para la composición del Vivero Nacional de Piricularia a lo largo de los años.

Referencias

- Bonman, J. M.; Bandong, J. M.; Lee, Y. H.; Lee, E. J.; y Valent, B. 1989. Race specific partial resistance to blast in temperate japonica rice cultivars. *Plant Dis.* 73:496-499.
- Correa-Victoria, F. J.; y Zeigler, R. S. 1993. Pathogenic variability in *Piricularia grisea* at a rice blast "hot spot" breeding site in Eastern Colombia. *Plant Dis.* 77:1029-1035.
- Ikehashi, H. y Kliysowa, S. 1981. Strain specific reaction of field resistance of japonese rice varieties evaluated with Philippine strains of rice blast fungus, *Piricularia oryzae* Cav. *Jpn. J. Breed.* 31:293-301.

- IRRI (International Rice Research Institute). 1976. Standard evaluation system for rice. 2 ed. Manila, Filipinas. 64 p.
- _____. 1989. Final report on the Eighteenth International Rice Blast Nursery, Manila, Filipinas. p. 45.
- Leung, H.; Borromeo, E. S.; Bernardo, M. A.; y Notteghem, J. L. 1988. Genetic analysis of virulence in the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Phytopathology* 78:1227-1233.
- Ou, S. H. 1963. A proposal for an international program of research on the rice blast disease. En: *The Rice blast disease*. Johns Hopkins, Maryland, E. U. p. 441-446.
- _____. 1979. Breeding rice for resistance to blast: A critical review. En: *Rice Blast Workshop, 1979, Los Baños. Memorias*. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. p. 81-137.
- Parlevliet, J. E. 1983. Durable resistance in self-fertilization annuals. En: *Lamberti, F.; Waller, J. M.; Graff, N. A.; y Van der (eds.). Durable resistance in crops*. Plenum, Nueva York. p. 347-362.
- _____. y Zadoks, J. C. 1977. The integrated concept of disease resistance: A new view including horizontal and vertical resistance in plants. *Euphytica* 26:57-73.
- Prabhu, A. S.; Bedendo, I. P.; Faria, J. C.; Souza, D. M. de; Soave, J.; y Amaral, R. E. M. 1982. Fontes de resistência vertical a *Pyricularia oryzae* em arroz. *Summa Phytopathol.* 8:78-90.
- _____. y Morais, O. P. 1988. Blast disease management in upland rice in Brazil. En: *Progress in upland rice research*. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. p. 383-392.
- _____. y Guimarães, E. P. 1990. Estratégias de controle de piricularia em arroz de sequeiro. *Summa Phytopathol.* 16(1):47-56.
- _____. y Ferreira, R. P. 1991. Avaliação e seleção no melhoramento de arroz visando resistência a piricularia e mancha parda. En: *Reunião sobre Mejoramiento de Arroz en el Cono Sur 1989, Goiânia. Trabajos*. IICA-PROCISUR. Diálogo 33. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA), Montevideo. p. 75-85.
- Ribeiro, A. S. 1974. Testes de resistência à piricularia do arroz. *Lavoura Arrozeira* 27(282):33-38.
- _____. 1975. Testes de fontes de resistência à piricularia. *Lavoura Arrozeira* 28(284):52-56.
- _____. e Ishiy, J. 1974. Reações de variedades de arroz à piricularia. *Lavoura Arrozeira* 27(280):33-43.
- Robinson, R. A. 1976. *Plant pathosystems*. Springer-Verlag, Nueva York. 175 p.
- Soave, J.; Azzini, L. E.; Banzatto, N. V.; y Rocha, T. R. 1975. Comportamento de cultivares de arroz quanto à suscetibilidade a *Pyricularia oryzae* Cav. em quatro localidades do Estado de São Paulo, em 1971/72. *Summa Phytopathol.* 1:87-91.
- _____.; _____.; _____.; Schmidt, N. C.; y Alojji-Sobrinho, J. 1976. Reação comparativa dos principais cultivares paulistas de arroz (*Oryza sativa* L.) a *Pyricularia oryzae* Cav. em seis localidades do Estado de São Paulo, nos anos agrícolas de 1972/73 e 1973/74. *Summa Phytopathol.* 2:109-114.
- _____. y _____. 1978. Pesquisa sobre fontes de resistência do arroz (*Oryza sativa* L.) à piricularia (*Pyricularia oryzae* Cav.) na folha para as condições do Estado de São Paulo. *Summa Phytopathol.* 4:76-82.
- Van der Plank, J. E. 1968. *Disease resistance in plants*. Academic Press, Nueva York. p. 206.

Parte 4

Selección Recurrente para Producción de Híbridos

Capítulo 18

Selección Recurrente para la Producción de Arroz Híbrido



Péricles C. F. Neves

*Péricles C. F. Neves, Paulo Hideo N.
Rangel y Veridiano dos A. Cutrim*

Investigadores del Centro Nacional de
Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAF),
de la Empresa Brasileira de Pesquisa
Agropecuária (EMBRAPA), Caixa
Postal 179, 74001-970 Goiânia,
Goiás, Brasil

Contenido

Introducción

Ventajas del Arroz Híbrido

Obtención de Arroz Híbrido por el Método de Tres Líneas

Alternativas Aplicables a la Tecnología de Híbridos

Obtención de híbridos por el método de dos líneas

Exploración de la variabilidad genética entre grupos

Utilización del gen 'eui' y del estigma largo

Selección Recurrente en el Mejoramiento de Híbridos

Selección Recurrente Recíproca en EMBRAPA-CNPAF

Obtención de las poblaciones mantenedoras y restauradoras

Descripción del esquema de selección recurrente recíproca

Referencias

Introducción

Las variedades híbridas de arroz se han cultivado desde 1976 en la República Popular de la China. Las 140,000 ha cultivadas inicialmente con híbridos aumentaron a 17.6 millones de hectáreas en 1992, lo que representa un 53.9% del área total. Mientras el área sembrada con arroz en ese período se redujo de 35 a 32.6 millones de hectáreas, la producción total cambió de 121.5 a 185.4 millones de toneladas; el 63.3% de esta producción proviene de las variedades híbridas (Xizhi y Mao, 1994a).

El progreso obtenido por los chinos en la adopción de esa nueva tecnología ha llevado a algunos países a invertir en el desarrollo de híbridos de arroz. En Brasil, el Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), perteneciente a la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), está desarrollando, desde 1983, tecnologías para la producción de semillas y el mejoramiento de híbridos de arroz. Ese trabajo se inició en colaboración con el Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières (IRAT), hoy Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département des cultures annuelles (CIRAD-CA), de Francia.

Ventajas del Arroz Híbrido

La principal ventaja de los híbridos está en el incremento de la productividad, debido al efecto de la heterosis. Según Xizhi y Mao (1994a), los híbridos producen, en promedio, 2 t/ha más que las variedades convencionales. Esta ventaja se debe principalmente a la superioridad en características agronómicas, morfológicas y fisiológicas.

En relación con las características agronómicas y morfológicas, los híbridos poseen un sistema radical más vigoroso, mejor habilidad de macollaje, panículas mayores, mayor número de espiguillas y mayor peso de los granos, en comparación con las variedades tradicionales. En las características fisiológicas, los híbridos presentan mayor actividad radical, mayor transporte y traslocación de nutrimentos y menor intensidad respiratoria, lo que puede aumentar la eficiencia en el uso de energía.

El arroz híbrido posee también mayor área foliar y mayor intensidad fotosintética; algunos estudios muestran que este arroz es superior a las variedades convencionales en cuanto a la tasa neta de fotosíntesis y a la intensidad en el aumento del peso de la materia seca. En función de estas características, los híbridos pueden tener una mayor adaptabilidad y mayor resistencia a los estreses ambientales (Xizhi y Mao, 1994a).

Obtención de Arroz Híbrido por el Método de Tres Líneas

Un híbrido de arroz resulta del cruzamiento entre dos líneas progenitoras: una línea es portadora de un citoplasma que produce esterilidad masculina, comúnmente de citoplasma WA (línea A) y otra posee genes nucleares de restauración de la fertilidad (línea R); éstos son los componentes del sistema de esterilidad masculina conocido como genético-citoplasmático. Todavía se necesita una línea más, la B, de genotipo similar al de la línea A, pero con citoplasma normal, lo que permite multiplicar las semillas de la línea A correspondiente.

En un programa de desarrollo de híbridos, las líneas A, B y R se

proviene de líneas puras, las cuales se obtienen, a su vez, por medio del método genealógico de mejoramiento. El proceso se inicia con la identificación de líneas restauradoras, o sea, las que poseen los genes de restauración de la fertilidad, y líneas mantenedoras, o sea, las que no poseen esos genes. Eso se hace por medio de cruzamientos de prueba, en los cuales el probador es una línea con citoplasma androestéril. El nivel de fertilidad en las progenies de esos cruces indica la capacidad de la línea evaluada para restaurar la fertilidad; si la fertilidad es menor que el 1%, la línea se considera mantenedora, pero si la fertilidad es restaurada, la línea es una restauradora (Yuan y Fu, s.f.).

Aunque no siempre las líneas se ubican en esos extremos, es posible obtener una cierta cantidad de líneas mantenedoras y restauradoras, en función de las interacciones genético-citoplasmáticas, dependiendo del citoplasma utilizado. Virmani y Banghui (1988) presentaron una serie de ellos. Es ampliamente conocido que las líneas chinas, en casi su totalidad, poseen el citoplasma WA. En Brasil también ha sido más fácil encontrar, en el grupo indica, mantenedoras y restauradoras para ese citoplasma. La gran cantidad observada de tipos intermedios puede ser causada por la condición oligogénica de la restauración, como lo informaron Govinda-Raj y Virmani (1988). De las 432 líneas evaluadas en EMBRAPA-CNPAF, desde el inicio de sus trabajos con híbridos, 42 (9.7%) fueron consideradas mantenedoras y 88 (20.3%) restauradoras.

En el programa de EMBRAPA-CNPAF, una vez identificadas las líneas mantenedoras se busca transferir a ellas el estigma largo originario de la especie silvestre *Oryza longistaminata*; así se obtienen las líneas B. La transferencia del

estigma largo se hace con el objetivo de elevar la tasa de cruzamiento en el campo y aumentar la producción de semillas híbridas (Taillebois y Guimarães, 1988). En la secuencia se trasfiere el citoplasma WA a las respectivas líneas B, por medio de retrocruces, originando así las líneas A. Las líneas restauradoras son nombradas líneas R.

Obtenidos los progenitores, la próxima fase es el desarrollo de todas las combinaciones híbridas posibles, las cuales se evalúan en ensayos en diferentes localidades, en el programa nacional de mejoramiento.

Alternativas Aplicables a la Tecnología de Híbridos

El desarrollo de líneas progenitoras de híbridos, a partir de líneas puras mejoradas por su comportamiento per se, ha dependido de la eventualidad de encontrar líneas mantenedoras y restauradoras entre los materiales disponibles, y también de la probabilidad de que estas líneas presenten considerable capacidad de combinación entre sí.

Esta situación se vuelve más grave por el hecho de que, en China, los híbridos han alcanzado un cierto techo de productividad (Xizhi y Mao, 1994b). También son conocidas las dificultades y los altos costos involucrados en el proceso de producción de semillas híbridas en aquel país. Mientras tanto, se han desarrollado nuevas alternativas para buscar oportunidades de generar mejores híbridos y para perfeccionar la tecnología de producción de semillas.

Obtención de híbridos por el método de dos líneas

Una metodología que se ha utilizado con éxito en China es el desarrollo de líneas A con

androesterilidad genética inducida por sensibilidad al fotoperiodo (PGMS) (Jin et al., 1988), o por temperatura (TGMS) (Yuan, 1992).

En el primer caso, la androesterilidad está controlada por uno o dos pares de genes recesivos modificados por genes menores (Zhu et al., citado por Yuwei y Mingwei, 1992), y se induce cuando la duración del día sobrepasa las 13 horas y 45 minutos, en el estado inicial de diferenciación de la panícula (Yuwei y Mingwei, 1992). En el segundo caso, la esterilidad está controlada por genes recesivos simples (Yuan, 1992), y se induce por medio de temperaturas ambientales elevadas; dependiendo de la línea, la temperatura crítica puede variar de 23 a 29 °C, en el período correspondiente a la formación de la célula madre del grano de polen hasta el estado de la meiosis (Yuan, 1992).

La utilización de estos sistemas de inducción de androesterilidad presenta varias ventajas, como las siguientes:

1. No se necesita una línea B. En la inducción por medio de días largos o por temperatura elevada, las líneas presentan esterilidad completa de los granos de polen y, por lo tanto, se pueden utilizar como hembras en la producción de semillas híbridas. En días cortos o con temperaturas bajas, ellas presentan fertilidad normal, y se pueden multiplicar por autofecundación.
2. La oportunidad de encontrar combinaciones heteróticas no está limitada al grupo de mantenedoras o restauradoras, como acontece en el caso del sistema genético-citoplasmático. Teóricamente se puede utilizar cualquier línea como progenitora.
3. No existen efectos negativos, como el causado por el citoplasma WA, y serían eliminados los riesgos de

utilizar únicamente un citoplasma (Yuan, 1992). Un efecto negativo extremadamente importante del citoplasma WA es la excersión incompleta de la panícula.

En Brasil, donde las áreas cultivadas con arroz están distribuidas en latitudes que varían de 0° a 35° S, en las más diversas condiciones de fotoperiodo y temperatura, se puede pensar en la posibilidad de usar cualquiera de los genes mencionados para el desarrollo de híbridos.

Exploración de la variabilidad genética entre grupos

El grado de heterosis presentado por un híbrido depende, básicamente, de la divergencia genética entre las líneas progenitoras de esta variedad. La heterosis media entre líneas del grupo indica, para la característica productividad, es cerca de un 20% superior a la de las variedades testigo. Yuan (1992) considera que, teóricamente, híbridos indica/japónica pueden producir 30% más que los mejores híbridos indica/indica. De acuerdo con el mismo autor, el grado de heterosis aumenta en el siguiente sentido: japónica/japónica < indica/indica < japónica/javánica < indica/javánica < indica/japónica. En este contexto el gen 'wc', de amplia compatibilidad y descrito por Ikehashi y Araki (1986), aumenta la fertilidad en los cruzamientos entre los grupos indica y japónica (Senadhira et al., 1988) y representa una alternativa adicional que facilitaría el desarrollo de híbridos superiores.

Utilización del gen 'eui' y del estigma largo

Un elemento complementario que se puede utilizar en la producción de semillas híbridas, es el gen 'eui'. Este gen recesivo, que produce una planta

alta, y que casi dobla el largo del entrenudo superior (Rutger y Carnahan, 1981), se puede incorporar a la línea progenitora donante de polen.

Una línea alta de ese tipo puede ser deseable para la dispersión del polen sobre plantas hembras semienanas, cuyo híbrido F_1 debe ser semienano, diferente de los híbridos altos resultantes de los cruzamientos entre plantas semienanas y plantas altas (Virmani, 1991). En el mismo sentido, el estigma largo puede ser incorporado a líneas receptoras de polen, para buscar un aumento en el porcentaje de cruzamiento natural (Taillebois y Guimarães, 1988).

Selección Recurrente en el Mejoramiento de Híbridos

En la mayoría de los programas de mejoramiento de arroz del mundo, la obtención de líneas puras se basa tradicionalmente en la selección genealógica o en el método masal modificado. Esos métodos presentan las siguientes desventajas: a) no favorecen la recombinación génica; b) producen pérdidas grandes de alelos favorables durante el proceso de autofecundación, debido a la alta intensidad de selección que se utiliza; y c) requieren ciclos de selección bastante largos. Sin embargo, a corto plazo, esos métodos han probado ser de gran eficiencia.

La selección recurrente es una estrategia que permite explorar mejor la variabilidad genética, a un plazo más largo. Este método es considerado por Gallais (1990) como la alternativa más eficiente para el mejoramiento de líneas e híbridos, y se ha utilizado experimentalmente en cultivos autógamos como avena, trigo, cebada, sorgo, soya, algodón y tabaco (Kervella et al., 1991). El método

incrementa la recombinación entre loci y, mediante la selección de alelos favorables a cada ciclo, aumenta la frecuencia de éstos en la población. Pero, para la preservación de la variabilidad se debe mantener elevado el tamaño efectivo de la población.

Adicionalmente, la selección recurrente permite trabajar con varias características simultáneamente, a partir de un conjunto génico amplio y constituido de manera correcta.

Un programa tradicional de mejoramiento se puede comparar con un esquema muy lento de selección recurrente. Por ejemplo, en cebada, McProud (1979) informa que el tiempo requerido para la selección, evaluación y reincorporación de recombinantes genéticos mejorados en el programa de mejoramiento varía de 6.5 hasta 10.5 años; por su parte, el tiempo necesario para completar un ciclo de selección recurrente puede variar de 6 meses a 2 años. En arroz, Guimarães et al. (1996) informaron que, utilizando el método genealógico, el programa de mejoramiento de arroz de secano del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) necesitó entre 4 y 6 años para completar cada ciclo de selección realizado.

La selección recurrente se ha utilizado ampliamente en EMBRAPA-CNPAP para la obtención de líneas puras (Morais, 1995; Rangel, 1995), debido al descubrimiento que Singh e Ikehashi (1981) hicieron de un gen recesivo 'ms'. Ese gen produce la esterilidad masculina y facilita el intercruzamiento natural en una población de arroz.

Considerando las alternativas aplicables en la tecnología de híbridos de arroz, la selección recurrente se puede tener como una herramienta para integrarlas. Esta posibilidad ya fue sugerida, aunque de manera menos amplia, por Jin et al. (1988). En este caso, las dificultades

inherentes al mejoramiento per se de los progenitores de híbridos, que se observan en los procedimientos actuales, se podrían mejorar cuando las características más importantes se relacionen con su comportamiento superior en cruzamiento.

Aunque ya se haya informado sobre la relación positiva entre el rendimiento de los progenitores y la heterosis del híbrido (Virmani et al., 1982), en algunos casos no se observó esa relación (Veillet y Neves, s.f.; Gravois y McNew, 1993). Veillet y Neves (s.f.), estudiando una población de progenitores múltiples de arroz, concluyeron que el valor de las líneas no se puede utilizar para predecir eficientemente el valor del híbrido o de la heterosis, para rendimiento.

El comportamiento superior en los cruzamientos se puede mejorar por medio de la selección recurrente recíproca, de la manera desarrollada inicialmente por Doggett (1972), Gilmore (1969) y Comstock et al. (1949). Eso significa que en lugar de mejorar la población buscando sus propias características, el objetivo debe ser el comportamiento de la misma en combinación con otra población considerada como recíproca. Las líneas extraídas de esas poblaciones presentarían, en cruzamientos, mejor capacidad de combinación, o sea, mayor heterosis. Comparada con la metodología convencional de producción de híbridos, mediante

líneas puras desarrolladas para otros objetivos, este método permitiría explorar mejor la variabilidad, lo que daría como resultado la obtención de mejores híbridos.

Eso mismo se puede decir para aprovechar al máximo el potencial heterótico de los futuros híbridos indica/japónica. Adicionalmente se puede incluir la selección integrada de genes restauradores de la fertilidad del sistema genético-citoplasmático, genes TGMS, PGMS, 'eui' y 'wc', y genes para el estigma largo, con el objetivo de obtener progenitores de híbridos para las más diversas situaciones de cultivo y ambiente. Para eso se deben crear dos poblaciones y someterlas a la selección recurrente recíproca (Figura 1).

Selección Recurrente Recíproca en EMBRAPA-CNPAF

En el programa de desarrollo de híbridos del tipo indica/índica, se está empleando un esquema de selección recurrente recíproca, utilizando familias de medios hermanos (Figura 2), con el objetivo de aumentar la capacidad de combinación para productividad en dos poblaciones, una mantenedora para el citoplasma WA, la cual es fuente de líneas A y B, y otra restauradora, fuente de líneas R (Neves et al., 1990).

Población fuente de líneas progenitoras femeninas

- Ausencia de genes de restauración para el citoplasma WA
- Gen TGMS
- Gen PGMS
- Genes para el estigma largo

Acervo genético predominantemente tipo indica

Población fuente de líneas progenitoras masculinas

- Genes de restauración para el citoplasma WA
- Gen 'wc'
- gen 'eui'

Acervo genético predominantemente tipo japónica

Figura 1. Poblaciones hipotéticas para selección recurrente recíproca.

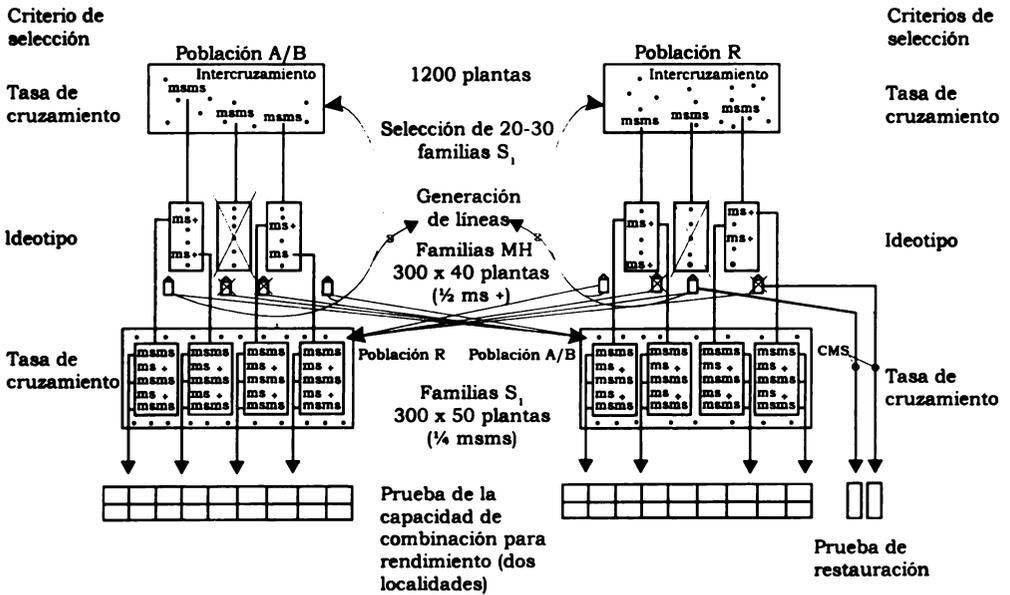


Figura 2. Selección recurrente recíproca en familias de medios hermanos, para rendimiento, restauración y alogamia, utilizando el gen recesivo de androesterilidad.

La creación de una población mantenedora se puede hacer de dos maneras: 1) por la introducción del gen 'ms' de androesterilidad en nuevas líneas mantenedoras, y el posterior inter cruzamiento; 2) mediante la selección y mezcla de semillas de plantas mantenedoras de una población ya existente, donde segrega el gen 'ms'. El segundo caso parece ser el más práctico, toda vez que ya se dispone de poblaciones sintetizadas. Las mismas consideraciones se pueden hacer para la población recíproca restauradora, donde la capacidad de restauración debe estar presente en las plantas escogidas.

Obtención de las poblaciones mantenedoras y restauradoras

En EMBRAPA-CNPAF se optó por seleccionar plantas mantenedoras de la población CNA-IRAT 4, donde el

porcentaje promedio de cruzamiento en las plantas androestériles es de 34%, después de cuatro ciclos de inter cruzamientos. Para permitir la selección, algunas plantas fértiles de esta población se cruzaron inicialmente con un probador con el citoplasma WA. Las progenies se sembraron separadamente, 10 plantas de cada una, e inmediatamente antes de la floración se protegió una panícula de cada planta con un sobre de papel, para impedir el cruzamiento. Se observó el porcentaje de producción de semillas para cada progenie, lo cual permitió determinar la capacidad de restauración de la fertilidad de cada planta evaluada.

Se consideraron mantenedoras las plantas cuyas progenies presentaron entre 0 y 10% de producción de semillas, en promedio, y como restauradoras aquellas plantas cuyas progenies presentaron más del 50%. Las semillas de las plantas fértiles

evaluadas se agruparon como mantenedoras o restauradoras en igual número, según su comportamiento, conformando de esa manera las nuevas poblaciones. Para aumentar la base genética de éstas se introdujeron, respectivamente, líneas mantenedoras y restauradoras. Como la alogamia es una característica de elevado interés, el estigma largo será introducido en la población mantenedora.

Descripción del esquema de selección recurrente recíproca

En cada una de las poblaciones mencionadas se deben seleccionar 300 plantas androestériles, basándose en la tasa de alogamia observada según el porcentaje de producción de semillas. Cada progenie se siembra en una hilera de, por lo menos, 50 plantas, y de cada hilera se escogen individualmente las mejores plantas fértiles. En esta etapa se debe utilizar el trasplante para garantizar la identidad del material, y una baja densidad de siembra para posibilitar la observación de las plantas individuales.

Las semillas cosechadas en cada planta se deben dividir en tres partes, la primera de las cuales se utilizará como reserva; por lo tanto, se debe almacenar. La segunda parte se debe sembrar en un bloque de cruzamiento, donde las plantas fértiles polinicen las líneas de la población recíproca. La tercera será sembrada en otro bloque de cruzamiento y sus plantas androestériles serán polinizadas por

aquellas originarias de la población recíproca. En este último bloque se deben identificar y eliminar las plantas S_1 fértiles originarias de esa población, antes de que ocurra la liberación del polen.

Las semillas de los cruzamientos cosechadas en las plantas androestériles en los dos bloques, o sea, las familias de medios hermanos, serán evaluadas por su capacidad de combinación para productividad, en dos sitios. Las 50 mejores familias S_1 se intercrucan, utilizando la porción de semillas que se había almacenado como reserva para iniciar una nueva etapa de selección.

Para aumentar el valor intrínseco de cada población, se podrá realizar una prueba de progenies S_2 . Serán necesarias cuatro generaciones, en 2 años, para completar un ciclo de selección recurrente.

Las líneas progenitoras de los híbridos se generarán en cada ciclo por el método genealógico, basado en su valor per se; las líneas mantenedoras serán hechas estériles con el citoplasma WA, para obtener de esta manera las líneas A.

En el esquema presentado, las dos poblaciones que desarrolló EMBRAPA-CNPAF fueron nombradas CNA 2M y CNA 3R, mantenedora y restauradora, respectivamente (Cuadros 1 y 2). De cada una de estas poblaciones se evaluaron 300 familias de medios hermanos, y de las 150 mejores familias se seleccionaron dos plantas. Estas progenies serán llevadas al campo de cruzamiento para la obtención de los cruzamientos recíprocos.

Selección Recurrente para la Producción de Arroz Híbrido

Cuadro 1. Constitución de la población mantenedora CNA 2M.

Progenitor	Cruce	Participación (%)
IR36 (msms)	-	12.50
BG90-2 ^a	IR262/Remadja	4.16
CNA 7 ^a	T141/IR665-1-175-3	4.16
CNA 3815 ^a	CICA 4/BG90-2//SML 5617	4.16
CNA 3848 ^a	3451//IR36/CICA 7	4.16
CNA 3887 ^a	BG90-2/Tetep//4440	4.16
Colombia 1 ^a	Napal/Takao Iku 18	4.16
Eloni ^a	IR454/SML Kapuri//SML 66410	4.16
Nanicão ^a	Cultivar tradicional - Brasil	4.16
UPR 103-80-1-2 ^a	IR24/Cauvery	4.16
CNA 5598	5749//2940/3210	3.13
CNA 5932	6062/IR262/Costa Rica	3.13
CNA 4081	IR24/Cauvery	3.13
CNA 5247	BG374-1//Camponi/K 8	3.13
CNA 1613 (IR841)	-	3.13
CNA 1002 (Dawn)	-	3.13
CNA 4279	IR10110-23-1	3.13
OR62-252-2	-	3.13
IET 4094	-	3.13
IR74753B	-	3.13
IR74754B	-	3.13
CNA 5551	5738//3224/Costa Rica	3.13
CNA 5758	17330//7152/5006	3.13
IAC 120	-	3.13
#24Z	V41B//IRAT 10/ <i>O. logistamanata</i> //IR36	3.13

a. Citoplasmas representados en la población.

Cuadro 2. Constitución de la población restauradora CNA 3R.

Progenitor	Cruce	Participación (%)
IR36 (msms)	-	12.50
BG90-2 ^a	IR262/Remadja	4.16
CNA 7 ^a	T141/IR665-1-175-3	4.16
CNA 3815 ^a	CICA 4/BG90-2//SML 5617	4.16
CNA 3848 ^a	3451//IR36/CICA 7	4.16
CNA 3887 ^a	BG90-2/Tetep//4440	4.16
Colombia 1 ^a	Napal/Takao Iku 18	4.16
Eloni ^a	IR454/SML Kapuri//SML 66410	4.16
Nanicão ^a	Cultivar tradicional - Brasil	4.16
UPR 103-80-1-2 ^a	IR244/Cauvery	4.16
CNA 5524	IR5853/IR7963//IR9828	2.77
CNA 4943	CNA 2476//IR11-452/Camponi	2.77
CNA 5148	2473//Ceysvoni/IAC 25	2.77
CNA 5041	Eloni//CNA 5863/CICA 8	2.77
CNA 5709	5838//IR262/Tapuripa	2.77
CNA 5213	-	2.77
CNA 3454	IR665/Tetep/IR22	2.77
CNA 3472	-	2.77
CNA 5682	5685//3250/IRAT 9	2.77
CNA 5679	5854//3224/Costa Rica	2.77
CNA 3461	-	2.77
CNA 4279	-	2.77
CNA 4900	-	2.77
CNA 4995	-	2.77
CNA 4934	-	2.77
BR-IRGA 408	-	2.77
CNA5557	5754//2940/3210	2.77
CNA 3411 (CICA 8)	-	2.77

a. Citoplasmas representados en la población.

Referencias

- Comstock, R. E.; Robinson, H. F.; y Harvey, P. H. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.* 41:360-367.
- Doggett, H. 1972. Recurrent selection in sorghum populations. *Heredity* 28:9-29.
- Gallais, A. 1990. Application of the test value and the varietal value to the study of genetic advance in recurrent selection: A synthesis. *Euphytica* 48:197-209.
- Gilmore, E. C. 1969. Suggested method of using reciprocal recurrent selection in some naturally self-pollinated species. *Crop Sci.* 4:323-325.
- Govinda-Raj, K. y Virmani, S. S. 1988. Genetics of fertility restoration of 'WA' type cytoplasmic male sterility in rice. *Crop Sci.* 28:787-792.
- Gravois, K. A. y McNew, R. W. 1993. Combining ability and heterosis in US southern long-grain rice. *Crop Sci.* 33:83-86.
- Guimarães, E. P.; Borrero, J. y Ospina-Rey, Y. 1996. Genetic diversity of upland rice germplasm distributed in Latin America. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 31(3):187-194.
- Ikehashi, H. y Araki, H. 1986. Genetics of F_1 sterility in remote crosses of rice. En: *Rice genetics. Proceedings of the International Rice Genetics Symposium, 1985. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas.* p. 119-130.
- Jin, D.; Li, Z.; y Wan, J. M. 1988. Use of photoperiod-sensitive genic male-sterility in rice breeding. En: *Hybrid rice. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas.* p. 267-268.
- Kervella, J.; Goldringer, I.; y Brabant, P. 1991. Sélection récurrente chez les autogames par l'amélioration des variétés lignées pures: Une revue bibliographique. *Agronomie* 11:335-352.
- McProud, W. L. 1979. Repetitive cycling and simple recurrent selection in traditional barley breeding programs. *Euphytica* 28:473-480.
- Morais, O. P. de. 1995. Fatores ecofisiológicos e genéticos que afetam o melhoramento do arroz (*Oryza sativa* L.) para maior produtividade. En: *Pinheiro, B. da S. y Guimarães, E. P. (eds.). Arroz na América Latina: Perspectivas para o incremento da produção e do potencial produtivo. Memórias de la IX Conferencia Internacional de Arroz para América Latina y el Caribe y V Reunión Nacional de Investigación sobre Arroz (RENAPA), Goiânia, Brasil, marzo de 1994. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA/CNPAF), Goiânia, Brasil.* p. 83-91.
- Neves, P. C. F.; Taillebois, J. E.; y Veillet, S. A. 1990. Strategy for hybrid rice breeding using recurrent selection. *Int. Rice Comm. Newsl.* 39:146-151. (Entrega especial.)
- Rangel, P. H. N. 1995. Seleção recorrente e híbridos, alternativas para aumentar o potencial produtivo das variedades de arroz. En: *Pinheiro, B. da S. y Guimarães, E. P. (eds.). Arroz na América Latina: Perspectivas para o incremento da produção e do potencial produtivo. Memórias de la IX Conferencia Internacional de Arroz para América Latina y el Caribe y V Reunión Nacional de Investigación sobre Arroz (RENAPA), Goiânia, Brasil, marzo de 1994. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (EMBRAPA/CNPAF), Goiânia, Brasil.* p. 37-48.
- Rutger, J. N. y Carnahan, H. L. 1981. A fourth genetic element to facilitate hybrid cereal production: A recessive tall in rice. *Crop Sci.* 21:373-376.
- Senadhira, D.; Herrera, R. M.; y Roxas, J. P. 1988. Efficiency of wide compatibility gene. *Int. Rice Res. Notes* 13(5):5-6.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. J. 1981. Monogenic male-sterility in rice: Induction, identification and inheritance. *Crop Sci.* 21:286-289.
- Taillebois, J. E. y Guimarães, E. P. 1988. Improving outcrossing rate in rice (*Oryza sativa* L.). En: *Hybrid rice. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas.* p. 175-180.

- Veillet, S. A. y Neves, P. C. F. s.f. Combined genetic analysis of grain yield in a rice population and recurrent selection for line and hybrid values. *Theor. Appl. Genet.* (En impresión.)
- Virmani, S. S. 1991. Hybrid rice breeding and seed production: An overview. (Curso sobre producción de semilla de arroz híbrido.) International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. 39 p.
- _____; Aquino, R. C.; y Khush, G. S. 1982. Heterosis breeding in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 63:373-380.
- _____. y Banghui, W. 1988. Development of CMS lines in hybrid rice breeding. En: Hybrid rice. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Filipinas. p. 104-114.
- Xizhi, L. y Mao, C. X. 1994a. Success story of hybrid rice in China. Hunan Hybrid Rice Research Center, Changsha, China. 24 p.
- _____ y _____. 1994b. Hybrid rice in China: A success story. APAARI Publication, Bangkok, Tailandia. 26 p.
- Yuan, L. P. 1992. Recent breakthroughs in hybrid rice research and development in China. *Int. Rice Comm. Newsl.* 41:7-13.
- _____ y Fu, X. Q. s.f. Hybrid rice production: A manual for rice seed production specialists. Programa de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). 108 p.
- Yuwei, S. y Mingwei, G. 1992. Current status of environment-induced genic male sterile rice (EGMS) in China. *Int. Rice Comm. Newsl.* 41:41-46.

Primer Taller Internacional sobre Selección Recurrente en Arroz

Goiânia, GO, Brasil
Marzo de 1995



Publicación CIAT No. 267
Programa de Arroz y
Unidad de Comunicaciones

Edición: Ana Lucía de Román
Francisco Motta
Gladys Rodríguez (asistente editorial)

Producción: Unidad de Comunicaciones, CIAT
Alcira Arias (composición de textos)

Diseño de carátula: Fundación Polar, Venezuela

Impresión: Impresora Feriva S.A., Cali, Colombia

Embrapa

FUNDACIÓN
POLAR



Centre
de coopération
internationale
en recherche
agronomique
pour le
développement
**Département
des cultures
annuelles
CIRAD-CA**



CIAT

Centro Internacional de Agricultura Tropical
International Center for Tropical Agriculture