

# 1 | Las bases de la mejora: la detección del problema y estrategia a aplicar

Rafel Socias i Company<sup>1</sup>, Amando Ordás<sup>2</sup> y M<sup>a</sup> Luisa Gómez Guillamón<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria de Aragón (CITA)

<sup>2</sup> Misión Biológica de Galicia, CSIC

<sup>3</sup> Estación Experimental de la Mayora, CSIC

## 1.1 Antecedentes

## 1.2. Detección del problema y elección de parentales

## 1.3. Objetivos de mejora

### 1.3.1. Cultivos extensivos

*1.3.1.1. Rendimiento*

*1.3.1.2. Adaptación*

*1.3.1.3. Resistencia a estreses (abióticos y bióticos)*

*1.3.1.4. Calidad y valor añadido*

### 1.3.2. Especies hortícolas

*1.3.2.1. Resistencias*

*1.3.2.2. Calidad*

*1.3.2.3. Otros caracteres*

### 1.3.3. Frutales

*1.3.3.1. Cultivares*

*1.3.3.2. Patrones*

## 1.4. Proceso de selección

### 1.4.1. Cultivos extensivos.

*1.4.1.1. Especies autógamas*

*1.4.1.2. Especies alógamas*

*1.4.1.3. Selección genómica*

### 1.4.2. Especies hortícolas

### 1.4.3. Frutales

## 1.5. Referencias



## 1.1. Antecedentes

La mejora genética se ha venido practicando continuamente desde que el hombre primitivo dejó de lado la recolección nómada de los productos vegetales para su alimentación y se estableció en sitios fijos para empezar a cultivar sus alimentos. Nuestros antepasados seleccionaron prácticamente todas las especies vegetales actualmente en cultivo y las propagaron. La domesticación de las plantas ha sido un importante logro para la humanidad y las plantas agrícolas pueden representar una de las mejores herencias del pasado. Ésta es la conducta seguida de modo general, aunque no universal, por las civilizaciones primitivas.

La mejora primitiva fue realizada de manera empírica, con la simple selección de las mejores plantas observadas, que eran fruto del azar, pasando posteriormente a la selección entre las descendencias de las mismas, con la esperanza de obtener otras aún mejores, aunque sin el conocimiento de la utilidad de los cruzamientos entre parentales. El conocimiento de las leyes de Mendel en el siglo XX hizo que la mejora genética tuviera unas bases científicas que superaran el empirismo de la etapa anterior. Todo ello ha llevado a un avance continuo en la mejora genética que, en algunas especies, ha conllevado una renovación casi completa de su cultivo. Así mismo, la intensificación de los cultivos, una especial atención a su rentabilidad y mayores conocimientos científicos han impulsado la resolución de los problemas de tipo técnico que tiene planteados la producción agraria. Muchos de estos problemas tienen una base biológica y los cultivares actuales no reúnen todas las características ideales para superarlos. La mejora genética va encaminada a obtener nuevos cultivares que faciliten la resolución de estos problemas.

## 1.2. Detección del problema y elección de parentales

Todo programa de mejora genética debe partir del conocimiento de los problemas que presenta el cultivo a mejorar. Por todo ello, el contacto con el sector es básico para conocer estos problemas y detectar las necesidades de cada especie antes de diseñar un programa de mejora. Al mismo tiempo se deben tener en cuenta los estudios previos que pueda haber sobre el problema que se intenta resolver, porque a veces por un defecto de información no se conocen algunas soluciones, incluso de tipo parcial, que se hayan propuesto en el pasado. Cualquiera que sea el objetivo de la mejora, hay que partir de la evaluación de una amplia colección de material vegetal, que se debe conocer profundamente. Se trata de la estrategia más importante, ya que la ausencia de suficiente variabilidad para un carácter constituye la principal limitación para la mejora del mismo. Una vez explorada la variabilidad natural existente en la especie cultivada, y si ésta no es de utilidad, se puede acudir a evaluar la variabilidad en especies silvestres relacionadas, si no existen barreras de incompatibilidad con la cultivada; si tampoco ésta es utilizable habría que generar variabilidad utilizando para ello métodos clásicos y biotecnológicos, solos o combinados, como los cruzamientos, las mutagénesis y el cultivo de tejidos.

Entre estos tres conceptos, los problemas a resolver, los estudios previos y el material vegetal, existe una interacción que no se puede obviar a la hora de buscar la solución más adecuada para el problema existente (Figura 1.1). Con esta base se puede proceder a la elección de parentales para iniciar el programa de cruzamientos en el caso de la mejora clásica o a la elección de los donantes de los genes de interés cuando se pueda proceder a su transferencia.

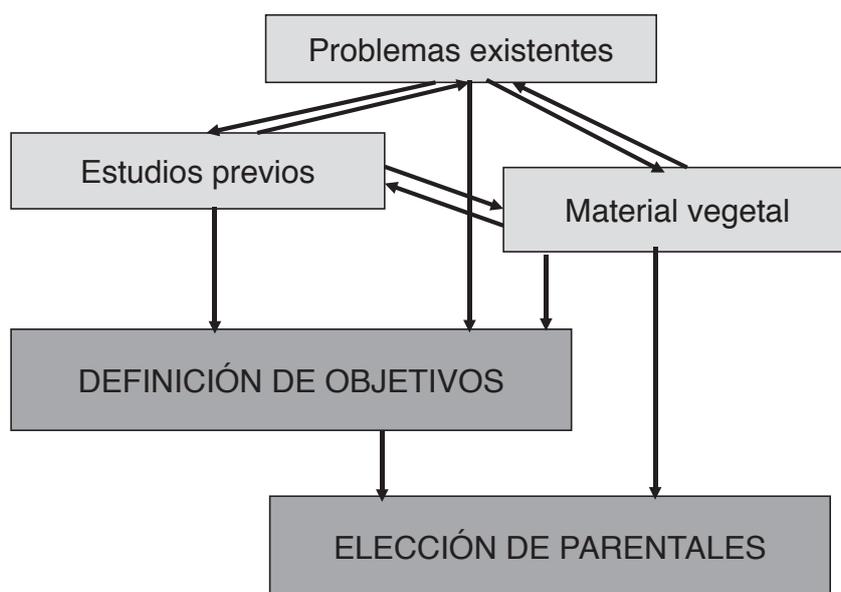


Figura 1.1.—Esquema para la definición de objetivos y elección de parentales en un programa de mejora genética.

### 1.3. Objetivos de mejora

#### 1.3.1. Cultivos extensivos

La elección de unos objetivos apropiados es fundamental para desarrollar variedades que sean superiores a las habituales en uso y que estén bien adaptadas a la zona a la que se destinan. La correcta elección de objetivos debe basarse en un cuidadoso estudio de las características que se necesita mejorar junto con una valoración precisa de los beneficios que el agricultor obtendrá al cultivar la nueva variedad.

La mejora de unas características determinadas puede afectar al comportamiento de la planta de diversas formas. Por ejemplo, en el caso del maíz la resistencia al taladro disminuirá la cantidad de encamado, reducirá el número de mazorcas caídas y retardará la entrada de patógenos en el tallo, todo lo cual afecta finalmente al rendimiento.

El mejorador debe conocer perfectamente las condiciones de su zona (por ejemplo las condiciones ambientales que limitan el rendimiento o las enfermedades o plagas más importantes) y concentrarse en las mejoras que sean más beneficiosas para reducir las pérdidas de rendimiento.

De un modo general podemos clasificar los objetivos de mejora de las plantas de gran cultivo en cuatro grandes apartados:

1. Rendimiento
2. Adaptación
3. Resistencia a estreses (abióticos y bióticos)
4. Calidad y valor añadido

En muchos casos estos objetivos coincidirán con los buscados por los mejoradores de especies hortícolas. La principal diferencia radica que en las plantas hortícolas podemos decir, de modo general, que prima la calidad sobre la cantidad, en tanto que en los cultivos extensivos es al revés.

#### *1.3.1.1 Rendimiento*

El rendimiento es un término muy general usado por los agricultores para designar la parte de la planta que les interesa y que cosechan cuando el producto deseado está listo para utilizar o almacenar. El producto de interés puede ser la semilla (trigo, soja, lenteja...), la planta verde (alfalfa, por ejemplo), la fibra (algodón), las hojas (tabaco, té), tubérculos (patata), etc.

El rendimiento de los principales cultivos ha crecido de modo espectacular gracias a los esfuerzos de los mejoradores, fueran éstos los primitivos agricultores o los profesionales de la mejora que basan su trabajo en la aplicación de la genética a la selección. Tomando como ejemplo el maíz, Russell (1984) comparó el comportamiento de diversos cultivares que representaban las distintas épocas de la mejora en Iowa desde 1922 a 1980, variedades de polinización libre al principio e híbridos simples desde 1930, concluyendo que el 78,8% (4,21 t/ha) de la ganancia total (5,34 t/ha) en rendimiento experimentada por los agricultores de Iowa de 1922 a 1980 era genética. Troyer (2004) señala que desde el advenimiento del maíz híbrido la producción total de maíz de EEUU se incrementó en 176 millones de toneladas mientras que la superficie dedicada al cultivo se redujo, en cambio, en un 20% debido a que los rendimientos aumentaron 6.271 kg/ha.

El rendimiento es probablemente el objetivo más complejo con que tiene que trabajar el mejorador. Está determinado por la expresión e interacción de numerosos genes que afectan a prácticamente todos los procesos vitales de la planta, tales como la nutrición, fotosíntesis, transpiración, translocación, etc. También se ve afectado directa o indirectamente por los genes que controlan la maduración y la resistencia al encamado, plagas y enfermedades. Desde la generalización del uso de marcadores moleculares en la mejora genética, se han identificado numerosos QTL para diversos caracteres. Es posible que con el abaratamiento de técnicas como

la de los SNIP se pueda, en un futuro más o menos lejano, llegar a tener un mapa con la localización de los genes que controlan el rendimiento.

### 1.3.1.2. Adaptación

La adaptación, como el rendimiento, es una característica muy compleja dado que engloba muchas y diferentes respuestas de la planta. Algunos de los factores más importantes que afectan la adaptación de un genotipo a un área determinada son:

- Vigor temprano, tanto en la emergencia (Egli, 2012) como en la fase del primer crecimiento
- Maduración suficiente que permita al cultivo encajar adecuadamente en el área de producción
- Respuesta a los niveles de fertilizantes en el suelo
- Resistencia al calor y a la sequía
- Resistencia al frío, carácter de gran importancia en muchas especies para favorecer siembras tempranas (Rodríguez et al., 2010) y así escapar indirectamente a la acción de diversos estreses

### 1.3.1.3. Resistencia a estreses (abióticos y bióticos)

Entre los primeros los más importantes o comunes son la sequía, el encharcamiento, el frío, el calor, la salinidad y la toxicidad debida a metales. En cuanto a los bióticos, es decir plagas y enfermedades, cada cultivo está afectado por una gran cantidad de ellos. En este apartado suelen jugar un papel importante las variedades antiguas (conservadas en los bancos de germoplasma), en las que se encuentran genes de resistencia o tolerancia a las principales plagas y enfermedades de la zona.

### 1.3.1.4. Calidad y valor añadido

El concepto de calidad varía notablemente en función del cultivo y del consumidor. Una característica de gran importancia en los cultivos alimenticios es la calidad de la proteína. Desgraciadamente, los principales cultivos que se usan para alimentar a la humanidad sufren de deficiencia de algún aminoácido esencial (Cuadro 1), lo que disminuye su valor como alimento, especialmente en las comunidades que se basan en el monocultivo. Sin embargo, la mejora puede jugar un gran papel en la corrección de esas deficiencias. Un ejemplo muy conocido es el del maíz *opaco* que se expone a continuación.

La composición de la proteína del endospermo del maíz normal muestra que la mayor parte es zeína (un 60%), una fracción pobre en lisina y triptófano (Vasal, 2001). Ello invalida al maíz como posible único aporte proteico para animales monogástricos y puede provocar problemas de malnutrición en las comunidades humanas que tienen el maíz como principal alimento.

**Cuadro 1.1.**—Aminoácidos esenciales que se encuentran en baja proporción en algunos cultivos importantes (adaptado de Acquah, 2007, Tabla 22.1).

Cultivo	Aminoácido deficiente
Maíz	Triptófano Lisina
Trigo	Lisina
Centeno	Triptófano Lisina
Arroz blanco	Lisina Treonina
Soja	Metionina Cisteína Valina
Cacahuete	Lisina Metionina Cisteína Treonina
Judía común	Triptófano
Patata	Metionina Cisteína

Tras el conocido descubrimiento por el equipo del Prof. Mertz de la Universidad de Purdue de que el gen *o2* (opaco-2) eleva considerablemente la proporción de lisina y triptófano, numerosos programas en todo el mundo se dedicaron a trabajar con este mutante. Sin embargo, los problemas surgidos con los maíces opacos han hecho que muchos de ellos fueran abandonados. Los principales obstáculos encontrados fueron:

- Una reducción del rendimiento, en comparación con el maíz normal, que se puede cifrar en un 10-15%
- Aspecto inaceptable del grano
- Gran susceptibilidad a las podredumbres de mazorca y, durante el almacenamiento, a los ataques de insectos
- Secado lento del grano después de la maduración fisiológica

A fin de resolver estos problemas el CIMMYT emprendió un extenso programa de mejora involucrando mejoradores, patólogos, entomólogos, fisiólogos y bioquímicos, con énfasis, primordialmente, en el desarrollo de variedades con proteína

de alta calidad y buenas características del endospermo, a las que denominaron QPM (Vivek et al., 2008).

### 1.3.2. Especies hortícolas

Las hortícolas clásicas llevan muchos años de cultivo especializado. Aunque la primera hibridación consciente se realizó sobre el año 1717 entre un clavel silvestre y otro cultivado, el cruzamiento como técnica en mejora se generalizó en la obtención de hortícolas a finales del siglo XVIII. A lo largo de este siglo y del XIX se intensificó la introducción y aclimatación de especies exóticas, la selección de nuevas variedades, y la investigación sobre nuevos métodos de selección (Cubero, 2003). Prácticamente hoy día no existen hortícolas introducidas recientemente en cultivo. Lo que sí se ha producido es la expansión del cultivo de ciertas hortícolas a países diferentes a aquellos en los que su consumo ha sido tradicional como consecuencia de la dispersión de ciertas comunidades desde sus países de origen a los de trabajo y al asentamiento y crecimiento de dichas comunidades. Un ejemplo de ello son las hortalizas orientales, en su mayoría Brassicas, que se cultivan prácticamente en todo el mundo. Esta expansión ha requerido la adaptación de ciertas especies a condiciones ambientales diferentes de las de su lugar de origen.

La principal técnica de mejora para la obtención de nuevas variedades o híbridos la constituyen los cruzamientos dirigidos. Haciendo uso de las técnicas tradicionales de la mejora se ha desarrollado en prácticamente todas las especies una variedad enorme de tipos, formas, colores y de adaptaciones a diferentes épocas del año y formas de cultivo. Así existen cebollas blancas, amarillas, rojas, para manojos, dulces, para días cortos, intermedios o largos; lechugas romanas, mantecosas, crujientes, hoja de roble, hojas de mulo, en cogollos, de hojas verdes o rojas, para cultivo al aire libre o invernadero; tomates de diversos calibres, tipo pera, tipo cereza, en ramillete, de porte determinado, semideterminado o indeterminado, para cultivo entutorado o rastro. De algunas especies se han desarrollado además variedades para su utilización como portainjertos (sandía, melón, pepino y calabaza) o para su uso industrial (tomate, pimiento...) (Marín, 2011).

Los objetivos en la mejora genética de hortícolas hoy día van dirigidos fundamentalmente y en general a mantener en lo posible los techos de producción ya alcanzados mediante la introducción de resistencias a enfermedades y plagas, así como la adaptación del cultivo a nuevas técnicas culturales y condiciones ambientales adversas; pero especialmente, cada día es más importante la mejora de la calidad, no sólo en sus características organolépticas sino en el contenido de elementos minerales y vitaminas que contribuyan a mejorar la dieta. No obstante, en algunas especies se invierten todavía muchos recursos en aumentar la diversidad de la oferta al consumidor.

### 1.3.2.1. Resistencias

Dependiendo de la especie hortícola de que se trate, los trabajos de mejora para la introducción de resistencia irán enfocados a un patógeno u otro. Así en lechuga la gran mayoría de las variedades que están en el mercado llevan resistencia a *Bremia lactucae*, hongo del que se han descrito más de 20 razas fisiológicas diferentes; en judía la mayor parte de las variedades llevan resistencia, aunque no total, al virus del Mosaico Común de la Judía (BCMV). Para un buen número de hortícolas el factor limitante hoy día son las plagas, por los daños directos que causan y en especial porque la mayoría de los insectos que las constituyen actúan como vectores de virus causantes de importantes pérdidas. Ejemplos de ello son el virus de la cuchara, Tomato Yellow Leaf Curl Virus (TYLCV), en tomate o el Cucurbit Yellows Stunting Disorder Virus (CYSDV) y otros amarilleos en cucurbitáceas, transmitidos por *Bemisia tabaci*, el virus del bronceado, Tomato Spotted Wilt virus (TSWV) en pimiento y tomate, transmitido por *Frankiniella occidentalis*, el virus del mosaico del pepino, Cucumis Mosaic Virus (CMV) en varias hortícolas transmitido por varias especies de áfidos. Para la mayor parte de las plagas y gran parte de los virus que transmiten no existen aún en el mercado variedades/híbridos comerciales con resistencia o tolerancia incorporada. La no disponibilidad de fuentes de resistencia/tolerancia adecuadas es una de las razones, bien porque sean resistencias cuya genética es de difícil manejo o bien porque se encuentran en especies alejadas de la cultivada y las barreras de incompatibilidad existentes impiden su uso de forma tradicional. Además, de algunos patógenos se han descrito varios aislados, razas fisiológicas, o clones capaces de sobrepasar las resistencias existentes. En algunos casos la resistencia que se maneja es solamente parcial, por lo que la localización de nuevas fuentes de resistencia y los trabajos de introducción de la misma son continuos además de laboriosos. La resistencia a enfermedades y plagas es pues un objetivo claro y necesario para mantener la producción de un cultivo; como valor adicional, el cultivo comercial de estas variedades resistentes reduce sensiblemente los tratamientos fitosanitarios, además de abaratar los costes de producción, favorece la seguridad alimentaria de los productos y constituye una estrategia de lucha respetuosa con el ambiente.

### 1.3.2.2. Calidad

La calidad es otro de los objetivos prioritarios ya que el aumento de la calidad llevará consigo una mejora en el precio y una estabilidad del producto en el mercado. Se trata de un concepto muy amplio que incluye características externas e internas de un producto, unas que se aprecian en el expositor de una tienda y otras que sólo aparecen al consumirlo. En hortícolas hay que considerar que hay especies que se consumen por sus frutos, hojas, tallos, flores, o raíces. Por ello los órganos de la planta y los objetivos relacionados con la mejora de su calidad son muy diversos. En cuanto a las características externas, y como se ha dicho anteriormente, hoy día podemos acceder a una extensa variedad de la mayoría de los

productos hortícolas. Para muchas de las especies hortícolas no parece que se pueda avanzar mucho en la mejora de las características externas si bien hay que tener en cuenta la enorme capacidad que tiene el hombre para idear la presentación y apariencia de un determinado producto. De cara al futuro, la calidad en su aspecto nutritivo es uno de los objetivos más importantes en la mejora de hortícolas. En el siglo pasado, con el desarrollo de la fisiología y la nutrición humanas se han determinado las necesidades alimenticias del hombre; al mismo tiempo el conocimiento de la fisiología y la genética de las plantas ha proporcionado las herramientas necesarias para modificar la composición y concentración de los elementos nutritivos presentes en las distintas especies. Con ello, se han sentado las bases para producir hortícolas que satisfagan la creciente demanda de alimentos adaptados a las necesidades nutritivas de la población. Existe una demanda social por alimentos que aporten mayor contenido en elementos nutritivos, demanda que ha sido recogida por los productores de semillas de hortícolas y agricultores. Dependiendo de la especie hortícola de que se trate el aporte de minerales, vitaminas y otras sustancias como fibras, a la dieta humana varía. El tomate, por ejemplo, aporta hasta un 21% de las cantidades diarias recomendadas por la Unión Europea en vitamina C, alrededor de un 7% en licopeno, provitamina A y folatos (vitamina B9) y un 5% en potasio y manganeso. Sin embargo, aun dentro de ofrecer calidad nutritiva o visual es cada vez más importante que el mejorador de hortícolas no pierda de vista caracteres como el sabor y la palatabilidad de ciertos productos. El tomate Raf es uno de los ejemplos en los que cuando se ha primado la apariencia y otras características externas como el tamaño, la vida poscosecha y la producción frente a sabor, su atractivo comercial ha disminuido (Escobar et al., 2012).

### 1.3.2.3. Otros caracteres

Otro de los objetivos es la adaptación de algunas variedades para su cultivo forzado bajo túnel o bajo invernadero. Dada la precocidad que puede obtenerse, algunos productores de semilla dedican esfuerzos a la mejora de la adaptación de ciertas hortícolas a estas formas de cultivo. Así, existe un aceptable número de variedades de lechuga adaptadas a cultivos en otoño e invierno en invernadero.

Una tendencia actual en los mercados son los productos de IV gama. Entre los productos hortícolas que más se trabajan en IV gama están la lechuga, zanahoria, espinaca, coliflor, alcachofa, apio y puerro. Se incluyen aquí también los llamados productos 'mini' por su especial atractivo y sabor: espinacas baby, mini zanahorias, apios pequeños o lechugas baby son algunos ejemplos. El requisito más importante para esta presentación es la calidad del producto, de la materia prima. Para la obtención de productos de alta calidad para este mercado se necesita cultivar variedades más específicas con unos controles y condiciones de cultivo determinadas. La larga vida, textura, sabor, aroma, contenido en vitaminas y fibra pueden considerarse como los caracteres objeto de mejora para este tipo de mercado.

La adaptación a la recolección mecánica en algunas hortalizas y en aquellas variedades dedicadas fundamentalmente a la industria requiere la mejora de caracteres adicionales a la calidad o la resistencia, como son la concentración espacial de los frutos y la maduración agrupada; este es el caso de las variedades de tomate para industria o el pimiento para industria o pimentón; para algunas especies existen además características indispensables como el porte determinado de la planta como en el caso de los tomates o las judías verdes para industria.

### 1.3.3. Frutales

Los únicos frutales que se han introducido recientemente en cultivo han sido solamente algunos arbustos, especialmente del género *Vaccinium* y *Actinidia*, algunos de ellos con menos de un siglo de plantaciones comerciales. Los frutales clásicos, como los de hueso, de pepita y los cítricos, por no mencionar la vid y el olivo, llevan siglos de cultivo especializado. Parece ser que los primeros cruzamientos dirigidos en la mejora genética de frutales se realizaron hacia 1800 en Inglaterra por Thomas A. Knight. Ello condujo a una selección más racional, en la que intervinieron una gran cantidad de aficionados en la mayoría de los países europeos, especialmente Francia, Bélgica e Inglaterra, con el desarrollo de una gran cantidad de cultivares de manzano y peral, y posteriormente los grandes trabajos de finales del siglo XIX por Burbank en Estados Unidos y Michurin en Rusia. En algunas especies se ha producido una gran explosión de cultivares que ha provocado una renovación total del panorama varietal, especialmente en el melocotonero, a pesar de que una plantación frutal puede tener una larga vida productiva.

Teniendo en cuenta que los árboles frutales constan casi siempre de dos componentes genéticos distintos, el cultivar y el patrón, la mejora genética debe enfocar ambos componentes de manera totalmente independiente, ya que los problemas que presentan son distintos y requieren objetivos de mejora diferentes (Socias i Company, 1989).

#### 1.3.3.1. Cultivares

Desde el punto de vista de los cultivares, los objetivos de mejora con los que se puede emprender un programa de mejora son diversos:

1.–Mejora de la calidad del fruto, aunque éste es un aspecto fundamental en todo programa de mejora que se debe priorizar al mismo tiempo que cualquiera de los otros criterios de selección, como los expuestos a continuación. Teniendo en cuenta que la calidad es un concepto difícil de definir, y a menudo efímero (Janick, 2005), la definición de este objetivo es compleja y cambiante. Desde la calidad visual, basada fundamentalmente en el tamaño y el color, a la organoléptica, la comercial y la industrial, se ha ido evolucionando en la definición y valoración de objetivos, primando cada vez más calidad organoléptica, sin descuidar otros aspectos, como su capacidad a la transformación industrial (para zumos, mermeladas y otros productos derivados), adaptación a su preparación para productos de IV

gama, etc. Actualmente se está dando también importancia a la calidad nutricional de algunas frutas, por la presencia de antioxidantes, vitaminas, etc., así como por la composición en ácidos grasos en los distintos frutos secos.

2.–Resistencia a plagas y enfermedades, tanto para evitar los daños que estos problemas fitopatológicos causan por sí mismos, como también para evitar la transmisión de otras enfermedades, como determinadas virosis, por vectores. Igualmente estas resistencias son fundamentales para reducir los tratamientos fitosanitarios para un cultivo más sostenible e incluso para una producción biológica.

3.–Regulación de la época de maduración, con el fin de obtener cultivares de maduración más temprana o más tardía para extender la época de recolección y con ello la de comercialización de la especie, así mismo con un mejor aprovechamiento de la mano de obra de recogida, de la maquinaria de recolección y de las instalaciones de acondicionamiento.

4.–Obtención de variedades autocompatibles en aquellas especies con necesidad de polinización cruzada con el fin de evitar los problemas que esta polinización implica, como la presencia de cultivares inter-compatibles de floración simultánea, correcta disposición en la plantación, presencia de insectos polinizadores y tiempo atmosférico adecuado para su actividad. Ejemplo de este tipo de mejora son las nuevas variedades de cerezo y almendro.

5.–Simplificación del cultivo, con variedades compactas, de pocas necesidades en poda, de fácil formación, de rápida entrada en producción, de fácil recolección mecánica en su caso, etc...

6.–Adaptación a posibles nuevas zonas de cultivo, reguladas fundamentalmente por el clima. Entre estos objetivos se pueden distinguir algunos relacionados con el cambio climático, como puede ser la disminución de las necesidades en frío para permitir el cultivo en zonas más cálidas, tanto en las condiciones actuales como con las previsiones de futuro. También el retraso en la floración por medio de la regulación de las necesidades en frío y calor para permitir el cultivo en zonas con alto riesgo de heladas. Aumento de la resistencia intrínseca al frío, para el cultivo en zonas frías, así como la disminución de las necesidades en calor en el período reproductivo para el cultivo en zonas de ciclo vegetativo más corto.

### 1.3.3.2. Patrones

La mejora genética de los patrones frutales responde a la misma filosofía que la mejora de cultivares: la resolución de problemas técnicos que plantea la producción frutal. Su consideración, sin embargo, siempre ha sido posterior por el hecho de que la importancia de los patrones fue detectada más tarde. En primer lugar hubo de superarse la propagación generalizada por semilla de la mayoría de los frutales que no se propagaban fácilmente por estaquilla. Sólo algunas especies como el ciruelo, el olivo, la vid, la higuera o el granado pueden propagarse fácilmente, por lo que para las otras hubo que acudir al injerto con el fin de preservar

las buenas características de los cultivares seleccionados. Con este fin se utilizaron en principio patrones francos, empezando por árboles de la misma especie que se reinjertaban debido a sus cualidades deficientes.

No puede hablarse de mejora genética de patrones frutales hasta que en la Estación Experimental de East Malling (Inglaterra) se inició con éxito la selección de una gama de patrones con distinto vigor para el manzano, que realmente ha sido un buen ejemplo, aunque el éxito obtenido en el manzano no se ha repetido en otras especies. Desde el punto de vista de los patrones los objetivos de selección para un programa de mejora pueden ser:

1.-La compatibilidad con los cultivares de la especie elegida, teniendo en cuenta que a veces se usan como patrones sujetos de una especie diferente a la del cultivar. Por ello la compatibilidad es un componente obligatorio de la mejora de patrones, como la calidad para los cultivares.

2.-Ligado al concepto de compatibilidad puede considerarse la interrelación patrón/injerto, que presenta una serie compleja de efectos frecuentemente muy difíciles de analizar, pero que en algunos casos concretos puede afectar ciertas características propias del cultivar, muy importantes desde el punto de vista agrónomo, como es el de la influencia del patrón en el tamaño y la calidad del fruto y en el momento de su maduración. Si un patrón induce un pequeño retraso en la maduración puede ser negativo de cara a la comercialización de la producción por cuanto la precocidad es un factor de mercado a tener en cuenta.

3.-Facilidad de propagación, ya que un patrón debe utilizarse en grandes cantidades, para lo cual se debe propagar de la manera más sencilla y económica, tanto si se propaga por semilla, que debe ser de fácil germinación, como si es de propagación vegetativa, por estaquilla leñosa, herbácea o, más recientemente, *in vitro*.

4.-Adaptación a determinados tipos de suelo, especialmente para extender el cultivo a suelos no muy adecuados para los frutales. Un factor muy importante, especialmente en España, por la gran extensión de suelos calizos, es el de la tolerancia a la clorosis férrica que acompaña a este tipo de suelos. Otra característica es la de suelos compactos, especialmente por su elevada retención de agua que puede causar problemas de asfixia. Otro problema del suelo, relacionado también con el agua de riego, es la salinidad.

5.-Resistencia a plagas y enfermedades propias del suelo o que se manifiesten en la zona del cuello, entre los que destacan los hongos y los insectos del suelo, así como los nematodos.

6.-Resistencia a plagas y enfermedades propias del cultivar que también pueden afectar al patrón, ya que no sería operativo injertar un cultivar resistente sobre un patrón sensible.

7.–Resistencia a factores climáticos y de suelo, como puede ser el escaldado por el sol y especialmente los daños por frío, resistencia a la sequía, etc... Todo ello va ligado a obtener una mayor eficacia en la utilización de los recursos, como el agua, los nutrientes, etc...

8.–Regulación del vigor del conjunto patrón/injerto, que puede implicar en algunos casos la utilización adicional de un tercer componente, el intermediario.

9.–Obtención de patrones claramente diferenciados del injerto para facilitar el manejo en vivero y evitar confusiones entre ambos componentes de la planta, como son los patrones de hoja roja (Felipe, 2009).

En cuanto a la obtención de patrones hay dos vías claramente diferenciadas en su técnica, pero con los mismos fines: obtención de plantas homogéneas que proporcionen un vigor determinado, compatibles con la mayoría de cultivares comerciales (o con alguna en particular), con buena adaptación a ciertas condiciones de medio (suelo y clima principalmente) y/o resistentes a ciertas plagas y enfermedades. Estas dos vías son:

1.–Obtención de semillas procedentes de especies o cultivares especialmente seleccionados porque libremente polinizados o con polinización dirigida dan lugar a descendencias homogéneas en cuanto a vigor y comportamiento agronómico. Este sistema es un perfeccionamiento del sistema clásico de reproducción por patrones francos por siembra indiscriminada de semillas procedentes de diversos orígenes: fábricas conserveras, plantas silvestres, etc...

2.–Obtención de plantas a través de cruzamientos o prospecciones que se seleccionan por sus caracteres agronómicos y que sirven como cabeza de clon para su propagación vegetativa. El mayor problema que se encuentra en este método es precisamente la técnica de reproducción vegetativa. La gran ventaja de este método es la fijación de los caracteres favorables y el comportamiento homogéneo de estos patrones clonales en relación con el medio y el clima en la plantación. Es conveniente la selección sanitaria de este tipo de patrones para difundir desde el primer momento un material sano.

## **1.4. Proceso de selección**

### **1.4.1. Cultivos extensivos**

En su clásico libro Allard (1960) describe los métodos de mejora dividiendo las plantas en dos grandes grupos según su método de reproducción: especies autógamias (la reproducción tiene lugar mediante autofecundación) y especies alógamas (la reproducción tiene lugar mediante polinización cruzada). Existe una gradación entre ambos tipos de tal manera que hay alógamas con una proporción, más o menos alta, de autofecundación y viceversa. Este método de estudio, sin detenerse en la mejora de cultivos concretos, ha sido seguido por la mayoría de los

textos de mejora vegetal hasta la actualidad; así, por ejemplo y hablando de textos recientes, Cubero (2003) y Acquaah (2007), si bien en este último hay, además, una parte en la que se describen los cultivos herbáceos extensivos más importantes (trigo, maíz, arroz...).

En general, las especies alógamas sufren una gran depresión consanguínea cuando se las somete a autofecundación, si bien hay algunas (como las cucurbitáceas) que la soportan sin pérdida aparente de vigor, en tanto que otras (como la alfalfa) son extremadamente intolerantes. Hay que indicar que esta división en especies autógamas y alógamas (aplicable, por otra parte, a las especies hortícolas) no es completa dado que hay cultivos cuyo modo usual de reproducción es vegetativo.

En todos los casos, y de un modo muy simplificado, el método de mejora consta de dos pasos: 1) generación de variabilidad (o búsqueda de la ya existente en el cultivo); 2) detección de los genotipos superiores. Esto sentado, hay unos métodos propios de las especies autógamas y otros de las alógamas que a continuación se describirán de forma muy sucinta (una descripción detallada puede verse en los textos citados anteriormente).

#### *1.4.1.1. Especies autógamas*

Las variedades tradicionales de las especies completamente autógamas (el trigo, por ejemplo) son homocigóticas como consecuencia de la continua autofecundación. Esto hace que dichas variedades tradicionales sean una mezcla de líneas puras (líneas homocigóticas). Debido a que estas variedades suelen llevar muchos años (cientos de años en muchas ocasiones) cultivándose en un área determinada, están muy bien adaptadas a unas condiciones ambientales concretas. El hecho de estar constituidas por una mezcla de líneas les da una gran estabilidad, derivada del poder amortiguador que tales mezclas tienen: si una línea falla en un año determinado, otra línea servirá para compensar ese fallo. En una agricultura avanzada este tipo de variedad no se acepta por su heterogeneidad que, entre otras cosas, dificulta su manejo mecanizado.

El método más sencillo de mejora es la selección masal que se puede llevar a cabo mediante dos métodos. Uno es la eliminación de los tipos indeseables; otro la selección de los genotipos que se ajustan a lo que el mejorador busca. En ambos casos el resultado final es el mismo: se reproducen sólo las mejores plantas de la variedad.

El siguiente método es obvio: selección de líneas puras. Por ejemplo, se seleccionan las mejores plantas de una de estas variedades-mezcla, se evalúan sus descendencias al año siguiente y se forma una nueva variedad con la mejor de ellas.

Hasta ahora todo lo descrito se basa en la explotación de la variabilidad existente. Pero, ¿qué se puede hacer cuando esa variabilidad, digamos natural, se agota o no encontramos un genotipo adecuado? La respuesta es inmediata: se genera

nueva variabilidad mediante el cruzamiento de dos líneas puras y se trata de encontrar en las generaciones segregantes los genotipos que se ajustan a lo deseado. Es fundamental realizar una buena selección de los genitores del cruzamiento. Las generaciones segregantes se pueden manejar por dos métodos: el genealógico y el masal. En el primero se guarda un registro detallado de cada una de las generaciones; bajo el segundo se cultiva la  $F_2$  y generaciones sucesivas en masa antes de comenzar la selección de plantas individuales.

Un último método de estos que podríamos llamar clásicos es el de retrocruzamiento, es decir el cruzamiento de una  $F_1$  con uno de sus parentales. Como Cubero (2003) claramente señala, cuando este método se emplea en mejora hay que añadir el adjetivo *recurrente* pues se sigue cruzando con el parental con el objeto de incluir en éste una característica que no posee, recuperando al final del proceso todo el resto de su propio genotipo.

#### 1.4.1.2. Especies alógamas

La mayoría de los métodos que siguen fueron desarrollados en el maíz por diversos motivos. Es uno de los principales cultivos del mundo. Además, tiene la ventaja de ser una especie monoica, fácil de autofecundar y de cruzar, por lo que puede ser manejada como autógena o como alógama. Una planta produce normalmente cientos de descendientes. Finalmente, aunque sufre depresión consanguínea muy acusada con la autofecundación, se pueden conseguir líneas completamente homocigóticas con un vigor que, aunque es muy inferior al de una planta heterocigótica, es suficiente para poder ser manipuladas sin mayores problemas. Todo ello hace que el maíz sea una planta modelo ideal para el estudio de los métodos de mejora de las plantas alógamas.

El primer método de mejora es la selección masal, que es el método por el que seguramente los agricultores primitivos domesticaron los cultivos actuales. La selección masal puede hacerse de numerosas formas, todas ellas consistiendo, en esencia, en la recolección de semilla en masa de varias plantas. Aún hoy la selección masal sigue siendo empleada en agriculturas poco avanzadas por los agricultores que cultivan las antiguas variedades de polinización libre. El agricultor elige las mejores plantas para su uso como proveedoras de semilla para la cosecha siguiente. En muchos casos el número de plantas seleccionadas es pequeño, lo que origina en pocos años un aumento considerable de la consanguinidad en la variedad con la consiguiente disminución de rendimiento que ello conlleva. Además, al no controlar la polinización, el agricultor sólo ejerce selección sobre el parental femenino, lo que hace que el ritmo de mejora del rendimiento sea, si lo hay, bastante lento. La selección masal sí puede ser útil, en cambio, para caracteres que tienen una heredabilidad alta como, por ejemplo, la fecha de floración en el maíz (Ordás et al., 1996).

Un método de mejora ampliamente usado en plantas alógamas es el de las variedades híbridas. Este método, que tuvo un tremendo éxito en el maíz, se ha ex-

tendido a otras especies, tanto alógamas como autógamas. Se llaman variedades híbridas aquéllas en las que el cultivo comercial se obtiene a partir de una  $F_1$ . Los parentales de esta  $F_1$  pueden ser líneas puras, clones, otras poblaciones o, incluso, otras  $F_1$  (caso de los híbridos dobles). Aparte de la mejora de rendimiento que se obtiene con las variedades híbridas, un beneficio adicional es su uniformidad, lo que facilita la mecanización del cultivo.

Hay básicamente dos métodos de obtención de líneas puras en especies alógamas: la autofecundación con selección visual a lo largo de las diversas generaciones de autofecundación y el desarrollo de haploides dobles. Ordás et al. (2012) demuestran las ventajas del primer método. La obtención de haploides dobles se usa ampliamente en muchas especies autógamas como trigo, cebada, canola... (Forster et al., 2007). En maíz, en los últimos años se ha despertado un interés, que parece que va creciendo, por esta técnica que, aparentemente, es mucho más rápida que la convencional de autofecundación con selección por el método de mazorca-a-surco. Independientemente del método de generación de haploides, hay que duplicarlos lo cual puede conseguirse de modo espontáneo o mediante el uso de óxido nítrico o colchicina (Lee y Tracy, 2009).

El clásico sistema de «líneas puras-híbridos» logró un avance espectacular en el maíz con relación a las variedades de polinización libre. Sin embargo, una vez que se alcanzó la primera ganancia, los posteriores aumentos de producción fueron mucho menores y más lentos. ¿Qué explicación tiene esto? La experiencia ha mostrado que los mejores híbridos se obtienen cruzando líneas procedentes de material genéticamente distinto. Supongamos entonces que desarrollamos una serie de líneas puras al azar de cada una de dos variedades y que cruzamos las líneas de una variedad con las de la otra, también al azar. El genotipo de cada híbrido obtenido será uno de los posibles genotipos del cruzamiento de las dos variedades y, por otra parte, la probabilidad de que un genotipo aparezca en un híbrido entre líneas será la misma que cuando crucemos las variedades originarias de dichas líneas. En otras palabras: el sistema no genera nuevos genotipos.

¿Cuál ha sido entonces la razón del éxito del sistema «líneas puras-híbridos»? La respuesta es sencilla: los genotipos producidos por el cruzamiento de líneas puras son reproducibles, lo que no ocurre con los de las plantas de la variedad original. Aunque en la variedad de polinización libre original fuésemos capaces de identificar un genotipo ideal, seríamos incapaces de mantenerlo debido al mecanismo reproductivo de la especie alógama. Añadamos, además, la precisión obtenida en los ensayos de rendimiento para identificar los mejores híbridos y la facilidad de explotación comercial, todo ello debido a la exacta reproducción de cada genotipo.

Una vez alcanzada la primera ganancia mediante el sistema «líneas puras-híbridos» se ha comprobado que, mediante ciclos sucesivos similares, no se consiguen nuevas ganancias. ¿Por qué? Supongamos que se extrae un nuevo grupo de líneas

de las mismas poblaciones utilizadas anteriormente. Lo que estamos haciendo es muestrear de nuevo las mismas poblaciones por lo que la probabilidad de contener los individuos más extremos es la misma para todas las muestras.

Nos encontramos, pues, con un problema en el sistema «líneas puras-híbridos». Una vez que se ha conseguido una gran ganancia inicial, los avances siguientes tienen que conseguirse a partir de cambios genéticos en las poblaciones base lo cual se puede conseguir mediante los diversos métodos de selección recurrente. Tal como su nombre indica, la selección recurrente implica el uso de métodos de selección que se ejecutan de una manera repetitiva. Independientemente del carácter que se trata de mejorar, la selección recurrente tiene siempre dos objetivos: (i) aumentar la frecuencia de los alelos favorables; (ii) mantener la variabilidad genética (Hallauer et al., 1988).

Todos los sistemas de selección recurrente son, por naturaleza, cíclicos. Cada ciclo comprende tres fases: (i) desarrollo de progenies; (ii) evaluación de estas progenies; (iii) recombinación de las familias o progenies seleccionadas. Aunque la mayoría de los métodos de selección recurrente incluye estas tres fases, hay una gran variación en diversos aspectos: tipos y número de progenies evaluadas, número de familias seleccionadas, control de los parentales y tipo de progenies que se recombinan (Weyhrich et al., 1998).

Los distintos esquemas de selección recurrente se pueden agrupar en dos grandes categorías: selección intrapoblacional, cuando el objetivo es mejorar una población "per se" y de las líneas puras que de ella se deriven, y selección interpoblacional, en que el objetivo buscado es la mejora del híbrido varietal entre dos poblaciones y de los híbridos entre líneas que procedan de cada una de ellas. El primer tipo de selección explota la varianza aditiva, en tanto que el segundo aprovecha a la vez las varianzas aditiva y dominante.

#### 1.4.1.3. Selección genómica

En los últimos años, y tras la publicación del artículo seminal de Meuwissen et al. (2001), se ha despertado un gran interés por la selección genómica. Estos autores indican que los valores mejorantes se pueden predecir como la suma de los efectos de todos los marcadores llevando a cabo una regresión de los valores fenotípicos sobre todos los marcadores disponibles.

En plantas el mapeo de QTL comenzó hace más de 20 años y ha sido usado con éxito en el análisis genético de caracteres poco complejos, particularmente en la tolerancia a estreses abióticos y bióticos, donde una gran parte de la variación genética se debe a uno o a unos pocos loci. Sin embargo, el uso de QTL en el caso de caracteres complejos ha tenido un impacto limitado debido principalmente a la pequeña proporción de varianza genética explicada por los QTL y, además, al hecho de que muchos QTL detectados son específicos de un determinado fondo genético.

El mapeo de alta densidad con SNIP permite predecir valores genéticos que pueden ser la base de la selección genómica (Crossa et al., 2014).

#### 1.4.2. Especies hortícolas

La realización de cruzamientos entre diferentes genotipos seguida de selección en subsecuentes generaciones es sin duda la técnica más ampliamente utilizada en mejora de hortícolas para crear variabilidad y para el desarrollo de híbridos o variedades comerciales. En la mejora de autógamias, cuando en la población de la que se parte ya existe alguna planta con el carácter o caracteres deseados, se multiplica y se obtendrá una línea pura. Si no existe habrá que crear una población mediante cruzamientos y luego llegar a la homocigosis al cabo de una serie de autofecundaciones. Sea como fuere el objetivo es obtener una línea pura que se utilizará como tal, como parental de híbridos, o como componente de una multilínea. Las plantas de una especie alógama son fuertemente heterocigóticas por lo que las poblaciones se deberán manejar manteniéndolas siempre en polinización abierta, utilizando diversas variantes de selección masal para los caracteres deseados. Si las alógamas se utilizan en polinización libre se podrán obtener variedades población, genéticamente heterogéneas, con una gran riqueza genética, flexibles, adaptables y competitivas en ambientes desfavorables, con mayor producción que las variedades locales. Como ejemplos se pueden citar la cebolla, la borraja, el pimiento tipo piquillo y el pimiento para pimentón. También en alógamas, mediante autofecundaciones forzadas pueden obtenerse líneas puras y el cruce de dos líneas puras dará lugar a un híbrido con un grado de vigor y producción generalmente superior al de las líneas de partida.

Son muchas las mutaciones inducidas por tratamientos físicos o químicos e incluso espontáneas que han dado lugar a cultivos comerciales y no solamente en ornamentales; así la coliflor, el brócoli, el repollo o las coles de Bruselas son productos originados a partir de mutaciones de su especie silvestre ancestral, *Brassica oleracea*. En lechuga, la utilización de mutagénesis química seguida de cruzamientos sigue dando lugar a obtenciones, por ejemplo los tipos mini de la lechuga y tolerancia a herbicidas (Mou, 2011). Más recientemente, y desde un punto de vista experimental, se recurre a técnicas modernas, mucho más dirigidas, como la mutagénesis insercional, que ha permitido, por ejemplo, la identificación y clonación de genes que controlan procesos bioquímicos relacionados con la resistencia o tolerancia a condiciones de sequía o de salinidad en tomate (Moyano, 2013).

El cultivo de tejidos, aunque con menor importancia, ha sido también fuente de variabilidad para algunas especies, debido principalmente a la aparición de variación somaclonal; se puede citar la obtención de apios con alto rendimiento y resistencia a *Fusarium wilt* (Heath-Pagliuso et al, 1989) o tomate con alto contenido en materia seca o con resistencia a raza 2 de *Fusarium oxysporum* (Evans et al, 1984). Otras técnicas de cultivo de tejidos han constituido una importante herramienta en la mejora de hortícolas; así, el rescate de embriones ha permitido con-

seguir con éxito cruzamientos interespecíficos entre *Solanum lycopersicon* y *S. peruvianum* realizados para la introducción de resistencias a TYLCV y TSWV en el tomate cultivado (Julian et al., 2013).

La poliploidía, como técnica tradicional seguida de cruzamientos, se ha utilizado también en la mejora de algunas especies hortícolas. Así, en sandía ha sido posible la consecución de una sandía sin semillas, de la que actualmente ya existe una aceptable diversidad de tipos; se trata de una sandía triploide obtenida mediante el cruce entre una sandía tetraploide, obtenida a su vez por duplicación cromosómica, que actúa como parental femenino y una diploide, parental masculino.

En la mejora para las resistencias a enfermedades y plagas el paso más importante es poner a punto unas técnicas de inoculación o infestación artificial que permitan hacer una selección eficaz de los genotipos de interés. Estos métodos han de ser fiables y rápidos, deben suponer un ahorro en espacio y tiempo y evitar en lo posible la influencia ambiental en la expresión del carácter. Independientemente, los programas de mejora para la resistencia se pueden ver seriamente dificultados en la evaluación de la misma por el tipo y genética de dicha resistencia y del tipo de patógeno.

Muchos de los caracteres de calidad carecen o han carecido de métodos precisos y rápidos de evaluación, no se conoce muy bien su control genético, la mayoría son caracteres cuantitativos y suelen estar ligados a características desfavorables. Para el contenido en elementos nutritivos y vitaminas la dificultad es menor y se recurre a métodos analíticos precisos para determinar su presencia y concentración en el producto. Pero existen otros, de suma importancia, como son el sabor y el aroma, de gran complejidad, determinados no solo por la cantidad de los compuestos químicos implicados sino también por las proporciones en las que éstos se encuentran. Se utilizan determinaciones analíticas de los principales compuestos, de diversas variables (contenido en sólidos solubles, °Brix, pH, acidez titulable); se hacen determinaciones químicas más precisas para los compuestos no volátiles involucrados (HPLZ, CZE...); se utiliza la cartografía de gases y espectrometría de masas para los volátiles; estos métodos son novedosos, caros y requieren personal cualificado. Además hay que tener en cuenta la influencia ambiental en estos caracteres, lo que requiere el desarrollo de métodos que permitan modelizar las fluctuaciones causadas por los factores ambientales y las variables agronómicas.

Para la mejora de las hortícolas adaptadas a la IV gama uno de los caracteres más importantes es la larga vida. Se trata de un carácter difícil de manejar si se quiere combinar con calidad organoléptica. Los frutos de melón de tipo Cantaloupe Charentais por ejemplo, son climatéricos siendo el etileno el factor regulador del proceso de maduración. Los melones de tipo Charentais con larga vida obtenidos mediante cruzamientos entre climatéricos y no climatéricos pierden la producción de volátiles responsables del aroma. Las evaluaciones de hasta 28 volátiles en diferentes cultivares de tipo Charentais y evaluaciones de diferentes variedades de

melón llevaron a la conclusión de que el carácter larga-vida lleva asociado una fuerte pérdida de aroma de los frutos y otros caracteres de calidad (Aubert y Bourger, 2004; Liu et al., 2004). Otro método utilizado ha sido la inhibición de la síntesis de etileno mediante silenciamiento génico del gen que codifica para la ACC oxidasa pero esto ha conducido a una pérdida importante del aroma y si bien el reblandecimiento de la carne se ha ralentizado, no ha podido ser evitado por completo. Más recientemente se han iniciado abordajes que contemplan el aislamiento y clonación de genes implicados en la síntesis de ésteres volátiles responsables del aroma (Manriquez et al., 2007).

El desarrollo de las nuevas técnicas de biología molecular ha supuesto para los mejoradores la posibilidad de utilizar material vegetal idóneo y herramientas únicas y precisas para ser usadas en las evaluaciones de caracteres complejos relacionados con la resistencia a enfermedades y plagas o los componentes de la calidad. La obtención de poblaciones especiales (RILs, NILs, etc...), la creación de mapas genéticos, la secuenciación del genoma de algunas de las especies más cultivadas (tomate, melón, pepino), la localización de QTLs implicados en el control del carácter, la identificación de marcadores ligados a los genes de interés y su utilización en la selección asistida por marcadores (MAS), o el conocimiento de la influencia ambiental en el control de un carácter ha permitido una mayor precisión y eficiencia en el desarrollo de los programas de mejora en diversas hortalizas (Oumouloud et al, 2013). Para un gran número de caracteres de resistencia, principalmente monogénicos u oligogénicos, se dispone de marcadores moleculares que acortan y abaratan sensiblemente todo el proceso de selección de los genotipos de interés. La identificación y aplicación de marcadores moleculares ligados a muchas de las resistencias existentes ha simplificado sobremanera todo el proceso, fundamentalmente en lo relativo al mantenimiento del patógeno y plaga y a la aplicación de las técnicas artificiales de infección e infestación. Los caracteres poligénicos o de baja heredabilidad necesitan de un mayor esfuerzo en este terreno para poder ser utilizados de forma rutinaria. Este es el caso de la mayoría de los caracteres relacionados con la calidad, donde todo el proceso hasta acceder al uso de marcadores necesita todavía una mayor dedicación por los problemas inherentes a la propia evaluación del carácter y que se han expuesto más arriba.

El uso de la ingeniería genética ha permitido progresos en la obtención de diferentes hortalizas mejoradas para diferentes caracteres bien por el aumento de determinadas sustancias de valor nutritivo o bien por la introducción de genes no existentes en la especie objeto de mejora que permiten luchar contra plagas y enfermedades. Mediante distintas estrategias de ingeniería genética se ha conseguido aumentar el contenido en azúcares en tomate, melón, zanahorias... (Nookaraju et al. 2010), carotenoides y polifenoles en tomate, folatos en tomate y lechuga, tocoferol en lechuga (Mattoo et al., 2010) o aroma en tomate (Lewinsohn et al., 2010).

En el primer caso se ha demostrado, por ejemplo en lechuga, que la biofortificación mediante el uso de ingeniería genética tiene un potencial enorme para me-

jorar el contenido en vitamina C, compuestos fenólicos y de actividad antioxidante. En cuanto a la introducción de genes que otorgan resistencia a insectos, como el gen Bt, esta estrategia no ha tenido aplicación comercial en hortalizas. Curiosamente, la primera hortaliza Bt fue el tomate, en el que a través de ingeniería genética se obtuvieron tomates resistentes a dos especies de lepidópteros (*Manduca sexta* y *Heliothis virescens*) (Fischhof et al., 1987). Desde entonces se han desarrollado otras hortalizas Bt, pero no se ha comercializado ninguna, excepto la patata y el maíz dulce. Los impedimentos más importantes han sido, por un lado la complejidad de la mejora de hortalizas ya que existen multitud de tipos para la mayoría de las especies, por lo que la introducción del gen en cada uno de estos tipos llevaría a un coste económico importante; por otro lado y que constituye el impedimento más gravoso es el sistema de legislación existente que requiere que hayan de registrarse, con todo lo que lleva consigo, todos los pasos que impliquen transformación a lo largo del proceso de obtención de una nueva variedad modificada y esto supone un coste económico muy importante (Shelton, 2012). Independientemente de los problemas metodológicos y económicos existen otro tipo de consideraciones ecológicas y sociales liderados por algunos sectores de la sociedad que han llevado a legislaciones que impiden, por ejemplo en la Unión Europea, las autorizaciones pertinentes para el cultivo y consumo de hortalizas transgénicas; es por ello por lo que estas técnicas de ingeniería genética no se utilizan en la práctica para el desarrollo de nuevas variedades.

#### 1.4.3. Frutales

En la mejora genética frutal la diferenciación entre especies autógamas y alógamas no puede establecerse en razón a la propagación vegetativa de estas especies, una vez que se ha seleccionado el genotipo correspondiente a los objetivos de la mejora, con el cual se establece la cabeza de clon. En todo caso, como se ha mencionado anteriormente, la autogamia puede ser un objetivo de la mejora, como han sido los casos enormemente significativos del almendro (Socias i Company, 1996) y del cerezo (Kappel et al., 2012).

Por ello, una vez obtenidas las plantas por cualquier método, básicamente por cruzamientos, pero también por transformación o irradiación, se debe proceder a su evaluación. Recientemente en la obtención de plantas mediante cruzamientos se han introducido nuevas herramientas para facilitar su obtención, como puede ser la mayor eficacia de los cruzamientos en un sentido que en el inverso, como en los híbridos melocotonero  $\times$  almendro. En algunos casos no pueden obtenerse semillas, o su poder germinativo es muy bajo o nulo, como en los casos de las uvas apiremas o de los frutales de hueso de maduración muy temprana, como los cerezos y los melocotoneros de maduración precoz. Teniendo en cuentas que estas características son objetivos prioritarios de muchos programas de mejora, en estos casos se debe proceder al cultivo de embriones o incluso al rescate de óvulos, cuando ni siquiera el embrión se llega a desarrollar.

En algunos casos se pueden plantar directamente las plantas en campo o previamente en el invernadero, y en ellas se aplican los criterios de selección definidos por los objetivos del programa de mejora. En este proceso se pueden seguir distintos sistemas de selección, desde los clásicos de simple evaluación del comportamiento de las plantas, al estudio de algún carácter concreto para el que la selección es prioritaria (como la autocompatibilidad por crecimiento de los tubos polínicos o cuajado), o la inoculación artificial de agentes patógenos para la selección por resistencia a estos patógenos, etc... En cada caso hay que valorar la correlación entre el carácter a evaluar y su expresión en las plantas que se evalúan, con el fin de evitar problemas como el que se presentó en la evaluación de la resistencia al fuego bacteriano en plántulas en invernadero, donde la resistencia medida en brote joven no se corresponde a la resistencia en inflorescencia, punto de infección por la bacteria en plantaciones comerciales (Layne y Quamme, 1975).

Igualmente en este proceso de selección se ha introducido la selección genómica, mediante marcadores moleculares de caracteres de interés, aunque el desarrollo de estas herramientas en frutales ha sido más lento que en los otros grupos de plantas. Cada vez es más frecuente el conocimiento de la secuenciación de algunas especies, como ya se ha hecho con el manzano y la vid. También se van describiendo QTL para distintos caracteres de interés en la mejora. Sin embargo, estas herramientas pueden presentar algunos problemas en cuanto a su interpretación. Como ejemplo, en el almendro se han desarrollado marcadores que indican la presencia del alelo  $S_f$  de la autocompatibilidad en las descendencias de los programas de mejora, aunque la presencia de este alelo no implica necesariamente el comportamiento autógeno de las plantas, por lo que en el proceso de selección deben intervenir otros elementos (Socias i Company et al., 2010).

Después de esta primera eliminación, que debe ser tan drástica como sea posible, se eligen aquellas plantas que se distinguen por sus buenas características y que merecen seguir en el proceso de selección. Dependiendo del tipo de planta, estas plantas élite sirven para obtener la siguiente generación o se injertan en vivero para proseguir con ensayos de campo (Figura 1.2).

Los ensayos de campo permiten proseguir con la observación del comportamiento de las plantas seleccionadas, sobre las cuales se continúan aplicando los mismos criterios de selección definidos por los objetivos del programa. Con ello se consigue reducir el número de plantas selectas, con las se procede a los ensayos exteriores, fundamentalmente en campos de agricultores en los que se aplican los sistemas normales de cultivo, de cuyo estudio se procede a la selección final, teniendo en cuenta que un nuevo cultivar debe cubrir las expectativas del agricultor en un explotación comercial. Finalmente se procede al registro del nuevo cultivar y su distribución comercial (Figura 1.3).

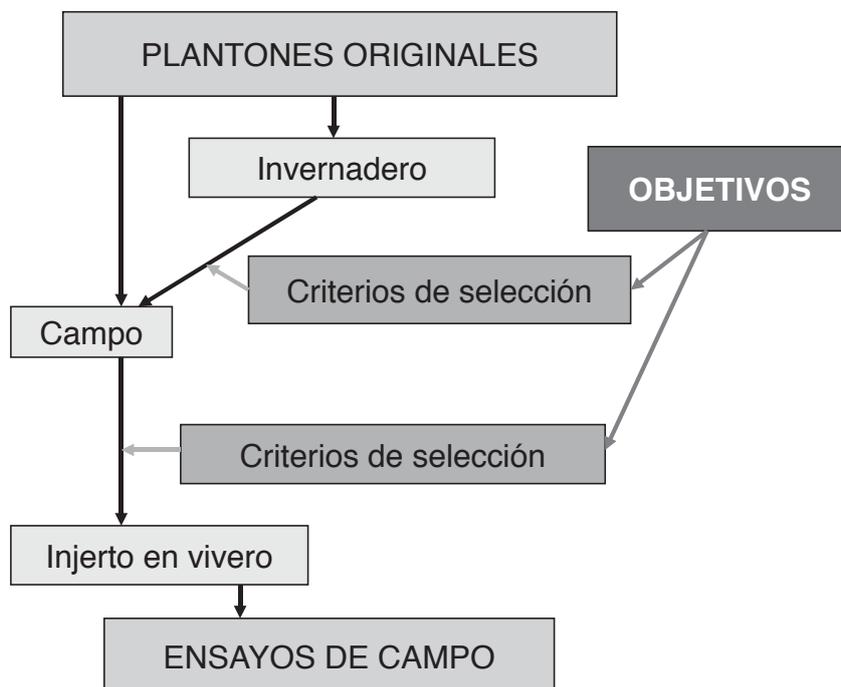


Figura 1.2.—Esquema de aplicación de los criterios de selección en las primeras fases de un programa de mejora genética.

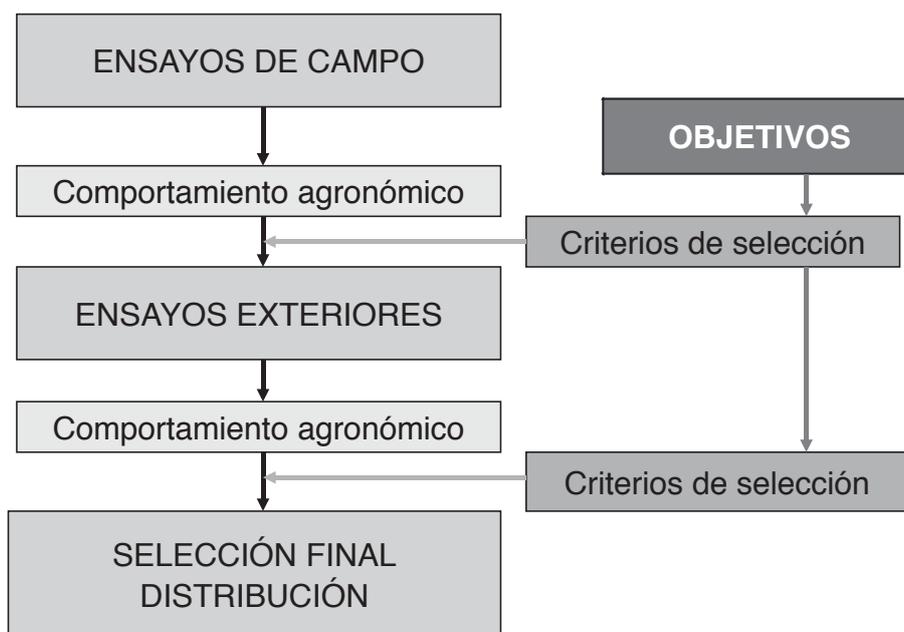


Figura 1.3.—Esquema de aplicación de los criterios de selección en las últimas fases de un programa de mejora genética.

## 1.5. Referencias

- Acquaah G. 2007. Principles of plant genetics and breeding. Blackwell Publishing, Malden, Massachusetts, EE UU.
- Allard RW. 1960. Principles of plant breeding. John Wiley and Sons, Nueva York, EE UU.
- Aubert C, Bourger N. 2004. Investigation of volatiles in charentais cantaloupe melons (*Cucumis melo* var. *cantalupensis*). Characterization of aroma constituents in some cultivars. J. Agric. Food Chem. 52: 4522-4528.
- Crossa J, Pérez P, Hickey J, Burgueño J, Cerón-Rojas J, Zhang X, Dreisigacker S, Babu R, Li Y, Bonnett D, Mathews K. 2014. Genomic prediction in CIMMYT maize and wheat breeding programs. Heredity 112: 48-60.
- Cubero JI. 2003. Introducción a la Mejora Genética Vegetal. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España.
- Egli DB, Rucker M. 2012. Seed vigor and the uniformity of emergence of corn seedlings. Crop Sci. 52: 2774-2782.
- Escobar I, Berenguer JJ, Navarro M, Cuartero J. 2012. La calidad gustativa y nutricional como atributos para liderar el mercado de tomate en fresco. Caja Rural de Granada, Granada, España.
- Evans DA, Sharp WR, Medina-Filho HP. 1984. Somaclonal and gametoclonal variation. Amer. J. Bot. 71: 759-774.
- Felipe AJ. 2009. 'Felinem', 'Garnem', and 'Monegro' almond × peach hybrid rootstocks. HortScience 44: 196-197.
- Fischhoff DA, Bowditch KS, Perlak FJ, Marrone PG, McCormick SM, Niedermeyer JG, Dean DA, Kusano-Kretzmer K, Mayer EJ, Rochester, Rogers SG, Fraley RT. 1987. Insect tolerant transgenic tomato plants. Bio-Technol. 5: 807-813.
- Forster BP, Heberle-Bors, Kasha KJ, Touraev A. 2007. The resurgence of haploids in higher plants. Trends Plant Sci. 12: 368-375.
- Hallauer AR, Russell WA, Lamkey KR. 1988. Corn breeding. En Sprague GF, Dudley JW (eds.) Corn and corn improvement, 3<sup>a</sup> ed. ASA-CSSA-SSA, Madison Wisconsin, EE UU, pp. 463-564.
- Heath-Pagliuso S, Pullman J, Rappaport L. 1989. 'UC-T3 Somaclone': Celery germplasm resistant to *Fusarium oxysporum* f. sp. *apii*, race 2. HortScience 24: 711-712.
- Janick J. 2005. Breeding intractable traits in fruit crops: dream the impossible dream. Introduction. HortScience 40: 1944.
- Julian O, Herraiz J, Corella S, Di Lolli I, Soler S, Díez MJ, Pérez de Castro A. 2013. Initial development of a set of introgression lines from *Solanum peruvianum* PI 126944 into tomato: exploitation of resistance to viruses. Euphytica 193: 183-196.
- Kapple F, Granger A., Hrotkó K, Schuster M. 2012. Cherry. En: Badenes ML, Byrne DH (eds.) Fruit Breeding. Springer, New York, EE UU. pp. 459-504.
- Layne REC, Quamme HA. 1975. Pears. En: Janick J, Moore JN (eds.) Advances in Fruit Breeding. Purdue Univ. Press, West Lafayette, IN, EE UU. pp. 38-70.
- Lee EA, Tracy WF. 2009. Modern maize breeding. En: Bennetzen JL, Hake S (eds.) Maize handbook: Genetics and genomics. Springer Science+Business Media LLC. pp. 141-160.
- Lewinsohn E, Davidovich-Rikanati R, Iijima Y, Pichersky E, Sitrit Y. 2010. Functional genomics for the discovery of genes affecting lemon basil aroma and their use in flavor engineering of tomato. Acta Hort. 860: 205-209.
- Liu L, Kakiyama F, Kato M. 2004. Characterization of six varieties of *Cucumis melo* L. based on morphological and physiological characters, including shelf-life of fruit. Euphytica 135: 305-313.

- Manríquez D, Flores FB, El Sharkawy I, Latché A, Pech JC. 2007. Molecular control of fruit ripening and sensory quality of Charentais melon. *Acta Hort.* 731: 413-420.
- Marín J. 2011. Vademecum de variedades hortícolas. Portagrano 2011-2012. Marín Rodríguez Ed., Madrid, España.
- Mattoo AK, Shukla V, Fatima T, Handa AK, Yachha S. 2010. Genetic engineering to enhance crop-based phytonutrients (nutraceuticals) to alleviate diet-related diseases. En: In Giardi, Rea, Berra (eds.) *Bio-Farms for Nutraceuticals: Functional Food and Safety Control by Biosensors*. pp. 122-143.
- Mertz ET, Bates LS, Nelson OE. 1964. Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm. *Science* 145: 279-280.
- Meuwissen THE, Hayes BJ, Goddard ME. 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* 157: 1819-1829.
- Mou B. 2011. Mutations in lettuce improvement. *Int. J. Plant Genomics* 201: 1.
- Moyano E. 2013. Sobreexpresión de genes en tomate y generación de líneas T-DNA en la especie silvestre *Solanum pennellii* para identificar determinantes de la tolerancia al estrés hídrico y la salinidad. Tesis Doctoral. Universidad Murcia-CSIC.
- Nookaraju A, Upadhyaya CP, Pandey SK, Young KE, Hong SJ, Park SK, Park SW. 2010. Molecular approaches for enhancing sweetness in fruits and vegetables. *Scientia Hort.* 127: 1-15.
- Ordás A, Santiago I, Malvar RA, Vales MI. 1996. Six cycles of selection for adaptation in two exotic populations of maize. *Euphytica* 92: 241-247.
- Ordás B, Caicedo M, Romay MC, Revilla P, Ordás A. 2012. Effect of visual selection during the development of inbred lines of maize. *Crop Sci.* 52: 2538-2545.
- Oumouloud ME, Chikh-Rouhou H, Garcés Claver A, González Torres R, Perl-Treves R, Álvarez JM. 2013. Breeding melon for resistance to *Fusarium* wilt: recent developments. *Euphytica* 192: 155-169.
- Rodríguez VM, Romay MC, Ordás A, Revilla P. 2010. Evaluation of European maize (*Zea mays* L.) under cold conditions. *Genet. Resour. Crop Evol.* 57: 329-335.
- Russell WA. 1984. Agronomic performance of maize cultivars representing different eras of maize breeding. *Maydica* 29: 375-390.
- Shelton AM. 2012. Genetically engineered vegetables expressing proteins from *Bacillus thuringiensis* for insect resistance: successes, disappointments, challenges and ways to move forward. *GM Crops & Food* 3: 175-183.
- Socias i Company R. 1989. La mejora genética de los frutales. *Frutic. Prof.* 21: 73-78.
- Socias i Company R. 1996. L'autogamia nel migloramento genetico del mandorlo. *Frutticoltura* 48(12): 67-70.
- Socias i Company R, Fernández i Martí A, Kodad O, Alonso JM. 2009. Self-compatibility evaluation in almond: strategies, achievements and failures. *HortScience* 45: 1155-1159.
- Troyer AF. 2004. Background of U.S. hybrid corn II: Breeding, climate, and food. *Crop Sci.* 44: 370-380.
- Vasal SK. 2001. High quality protein maize. En: Hallauer AR (ed.) *Specialty corns*. CRC Press, Boca Raton, Florida, EE.UU. pp. 85-129.
- Vivek BS, Krivanek AF, Palacios-Rojas N, Twumasi-Afriyie S, Diallo AO. 2008. Mejoramiento de maíz con calidad de proteína (QPM): Protocolos para generar variedades QPM. CIMMYT, México D.F.
- Weyhrich RA, Lamkey KR, Hallauer AR. 1998. Responses to seven methods of recurrent selection in the BS11 maize population. *Crop Sci.* 38: 308-321.